

Olivier LE PAPE

2005

Les habitats halieutiques essentiels en milieu côtier

Les identifier, comprendre leur fonctionnement et suivre leur qualité pour mieux gérer et pérenniser les ressources marines exploitées

L'exemple des nurseries côtières de poissons plats

**Mémoire d'habilitation à diriger des recherches
présenté le 21 mars 2005 devant l'Université de Bretagne Occidentale**

Jury :

Rapporteurs :

Yves DESAUNAY, Directeur de Recherche, IFREMER, Nantes

Eric FEUNTEUN, Professeur, Université de La Rochelle

Françoise LAGARDERE, Chargée de Recherche, CNRS, CREMA L'Hommeau

Examineurs :

Jacques CLAVIER, Professeur, UBO-IUEM, Brest

Christian DENIEL, Professeur, UBO-IUEM, Brest

Philippe KOUBBI, Professeur, Université du littoral Côte d'Opale, Calais

Résumé

Les écosystèmes côtiers et estuariens, extrêmement riches et productifs d'un point de vue biologique, jouent un rôle essentiel pour le renouvellement des ressources halieutiques du plateau continental. De nombreuses espèces de poissons ont notamment une écophase qui leur impose de passer, au stade juvénile, par des aires de nurseries situées dans ces secteurs. Le caractère déterminant de cette phase de croissance permet d'expliquer que la dégradation et la destruction de ces habitats halieutiques essentiels, limités et fragiles, sont, avec la pêche, l'une des principales causes de diminution ou d'extinction des espèces marines. La réduction de la surface ou la diminution de la qualité de ces systèmes affectent en effet la croissance et la mortalité des juvéniles et, par conséquent, le recrutement et la taille de ces populations. Préserver, quantitativement et qualitativement, les habitats côtiers et estuariens qui jouent un rôle essentiel de nursery pour de nombreuses espèces de poissons, et sont soumis à une pression anthropique particulièrement forte, est donc fondamental pour maintenir le potentiel de renouvellement des stocks halieutiques.

Par conséquent, de nombreux travaux scientifiques sont menés afin d'identifier ces habitats halieutiques essentiels en secteur côtier et estuarien, de mieux connaître leur fonctionnement et de suivre leur qualité. Ces travaux sont notamment réalisés dans le but d'analyser les conséquences des perturbations anthropiques sur les ressources. La synthèse réalisée pour cette soutenance a pour objectif de présenter les avancées effectuées dans ces domaines de recherche à partir d'études menées sur les nurseries côtières et estuariennes de Manche Est et du golfe de Gascogne. Ces travaux ont porté essentiellement sur la sole *Solea solea*. L'intérêt de cette espèce comme modèle d'étude et son importance économique ont conduit à s'intéresser aux facteurs environnementaux susceptibles d'affecter sa dynamique, avant de généraliser les acquis à l'ensemble des espèces dépendantes des nurseries côtières et estuariennes. Deux thèmes principaux ont été abordés, l'identification quantitative de ces habitats et l'estimation de leur qualité :

- Une première phase du travail a permis de démontrer qu'il existe, à l'échelle de l'année, une relation positive entre le débit fluvial, l'extension spatiale des nurseries estuariennes et le recrutement de la sole. Ce constat souligne l'intérêt des estuaires pour le renouvellement des ressources et illustre l'influence des conditions hydroclimatiques sur les fluctuations d'abondance des populations halieutiques.

- Puis, l'évaluation quantitative des habitats de nursery a été réalisée à l'échelle des populations de sole par couplage entre des modèles statistiques basés sur les descripteurs physiques de l'environnement et un système d'information géographique. Cette approche a permis d'estimer l'importance respective des différents types d'habitats, et notamment de souligner le caractère déterminant des vasières peu profondes et des secteurs estuariens.

- Ensuite, une approche synécologique a été menée afin d'analyser la relation entre l'abondance, ainsi que la répartition spatiale des juvéniles de sole, et la faune benthique associée. Ce volet du travail a permis de démontrer l'influence négative de l'infestation des baies semi-fermées par la crépidule sur la fonctionnalité de nursery de ces secteurs. De plus, il a conduit à développer des indicateurs de cette fonctionnalité en utilisant des variables synthétiques basées sur la faune récoltée par chalutage.

- Enfin, un dernier volet du travail a porté sur l'estimation de la qualité des différents secteurs de nursery à partir de mesures portant sur la croissance des juvéniles de sole. Cette approche a confirmé le fort potentiel des secteurs estuariens et l'influence de la température estivale sur les variations interannuelles de croissance. Elle a aussi permis de démontrer que, dans les estuaires de Seine et de Gironde, où la contamination métallique est forte, la densité et la croissance des juvéniles de sole sont plus faibles qu'ailleurs. Ce travail a conclu que le suivi de la qualité du milieu pour les juvéniles de poissons peut être mené à partir de bioindicateurs portant sur la croissance des juvéniles ; pour être efficace, il doit cependant être réalisé à petite échelle, au niveau où les juvéniles subissent les perturbations anthropiques.

Finalement, les connaissances acquises dans le cadre de ces travaux sur le rôle des habitats côtiers et estuariens de nursery pour les ressources marines du plateau continental ainsi que sur les conséquences écologiques de l'altération quantitative et qualitative de ces secteurs sont synthétisées. D'autre part, ces analyses conduisent à proposer des solutions pour identifier ces habitats, assurer le suivi de leur fonctionnalité et, par conséquent, contribuer à leur gestion et au maintien de leur capacité.

Remerciements

Ce mémoire synthétise une partie des travaux auxquels j'ai participé de 1996 à 2004, c'est à dire durant la période au cours de laquelle j'ai été en poste à l'IFREMER.

Je tiens ici à remercier l'ensemble des personnes (halieutes, écologues, hydrodynamiciens, et même mathématiciens et chimistes...) de l'IFREMER et d'autres organismes (ULCO, Wimereux ; CREMA, L'Houmeau ; IUEM, Brest ; Agrocampus, Rennes) avec qui j'ai eu l'occasion de travailler au cours de cette période.

Je salue tout particulièrement mes collègues des laboratoires IFREMER *Ressources Halieutiques* de Port en Bessin et *Ecologie Halieutique* de Nantes avec qui j'ai collaboré au quotidien. Je souhaite d'ailleurs mentionner Jocelyne Morin et Yves Désaunay qui ont, plus que d'autres, dû palier à ma méconnaissance criante de la biologie benthique ainsi qu'à mon incapacité organisationnelle, notamment en terme d'édification et de suivi de budgets et de mise en œuvre des campagnes à la mer. Ce n'est pas parce que j'ai pu grâce à eux éviter ces taches pour lesquelles je ne suis manifestement pas fait que je ne leur suis pas reconnaissant de s'en être occupé sans même montrer de désapprobation devant ma fuite.

Ces remerciements s'adressent aussi à l'ensemble des stagiaires qui ont plus que largement contribué à ces différents projets puisque je leur ai délégué une grande partie du travail en me réfugiant lâchement derrière mon statut d'encadrant. Je donnerai une mention spéciale aux deux doctorants, Philippe Riou et Camille Gilliers, qui ont enduré cette tutelle tyrannique durant plusieurs années.

Au cours de ces neuf années, j'ai du m'exiler hors de Bretagne, dans des contrées souvent hostiles. Merci à Marie d'avoir supporté cette distance puis assumé seule les charges de famille quand j'étais absent.

Je salue aussi les fidèles compagnons qui ont partagé ces périodes de célibat géographique, et notamment Olivier, Ronan et Philippe de la confrérie très fermée des gendres idéaux.

Je souhaite avoir une pensée particulière pour Daniel Guérault, décédé en 2003, et dont j'ai partagé le bureau durant trois années. Sa sympathie est pour moi une référence et son souvenir est vivace. Je ne manque d'ailleurs pas d'avoir une pensée pour lui à chaque fois que je me risque à l'une de ses recettes de poissons ou de champignons.

A Marie, Anouk et Titouan.

Table des matières

Introduction.....	3
1. Les nourriceries côtières dans le cycle de vie.....	4
1.1. Exemple de la sole.....	4
1.1.1. Ponte et dérive larvaire.....	5
1.1.2. Croissance des juvéniles sur des nourriceries côtières et estuariennes.....	5
1.1.3. Vie adulte sur le plateau continental.....	5
1.2. Généralisation, comparaison avec d'autres espèces.....	6
1.3. Le rôle primordial de la phase de croissance sur les nourriceries.....	6
1.3.1. Ponte et dérive larvaire, sources de variabilité du recrutement.....	6
1.3.2. Croissance sur les nourriceries et capacité d'acceptation du milieu.....	7
1.3.3. Vie adulte, relation ressources-pêcheurs et taille du stock.....	7
2. Premières approches sur l'analyse des nourriceries, le constat d'un déficit de connaissances.....	8
3. Des campagnes scientifiques automnales avec un chalut à perche.....	8
4. Identification quantitative des nourriceries côtières.....	11
4.1. Des habitats dynamiques.....	11
4.1.1. Typologie des débits de la Vilaine - lien possible avec le recrutement de la sole.....	11
4.1.2. Fluctuations du débit de la Vilaine et fonction de nourricerie.....	12
4.1.3. Mécanismes possibles de l'influence du débit sur le recrutement.....	13
4.1.4. Habitat de taille variable et influence sur le recrutement.....	14
4.2. Méthodes d'identification quantitative et habitats halieutiques essentiels.....	15
4.2.1. Modélisation de la densité de juvéniles et couplage avec des SIG.....	15
4.2.2. Alternatives à la cartographie quantitative.....	23
4.3. Typologie des nourriceries de poissons plats d'intérêt halieutique.....	24
4.3.1. Des habitats préférentiels.....	24
4.3.2. Des disparités géographiques.....	25
4.4. Prise en compte de la composante faunistique dans la description des habitats.....	25
4.4.1. Impact de l'invasion des crépidules sur les nourriceries.....	26
4.4.2. Modèles d'habitats basés sur les peuplements.....	27
4.5. Généraliser ces approches à des indices d'habitats plurispécifiques.....	31
4.5.1. Des études monospécifiques aux indicateurs d'habitats halieutiques.....	31
4.5.2. Perspectives d'étude par modélisation écosystémique.....	32
5. Estimation de la qualité des habitats halieutiques essentiels en milieu côtier.....	33
5.1. Indicateurs de la qualité des nourriceries : la croissance et la mortalité.....	33
5.1.1. Analyse conjointe de la mortalité et de la croissance.....	34
5.1.2. Bioindicateurs basés sur la croissance.....	34
5.2. Croissance et estimation de la qualité des nourriceries côtières et estuariennes de poissons plats sur le littoral français de Manche-Atlantique.....	35
5.2.1. Les facteurs naturels.....	35
5.2.2. L'impact anthropique.....	38
5.3. Bilan sur les indicateurs de qualité des nourriceries côtières.....	47
5.3.1. Le choix d'indicateurs basés sur l'individu et la population.....	47
5.3.2. La pertinence des indicateurs basés sur la croissance.....	48
5.3.3. Les facteurs naturels et les gradients masquants.....	50
5.3.4. Le choix d'une échelle pertinente.....	51
5.3.5. Le lien entre la qualité environnementale et la fonctionnalité des habitats halieutiques : vers des études intégrées.....	51
6. Conclusions et perspectives.....	53
6.1. Habitats halieutiques essentiels et renouvellement des ressources.....	53
6.1.1. Des habitats dynamiques dont la capacité limite la production.....	53
6.1.2. Une adaptation précoce à la capacité de l'habitat.....	54
6.2. Habitats de nourriceries et gestion écosystémique de la bande côtière.....	55
6.2.1. Des menaces anthropiques fortes.....	55
6.2.2. Identifier les habitats de nourricerie à large échelle.....	56
6.2.3. Evaluer la qualité de ces habitats à échelle plus fine.....	56
6.2.4. Consensus scientifique, demande sociale et cadre juridique.....	57
Références bibliographiques.....	59
Annexe : liste des travaux.....	72

Introduction

Les écosystèmes côtiers et estuariens sont extrêmement riches d'un point de vue biologique et jouent un rôle essentiel de part leurs fonctions naturelles ; à l'issue d'une estimation des services rendus par la nature à l'homme, Costanza *et al.* (1997) considèrent ainsi ces systèmes, qui hébergent la plus grande partie des ressources marines, comme les plus importants de la planète. Parmi ces services, il faut noter le rôle primordial joué par les habitats côtiers et estuariens pour le renouvellement des ressources halieutiques. Ainsi, par exemple, 22 % du tonnage et 27 % de la valeur des captures commerciales réalisées dans le golfe de Gascogne proviennent d'espèces dépendantes des estuaires (Goinard, 1993) et cette dépendance est encore plus marquée en Manche Est, où 41 % du tonnage et 44 % de la valeur débarquée par les flottilles provient de ce type d'espèces (Bessineton *et al.*, 1994). Cette proportion serait bien sûr encore plus importante si l'on prenait en compte les espèces du plateau continental dépendant des secteurs côtiers non estuariens. De nombreuses espèces de poissons et d'invertébrés passent notamment au cours de leur cycle biologique (période juvénile) par des habitats restreints et instables que sont les nurseries situées dans ces secteurs. Ces écosystèmes sont essentiels pour la croissance des jeunes poissons et les juvéniles y restent concentrés durant leurs premières années de vie (Riley *et al.*, 1981 ; Miller *et al.*, 1984 ; Lenanton & Potter, 1987 ; Dorel *et al.*, 1991 ; Diaz *et al.*, 2003). Par conséquent, le renouvellement de ces ressources marines résulte non seulement de l'importance de la biomasse féconde du stock et de la survie des stades précoces (œufs et larves pélagiques) mais aussi de la contribution des nurseries où se développent les juvéniles (Van der Veer *et al.*, 2000a ; Holbrook *et al.*, 2000 ; Sluka *et al.*, 2001 ; Stoner, 2003). Le caractère déterminant de la phase de croissance de ces juvéniles sur les nurseries côtières et estuariennes permet d'expliquer que l'altération, la dégradation et la destruction de ces habitats halieutiques essentiels, limités et fragiles, sont, avec la pêche, l'une des principales causes de diminution ou d'extinction des espèces marines du plateau continental. La réduction de la surface ou la diminution de la qualité de ces habitats côtiers affectent en effet la croissance et la mortalité des juvéniles et, par conséquent, le recrutement et la taille de ces populations (Turner & Boesch, 1987 ; Gibson, 1994 ; Hall, 1998 ; Piet & Rijnsdorp, 1998 ; Able *et al.*, 1999 ; Peterson *et al.*, 2000 ; Hill & Caswell, 2001 ; Jones, 2002).

Malgré l'importance des systèmes côtiers et estuariens, notamment pour les ressources halieutiques, la pression anthropique y est particulièrement élevée et le milieu naturel subit en permanence des contraintes liées aux activités humaines. La croissance industrielle et la croissance démographique ont contribué à la dégradation de l'environnement, tout particulièrement dans ces secteurs puisque plus de 60 % de la population mondiale est localisée à moins de 60 km des rivages (Clark, 1992) et que cette population côtière est en forte augmentation (75 % en 2050). Au sein de l'écosystème marin, les zones côtières sont donc les sites où les questions environnementales se posent avec la plus grande acuité ; elles sont en effet non seulement le réceptacle de multiples pollutions chroniques ou accidentelles, d'origine continentale ou marine, mais aussi le lieu où s'exercent de très nombreuses activités humaines. La convention sur la biodiversité et le développement durable, adoptée au sommet de la terre à Rio en 1992, souligne les risques encourus par ces secteurs du fait de la pression anthropique et la nécessité de les protéger. Préserver, voire le cas échéant rétablir, quantitativement et qualitativement, les habitats côtiers qui jouent un rôle essentiel comme nurseries pour de nombreuses espèces de poissons et sont soumis à une pression anthropique forte est notamment fondamental pour maintenir le potentiel de renouvellement des stocks halieutiques. La fonction de nurseries de ces habitats est de plus en plus prise en compte dans la définition des zones sensibles qui font l'objet de mesures particulières de conservation et de restauration, notamment aux Etats Unis (Anonyme, 1996). En France, un rapport du Ministère de l'Agriculture et de la Pêche sur l'exercice de la pêche dans la zone côtière (Bolopion *et al.*, 2000) confirme l'objectif de protection des "espaces de grand intérêt halieutique (estuaires, frayères, nurseries)" sur le littoral. De plus, la directive cadre sur l'eau va institutionnaliser, au niveau européen, l'utilisation d'indicateurs prenant en compte les poissons pour le suivi de la qualité des eaux estuariennes, avec pour objectif la restauration d'une qualité satisfaisante et d'un bon état écologique de ces systèmes à l'horizon 2015.

Beaucoup de travaux scientifiques ont été menés afin d'identifier les habitats halieutiques essentiels en secteurs côtiers et estuariens, de mieux connaître leur fonctionnement et de suivre leur qualité. Ces travaux ont notamment été réalisés dans le but d'analyser les conséquences des perturbations anthropiques sur le renouvellement des ressources qui dépendent de ces habitats. Ce

mémoire a pour objectif de présenter les avancées réalisées dans ces domaines. S'il tente de réaliser une revue bibliographique internationale sur cette thématique, il se base avant tout sur les études menées sur les nourriceries côtières et estuariennes de Manche Est et du golfe de Gascogne, études auxquelles j'ai participé depuis 1996. Ces travaux ont porté essentiellement sur la sole *Solea solea*, même si d'autres espèces ont aussi été prises en considération. En effet, il s'agit d'un modèle particulièrement bien adapté à l'étude des nourriceries côtières et estuariennes : au cours de la phase de croissance au stade juvénile, la sole dépend de ces habitats (Dorel *et al.*, 1991) et en est l'une des composantes faunistiques les plus fréquentes (Guérault *et al.* 1996 ; Morin *et al.*, 1999) sur ces côtes. Il s'agit de plus d'une espèce clé des pêcheries avec près de 10000 t de débarquements pour 100 millions d'euros de chiffre d'affaire par an pour ces deux secteurs (Anonyme, 2003). Le suivi de ces deux populations montre par ailleurs que si la situation ne suscite pas d'inquiétudes en Manche Est malgré un fort niveau d'exploitation (Anonyme, 2003), il n'en va pas de même dans le golfe de Gascogne où la surexploitation de cette ressource est avérée avec un déclin important des captures au cours des années récentes (Anonyme, 2003). L'intérêt de la sole comme modèle d'étude et son importance économique ont donc conduit à s'intéresser aux facteurs environnementaux susceptibles d'affecter le renouvellement de cette ressource, avant de généraliser les acquis à l'ensemble des espèces dépendantes des habitats côtiers et estuariens au stade juvénile.

Deux thèmes principaux sont abordés : l'identification quantitative des nourriceries et l'estimation de leur qualité. Les connaissances acquises sur le rôle des habitats côtiers et estuariens pour le renouvellement des ressources ainsi que sur les conséquences écologiques de l'altération quantitative et qualitative de ces secteurs sont présentées, tout comme les perspectives offertes par ces travaux pour le suivi et la protection de ces habitats et de leurs fonctionnalités.

1. Les nourriceries côtières dans le cycle de vie

1.1. Exemple de la sole

En milieu tempéré, de nombreuses espèces dépendant de nourriceries côtières et estuariennes ont un cycle de vie assez similaire. L'exemple de la sole sur le littoral de Manche Est et du golfe de Gascogne permet de décrire ce cycle qui se caractérise par les étapes suivantes (fig. 1) :

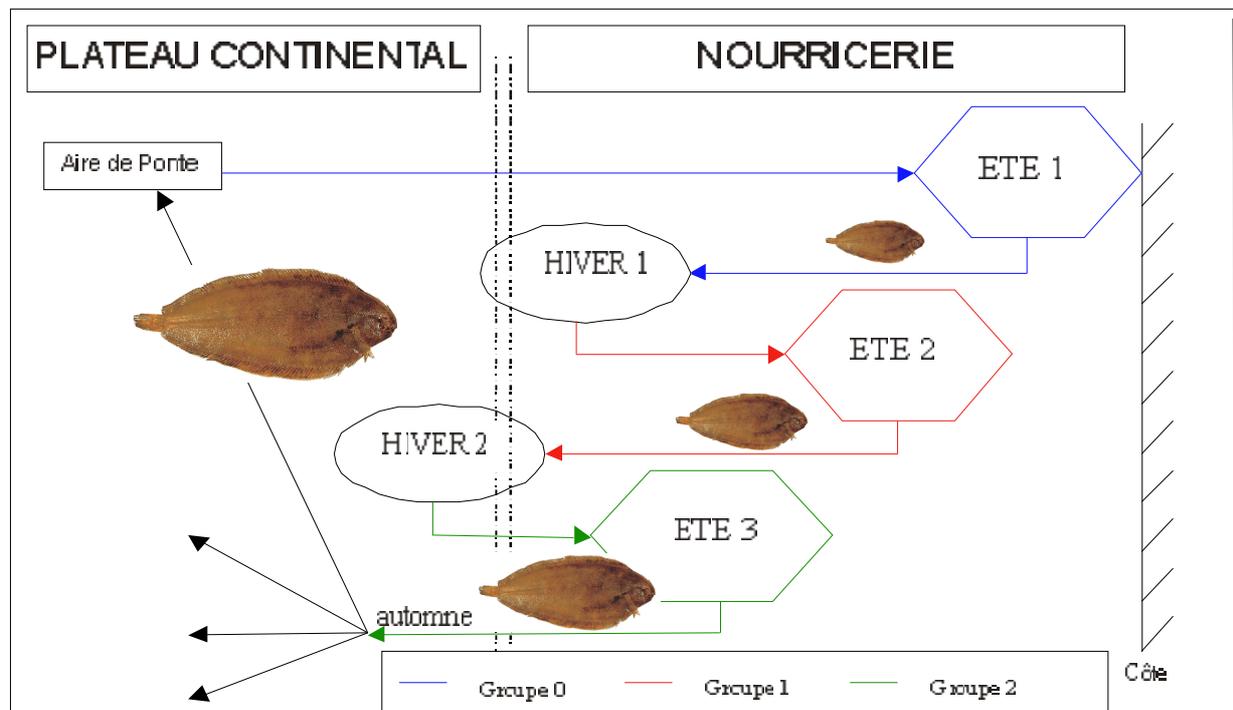


Figure 1 : Schéma général du cycle de vie de la sole dans le golfe de Gascogne (Holley, 2002)

1.1.1. Ponte et dérive larvaire

Pour la sole, la ponte se déroule en début d'année, la période variant en fonction de la latitude : de janvier à avril dans le golfe de Gascogne (Koutsikopoulos, 1991 ; Amara, 1995) et de février à fin juin en Manche Est (Anonyme, 1993). La ponte a lieu sur des zones de frayères situées au large dans le golfe de Gascogne (Koutsikopoulos, 1991) et relativement près des côtes en Manche Est (Anonyme, 1993).

Les œufs, puis les larves sont transportés passivement tout d'abord, de par la circulation hydrodynamique (Koutsikopoulos *et al.*, 1989a ; Amara *et al.*, 1993 ; Amara, 1995), puis activement du fait d'un comportement tidal dans les derniers stades de développement, avant passage à la vie benthique (Marchand, 1988 ; Marchand & Masson, 1989 ; Marchand, 1991 ; Grioche *et al.*, 2001). Cette phase pélagique dure environ un mois dans le golfe de Gascogne (Amara *et al.*, 1994 ; Amara, 1995), la durée diminuant au cours de la saison de ponte ; elle est un peu plus longue en Manche Est, de l'ordre de six semaines (Anonyme, 1993). La métamorphose marque ensuite la fin de la phase pélagique et le passage à la vie benthique et au stade juvénile (Marchand, 1992 ; Amara, 1995).

Dans le golfe de Gascogne, Koutsikopoulos (1991) a mis en évidence l'absence de juvéniles de sole à l'extérieur des secteurs côtiers et estuariens, émettant l'hypothèse que seuls les individus qui se métamorphosent sur ces secteurs survivent ; le recrutement est donc assuré par la fraction des stades pélagiques qui atteint les côtes. Du fait que la circulation hydrodynamique n'engendre pas d'advection systématique vers la côte, cette fraction est faible (Koutsikopoulos, 1991), malgré les mécanismes actifs et le comportement tidal qui favorisent ce transport pour les derniers stades de la vie pélagique (Ramzi *et al.*, 2001ab). Amara (1995) émet toutefois l'hypothèse que, dans les premiers stades de la vie benthique, les juvéniles pourraient maintenir ce comportement tidal, afin d'atteindre les nourriceries, et augmenter ainsi partiellement la proportion de survivants. En Manche Est, les connaissances générales sur la circulation résiduelle des eaux (Salomon & Breton, 1991) laissent à penser que les frayères, plus côtières, n'alimentent pas les secteurs de nourricerie les plus proches mais d'autres zones situées à l'est des zones de ponte (Anonyme, 1993), même si ce phénomène est limité par la circulation tidale des larves (Grioche *et al.*, 2001).

1.1.2. Croissance des juvéniles sur des nourriceries côtières et estuariennes

A l'issue de la métamorphose, les juvéniles de sole séjournent donc sur les nourriceries côtières et estuariennes, et exclusivement sur ces secteurs (Koutsikopoulos, 1991), durant leurs deux ou trois premières années de vie, c'est à dire jusqu'à leur maturité sexuelle (Koutsikopoulos *et al.*, 1989a ; Millner & Whiting, 1990 ; Dorel *et al.*, 1991 ; Rogers, 1992). Ils y trouvent en effet des conditions favorables à leur croissance et à leur survie (Blaber & Blaber, 1980 ; Gibson, 1994) : une température plus élevée (McPherson & Duarte, 1991), de fortes disponibilités alimentaires (Riley *et al.*, 1981 ; Miller *et al.*, 1984) et une protection relative contre la prédation (Mc Erlean *et al.*, 1973 ; Riley *et al.*, 1981 ; Ruiz *et al.*, 1993). La nourriture des juvéniles varie au cours de cette phase de croissance : de la meiofaune épibenthique tout d'abord durant une courte période en fin de métamorphose puis des proies benthiques (polychètes et bivalves essentiellement) de taille de plus en plus importante au cours de leur vie sur les nourriceries (Marchand, 1992 ; Rogers, 1992 ; Amara *et al.*, 2001 ; Darnaude *et al.*, 2001).

Durant cette phase de croissance, la répartition spatiale des juvéniles est caractérisée par des mouvements liés à l'âge et à la saison dans le golfe de Gascogne (fig. 1) : Au cours des trois années successives de vie sur les nourriceries, les juvéniles sortent du secteur le plus côtier et se dispersent (Koutsikopoulos, 1991 ; Dorel *et al.*, 1991). Par ailleurs, ces juvéniles remontent vers la côte en été, quand l'environnement est favorable à leur croissance, et migrent en hiver vers des secteurs plus profonds, où les conditions hydrologiques sont plus stables. L'éloignement progressif des individus des secteurs côtiers et estuariens quand ils grandissent se vérifie en Manche Est (Morin *et al.*, 1999) mais il semble par contre que les migrations hivernales y soient peu marquées (Riou, 1999).

1.1.3. Vie adulte sur le plateau continental

A maturité, les jeunes adultes provenant des aires de nourriceries s'éloignent du milieu côtier et se dispersent sur le plateau continental. Durant cette phase se produit un mélange de cohortes des nourriceries voisines. Lors de la période de ponte, au cours de laquelle les adultes se concentrent, une frayère peut donc être composée d'individus en provenance de différentes nourriceries dont les

contributions respectives ne sont pas connues (Koutsikopoulos, 1991 ; Anonyme, 1993 ; Koutsikopoulos *et al.*, 1995ab).

1.2. Généralisation, comparaison avec d'autres espèces

Même s'il faut bien sûr retenir qu'un certain nombre d'espèces d'intérêt halieutique ne sont pas tributaires de nourriceries côtières et estuariennes, le cycle de vie de la sole est représentatif de celui des nombreuses espèces des milieux tempérés colonisant le plateau continental à l'âge adulte mais dépendant de ces habitats. On retrouve par exemple un cycle similaire pour la plie *Pleuronectes platessa*, même si la vie larvaire pélagique est plus longue pour cette espèce (Van der Veer *et al.*, 1990 ; Anonyme, 1993), ainsi que pour la limande *Limanda limanda* (Bolle *et al.*, 1994) et d'autres poissons plats (Krygier & Percy, 1986 ; Shi *et al.*, 1997). Ces mécanismes ne sont d'ailleurs pas spécifiques aux poissons plats et d'autres espèces comme le merlan *Merlangius merlangus* (Anonyme, 1993 ; Carpentier, 1995), le bar *Dicentrarchus labrax* (Claridge & Potter, 1983 ; Anonyme, 1993) et le rouget (Guérault *et al.*, 1996) présentent cette même dépendance.

Il n'est toutefois pas possible de généraliser ce cycle à toutes les poissons du plateau dépendants des estuaires même s'il est commun à un grand nombre d'espèces tempérées froides et subarctiques des deux hémisphères (Wheeler, 1988 ; Whitehead *et al.*, 1986 ; Koubbi *et al.*, 2000) dont l'abondance et l'intérêt halieutique sont considérables sous nos latitudes. Les espèces tempérées chaudes, dont la répartition biogéographique est plus méridionale, comme le céteau *Dicologlossa cuneata*, espèce commerciale dans le golfe de Gascogne, peuvent présenter une même dépendance vis à vis des habitats côtiers et estuariens mais leur cycle de vie est inversé, avec des pontes estivales et une première phase de croissance des juvéniles sur les nourriceries en période hivernale (Forest, 1975 ; Lagardère, 1982).

1.3. Le rôle primordial de la phase de croissance sur les nourriceries

Bien qu'il existe des disparités entre les espèces dans le cycle de vie et sa saisonnalité, la durée des différentes phases, les habitats préférentiels et la distribution spatiale des cohortes, le cycle de la sole est représentatif de celui d'un grand nombre d'autres espèces du plateau continental qui dépendent de nourriceries côtières et estuariennes durant la phase de croissance qui précède leur maturité. A partir de cet exemple, il est possible de déterminer l'importance des différentes phases de la vie pour le renouvellement des ressources :

1.3.1. Ponte et dérive larvaire, sources de variabilité du recrutement

La mortalité des œufs et larves, très liée aux fluctuations hydroclimatiques, est considérée comme la principale cause de la variabilité du recrutement (Cushing, 1995 ; Werner *et al.*, 1997 ; Van der Veer *et al.*, 2000a). Au cours de cette phase très aléatoire du cycle de vie, durant laquelle la mortalité est extrêmement élevée, la survie dépend de paramètres (Bakun, 1996) liés à l'hydrodynamisme (circulation favorisant le transport des larves vers des habitats favorables à la croissance des juvéniles et permettant leur maintien dans ces secteurs), et l'hydrologie (enrichissement des eaux permettant l'alimentation des larves). Différents facteurs influant sur la mortalité se conjuguent au cours de cette phase pélagique (Van der Veer *et al.*, 2000a) : mortalité et prédation sur les œufs ; conditions nutritionnelles des larves (Beaugrand *et al.*, 2003), croissance larvaire (Fonds, 1979), mortalité naturelle et prédation sur les larves, transport vers un secteur non favorable à la vie benthique après métamorphose (Koutsikopoulos *et al.*, 1989a).

L'influence de l'hydroclimat sur les premiers stades de vie détermine donc les fluctuations du recrutement (Cushing, 1995) et conditionne aussi la réponse des populations aux changements climatiques à moyen et long terme (Ottersen *et al.*, 2001 ; Stebbing *et al.*, 2002 ; Beaugrand *et al.*, 2003 ; Brander *et al.*, 2003). Il est donc nécessaire de prendre cette variabilité en compte dans la dynamique et la gestion des ressources halieutiques (Horwood *et al.*, 2000). A cette fin, la recherche développe d'ailleurs des outils de prévisions de ces fluctuations (Allain *et al.*, 2003). Cependant, si l'on fait abstraction de l'influence à long terme des activités anthropiques sur le réchauffement

climatique (Kerr, 2004 ; King, 2004), il n'est pas possible d'exercer un contrôle sur cette phase et donc de gérer ces fluctuations mais seulement de les prendre en compte et d'essayer de les prédire.

1.3.2. Croissance sur les nourriceries et capacité d'acceptation du milieu

Deux facteurs permettent de comprendre le rôle essentiel joué par les nourriceries côtières et estuariennes dans le cycle de vie de ces espèces (Lenanton & Potter, 1987) :

- Aucun juvénile n'est trouvé à l'extérieur de ces secteurs pour la sole dans le golfe de Gascogne (Koutsikopoulos *et al.*, 1989). Les conditions favorables à la croissance et à la survie des juvéniles rencontrées sur ces habitats (Gibson, 1994), et notamment la température plus élevée, les fortes disponibilités alimentaires et une protection relative contre les prédateurs, sont en effet essentielles pour le développement des jeunes poissons (Miller *et al.*, 1984).

- Tous les adultes qui colonisent le plateau où un grand nombre de ces espèces sont exploitées et constituent une part importante des captures (Goinard, 1993 ; Bessineton *et al.*, 1994) sont passés au stade juvénile par ces secteurs de nourriceries. Ces espèces sont donc dépendantes des habitats côtiers et estuariens (Lenanton & Potter, 1987).

Le caractère essentiel de cette écophase conduit à supposer que, même si la variabilité du recrutement est essentiellement occasionnée par les fluctuations hydroclimatiques au cours de la phase larvaire (Van der Veer *et al.*, 2000a), la capacité d'acceptation des nourriceries peut contrôler le nombre de juvéniles parvenant à maturité. Un ensemble de constats confirme cette hypothèse : l'absence de corrélation systématique entre le nombre d'œufs et larves et l'abondance des recrues (Bradford, 1992 ; Rooper *et al.*, 2004), l'existence d'une relation directe entre la taille d'une nourricerie et le nombre de juvéniles qu'elle produit (Rijnsdorp *et al.*, 1992 ; Shmitt & Holbrook, 2000), la relation entre les variations interannuelles de nourriture sur les nourriceries et l'abondance de juvéniles (Fujii & Noguchi, 1995), la densité-dépendance de la répartition spatiale des juvéniles sur les nourriceries (Riou, 1999), la relation entre la densité et la survie, en lien avec les disponibilités alimentaires et la prédation (Nash & Geffen, 2000) ainsi que la relation négative entre le degré de dépendance à un habitat restreint et la variabilité du recrutement (Iles & Beverton, 2000 ; Rooper *et al.*, 2004). La variabilité engendrée par les fluctuations hydroclimatiques est donc régulée *a posteriori* par la capacité d'accueil des nourriceries.

Ce mécanisme permet de comprendre que la dégradation et la destruction de ces habitats halieutiques essentiels sont l'une des principales causes de diminution ou d'extinction des espèces marines (Turner & Boesch, 1987 ; Gibson, 1994 ; Hall, 1998 ; Jones *et al.*, 2002).

1.3.3. Vie adulte, relation ressources-pêcheurs et taille du stock

Plus dispersées sur le plateau continental, où le milieu est moins sujet aux variations environnementales et la pression anthropique autre que la pêche beaucoup plus faible, les adultes de ces espèces sont moins sensibles aux conditions d'habitat que les juvéniles. A ce stade, la gestion des ressources halieutiques passe essentiellement par un contrôle de l'effort de pêche et des captures (Steele & Hoagland, 2003) ainsi que de l'accès aux ressources (Zeller & Russ, 2004). La pêche peut en effet entraîner une réduction considérable des stocks (Myers & Worm, 2003) et donc de la biomasse féconde et par voie de conséquence affecter le recrutement. Même si cette relation n'est pas linéaire, la diminution de cette biomasse en dessous d'un certain seuil, difficilement quantifiable, peut entraîner un effondrement du recrutement (Muradian, 2001).

En conclusion, en corollaire aux travaux menés en halieutique pour gérer les ressources au regard de la pression de pêche et aux innovations réalisées pour prendre en compte les fluctuations du recrutement liées à l'hydroclimat, il est essentiel de maintenir la capacité du milieu à soutenir la production de ces ressources, ce qui passe par le maintien de la capacité et de la fonctionnalité des nourriceries. Ce constat permet de comprendre l'intérêt des travaux scientifiques menés afin d'identifier les habitats halieutiques essentiels en secteur côtier et estuarien, de mieux connaître leur fonctionnement et de suivre leur qualité.

2. Premières approches sur l'analyse des nourriceries

le constat d'un déficit de connaissances

Suite à une demande institutionnelle, Le Pape *et al.* (1996) ont effectué un diagnostic écologique sur la fonction d'habitat halieutique essentiel jouée par des secteurs de la baie de Seine sur lesquels des demandes d'extraction de granulats marins (sables et graviers) avaient été déposées par des industriels. Si cette approche a permis de démontrer que les zones potentielles d'extraction étaient suffisamment éloignées de la côte et des estuaires pour ne pas être essentielles de par leur fonction de nourricerie, elle a surtout mis en évidence les lacunes de la connaissance sur ces habitats sur le littoral français et la nécessité de recherches plus amont afin de mieux les décrire et d'améliorer les avis rendus sur ce type de questions. Ce constat a ensuite été renforcé par les travaux menés dans le cadre des études préalables à l'extension du port du Havre (Morin *et al.*, 1999). Si la fonction de nourricerie jouée par cet estuaire a été démontrée dans ce cadre, il n'était pas possible de se prononcer de façon quantitative sur l'importance de cet écosystème pour le renouvellement des ressources halieutiques de Manche Est.

A la fin des années 90, la communauté scientifique française achevait une période au cours de laquelle elle avait fortement contribué à l'avancée de la connaissance sur le déterminisme du recrutement et la fonction de nourricerie jouée par les habitats côtiers et estuariens (Lagardère, 1987 ; Marchand, 1988 ; Marchand & Masson, 1989 ; Koutsikopoulos *et al.*, 1989a ; Dorel *et al.*, 1991 ; Koutsikopoulos, 1991 ; Koutsikopoulos *et al.*, 1991 ; Marchand, 1991 ; Amara *et al.*, 1994 ; Amara, 1995 ; Koutsikopoulos *et al.*, 1995ab ; Amara *et al.*, 2000). Le schéma désormais admis, pour un nombre conséquent d'espèces, de frayères situées au large avec dérive des œufs et larves vers la côte et colonisation de nourriceries côtières a été établi à cette époque (revue de Van der Veer *et al.*, 2000a). Au cours de cette période, des travaux portaient déjà sur des analyses quantitatives de la capacité d'acceptation de différentes nourriceries (Rijnsdorp *et al.*, 1992 ; Rogers & Millner, 1996) et les problèmes posés par l'altération de leur qualité (Koutsikopoulos *et al.*, 1989b, Gibson, 1994). Toutefois, ils restaient embryonnaires, notamment en France, et ne permettaient pas de déboucher sur un diagnostic utilisable pour la gestion des habitats et des ressources, en dehors de considérations générales de précaution. Le constat de connaissances trop parcellaires pour répondre à la demande sociale croissante en matière d'aménagement de la bande côtière sur des problématiques liées aux ressources halieutiques a amené à développer un nouveau volet de projets scientifiques à cette fin. Les acquis de ces projets, menés en Manche Est et dans le golfe de Gascogne, et portant sur l'identification quantitative de ces habitats et le développement d'indicateurs pour le suivi de leur qualité, sont présentés dans ce mémoire.

3. Des campagnes scientifiques automnales avec un chalut à perche

Une base de travail standardisée pour l'étude des nourriceries

La majorité des travaux d'écologie halieutique menés sur les nourriceries côtières et, plus généralement, sur l'étude des poissons benthiques, est basée sur des campagnes réalisées avec un chalut à perche. C'est notamment le cas pour les études portant sur les poissons plats et la macrofaune suprabenthique associée comme, par exemple, les travaux menés depuis plusieurs décennies sur les nourriceries côtières de mer du Nord (Van der Veer *et al.*, 1990), du pourtour des îles britanniques (Riley *et al.*, 1981 ; Rogers, 1992) et des côtes est (Miller *et al.*, 1984), ouest (Shi *et al.*, 1997) et sud (Jones *et al.*, 2002) des Etats Unis. Ce type d'engin, dont l'ouverture verticale est faible mais dont la capturabilité est supérieure à celle des chaluts à panneaux pour les espèces très inféodées au fond, est en effet adapté à l'analyse quantitative du suprabenthos et notamment des poissons benthiques. L'utilisation généralisée du chalut à perche a d'ailleurs conduit à la création d'un groupe de travail du CIEM dans le but d'exploiter communément les données acquises lors de ces campagnes (Anonyme, 1999).

Ce procédé est utilisé depuis le début des années 80 sur les côtes françaises de Manche Est (fig. 2 ; Mesnil, 1983 ; Riou, 1999) et du golfe de Gascogne (fig. 3 ; Koutsikopoulos, 1991 ; Guéroult *et al.*, 1996) pour des campagnes portant sur l'inventaire des ressources dans le domaine côtier et le déterminisme du recrutement. Les travaux menés sur l'identification quantitative des nourriceries et le

suivi de leur qualité depuis le milieu des années 1990 sont le prolongement de ces études antérieures dont ils utilisent les acquis, poursuivent les séries de campagnes et exploitent les données sur deux décennies.

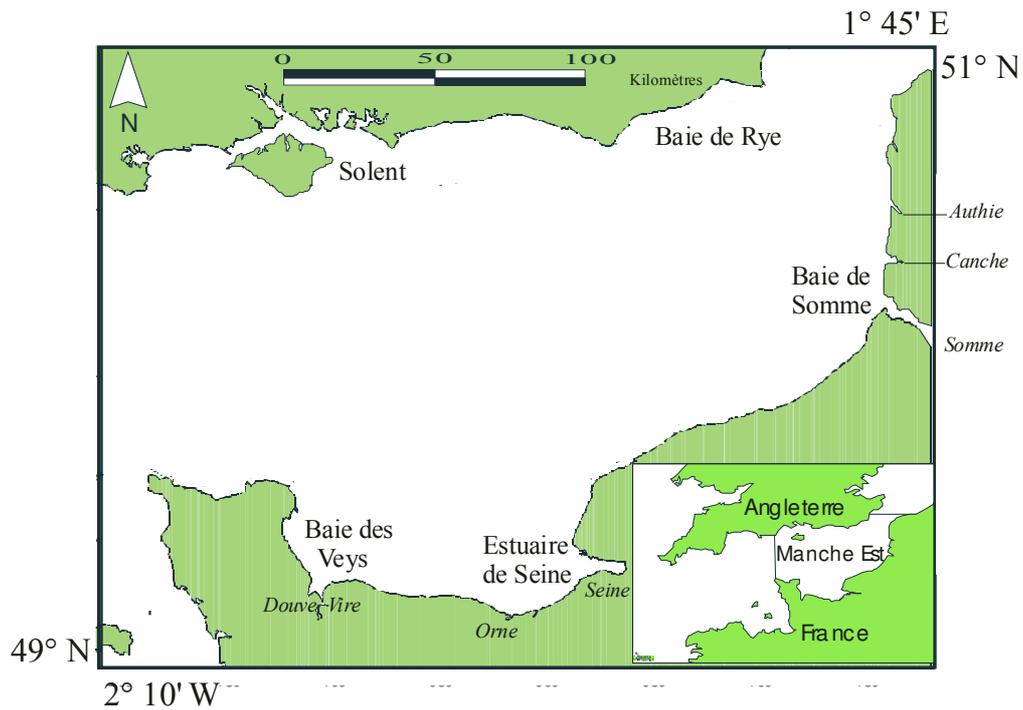


Figure 2 : Carte de la Manche Est avec les principaux fleuves ainsi que les baies et estuaires identifiés comme nourriceries

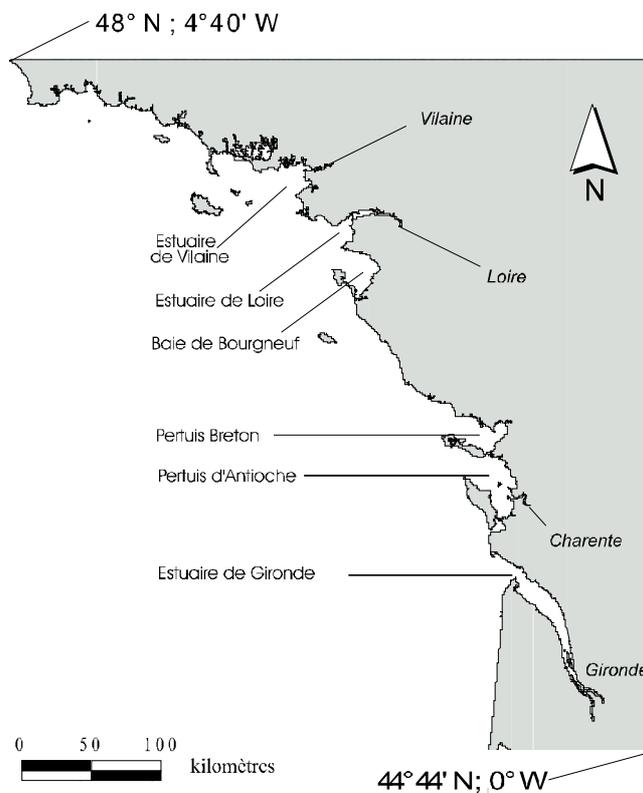


Figure 3 : Carte du Golfe de Gascogne avec les principaux fleuves ainsi que les baies et estuaires identifiés comme nourriceries

Sur ces deux façades (Manche Est, fig. 2 et golfe de Gascogne, fig. 3), des études préliminaires, menées sur des sites pilotes de nourriceries, ont permis d'analyser le cycle de vie et les fluctuations saisonnières de la répartition spatiale des juvéniles (Morin *et al.*, 1999 ; Riou, 1999 ; Koutsikopoulos, 1991 ; Dorel *et al.*, 1991). Parvenir à des analyses quantitatives sur l'ensemble des secteurs côtiers et estuariens à l'échelle de ces deux façades, en tenant compte de la variabilité interannuelle des conditions environnementales et du recrutement, nécessite des campagnes de chalutage de plusieurs semaines répétées sur plusieurs années. Cette exigence n'est pas compatible avec des études saisonnières et c'est la raison pour laquelle les acquis des études préliminaires ont permis de cibler la période d'étude la plus appropriée. Le début d'automne a été choisi car il correspond à la fin de la période estivale de croissance en secteur côtier, avant la migration des juvéniles vers des secteurs plus profonds pour l'hiver. A cette période, ces juvéniles sont concentrés sur les nourriceries et les densités estimées sont représentatives de l'ensemble de la période productive (Dorel *et al.*, 1991 ; Riou, 1999). De plus, après un été de croissance, les juvéniles nés dans l'année sont suffisamment grands pour que les problèmes liés à la sélectivité du chalut soient faibles en utilisant un maillage approprié aux évaluations scientifiques (Riou *et al.*, 2001). A cette période, à l'issue de la saison estivale de croissance sur les nourriceries, il est possible d'obtenir une estimation satisfaisante de la densité de juvéniles par groupe d'âge et donc un indice d'abondance annuel des individus nés dans l'année et de ceux de l'année précédente (Guérault *et al.*, 1996). Par ailleurs, échantillonner à cette saison permet d'utiliser la taille de ces juvéniles comme indicateur de croissance durant le premier été de vie ou, pour les animaux nés l'année précédente, au cours de leurs deux premières années.

Pour réaliser les travaux synthétisés dans ce mémoire sur les secteurs côtiers et estuariens de nourricerie, toutes les données collectées depuis le début des années 80 lors de missions automnales de chalutage à perche sur l'ensemble des côtes françaises et anglaises de Manche Est et sur les côtes françaises du golfe de Gascogne ont donc été collectées. De plus, de nouvelles campagnes ont été réalisées à cette saison sur ces deux façades. Au total, plus de 6000 traits de chalut à perche réalisés en début d'automne entre 1981 et 2003 lors de missions scientifiques dans des secteurs côtiers et estuariens ont été pris en considération.

En Manche Est et dans le golfe de Gascogne, les campagnes menées depuis le début des années 1980 utilisent principalement un chalut à perche de 3 mètres avec un maillage de 20 mm étiré, c'est à dire un engin permettant l'évaluation des densités de juvéniles (Guérault *et al.*, 1996 ; Riou *et al.*, 2001 ; Le Pape *et al.*, 2003a). En Manche Est, où d'autres engins ont été utilisés, et notamment un chalut à perche plus petit, des travaux d'intercalibration ont permis de corriger les abondances obtenues pour les juvéniles de poissons plats et de les standardiser (Riou, 1999). Ces campagnes respectent, sur chaque site côtier ou estuarien, un plan d'échantillonnage stratifié en fonction de la bathymétrie (de la côte, sans couvrir les très petits fonds inaccessibles aux navires, jusqu'à l'isobathe des 20 m environ), de la couverture sédimentaire et, pour les secteurs estuariens, de la localisation par rapport à l'embouchure du fleuve. Chaque trait de chalut dure environ 15 minutes et couvre approximativement 5000 m². Le mode opératoire, détaillé par Désaunay et Guérault (2002), est donc standardisé (Riou, 1999 ; Riou *et al.*, 2001 ; Guérault *et al.*, 1996 ; Le Pape *et al.*, 2003a).

Au cours de ces campagnes, la position géographique de chaque trait de chalut permet d'y associer *a posteriori* une bathymétrie et un type de structure sédimentaire (Riou *et al.*, 2001 ; Le Pape *et al.*, 2003a). Par ailleurs, tous les poissons, ainsi que les invertébrés commerciaux sont déterminés et comptés et les poissons sont mesurés (Guérault *et al.*, 1996 ; Morin *et al.*, 1999). Pour les poissons plats faisant l'objet d'étude spécifique (la sole dans le golfe de Gascogne, la sole et la plie en Manche Est), des clés taille-âge sont ensuite établies à partir de la lecture des otolithes (Christensen, 1964) afin de ventiler les captures par groupe d'âge. Il est donc possible, à partir de ces données, de réaliser des études sur les variations spatio-temporelles des juvéniles de poissons plats sur les nourriceries. De plus, dans le golfe de Gascogne, ces données sont complétées depuis l'année 2000 par l'analyse exhaustive des peuplements chalutés (Désaunay, 2002) et des données équivalentes existent aussi sur l'estuaire de Seine (Morin *et al.*, 1999) et la baie de Somme. Ces données permettent d'analyser la relation entre les peuplements et la fonction de nourricerie sur ces habitats. Ces campagnes ont par ailleurs permis de prélever des échantillons de juvéniles de poissons plats, et notamment de sole, pour des analyses sur des paramètres mesurables à l'échelle de l'individu (niveau de contamination, performances de croissance, état nutritionnel, niveau trophique, indices de condition).

4. Identification quantitative des nourriceries côtières

4.1. Des habitats dynamiques

(Le Pape *et al.* 2003 b&c)

Les secteurs estuariens sont particulièrement favorables à la croissance des juvéniles pour de nombreuses espèces et constituent des nourriceries importantes (Miller *et al.*, 1984). C'est en comparant cette fonction sur différents systèmes estuariens du nord de l'Europe que Rijnsdorp *et al.* (1992) ont démontré que l'importance d'une nourricerie estuarienne pour les stocks de sole qui peuplent le plateau, mesurée par le nombre de juvéniles produits, est proportionnelle à sa surface. Du fait que la capacité d'acceptation des nourriceries peut contrôler le nombre de juvéniles parvenant à maturité (Gibson, 1994 ; Iles & Beverton, 2000), les plus grands estuaires apportent la plus forte contribution au renouvellement des populations.

Si l'on considère un estuaire, l'étendue de son panache varie au cours des saisons mais aussi selon les années en fonction des conditions climatiques et du régime hydraulique du fleuve qui s'y déverse. Les résultats de Rijnsdorp *et al.* (1992) conduisent donc à s'interroger sur l'influence éventuelle, à l'échelle d'un estuaire, des fluctuations du débit fluvial et de l'étendue du panache sur le nombre de juvéniles de poissons plats, et en particulier de sole, qu'il est susceptible de produire.

Une série chronologique de données de chalutage à perche issue de campagnes réalisées en baie de Vilaine (fig. 3) a été utilisée pour étudier cette influence éventuelle à l'échelle d'une nourricerie estuarienne. Ce site, dont l'intérêt comme nourricerie de sole a été démontré (Koutsikopoulos, 1989a), fait en effet l'objet d'un suivi annuel automnal quasi-systématique depuis 1981. Une première phase du travail a permis de déterminer la période de l'année pendant laquelle le débit de la Vilaine est susceptible d'influencer le recrutement de la sole. La relation entre les fluctuations interannuelles du débit à cette période et la répartition spatiale ainsi que la densité de juvéniles de sole a ensuite pu être étudiée :

4.1.1. Typologie des débits de la Vilaine - lien possible avec le recrutement de la sole

Le débit de la Vilaine présente de larges variations saisonnières, avec un étiage estival marqué par des débits très faibles et peu variables et une période de crue, d'octobre à mai, au cours de laquelle la variabilité interannuelle est forte (fig. 4).

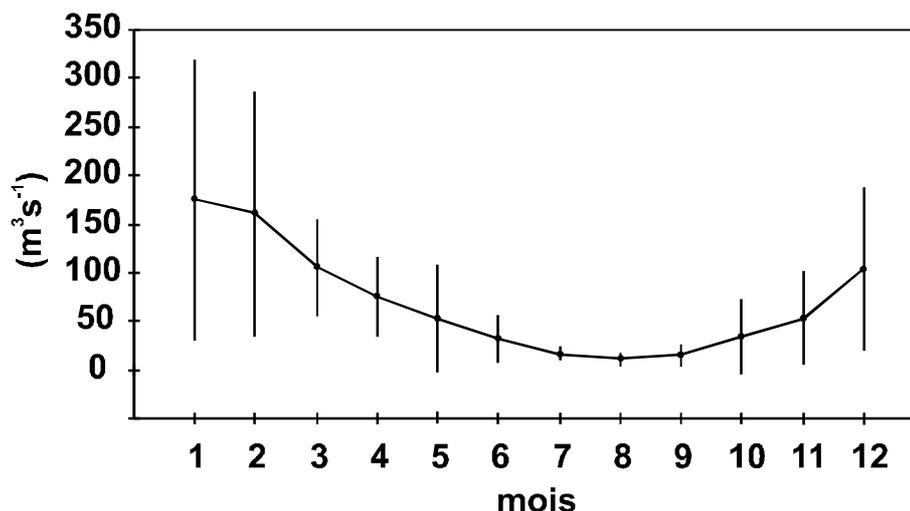


Figure 4 : Valeur moyenne et écart-type du débit mensuel de la Vilaine de 1980 à 1997

En tenant compte de cette saisonnalité et du cycle de vie de la sole, il est possible de déterminer la période de l'année au cours de laquelle le débit de la Vilaine est susceptible d'influencer sur le recrutement :

- Dans le golfe de Gascogne, Puillat *et al.* (2003) ont démontré que les structures hydrologiques sur le plateau sont influencées par les conditions météorologiques, et

notamment le débit des fleuves, et que la période à prendre en compte pour expliquer ces structures est d'environ quatre à six mois.

- Seules les périodes de crues occasionnent un panache estuarien dans la baie de Vilaine (Chapelle *et al.*, 1994), là où sont localisées les nourriceries (Dorel *et al.*, 1991).
- La période à laquelle la cohorte de recrues est la plus sensible à l'habitat benthique suit leur arrivée sur ces secteurs. Ces jeunes stades sont en effet les plus fragiles, ceux pour lesquels les besoins énergétiques sont maximaux, les stress liés à l'environnement les plus forts (Koutsikopoulos *et al.*, 1989b) et les mortalités les plus élevées (Phil, 1990).

L'influence éventuelle du débit de la Vilaine sur les variations interannuelles du recrutement de la sole a donc été testée en prenant en compte le débit moyen de ce fleuve de janvier à mai, c'est à dire au cours de la période de crue qui précède l'arrivée des larves sur les nourriceries (avril à juin ; Marchand, 1991 ; Amara *et al.*, 2000). La première partie de la période de forts apports d'eau douce (octobre – décembre) est considérée comme trop précoce par rapport à la sédentarisation des juvéniles pour être prise en compte et la période d'étiage, au cours de laquelle le débit de la Vilaine est trop faible pour occasionner un panache en baie de Vilaine, débute en juin.

4.1.2. Fluctuations du débit de la Vilaine et fonction de nourricerie

L'influence du débit de la Vilaine sur les variations interannuelles de la répartition spatiale des juvéniles de sole et de leur abondance a donc été analysée en mettant en relation le débit fluvial moyen de janvier à mai avec les données issues de campagnes de chalutage réalisés dans la baie en début d'automne. Comme cela est expliqué précédemment (cf. 3.), les données recueillies à cette saison permettent d'obtenir une image satisfaisante de la répartition spatiale des juvéniles au cours de la période productive et d'estimer au mieux leur abondance.

Afin d'analyser la répartition spatiale des juvéniles de sole nés dans l'année en baie de Vilaine, les densités chalutées ont été interpolées puis les cartes annuelles de répartitions comparées entre elles en tenant compte des différences de débit fluvial en début d'année (fig. 5) :

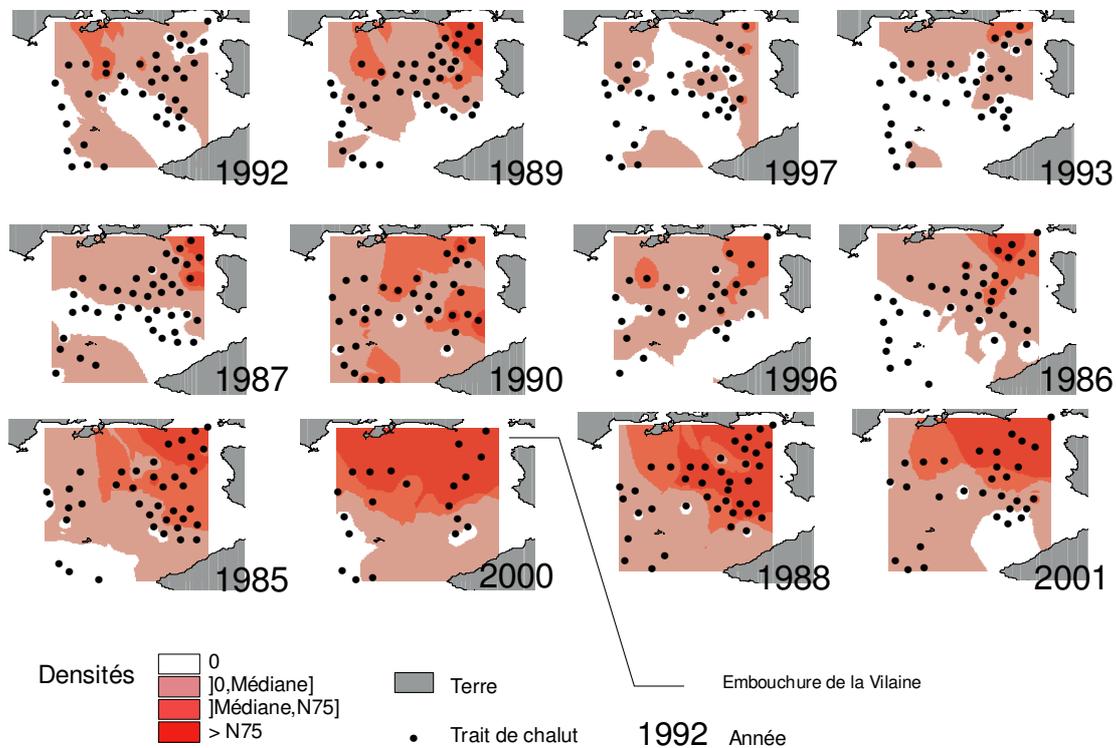


Figure 5 : Cartes interpolées de la répartition des juvéniles de sole de l'année en baie de Vilaine. Les années sont rangées de gauche à droite puis de haut en bas par ordre croissant de débit fluvial

Les densités de juvéniles de sole de l'année suivent généralement un gradient décroissant de l'embouchure de la Vilaine vers l'extérieur de la baie où elles deviennent très faibles voire nulles. Cette étude permet aussi d'observer que plus le début d'année est humide et plus la zone de nourricerie s'étend vers le large (fig. 5). Ce résultat a été validé par des corrélations significatives entre l'extension des surfaces couvertes par de fortes densités de juvéniles et le débit de la Vilaine de janvier à mai (Le Pape *et al.*, 2003b). Ces travaux concordent donc à démontrer que les conditions hydrologiques en début d'année déterminent la surface de la nourricerie de sole en baie de Vilaine, la zone couverte par des densités importantes de juvéniles de sole s'étendant proportionnellement au débit fluvial.

Ce résultat est confirmé par la relation significative entre l'estimation du nombre de juvéniles de sole nés dans l'année et le débit de la Vilaine de janvier à mai (Le Pape *et al.*, 2003b). Du fait que la zone couverte par des densités importantes de soles de l'année augmente avec le débit fluvial, l'abondance annuelle de juvéniles en baie de Vilaine est bien corrélée à la quantité d'eau douce qui parvient dans l'estuaire au cours de la période qui précède l'arrivée des larves à la côte. Une confirmation supplémentaire est obtenue à partir de la densité de juvéniles nés l'année précédente. Riley *et al.* (1981), Dorel *et al.* (1991) et Hanson (1996) démontrent que ces individus vivent dans des zones un peu plus profondes et sont donc plus facilement accessibles que les soles de l'année, ce qui permet d'obtenir une estimation plus fiable de leur abondance. L'abondance de juvéniles de ce groupe d'âge est corrélé positivement au débit de la Vilaine en début d'année précédente (fig. 6). Par conséquent, la variation interannuelle du recrutement à l'échelle de la baie de Vilaine dépend du débit de ce fleuve.

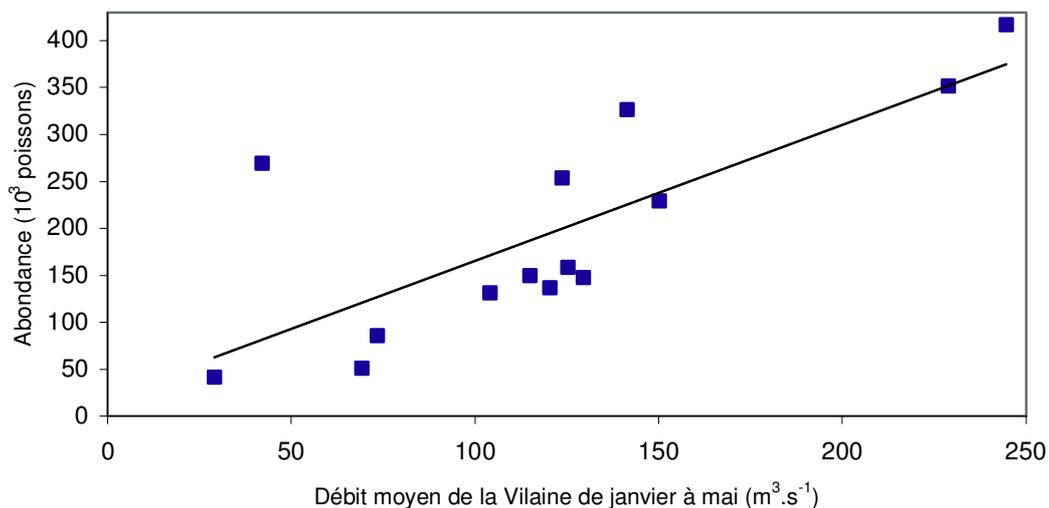


Figure 6 : Régression linéaire entre le débit de la Vilaine de janvier à mai et l'abondance de juvéniles de sole âgés de un an l'année suivante

Enfin, en utilisant les données des campagnes RESSGASC, qui couvrent la partie nord du plateau continental du golfe de Gascogne, la relation entre le débit des fleuves (Vilaine, Loire, Charente, Gironde ; fig. 3) et la densité annuelle de juvéniles de sole a été validée, bien qu'avec une corrélation plus limitée, à l'échelle du stock de sole du golfe de Gascogne (Le Pape *et al.*, 2003c).

4.1.3. Mécanismes possibles de l'influence du débit sur le recrutement

Différentes approches concordantes, couplant analyse spatiale et estimation d'abondance, ont permis de montrer une relation positive entre les fluctuations interannuelles du débit de la Vilaine, l'extension des nourriceries et le recrutement de la sole en baie de Vilaine. Préalablement, un certain nombre de travaux avaient déjà mis l'accent sur l'influence favorable du débit des fleuves sur le recrutement des ressources marines (Mérona & Gascuel, 1993; Lloret *et al.*, 2001 ; Quiñones & Montes, 2001 ; Kimmerer, 2002 ; de Graaf, 2003). Salen Picard *et al.* (2002) ont notamment démontré que le recrutement de la sole est lié positivement au débit du Rhône mais avec un décalage de plusieurs années. Dans le cas de la sole du golfe de Gascogne, plusieurs facteurs peuvent expliquer cette influence positive (Boehlert & Mundy, 1988) :

- D'une part, la stratification haline des eaux modifie la circulation hydrodynamique en milieu côtier. Parallèlement à l'évacuation des eaux dessalées de surface vers l'extérieur de la baie, un mouvement de compensation vers l'amont affecte les eaux salées situées au fond (Lazure & Salomon, 1991). Le transport essentiellement passif des larves depuis les frayères situées au large vers les nourriceries estuariennes (Koutsikopoulos *et al.*, 1991; Ramzi *et al.*, 2001ab) est favorisé par ce mouvement des eaux de fond vers l'amont, d'autant plus intense que le débit fluvial est important (North & Houde, 2001). De plus, la stratification haline facilite la métamorphose des larves de sole (Marchand, 1991) et l'extension des panaches vers le large limite d'autant la distance que les larves doivent parcourir depuis les frayères avant de se sédentariser.

- D'autre part, l'apport de matière organique par les fleuves est à l'origine du développement des peuplements benthiques (Cummings *et al.*, 2003) de polychètes et de bivalves, proies principales des juvéniles de sole (Costa & Bruxelles, 1989 ; Rogers, 1992 ; Marchand, 1991 ; Howell *et al.*, 1999). Le débit fluvial conditionne donc les disponibilités alimentaires des juvéniles de sole sur les nourriceries, c'est à dire la capacité de ce milieu à fournir un habitat favorable au développement de ces juvéniles (McConnaughey & Smith, 2000 ; Nash & Geffen, 2000 ; Phelan *et al.*, 2001). En utilisant des techniques isotopiques, Darnaude *et al.* (2004) ont pu tracer, dans le panache du Rhône, le devenir de la matière organique d'origine terrigène dans la chaîne alimentaire, depuis son assimilation par les polychètes dépositives jusqu'à son transfert aux juvéniles de sole. Ces résultats confirment l'importance de l'enrichissement d'origine terrigène dans la chaîne trophique qui aboutit à l'alimentation de ces juvéniles.

Le processus décrit par Darnaude *et al.* (2004) prend plusieurs années alors que la relation entre débit, surface de nourricerie et recrutement s'opère sans délai en baie de Vilaine et, plus généralement, dans le golfe de Gascogne. Toutefois, l'hypothèse d'un lien trophique lié à l'enrichissement d'origine terrigène sur les disponibilités alimentaires pour les juvéniles semble être le principal facteur permettant d'expliquer la relation obtenue et ce pour deux raisons :

- En baie de Vilaine, les fluctuations interannuelles des apports de larves sont faibles (Koutsikopoulos, 1991 ; Koutsikopoulos & Lacroix, 1992), et notamment inférieures aux variations d'abondance de juvéniles estimées *in situ* (Le Pape *et al.*, 2003b),
- La relation obtenue entre l'extension de la surface de nourricerie vers le large en début d'automne et le panache en début d'année incite à penser que ce lien trophique est plus important que l'influence du panache sur le transport des larves au printemps. En effet, ce dernier facteur ne devrait pas affecter à ce point, plusieurs mois après leur arrivée sur les nourriceries estuariennes, la répartition spatiale de juvéniles dotés de capacité natales.

En l'absence d'analyse des processus *in situ* il n'est toutefois pas possible d'être affirmatif sur ce point. C'est la raison pour laquelle des travaux spécifiques portant sur le lien trophique entre la faune benthique et les juvéniles de sole dès le début de la période estivale suivant leur installation sur les nourriceries sont en cours en baie de Vilaine.

4.1.4. Habitat de taille variable et influence sur le recrutement

Un ensemble de facteurs (Pihl *et al.*, 2000 ; Van der Veer *et al.*, 2000a) parmi lesquels l'influence des conditions hydroclimatiques sur la vie larvaire (Symonds & Rogers, 1995 ; Nielsen *et al.*, 1998 ; Chant *et al.*, 2000) et les phénomènes de régulation densité-dépendants liés à l'alimentation et à la prédation sur les nourriceries (Cowan *et al.*, 2000 ; Nash & Geffen, 2000), phénomènes éventuellement influencés par le régime fluvial (Salen-Picard *et al.*, 2002 ; travaux en baie de Vilaine), contrôlent le recrutement des poissons, et notamment des poissons plats. Ces facteurs diffèrent selon les sites et les espèces (Van der Veer *et al.*, 2000a) et notamment selon la latitude d'une population par rapport à l'aire de répartition de l'espèce (Philippart *et al.*, 1998). Il n'est donc pas possible d'édicter des règles générales sur le déterminisme du recrutement des poissons plats (Nash & Geffen, 2000).

En ce qui concerne la sole du golfe de Gascogne, la relation entre le débit fluvial et l'extension des nourriceries, et l'hypothèse trophique avancée pour expliquer ce processus, conduisent à penser que la régulation du recrutement au stade juvénile sur les nourriceries côtières est forte. Pour la plie de mer d'Irlande, Nash & Geffen (2000) sont aussi parvenus à la conclusion que le recrutement est contrôlé à ce stade. Ce constat pourrait expliquer la très faible variabilité du recrutement dans le golfe de Gascogne en comparaison aux stocks adjacents (Rijnsdorp *et al.*, 1992 ; Forest, 1995 ; Le Pape *et*

al., 2003b). Alors que la variabilité générée par les fluctuations hydroclimatiques au cours de la vie pélagique peut être très importante, il n'en va pas de même des variations liées aux processus de contrôle densité-dépendants sur les nourriceries (Van der Veer *et al.*, 2000a). Par conséquent, conformément à l'hypothèse de concentration de Iles & Beverton (2000), les stocks pour lesquels ce contrôle est fort présentent des fluctuations interannuelles plus faibles du recrutement (Rooper *et al.*, 2004).

Ces résultats conduisent à formuler deux conclusions sur les habitats côtiers et estuariens pour les juvéniles :

- Du fait que les nourriceries dépendent de conditions hydroclimatiques fluctuantes, telles que le débit des cours d'eau, leur capacité annuelle varie. La notion d'habitat est donc dynamique, notamment en ce qui concerne les nourriceries côtières et estuariennes de poissons.
- La relation entre les fluctuations d'extension des nourriceries et l'abondance de juvéniles illustre l'influence de la capacité d'acceptation de ces habitats sur le recrutement. En apportant une confirmation supplémentaire à l'hypothèse de concentration de Iles & Beverton (2000), ils mettent l'accent sur l'importance de préserver la capacité et la fonctionnalité des nourriceries pour maintenir le potentiel de renouvellement des stocks.

4.2. Méthodes d'identification quantitative et habitats halieutiques essentiels

Afin de prendre en compte les habitats halieutiques essentiels dans la gestion des systèmes côtiers et estuariens, il est nécessaire de quantifier leur capacité et notamment de parvenir à déterminer leur importance pour le renouvellement des ressources. Ce chapitre présente les travaux menés en ce sens par modélisation et couplage de modèles et de systèmes d'information géographique (SIG) ainsi que les autres méthodes permettant de parvenir à ce diagnostic quantitatif :

4.2.1. Modélisation de la densité de juvéniles et couplage avec des SIG

Les nourriceries de sole et de plie en Manche Est (Riou et al. 2001)

Ce projet a été mené dans le cadre d'un contrat européen franco-britannique (Le Pape *et al.*, 2000) et a constitué l'essentiel du travail réalisé dans une thèse (Riou, 1999). Il avait pour objectif de décrire quantitativement la répartition spatiale des juvéniles de sole et de plie à l'échelle de la Manche Est (fig. 2) de façon à estimer la contribution respective des différents secteurs côtiers de nourricerie au renouvellement des ressources à l'échelle des stocks exploités. Ce travail a été réalisé sur la base de données de campagnes en mer réalisées en début d'automne au cours de deux décennies à l'aide d'un chalut à perche sur les secteurs côtiers et estuariens des côtes anglaises et françaises de Manche Est. Une fois achevée la phase de collecte et de standardisation des données (plus de 4000 traits de chaluts, répartis équitablement entre les deux façades, pour lesquels sont connus *in fine* la position géographique, la bathymétrie, le type de couverture sédimentaire et les densités de juvéniles de poissons plats par unité de surface chalutée, ventilées par classe d'âge), ce projet visait trois objectifs principaux :

- modéliser la répartition des juvéniles de sole et de plie à l'aide de descripteurs physiques du milieu connus de façon exhaustive, dont l'influence sur la distribution des nourriceries de ces poissons plats est démontrée.
- disposant d'une connaissance exhaustive des paramètres physiques pris en compte et d'une densité de poissons estimée par le modèle pour chaque combinaison de ces descripteurs, synthétiser les résultats du modèle dans un système d'information géographique (SIG) couvrant l'ensemble de la zone d'étude et cartographier les nourriceries.
- calculer le produit de la densité (issue du modèle) et de la surface (calculée par le SIG) de chaque combinaison de descripteurs afin d'obtenir un indice du nombre de poissons par type d'habitat et de calculer ainsi la contribution des différents secteurs de nourricerie à l'alimentation en juvéniles des stocks de Manche Est.

La première partie du travail consistait donc à développer des modèles permettant de décrire la densité de juvéniles de sole et de plie sur les nourriceries côtières. Ces modèles ont été développés sur les données de captures de juvéniles nés l'année précédente. Riou *et al.* (2001) avaient en effet jugé

qu'en Manche Est, la petite taille et la distribution très côtière en début d'automne des juvéniles nés dans l'année posent des problèmes de capturabilité et d'accessibilité trop importants lors des campagnes scientifiques de chalutage pour permettre une estimation satisfaisante des densités chalutées. Deux paramètres physiques ont été considérés du fait que leur influence sur la distribution des nourriceries de ces poissons plats est connue : la bathymétrie (Gibson, 1997) et la couverture sédimentaire (Millner & Whiting, 1990; Gibson & Robb, 2000). La zone d'étude a par ailleurs été découpée en secteurs géographiques (fig. 7) en fonction de la morphologie de la côte et de l'exposition des façades pour prendre en compte la variabilité de l'alimentation en larves (Rijnsdorp *et al.*, 1992) liée à l'hétérogénéité de la distribution spatiale des frayères (Anonyme, 1993) et à la circulation hydrodynamique (Grioche *et al.*, 2001).



Figure 7 : Identification des différents secteurs côtiers et estuariens en Manche Est

Un modèle linéaire généralisé a été ajusté pour chacune de ces deux espèces afin de décrire la densité de juvéniles nés l'année précédente en fonction des caractéristiques du trait de chalut (bathymétrie, couverture sédimentaire et secteur géographique). Ces modèles (Riou *et al.*, 2001) ont été développés après rééchantillonnage par bootstrap des données de densités pour chaque combinaison de ces descripteurs (une classe de bathymétrie \times un type sédimentaire \times un secteur géographique). Les analyses préliminaires de la distribution de ces densités ont conduit à utiliser la loi Gamma pour ajuster ces données (Riou, 1999).

La variabilité résiduelle de ces modèles est élevée (34 % de la déviance totale est expliquée par le modèle sur la sole et 26 % pour la plie), notamment du fait des disparités de répartition à petite échelle des juvéniles de poissons plats (Riou, 1999). Leur ajustement a néanmoins permis de confirmer l'influence significative des trois descripteurs pris en compte sur les densités de juvéniles et de décrire la répartition des nourriceries, et notamment la préférence des juvéniles de ces deux espèces pour les fonds peu profonds couverts de sédiment meubles, ainsi que les grandes différences de densité entre les secteurs considérés (Riou *et al.*, 2001).

Les résultats de ces modèles ont ensuite été introduits dans un SIG afin de cartographier les nourriceries de sole et de plie en Manche Est (fig. 8). Ces cartes de répartition confirment le caractère très côtier des nourriceries. Elles illustrent par ailleurs la relative homologie entre les résultats obtenus pour les deux espèces ainsi que les fortes disparités de densités entre les différentes parties du littoral de Manche Est. Du fait que Riou (1999) a démontré l'absence de migrations saisonnières importantes pour les juvéniles de ces espèces en Manche Est, ces résultats issus de données automnales peuvent être généralisés et exploités pour un diagnostic général sur les nourriceries de sole et de plie.

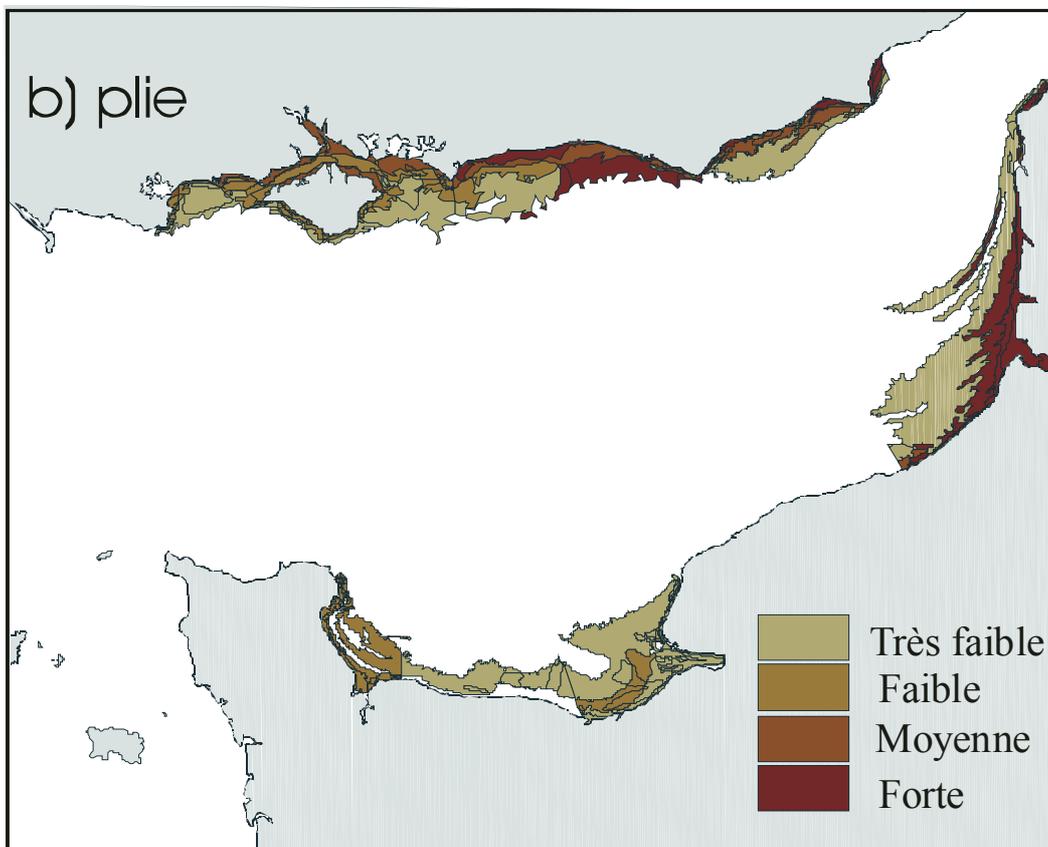
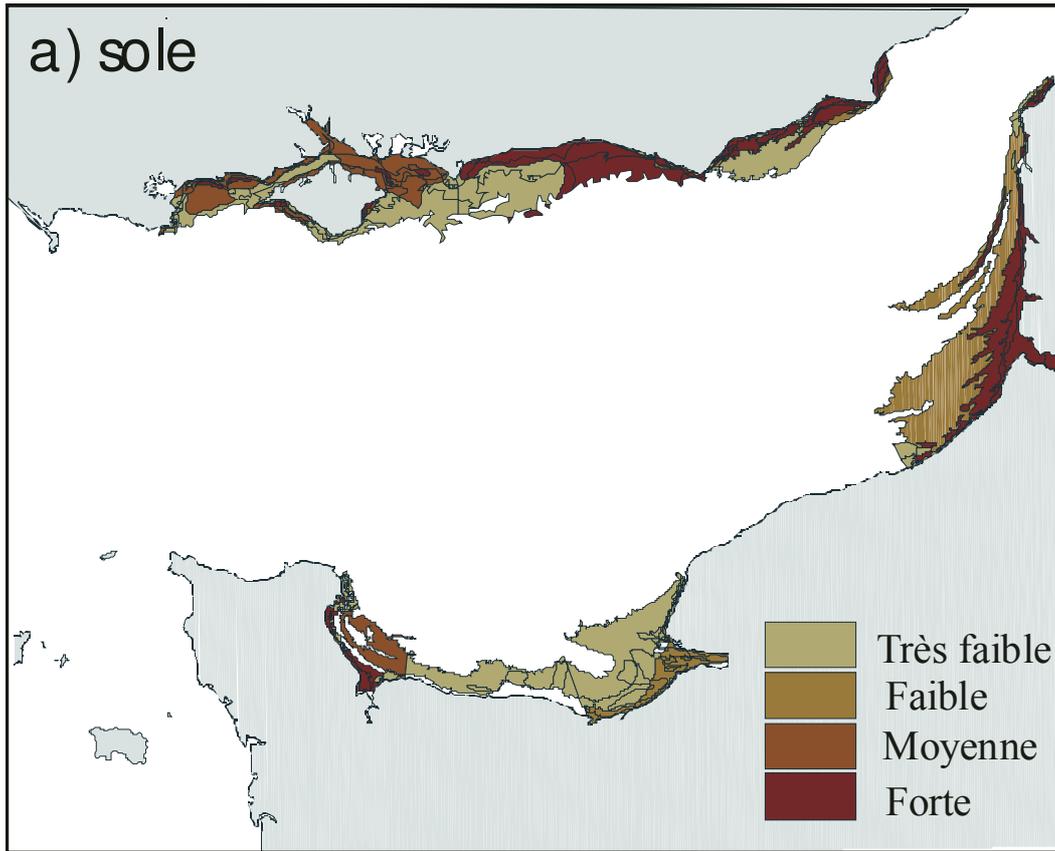


Figure 8 : Densités potentielles de juvéniles de sole et de plie âgés de un an en Manche Est

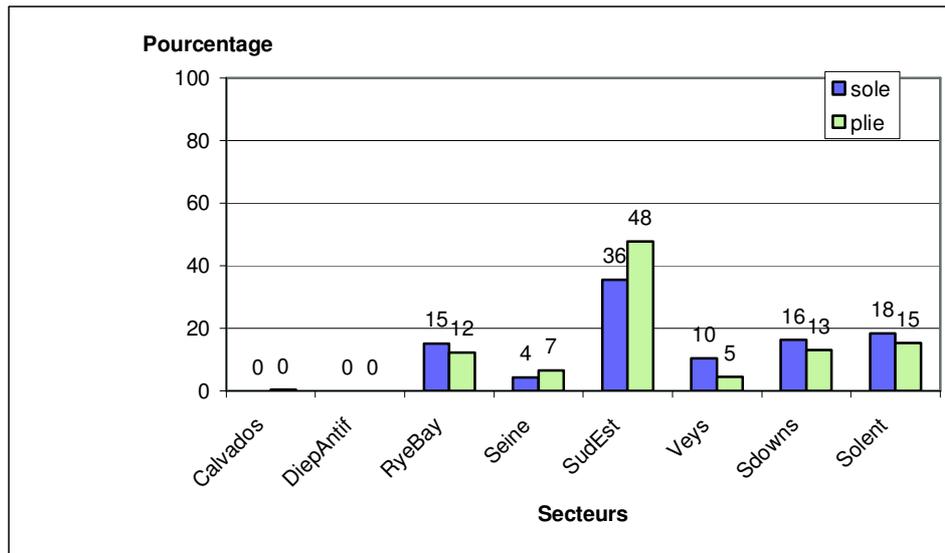


Figure 9 : Contribution de chaque secteur au nombre total de juvéniles de sole et de plie âgés de un an en Manche Est

La concordance des résultats sur la répartition des juvéniles pour la sole et la plie et la forte hétérogénéité spatiale de cette répartition apparaît clairement lorsque l'on examine la contribution des différents secteurs côtiers de nourricerie, exprimée en nombre de juvéniles. La figure 9 met en évidence l'importance des nourriceries localisées dans un complexe de petits estuaires (Authie, Canche, Somme ; fig. 2) au sud est de la Manche Est (fig. 7) pour le renouvellement des populations de sole et de plie. Ce système caractérisé par de grandes étendues peu profondes couvertes de sédiments meubles héberge des densités importantes de juvéniles et contribue fortement au renouvellement des populations. Deux autres résultats marquants émergent de cette cartographie quantitative :

- En Manche Est, il semble que les nourriceries de sole et de plie dépendent peu de l'influence estuarienne. Les secteurs localisés sur les côtes anglaises, où ne se jette aucun fleuve de débit significatif, jouent en effet un rôle important dans le renouvellement de ces populations de poissons. Ce résultat est inattendu si l'on se réfère aux conclusions généralement admises sur la dépendance estuarienne des juvéniles pour de nombreuses espèces de poissons plats (Miller *et al.*, 1984) et plus particulièrement aux travaux présentés dans la partie 4.1 sur l'influence des panaches fluviaux pour la sole dans le golfe de Gascogne. Il confirme toutefois les travaux de Millner & Whiting (1990) qui portaient exclusivement sur les côtes anglaises. En Manche Est, les faibles profondeurs et les courants de marée intenses entraînent une absence de stratification verticale des eaux et, par conséquent, une forte productivité biologique printanière et estivale sur l'ensemble du bassin. Par conséquent, les estuaires, très turbides, ne sont pas systématiquement plus productifs que les autres parties de la côte sur ce secteur (Hoch & Garreau, 1998). Or, on remarque une bonne analogie entre la distribution printanière des biomasses de diatomées, indicatrice de la productivité biologique, et la répartition des nourriceries (Riou, 1999 ; Riou *et al.*, 2001). Par conséquent, en Manche Est, les zones de nourricerie sont les secteurs côtiers les plus productifs c'est à dire pas particulièrement les plus dessalés.

- Cette approche permet d'estimer que l'estuaire de Seine ne représenterait, à l'échelle de la Manche Est, que 4 % de la contribution en juvéniles pour la sole et 7 % pour la plie. Ces faibles contributions constituent des résultats surprenants, alors même que ce vaste secteur estuarien apparaissait comme potentiellement favorable comme secteur de nourricerie. Depuis de nombreuses années, ce site a vu ses surfaces de vasières se réduire suite à une continentalisation naturelle mais surtout à de nombreux aménagements portuaires et routiers et à la chenalisation de la basse Seine. La zone intertidale de l'estuaire est notamment en constante régression, puisqu'elle est passée de 130 km² en 1830 à 29 km² en 1992 (Lesueur, 1999) et que cette tendance s'est poursuivie depuis du fait de la construction du pont de Normandie et du développement du port du Havre. Toutefois, étant donné ses caractéristiques bathymétriques (secteur peu profond) et sédimentaires (zone couverte de sédiments

vaseux) actuelles, ce site devrait avoir une capacité d'accueil bien supérieure. En effet, avec des surfaces équivalentes en sédiments fins, le Solent (fig. 2) héberge un nombre de juvéniles deux à quatre fois supérieur. Le faible potentiel des habitats résiduels en estuaire de Seine pourrait provenir d'une dégradation de la qualité du milieu du fait des fortes pressions anthropiques. En effet, cet estuaire est l'un des plus contaminés d'Europe (Tronczynski, 1999) et présente aussi des problèmes de déficit d'oxygène (Billen & Pouplin, 1999). Sur ce secteur, Abarnou (2000) a démontré que la contamination chimique des eaux s'accumule dans la chaîne trophique jusqu'aux poissons et Burgeot (1999) a mis en évidence le stress causé par la mauvaise qualité du milieu sur plusieurs espèces. Par ailleurs, Mouny (1998), Mouny *et al.* (1998 ; 2000) et Dauvin (2002) ont démontré qu'en dépit de fortes disponibilités nutritives (zooplancton et zoobenthos), la biomasse de prédateurs, et notamment de poissons, est relativement faible dans cet estuaire. Ce résultat a été confirmé par Rybarczyk & Elkaim (2003) qui ont mis en évidence, par modélisation, la faible efficacité de ce système et notamment les transferts limités vers les niveaux supérieurs de la chaîne trophique. Par conséquent, dans l'estuaire de Seine, les surfaces de vasières sont très réduites, leur qualité médiocre et leur fonctionnement écologique perturbé. La conjonction de ces problèmes permet d'expliquer que cet estuaire, potentiellement important, ne joue aujourd'hui qu'un rôle très limité comme nourricerie.

*Les nourriceries de sole dans le golfe de Gascogne (Le Pape *et al.*, 2003a)*

Ce projet, mené dans le cadre du chantier golfe de Gascogne du PNEC, avait pour objectif de décrire quantitativement les nourriceries de sole de ce secteur selon une approche assez similaire à celle utilisée en Manche Est et présentée ci-avant :

Tout d'abord, il s'agissait de modéliser la répartition des juvéniles de sole, sur la base des données de chalutage acquises depuis deux décennies sur la frange côtière du golfe de Gascogne (entre Quiberon et la Gironde, fig. 3), à l'aide de descripteurs du milieu connus de façon exhaustive. Pour ce travail en Gascogne, les données portant sur les juvéniles nés dans l'année ont été utilisées. Comme en Manche Est, la bathymétrie et la couverture sédimentaire, dont l'influence sur la distribution des nourriceries de sole est connue (Gibson, 1997), ont été prises en compte. Les travaux présentés dans la partie 4.1. ayant démontré l'impact des panaches estuariens sur la répartition et l'abondance de ces juvéniles, ce critère a aussi été intégré à ces modèles. Les données de salinité issues d'un modèle hydrodynamique tridimensionnel du golfe de Gascogne qui simule les paramètres hydrologiques (température, salinité, courants) en fonction des conditions climatiques et du débit des fleuves (Lazure & Jégou, 1998) ont été utilisées afin de décrire ces panaches. Le Pape *et al.* (2003bc) ont démontré que l'extension des panaches estuariens au début de la vie benthique des juvéniles de sole (avril à juin ; Marchand, 1991 ; Amara *et al.*, 2000) conditionnent la taille de la nourricerie et le recrutement (cf. 4.1.). C'est la raison pour laquelle, pour chaque année de campagne, les salinités de surface issues du modèle hydrodynamique début avril, quand commence la saison d'arrivée des larves (jour julien 92, choisi arbitrairement), ont été utilisées pour décrire l'extension des panaches à cette période sensible. Pour identifier les secteurs sous l'influence des panaches estuariens, deux classes de salinité ont été identifiées (≥ 31 PSS pour les eaux marines ; < 31 PSS pour les zones de panache). Comme en Manche Est, la zone d'étude a par ailleurs été découpée en secteurs géographiques pour prendre en compte la variabilité de l'alimentation en larves liée à l'hétérogénéité de la distribution spatiale des frayères de sole dans le golfe de Gascogne (Arbault *et al.*, 1986; Amara *et al.*, 1994). Les baies et les estuaires identifiés par les études antérieures comme nourricerie (fig. 3) sont notamment pris en compte. Un modèle a ensuite été développé pour décrire les densités de juvéniles de sole en fonction de ces quatre descripteurs (une classe de bathymétrie \times un type de structure sédimentaire \times une situation par rapport aux panaches estuariens \times un secteur géographique). Ce modèle est construit en tenant compte de la distribution de type delta des données de densités de juvéniles de sole, c'est à dire qu'il couple un sous-modèle décrivant les données de présence-absence à un second sous-modèle décrivant la densité dans les traits de chalut pour lesquels des juvéniles de l'année ont été capturés. Il s'agit donc du couplage entre deux modèles linéaires généralisés : l'un binomial, sur des données de présence – absence, et l'autre uniquement sur les valeurs positives (Stefansson, 1996). Des analyses préliminaires (Le Pape *et al.*, 2003a) sur les données non nulles ont conduit à utiliser une distribution log-normale pour le second sous modèle. Le modèle delta combine ensuite ces deux sous modèles (Stefansson, 1996) et permet l'estimation des densités de juvéniles de sole en fonction des descripteurs

(Le Pape *et al.*, 2003a) en tenant compte des biais d'estimation liés à la transformation logarithmique des données (Laurent, 1963).

Comme cela était le cas pour les travaux menés en Manche Est, ce modèle ne décrit que partiellement les variations d'abondance : le sous-modèle binomial n'explique que 23 % de la déviance totale des données en ce qui concerne la probabilité de présence de juvéniles de sole alors que celui basé sur les valeurs positives permet d'expliquer 29 % des variations de la densité. Toutefois, ce modèle basé sur une distribution delta apparaît bien adapté (Le Pape *et al.*, 2003a) à l'étude de données comportant une proportion considérable de valeurs nulles (40 % des traits de chalut réalisés dans la frange côtière du golfe de Gascogne ne comportaient pas de soles nées dans l'année dans les captures). Malgré la forte variabilité résiduelle, ce modèle a permis de mettre en évidence l'influence des facteurs pris en compte sur la répartition des densités de juvéniles de sole. Ainsi, comme en Manche Est, on observe une probabilité de présence plus forte et des densités plus élevées dans les secteurs peu profonds couverts de sédiment meubles ainsi qu'une hétérogénéité importante entre les différents secteurs géographiques. De plus ce modèle démontre que les juvéniles sont plus fréquemment présents et plus nombreux dans les secteurs dessalés.

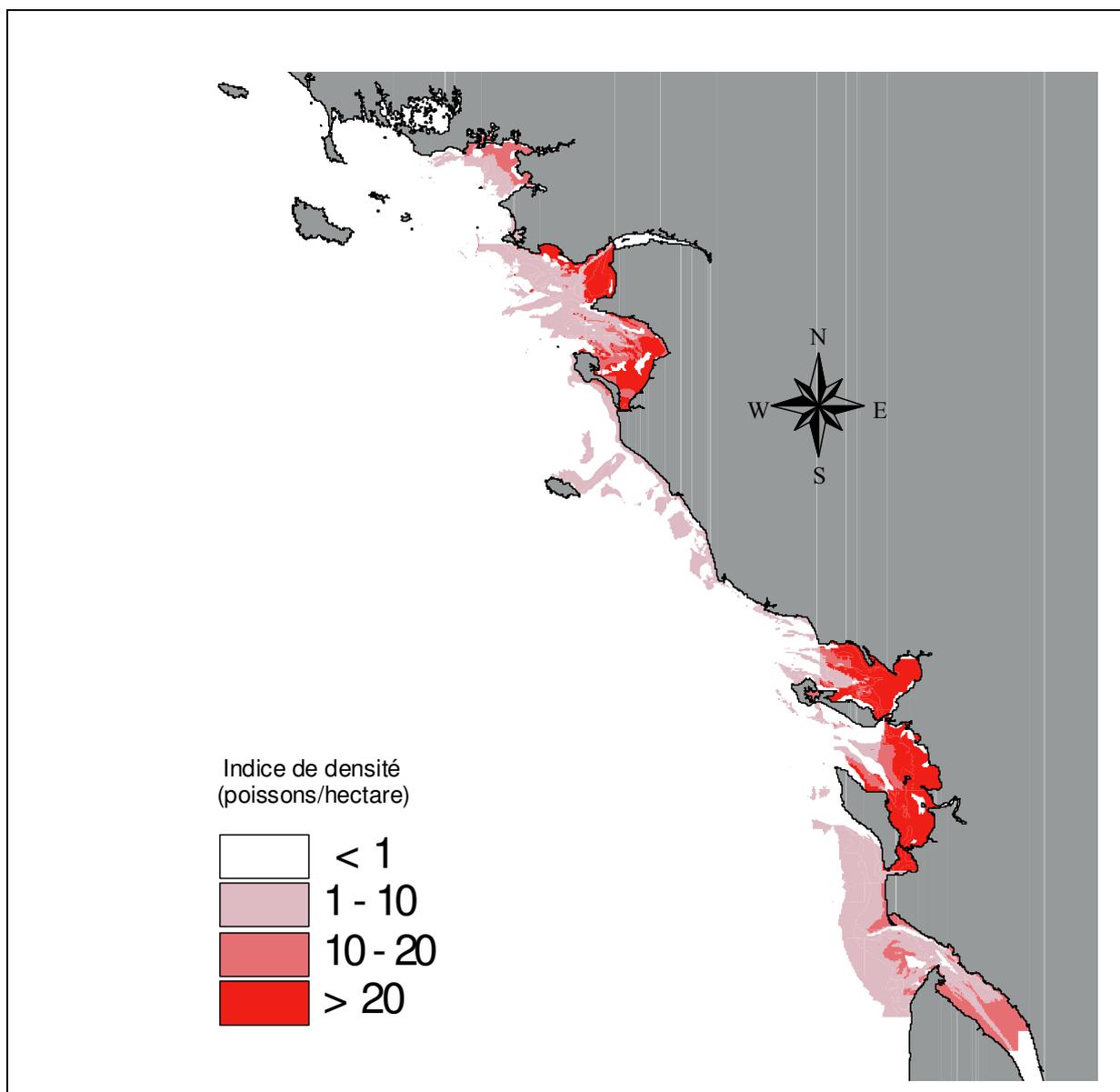


Figure 10 : Répartition des juvéniles de sole nés dans l'année dans le golfe de Gascogne dans des conditions moyennes de débit des fleuves

Disposant d'une connaissance exhaustive des paramètres physiques pris en compte et d'une densité de poissons estimée par le modèle pour chaque combinaison de ces descripteurs (une bathymétrie × un type sédimentaire × une situation par rapport aux panaches estuariens pour une année donnée × un secteur géographique), il était ensuite possible de synthétiser les résultats de modèle dans un système d'information géographique couvrant l'ensemble de la zone d'étude. Ce couplage a permis de cartographier, année par année en fonction des conditions hydrologiques, les nourriceries de sole dans le golfe de Gascogne. La figure 10 démontre que les nourriceries de sole sont localisées dans une frange très côtière du plateau continental. Elle illustre aussi la forte hétérogénéité spatiale de la répartition des juvéniles, la concentration des nourriceries dans les baies abritées et les estuaires et notamment le rôle prépondérant joué par les pertuis charentais dans l'alimentation en juvéniles de ce stock, résultat déjà pressenti par Dorel & Désaunay (1991).

Puis le produit de la densité (issue du modèle) et de la surface (calculée par le SIG) de chaque combinaison de descripteurs a permis d'obtenir un indice annuel du nombre de poissons par type d'habitat et de calculer ainsi la contribution de ces habitats à l'alimentation en juvéniles du stock de sole du golfe de Gascogne. Cette approche démontre que les fonds vaseux (fig. 11b) dont la bathymétrie est inférieure à 5 m (fig. 11a), qui représentent 10 % de la zone d'étude (partie centrale du golfe de Gascogne, fig. 10, entre la côte et l'isobathe des 50 m) entrent à eux seuls pour 60 % dans l'alimentation en juvéniles du stock. Ce résultat confirme des constatations réalisées sur d'autres stocks de poissons plats (Rijnsdorp *et al.*, 1992).

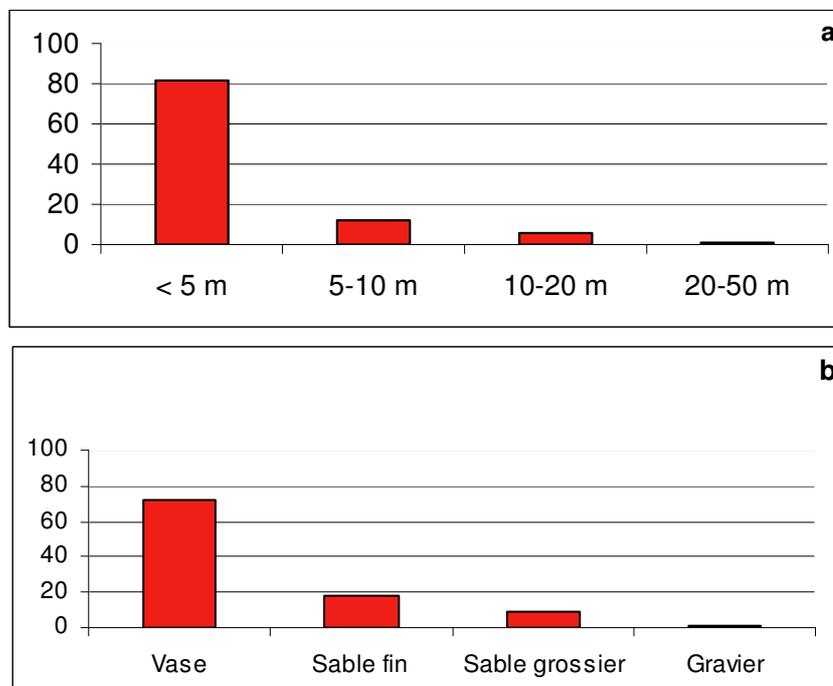


Figure 11 : Contribution (en %) des différents types d'habitats au nombre total de juvéniles de sole de l'année dans le golfe de Gascogne

Par ailleurs, cette méthode permet d'estimer la contribution au stock des nourriceries situées en zone estuarienne en fonction du régime hydrologique. Elle varie de 25 % les années sèches à plus de 85 % pour les années humides (Le Pape *et al.*, 2003a), les estuaires concentrant en moyenne la moitié des juvéniles. La comparaison de l'indice du nombre total de juvéniles pour l'ensemble de la zone d'étude, obtenue par couplage modèle×SIG pour chaque année en fonction des conditions hydrologiques, avec les densités par cohorte, estimées à l'échelle du stock à partir des campagnes RESSGASC, a permis de valider cette approche (Le Pape *et al.*, 2003a). La corrélation positive entre ces deux indices permet de confirmer que les variations d'habitat occasionnées par les régimes fluviaux ont une influence significative sur les fluctuations du recrutement. Ce résultat confirme les conclusions du chapitre 4.1. sur la dynamique des nourriceries dont la taille, et par conséquent la capacité, fluctuent en fonction des conditions hydrologiques.

Bilan sur la cartographie quantitative pour l'étude des nourriceries

Les modèles à plusieurs variables sont fréquemment utilisés pour estimer l'affinité de populations à différents types d'habitats à partir de données de terrain (Hirzel *et al.*, 2001), notamment dans le domaine marin (Norcross *et al.*, 1999 ; Steves *et al.*, 1998 ; Rubec *et al.*, 1999 ; Power *et al.*, 2000 ; Boisclair, 2001 ; Brosse, 2003 ; Minello *et al.*, 2003). A condition de disposer d'une connaissance exhaustive des descripteurs utilisés, le couplage entre les résultats des modèles et un système d'information géographique permet ensuite de parvenir à une cartographie quantitative de ces habitats (Stoner *et al.*, 2001). Plusieurs méthodes sont utilisées pour cartographier ces descripteurs et réaliser ce couplage : des relevés systématiques de bathymétrie et de sédimentologie (Eastwood *et al.*, 2001 et les travaux présentés ici), des grilles d'interpolation provenant d'analyses géostatistiques sur des données *in situ* (Rubec *et al.*, 1999 ; Brown *et al.*, 2000 ; Guizan & Zimmermann, 2000 ; Eastwood *et al.*, 2001 ; Store & Jokimaki, 2003), des simulations de modèles hydrodynamiques (Allain *et al.*, 2003 ; North & Houde, 2003 et l'étude réalisée sur le golfe de Gascogne) et de l'imagerie par satellite (De Silva *et al.*, 2001).

L'objectif de ces approches couplant modèles et SIG est de généraliser les résultats d'études *in situ* afin de décrire quantitativement la répartition spatiale des ressources et d'analyser la contribution respective de différents secteurs aux populations. Beck *et al.* (2001), dans une synthèse sur les nourriceries côtières, soulignent qu'estimer la contribution de différents types d'habitats au renouvellement des populations est l'objectif principal pour définir les secteurs essentiels pour la pérennité des ressources. Les habitats à protéger en priorité sont en effet ceux qui, sur une surface restreinte, hébergent des densités importantes et assument un rôle déterminant dans le renouvellement des populations (Parrish *et al.*, 1997).

L'utilisation de la distribution delta, exploitée ici pour les données du golfe de Gascogne, apparaît particulièrement bien adaptée aux données de campagnes halieutiques pour lesquelles le nombre de valeurs nulles est généralement élevé dans les données lorsque l'on travaille sur une population voire sur une seule cohorte (Smith & Gavaris, 1993 ; Stefansson, 1996). De plus en exploitant deux sources d'informations distinctes (la probabilité de présence et la densité dans les captures non nulles), ces modèles permettent d'expliquer la répartition des habitats en tenant compte de ces deux composantes dont le déterminisme peut être différent (Ye *et al.*, 2001). Cet avantage est notamment bien illustré par le travail mené sur une espèce non exploitée de poisson plat, *Buglossidium luteum*, pour lequel un modèle delta a été développé sur les mêmes données que celles utilisées ici pour la sole et la plie en Manche Est et dans le Golfe de Gascogne (Amara *et al.*, 2004). Ce modèle a permis d'obtenir des résultats à la fois sur la répartition à large échelle de cette espèce (présence/absence) et sur ses habitats préférentiels dans les secteurs où cette espèce est présente (densités positives). Comme l'ensemble des modèles linéaires, cette méthode doit toutefois être utilisée avec précaution, notamment en ce qui concerne l'interprétation des paramètres. En effet cette interprétation devient très aléatoire lorsque des paramètres colinéaires sont introduits dans les modèles (Graham, 2003), ce qui est très fréquemment le cas dans ce type d'étude où les paramètres physiques (bathymétrie, structure sédimentaire) et hydrologiques (température, salinité) sont généralement corrélés (Power *et al.*, 2000 ; Maravelias, 2001).

D'autres auteurs recommandent toutefois d'utiliser des méthodes alternatives pour modéliser les habitats. Lichstein *et al.*, (2002) suggèrent notamment de les raffiner en intégrant une composante d'autocorrélation spatiale à l'analyse ; cette méthode a toutefois été testée en Gascogne sans résultats concluants. Norcross *et al.* (1999) privilégient pour leur part l'utilisation des arbres de régression sur des modèles logistiques, basés sur la probabilité de présence, notamment pour des études à large échelle pour lesquelles les données sont parcimonieuses et reposent sur de faibles probabilités de présence. Par ailleurs, Eastwood *et al.* (2001) recommandent la méthode des quantiles de régression, qui permet d'obtenir une réponse sur la distribution potentielle d'habitat, en fixant le seuil de probabilité auquel on souhaite décrire la répartition, et non un diagnostic sur la densité estimée à partir des données. Selon ces auteurs, fixer un seuil de probabilité faible dans les quantiles permet de décrire les limites de répartition et rend mieux compte du caractère limitant des paramètres étudiés.

4.2.2. Compléments et alternatives à la cartographie quantitative

Un autre groupe de méthodes, basé sur la détermination *a posteriori* de la nourricerie de provenance de poissons adultes, permet d'estimer la contribution respective de différents secteurs au stock. Outre les techniques de marquage de juvéniles et de recapture sur frayère (Koutsikopoulos *et al.*, 1995b), on peut citer les approches suivantes :

Gillanders & Kingsford (2000) utilisent les stries journalières d'accroissement des otolithes. La taille de ces accroissements quotidiens varie en effet en fonction des conditions hydroclimatiques ; les séries de stries sont donc spécifiques de l'histoire de vie locale des juvéniles. En effectuant des prélèvements sur des secteurs de nourriceries distincts pour une année donnée, ces auteurs obtiennent des séries d'accroissement caractéristiques des différents secteurs. Ensuite, en effectuant des prélèvements sur le stock adulte une fois que les juvéniles de cette cohorte sont parvenus à maturité, ils retrouvent les signatures d'origine sur les accroissements de l'otolithe correspondant à la période juvénile et estiment ainsi la proportion d'individus en provenance des différents secteurs.

Une alternative à cette méthode consiste à utiliser la microchimie des otolithes, en estimant notamment le spectre de concentration en éléments chimiques imprimé sur les stries d'accroissement des juvéniles, de façon à séparer les empreintes correspondants aux différents secteurs. Ensuite, des prélèvements et dosages sur les adultes permettent de retrouver le site d'origine et de calculer la proportion de poissons provenant de tel ou tel secteur de nourricerie (Hanson *et al.*, 2004 ; Gillanders, 2002). Yamashita *et al.* (2000), qui ont travaillé sur un poisson plat *Platichthys bicoloratus*, estiment ainsi, par microchimie des otolithes, en utilisant le rapport Sr/Ca qui permet de tracer les eaux dessalées, la proportion d'adultes en provenance de nourriceries estuariennes à 50 %. On peut noter que ce résultat est équivalent à celui obtenu par cartographie quantitative pour la sole du golfe de Gascogne.

Darnaude *et al.*, (2004) utilisent les techniques isotopiques pour tracer l'origine terrigène de l'alimentation de la sole, technique qui permet d'étudier l'influence des estuaires dans le renouvellement des ressources. Marchand *et al.* (2003) et Guinand *et al.* (2004) démontrent par ailleurs les possibilités offertes par la biologie moléculaire pour estimer la différence de profil génétique entre différents secteurs de nourricerie, et notamment la sélection d'individus possédant des gènes de résistance aux xénobiotiques dans les environnements contaminés. Ces techniques peuvent contribuer à un diagnostic sur la contribution des différents habitats au renouvellement des ressources.

Cet ensemble de méthodes permet, ou devrait à terme permettre, d'estimer, à mésoéchelle, à partir d'échantillonnages réalisés sur les populations adultes, la proportion de juvéniles en provenance de différents secteurs géographiques de nourricerie (estuaire/zone marine ou secteurs côtiers caractérisés par des profils différents). Ces approches sont donc complémentaires de la cartographie quantitative. L'avantage d'une estimation à partir d'un échantillonnage *a posteriori* (stock adulte) est qu'elle prend uniquement en compte les individus ayant survécu jusqu'à leur maturité et permet donc d'estimer la contribution réelle aux populations. L'estimation réalisée directement sur les habitats des juvéniles peut en effet être biaisée si la mortalité de ces juvéniles est importante jusqu'à leur recrutement, du fait de conditions de vie défavorables à la croissance ou de migrations périlleuses vers le stock adulte (Beck *et al.*, 2001). Toutefois, ces approches ne sont pas non plus sans inconvénients et nécessitent notamment un échantillonnage très rigoureux sur la population adulte. En effet, le mélange entre les juvéniles en provenance de différents secteurs lors du recrutement dans la population mature est loin d'être total, la proportion d'adultes en provenance d'une nourricerie donnée diminuant lorsque l'on s'en éloigne (Gillanders, 2002). De plus, il existe une variabilité interannuelle forte dans la contribution respective de différents secteurs aux stocks (Koutsikopoulos *et al.*, 1995a). Tout comme les approches basées sur la cartographie quantitative, l'estimation de la contribution respective de différents secteurs de nourriceries aux populations à partir d'un échantillonnage *a posteriori*, basé sur des poissons adultes, doit donc être réalisée sur plusieurs années pour intégrer cette variabilité (Hanson *et al.*, 2004).

Les travaux présentés ici sur la Manche Est et le golfe de Gascogne sont basés sur des juvéniles relativement âgés (environ six mois en Gascogne et un an et demi en Manche Est, cf. 1.1. & 4.2.). Les problèmes liés aux mortalités survenant après cette estimation sont donc limités et ces estimations constituent une base robuste pour estimer la contribution des différents secteurs de nourriceries aux populations adultes et effectuer un diagnostic sur les habitats halieutiques essentiels dans le domaine côtier. Toutefois, ces études gagneraient à être validées par des travaux

complémentaires menés par des approches *a posteriori*. Des projets en ce sens, portant sur la microchimie des otolithes, sont d'ailleurs en cours pour la sole du golfe de Gascogne au laboratoire de sclérochronologie des animaux aquatiques IRD-IFREMER à Brest.

4.3. Typologie des nourriceries de poissons plats d'intérêt halieutique

4.3.1. Des habitats préférentiels

Les travaux réalisés en Manche Est et dans le golfe de Gascogne (cf. 4.2.) ont permis d'obtenir un diagnostic concordant sur les nourriceries. Ces deux études démontrent en effet l'intérêt des zones très peu profondes, couvertes de sédiment meubles. Ainsi, les secteurs vaso-sableux dont la bathymétrie est inférieure à 5 mètres contribuent pour plus de 60 % au nombre total de juvéniles de sole dans le golfe de Gascogne. Ces travaux confirment des observations antérieures (Millner & Whiting, 1990 ; Gibson, 1994 ; 1997 ; Gibson & Robb, 2000) que la cartographie quantitative permet de quantifier.

Ces résultats divergent par contre sur l'importance des estuaires pour le renouvellement des ressources. Ce constat déjà ancien (Miller *et al.*, 1984 ; Lenanton & Potter, 1987, Koutsikopoulos, 1989a) est confirmé par l'étude menée en Gascogne mais infirmé en Manche Est. Ce dernier résultat peut toutefois être expliqué par la spécificité hydrologique de cette mer au sein de laquelle les systèmes estuariens ne semblent pas être sensiblement plus productifs que les autres secteurs côtiers (Hoch & Garreau, 1998). Il s'agit donc d'un contre exemple au constat général sur le caractère déterminant des estuaires pour le renouvellement des ressources halieutiques, notamment du fait de leur forte productivité.

Par conséquent, cet ensemble de résultats confirme que les habitats côtiers dans lesquels la production biologique et les disponibilités trophiques sont fortes constituent des nourriceries de première importance pour les ressources halieutiques. Le lien entre les disponibilités en proies benthiques et les habitats préférentiels des juvéniles est avéré par de nombreux travaux (Blaber & Blaber, 1980 ; Miller *et al.*, 1984 ; Laffaille *et al.*, 1998 ; Gibson, 1994 ; Howell *et al.*, 1999 ; McConnaughey & Smith, 2000 ; Phelan *et al.*, 2001). La disponibilité alimentaire peut d'ailleurs conditionner les variations interannuelles d'abondance des juvéniles (Fujii & Noguchi, 1995 ; Gibson, 1997 ; Salen Picard *et al.*, 2002). Ce constat permet notamment de comprendre le rôle primordial joué généralement par les estuaires, au sein desquels les apports de matière organique d'origine terrigène favorisent le développement de proies pour les juvéniles de poissons (Marchand, 1991 ; Darnaude *et al.*, 2004). Le fait que la richesse biologique des secteurs non estuariens soit particulièrement forte en Manche Est (Hoch & Garreau 1998) peut expliquer que ce secteur ne réponde pas à cette règle générale.

D'autres facteurs sont toutefois avancés pour expliquer la concentration des juvéniles dans les secteurs côtiers et estuariens. Ainsi, la température estivale supérieure de ces habitats favorise le métabolisme (Costa, 1988 ; McPherson & Duarte, 1991, Gibson, 1994) et la croissance (Fonds, 1975, 1979 ; Yamashita *et al.*, 2001 ; Lekve *et al.*, 2002 ; Holley *et al.*, 2003) des juvéniles et par conséquent leur survie. Par ailleurs, le rôle de protection contre la prédation joué par ces habitats (Mc Erlean *et al.*, 1973 ; Riley *et al.*, 1981 ; Gibson & Robb, 2000 ; Manderson *et al.*, 2000) a aussi été souligné, notamment en ce qui concerne les estuaires (Hardisty & Huggins, 1975 ; Paterson & Whitfield, 2000 ; Ross, 2003 ; Adams *et al.*, 2004).

Dans la phase qui suit l'arrivée des larves sur les nourriceries, les densités sont très élevées et les mortalités importantes (Wennhage & Pihl, 2001) et souvent liées à des phénomènes densité-dépendants du fait d'une limitation nutritive (Cowan *et al.*, 2000). La disponibilité en proies affecte alors la croissance et la survie (Van der Veer *et al.*, 1990 ; Rijnsdorp & Van Leeuwen, 1994 ; Grover *et al.*, 2002) ainsi que la répartition spatiale des juvéniles (Van der Veer *et al.*, 2000a ; Le Pape *et al.*, 2003b). Ensuite, les juvéniles ayant survécu à leurs premiers mois de vie larvaire ne subissent pratiquement plus de limitation nutritive (Van der Veer *et al.*, 1991 ; Rogers, 1994 ; Nash *et al.*, 1994 ; Amara *et al.*, 2001). Les facteurs additionnels que sont la température plus élevée et la protection contre la prédation, déjà influents lors des premiers stades de la vie benthique, deviennent alors prépondérants pour expliquer la concentration des juvéniles dans les habitats côtiers et estuariens.

4.3.2. Des disparités géographiques

Les études menées en Manche Est et dans le golfe de Gascogne concordent à démontrer la forte hétérogénéité géographique dans la répartition des nourriceries. Sur ces deux façades, indépendamment des caractéristiques physiques de l'habitat, différents secteurs côtiers, parfois proches, hébergent des densités très différentes de juvéniles. Rijnsdorp *et al.* (1992) avaient déjà démontré pour la sole que l'on observe des différences de niveau de recrutement à méso-échelle entre des secteurs côtiers adjacents. Le premier facteur explicatif de ce phénomène a trait à la liaison frayères-nourriceries et au devenir des larves pélagiques (Cushing, 1995 ; Bakun, 1996 ; Nielsen *et al.*, 1998 ; Van der Veer *et al.*, 2000a). Au cours de cette phase du cycle de vie, la dérive larvaire est essentiellement passive (Koutsikopoulos *et al.*, 1991 ; Ramzi *et al.*, 2001ab) et les différents secteurs côtiers ne sont pas alimentés en larves de façon équivalente (Beck *et al.*, 2001 ; Sluka *et al.*, 2001 ; Curran & Able, 2002). Ainsi, dans le golfe de Gascogne, les deux secteurs principaux de concentration en juvéniles de sole, devant la Loire et dans les pertuis charentais (fig. 10), sont situés devant les deux principales frayères (Arbault *et al.*, 1986 ; Koutsikopoulos & Lacroix, 1992).

Toutefois, d'autres facteurs peuvent contribuer à cette hétérogénéité. Ainsi, comme cela avait déjà été démontré par Howell *et al.* (1999), ces travaux (fig. 10) ont mis l'accent sur l'intérêt des zones protégées, baies et estuaires, comme secteurs de nourricerie. Pihl & Van der Veer (1992) ont d'ailleurs réalisé une description des nourriceries de plie en Baltique en utilisant un indice d'exposition du littoral, mettant l'accent sur l'importance de la morphologie des côtes et la protection des zones peu profondes pour le développement d'habitats favorables aux juvéniles et à la faune benthique associée. Dans les secteurs abrités, les conditions hydrodynamiques et, par voie de conséquence, écologiques sont plus favorables à la croissance et à la survie des jeunes poissons.

Par conséquent, un ensemble de facteurs liés aux processus d'advection-dispersion des larves pélagiques et à l'influence des caractéristiques morphologiques et hydrodynamiques des secteurs côtiers sur les conditions de vie des juvéniles permet d'expliquer la forte hétérogénéité géographique de la répartition des nourriceries à méso-échelle (Stoner, 2003). Cette hétérogénéité vient s'ajouter aux gradients de densités à échelle plus fine (Ross, 2003), liés aux caractéristiques locales de l'habitat (bathymétrie, structure sédimentaire, influence des panaches fluviaux...).

Par ailleurs, comme cela a été démontré en estuaire de Seine ainsi que sur d'autres secteurs très anthropisés (Hamerlynck *et al.*, 1992 ; Able, 1999), les caractéristiques naturelles des systèmes côtiers peuvent subir, du fait de perturbations anthropiques, des modifications préjudiciables à leur fonction de nourricerie.

4.4. Prise en compte de la composante faunistique dans la description des habitats

Une fois réalisée la typologie des nourriceries à partir de leurs caractéristiques physiques et hydrologiques, il est apparu nécessaire d'améliorer les modèles afin d'affiner la description réalisée ; deux raisons essentielles motivaient ces compléments d'étude :

- Si la méthode de cartographie quantitative a permis d'apporter un diagnostic sur la contribution respective et sur le potentiel des différents types d'habitats au renouvellement des populations, les modèles utilisés ont aussi montré la forte hétérogénéité géographique des densités de juvéniles à petite échelle ainsi qu'entre les différents secteurs côtiers. Ces disparités s'expliquent en partie par le fait que, pour un système et des populations donnés, toutes les portions de la côte ne reçoivent pas la même quantité de larves (cf. 4.3.2.), ce que les modèles d'habitat ne peuvent pas expliquer. Toutefois, comme l'ont démontré Pihl & Van der Veer (1992), la prise en compte de nouveaux critères pour décrire ces habitats est susceptible d'améliorer la description réalisée. Des descripteurs permettant d'expliquer une part de la variabilité résiduelle et contribuant à réduire la composante géographique dans les modèles permettraient notamment de développer des indicateurs de la valeur des habitats comme nourricerie à partir d'un protocole d'échantillonnage limité. En l'état, pour donner un diagnostic sur un secteur côtier ou estuarien, il est nécessaire d'estimer, sur plusieurs années, les densités de juvéniles qu'il héberge et de les comparer avec celles des sites adjacents. Des indicateurs de la fonction de nourricerie aux fluctuations interannuelles plus faibles que les densités de juvéniles et expliquant au moins partiellement les disparités géographiques ainsi que la variabilité à

petite échelle constitueraient des outils moins coûteux de diagnostic, pouvant être obtenus à partir d'études locales et limitées dans le temps.

- L'analyse bibliographique des causes de la concentration des nourriceries dans des secteurs très localisés fait ressortir l'importance de la disponibilité en proies (cf. 4.3.) et des relations avec les peuplements benthiques (Rogers *et al.*, 1999 ; Peterson *et al.*, 2000 ; Jones *et al.*, 2002). Le problème posé par des changements de ces peuplements (Laffaille *et al.*, 2001), et notamment par l'arrivée d'espèces proliférantes, pour la fonctionnalité de ces nourriceries a aussi été souligné (Bax *et al.*, 2003). C'est pourquoi il paraissait important d'intégrer les communautés benthiques à la description des nourriceries, afin d'analyser la relation entre ces peuplements et les juvéniles de poissons.

Des modèles intégrant les peuplements suprabenthiques pour expliquer les densités de juvéniles de sole ont donc été développés dans le golfe de Gascogne afin d'améliorer la description réalisée à partir des facteurs physiques. Ces analyses sont basées sur les données collectées à partir de l'année 2000 c'est à dire depuis que la faune chalutée fait l'objet d'une détermination exhaustive. Les peuplements benthiques ne sont pas connus exhaustivement sur le littoral, à la différence des caractéristiques physiques du milieu. Ces travaux n'avaient donc pas pour but de parvenir à une cartographie quantitative, le couplage avec un SIG s'avérant impossible. Leur objet était d'analyser l'influence de ces facteurs écologiques sur la fonctionnalité de nourricerie et de développer des indicateurs de cette fonctionnalité plus pertinents que ceux portant sur les seuls facteurs physiques et moins dépendants d'une composante géographique.

4.4.1. Impact de l'invasion des crépidules sur les nourriceries (Le Pape *et al.*, 2004)

L'introduction de nouvelles espèces par l'homme dans les écosystèmes, qu'elle soit délibérée ou accidentelle, est aujourd'hui l'une des menaces majeures qui pèsent sur la biodiversité de la planète (Muradian, 2001). Ce problème affecte tout particulièrement les systèmes côtiers dans lesquels de nombreux organismes sont introduits, notamment du fait des activités aquacoles (Grosholz, 2002). Ces invasions peuvent affecter les habitats (Crooks & Khim, 1999 ; Toft *et al.*, 2003) et les communautés dans leur ensemble (Grosholz, 2002) et, donc, les ressources halieutiques (Bax *et al.*, 2001).

La crépidule *Crepidula fornicata* a été introduite accidentellement dans les eaux européennes à la fin du 19^{ème} siècle avec l'huître américaine (Minchin *et al.*, 1995). Elle s'est beaucoup développée dans le golfe de Gascogne au cours des cinquante dernières années (Blanchard, 1995), tout particulièrement dans les secteurs semi-fermés où la mytiliculture est importante (la baie de Bourgneuf et les pertuis charentais ; fig. 3). En cas de forte infestation, l'accumulation de crépidules finit par modifier le substrat qui se couvre de tas de coquilles (Blanchard, 1997).

Les trois baies infestées constituant des nourriceries importantes, notamment pour la sole, des analyses y ont été menées afin d'analyser les conséquences de cette invasion sur les densités de juvéniles. Du fait que la répartition et l'abondance de crépidules varient en fonction du secteur considéré, de la bathymétrie et de la couverture sédimentaire (Loomis & VanNieuwenhuyze, 1985 ; Blanchard, 1997), ces paramètres qui conditionnent les densités de juvéniles de sole ont été pris en compte dans ce travail. Par conséquent, des modèles de même type que ceux utilisés pour la cartographie quantitative des nourriceries de sole en Gascogne, basés sur une distribution delta, ont été utilisés pour cette étude : ces modèles, qui décrivent les densités de soles nées dans l'année, prennent en compte un descripteur de l'habitat physique (une classe de bathymétrie × un type de structure sédimentaire × un des trois secteurs géographiques), les fluctuations interannuelles et l'influence des crépidules.

Ces analyses ont permis de démontrer que la répartition spatiale des juvéniles de sole, exprimée en terme de présence-absence, ne semble pas modifiée par la présence de crépidules. Par contre les densités (modèle basé sur les valeurs positives) de ces juvéniles sont significativement inférieures en présence de ce mollusque et décroissent notablement quand son abondance augmente. En couplant les deux sous-modèles dans un modèle delta, il est possible de visualiser cet impact négatif (fig. 12).

L'analyse bibliographique des raisons pour lesquelles l'invasion de crépidules réduit la densité de juvéniles de sole sur les nourriceries a conduit aux conclusions suivantes :

- Montaudouin & Sauriau (1999) ont démontré que la biomasse, l'abondance et la diversité spécifique du macrozoobenthos sont plus élevées dans les zones infestées, très probablement du fait du

substrat offert par leurs coquilles (Attrill *et al.*, 1996). Les disponibilités alimentaires pour les juvéniles de sole sont donc bonnes dans les secteurs infestés.

- L'activité de filtration de ce mollusque entraîne une augmentation de la turbidité (Loomis & VanNieuwenhuyze, 1985), ce qui pourrait avoir une influence néfaste sur les performances écophysiologiques des juvéniles de sole (Lefrançois & Claireaux, 2003).

- Les crépidules modifient le substrat en formant des colonies de coquilles qui s'accumulent sur le fond et réduisent la surface de sédiment meuble (Thieltges *et al.*, 2003). Or, ces substrats meubles sont recherchés par les juvéniles de poissons plats afin de s'enfouir, de diminuer les risques de prédation et d'économiser de l'énergie en réduisant leur activité métabolique (Gibson & Robb, 2000). Blanchard (comm. pers.) estime, à partir d'images vidéo des fonds infestés, que cette réduction de la fraction de sédiment meuble consécutive à l'accumulation de coquilles explique l'impact négatif de cette invasion sur les nourriceries de sole.

Par conséquent, malgré un effet *a priori* favorable de la crépidule sur les disponibilités alimentaires pour les juvéniles de poissons, les modifications d'habitats liées à l'arrivée de ce mollusque perturbent la fonction de nourricerie des secteurs infestés. Ce résultat est en accord avec d'autres études qui démontrent que les modifications structurelles de l'habitat liées à l'invasion d'une nouvelle espèce peuvent perturber ses fonctions halieutiques (Diaz *et al.*, 2003). Les conséquences écologiques d'une invasion du fait des changements qu'elle engendre sur l'architecture de l'habitat sont d'ailleurs souvent plus importantes que celles des modifications qu'elle occasionne à la structure trophique du système (Crooks & Khim, 1999).

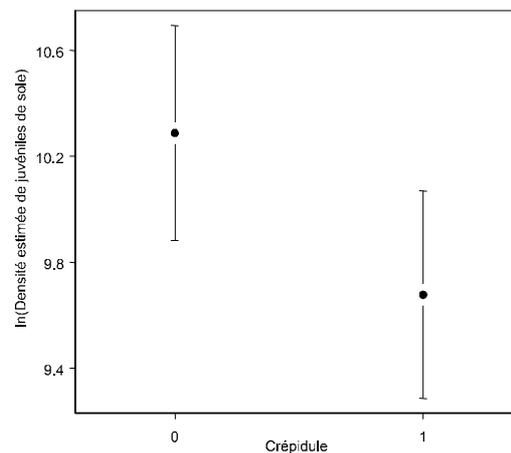


Figure 12 : Estimation des densités logtransformées de juvéniles de sole de l'année en 2000 dans le Pertuis Breton pour une bathymétrie de moins de 5 m sur de la vase en l'absence (0) et en présence (1) de crépidules

Si cette étude met l'accent sur le problème posé par cette invasion sur la fonction de nourricerie des secteurs infestés, elle ne permet pas de quantifier les conséquences de ce phénomène sur le renouvellement de la population de sole. Ce problème doit pourtant être suivi avec attention ; il existe en effet des exemples d'invasions de nouvelles espèces ayant provoqué des conséquences graves à l'échelle des populations halieutiques : roseaux (Able & Hagan, 2003) et crabes (Bax *et al.*, 2003) sur la côte est des Etats-Unis ; jacinthes d'eau en Californie (Toft *et al.*, 2003) ; coquillages en baie de San Francisco ; méduses en mer Noire (Bax *et al.*, 2003). Par conséquent, des travaux plus approfondis sont désormais en cours pour étudier les conséquences de l'invasion de la crépidule et étendre l'analyse à d'autres espèces que la sole.

4.4.2. Modèles d'habitats basés sur les peuplements (Baulier, 2003 ; Cloarec, 2004)

Afin d'améliorer la description des habitats basée sur des facteurs morphologiques et hydrologiques (cf. 4.2.), de nouveaux modèles ont été développés dans le golfe de Gascogne en prenant en compte la faune recensée lors de campagnes de chalutage à perche depuis 2000. Pour ce faire, les densités de tous les taxons capturés, à l'exception de la sole (variable réponse), des cnidaires et des ascidies (très mal échantillonnés), ont été utilisées afin de générer des descripteurs synthétiques

des peuplements puis d'introduire ces descripteurs dans des modèles décrivant les densités de juvéniles de sole de l'année.

Première approche basée sur la taxinomie

Dans cette approche, menée en baie de Vilaine, les densités de tous les taxons retenus ont été prises en compte dans une Analyse Factorielle des Correspondances suivie d'une Classification Ascendante Hiérarchique afin de générer des groupes faunistiques (Gaertner, 1997 ; Beyst *et al.*, 2002). Quatre types de peuplements ont ainsi été distingués à l'issue de ces analyses, chaque trait de chalut étant ensuite rattaché à l'un de ces groupes faunistiques. La pertinence de ce facteur pour décrire la densité de juvéniles de sole a été testée avec un modèle en distribution delta. Cette première analyse, facteur par facteur, a permis de démontrer (tab. I) que ces quatre groupes faunistiques constituent de meilleurs descripteurs de ces densités que les modalités des variables physiques :

Tableau I : Déviance expliquée (%) par chacun des descripteurs utilisés pour décrire la répartition et la densité de juvéniles de sole de l'année en baie de Vilaine

Facteur :	Présence-absence	Densités positives
Bathymétrie	23,3	53,4
Sédiment	18,9	5,7
Groupe faunistique	44,9	57,4

Ce résultat démontre que la répartition des juvéniles de sole est liée aux peuplements suprabenthiques avec une préférence marquée pour les fonds où les densités de bivalves sont importantes (Baulier, 2003). La prise en compte de la faune chalutée permet donc d'améliorer la description de la fonction de nurserie. Toutefois, la méthode utilisée pour développer ces descripteurs présente des inconvénients pour l'interprétation et l'utilisation des modèles :

- D'une part, elle conduit à générer des variables purement descriptives et spécifiques à une analyse donnée, la composition de chaque groupe faunistique variant avec le jeu de données utilisé et étant difficile à interpréter. Il ne s'agit donc pas de descripteurs robustes et il n'est pas possible de généraliser les résultats de ces modèles. Par conséquent, cette approche ne permet pas de développer des indicateurs génériques. Il s'agit toutefois d'un outil utile à la description des biocénoses sur les secteurs de nurseries, étape essentielle pour comprendre le lien entre les juvéniles et la faune associée (Valesini, *et al.*, 2003 ; Sheridan & Minello, 2003).

- D'autre part, si l'on souhaite généraliser cette approche à l'échelle des populations, ce type de méthode conduit à dissocier des groupes faunistiques en fonction de la répartition biogéographique des espèces (Souissi *et al.*, 2001) et non plus des différences d'habitats (Martino & Able, 2003), ce qui n'est pas pertinent dans l'objectif d'obtenir des indicateurs de la fonction de nurserie.

Utilisation des guildes éco-trophiques

Les limites de l'approche taxinomique ont conduit à opter pour le développement d'autres descripteurs, basés sur l'agrégation des taxons en groupes fonctionnels, selon la méthode des guildes éco-trophiques (Gagnon & Haerdrich, 1991 ; Bonsdorff & Pearson, 1999 ; Luczkovitch *et al.*, 2002). Pour chacune des guildes prises en compte dans l'analyse (type d'alimentation, comportement, stratégie de reproduction...), une information est associée à toutes les espèces capturées afin de décrire leurs caractéristiques. Les densités sont ensuite sommées par modalité de ces guildes en agrégeant les taxons. Cette méthode a déjà été utilisée en halieutique (Rogers & Ellis, 2000) et a notamment permis de démontrer l'impact de la pêche sur les peuplements suprabenthiques (Jennings *et al.*, 1999 ; Frid *et al.*, 2000). Avec cette approche, la classification utilisée ne dépend pas de la composition taxinomique dans les données mais est standardisée *a priori*, ce qui permet d'obtenir des indicateurs robustes et extrapolables. Elle permet de plus de disposer de descripteurs de la fonctionnalité des systèmes qui ne sont pas sensibles aux gradients biogéographiques (Bremner *et al.*, 2003). De surcroît, cette description fonctionnelle des communautés rend mieux compte du niveau de production d'un système que les approches taxinomiques (Bolam *et al.*, 2003).

A l'issue d'analyses préliminaires (Cloarec, 2004), le groupe trophique, qui décrit le mode d'alimentation, est la guildes qui a été retenue pour décrire les peuplements et développer des

indicateurs de la fonction de nourricerie. Quatre groupes trophiques ont été définis préalablement (carnivore ; nécrophage ; dépositivore ou détritivore ou suspensivore ; herbivore ou microbrouleur ou planctonophage). L'appartenance de chaque taxon à l'un ou l'autre de ces groupes est déterminée à partir d'informations issues de la base de données Fishbase (www.fishbase.org) pour les poissons et principalement de Grall & Glémarec (1997a) et Hily & Bouteille (1999) pour les invertébrés. Le choix de ces quatre modalités relève d'analyses préliminaires ayant permis de regrouper des catégories rares et/ou corrélés afin de constituer des variables synthétiques dont l'interprétation est pertinente (Cloarec, 2004). Les densités de faune chaluquée ont ensuite été sommées par modalité de cette classification. Puis, des modèles décrivant l'abondance de juvéniles de sole de l'année ont été développés en utilisant ces densités logtransformées comme descripteurs.

Une première série d'analyses, menée facteur par facteur, a permis de démontrer que deux variables issues de la guildes décrivant les groupes trophiques sont liées à la répartition des juvéniles de sole :

- Tout d'abord, on observe la concomitance entre les densités élevées d'animaux consommant de la matière organique d'origine planctonique ou détritique (dépositivores-détritivores-suspensivores) et la probabilité de présence ainsi que la densité de juvéniles de sole. Cette approche confirme les résultats obtenus à partir de l'analyse taxinomique. Ces travaux sont basés sur des données de chalutage. Cette technique d'échantillonnage, adaptée aux peuplements ichtyologiques, et ne permet pas d'estimer la biomasse absolue de macrofaune suprabenthique. Toutefois, cette variable constitue un indice d'abondance de ces organismes, essentiellement des polychètes et des bivalves, qui constituent des proies préférentielles des jeunes poissons plats à ce stade de leur vie (Costa & Bruxelles, 1989, Rogers, 1992 ; Marchand, 1991 ; Howell *et al.*, 1999). Il s'agit donc d'un indicateur relatif des disponibilités alimentaires qui permet de décrire la fonctionnalité de nourricerie des habitats côtiers.

- La même concomitance est observée entre les densités élevées de carnivores et la présence ainsi que la densité de juvéniles de sole. En tenant compte des mêmes réserves que celles exprimées dans le paragraphe précédent, il est possible de considérer l'indice relatif d'abondance de carnivores comme un indicateur du nombre de compétiteurs des juvéniles de sole dans le domaine côtier. Les zones de nourriceries de sole apparaissent donc comme des secteurs où les disponibilités alimentaires sont élevées mais la compétition forte. Des travaux basés sur l'étude des peuplements ichtyologiques ont déjà démontré le recouvrement de niche écologique entre différentes espèces de poissons, et notamment de poissons plats, utilisant les secteurs côtiers comme nourricerie (Amara *et al.*, 2001 ; Darnaude *et al.*, 2001 ; Cabral *et al.*, 2003). Ces travaux concordent toutefois sur le fait que des différences dans le comportement alimentaire de ces espèces limitent la compétition interspécifique, les disponibilités nutritives ne semblant pas limitantes pour les juvéniles. Même s'ils sont basés sur des indicateurs relatifs, les modèles présentés ci-dessus, qui prennent en compte l'ensemble la faune suprabenthique chaluquée, conduisent à s'interroger sur le rôle joué par d'autres carnivores, et notamment les invertébrés, dans cette compétition.

La méthode des guildes éco-trophiques a donc permis d'obtenir deux indicateurs faunistiques qui contribuent à expliquer la répartition des nourriceries de sole : la densité de carnivores et celle des animaux consommant de la matière organique planctonique ou détritique. Ces premières analyses, menées facteur par facteur, ont démontré que ces descripteurs sont aussi pertinents que les variables basées sur les caractéristiques physiques du milieu pour décrire les densités de juvéniles. Ces variables ont par conséquent été introduites dans des modèles prenant en compte la bathymétrie et la structure sédimentaire afin d'analyser leur apport à la description réalisée au 4.2. Il ressort de ces analyses (tab. II) que ces variables faunistiques, utilisées séparément dans des modèles distincts, améliorent le pouvoir explicatif des modèles basés sur les seuls descripteurs physiques. Du fait de la colinéarité entre ces deux indices issus des guildes éco-trophiques, leur prise en compte dans un modèle unique n'a par contre pas été possible.

Ces analyses conduisent toutefois à un diagnostic plus mitigé sur la possibilité d'obtenir des indicateurs permettant d'expliquer l'hétérogénéité géographique à méso-échelle de la répartition des juvéniles. Les modèles pour lesquels le secteur géographique n'est pas pris en compte dans la variable décrivant le milieu physique ont un pouvoir explicatif très inférieur ; cependant, la part de déviance expliquée par les deux descripteurs faunistiques est alors plus importante (tab. II). Tout ce passe comme si les descripteurs issus des guildes éco-trophiques contenaient une information partiellement

redondante avec celle donnée par le secteur géographique. Ce résultat peut s'interpréter au regard des facteurs qui conditionnent l'hétérogénéité de répartition des juvéniles à méso-échelle (cf. 4.3.2.). En effet, ces nouvelles variables ne permettent pas d'expliquer les différences de densité liées aux apports de larves (Beck *et al.*, 2001 ; Curran & Able, 2002). Par contre, outre leur contribution à la description de la forte variabilité de répartition des juvéniles à petite échelle, elles décrivent partiellement les disparités liées à la morphologie des secteurs et notamment au meilleur potentiel écologique des zones protégées (Pihl & Van der Veer, 1992).

Tableau II : Résultats des modèles à deux variables décrivant les densités de juvéniles de sole (ddl : degré de liberté, AIC : critère d'Akaike, ns : non significatif)

	présence/absence de sole d'âge 0				densités positives de sole d'âge 0			
	ddl résiduel	AIC	Déviante expliquée (%)	% déviante totale	ddl résiduel	AIC	déviante expliquée (%)	% déviante totale
modèle nul	190	193			149	347,7		
sole ~ secteur×bathymétrie×sédiment + dépositivores-détritivores-suspensivores								
secteur×bathymétrie×sédiment	179	161	33,4		138	247	43,1	
dépositivores-détritivores-suspensivores	178	161	Ns	33,4	137	213,1	10	53,1
sole ~ secteur×bathymétrie×sédiment + carnivores								
secteur×bathymétrie×sédiment	179	161	33,4		138	247	43,1	
carnivores	178	141,8	10,3	43,7	137	238,6	3,1	46,2
sole ~ bathymétrie×sédiment + dépositivores-détritivores-suspensivores								
bathymétrie×sédiment	187	199,1	10,8		146	326,4	16,3	
dépositivores-détritivores-suspensivores	186	176,3	12,7	23,5	145	244,2	23,4	39,7
sole ~ bathymétrie×sédiment + carnivores								
bathymétrie×sédiment	187	199,1	10,8		146	326,4	16,3	
carnivores	186	155,6	22,6	33,4	145	297	9,1	25,4

Par conséquent, malgré l'apport des variables faunistiques aux modèles, ceux-ci ne permettent pas d'expliquer la majeure partie de l'hétérogénéité des densités de juvéniles entre les différents secteurs de nourricerie. Pour donner un diagnostic sur la valeur d'un habitat comme nourricerie de sole, il est donc préférable de disposer de données permettant de le comparer à d'autres secteurs adjacents. Toutefois, si une telle approche ne s'avère pas réalisable, il est possible de donner un premier avis (fig. 13) avec des modèles tenant compte des descripteurs faunistiques. Ces variables améliorent en effet la prédiction et expliquent une partie de la variabilité spatiale.

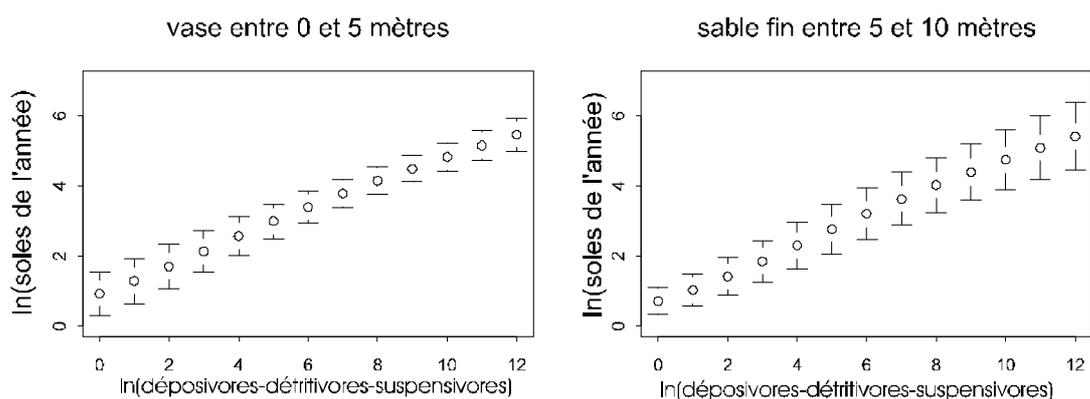


Figure 13 : Estimation des densités de soles de l'année (individus×ha⁻¹) en fonction de l'indicateur d'abondance de proies, selon différentes caractéristiques physiques du milieu

Dans l'optique d'un diagnostic sur la fonction de nourricerie, la prise en compte des deux indicateurs faunistiques, dans des modèles distincts, apparaît essentielle. Les carnivores et les animaux consommant de la matière organique d'origine planctonique ou détritique apportent en effet des informations complémentaires sur la répartition des juvéniles et la qualité de l'habitat. Dans les milieux excessivement enrichis, la diversité spécifique du benthos est réduite ; seules quelques espèces

opportunistes, généralement des dépositives ou des filtreurs, profitent de ces conditions pour proliférer (Hall *et al.*, 1997; Grall & Chauvaud, 2002). Dans le même temps, les densités des autres organismes, dont les carnivores et les poissons benthiques et démersaux, diminuent. Le groupe des dépositives-détritivores-suspensivores, qui constitue un indicateur des disponibilités nutritives, risquerait donc de conduire à des estimations de fortes densités de juvéniles dans des zones qui leur sont défavorables. Etudier en parallèle les résultats d'un modèle utilisant l'indicateur d'abondance des carnivores permet de détecter cette erreur de diagnostic.

4.5. Généraliser ces approches à des indices d'habitats plurispécifiques

4.5.1. Des études monospécifiques aux indicateurs d'habitats halieutiques

En première approche, les travaux menés sur la sole, qui est intermédiaire entre les poissons très inféodés aux estuaires et ceux qui ne fréquentent pas ces milieux (Araujo *et al.*, 2000), peuvent être considérés comme indicateurs de la fonction de nourricerie en milieu côtier. En Manche Est, ces résultats sont d'ailleurs confortés par le fait que l'étude sur la plie a validé le constat établi pour la sole. Ce diagnostic mériterait toutefois d'être étendu par des études portant sur d'autres espèces. Ces méthodes de modélisation et de cartographie quantitative des densités de juvéniles peuvent en effet être utilisées pour d'autres ressources d'intérêt halieutique, la répartition spatiale de nombreux juvéniles de poissons pouvant être décrite en utilisant la bathymétrie, la couverture sédimentaire, l'influence des panaches estuariens et les peuplements benthiques (Gibson, 1994 ; Miller *et al.*, 1984 ; Howell *et al.*, 1999).

L'objectif de ces études n'est pas de décrire exhaustivement les habitats essentiels au renouvellement de tous les poissons mais de les déterminer pour un nombre limité d'espèces, parmi les plus importantes et/ou les plus indicatrices (Rubec *et al.*, 1999). Afin de parvenir à une description générale des habitats halieutiques essentiels pour l'ensemble des communautés ichtyologiques, il est ensuite possible de construire des indices généraux, prenant en compte les résultats obtenus sur un certain nombre d'espèces clés ainsi que des indicateurs basés sur la structure, la taille et la diversité des peuplements piscicoles (Hughes *et al.*, 2002 ; Meng *et al.*, 2002 ; Coates *et al.*, 2004). Ces méthodes multicritères sont toutefois sensibles au choix des variables prises en compte ce qui peut compliquer l'interprétation des résultats (Rubec *et al.*, 1999). C'est pourquoi une approche alternative consiste à développer des variables synthétiques pour décrire les peuplements (Attril & Power, 2002 ; Riccotta, 2002). C'est dans cette dernière optique que Cloarec (2004) a tenté de généraliser la méthode utilisée pour la sole dans le golfe de Gascogne pour décrire les habitats côtiers de l'ensemble des espèces qui dépendent de ces habitats au stade juvénile. Pour ce faire, les peuplements ichtyologiques ont été séparés en deux catégories : les petites espèces, qui réalisent la totalité de leur cycle de vie à la côte, et les grands poissons, pour lesquels le domaine côtier sert essentiellement de nourricerie, les adultes colonisant ensuite le plateau continental (cf. 1.1.3.). La taille maximale de chaque taxon a été renseignée à partir de la base de données Fishbase (www.fishbase.org) puis un seuil arbitraire de 30 cm a été fixé pour sélectionner les grandes espèces. La densité totale de poissons de cette catégorie a été utilisée dans les modèles comme variable réponse en lieu et place de la densité de soles nées dans l'année. Sur les nourriceries côtières, pour les poissons d'intérêt halieutique, les juvéniles représentent la très grande majorité des captures (Guérault *et al.*, 1996). Pour les grandes espèces, modéliser la densité totale de poissons devait donc permettre d'estimer la densité de juvéniles dépendant de ces nourriceries et, donc, la valeur de ces habitats.

Ces analyses ont montré (tab. III) que, du fait des disparités de répartition entre les espèces, la bathymétrie n'est pas un facteur explicatif des gradients de densités de poissons utilisant le domaine côtier comme nourricerie. Regrouper des cohortes et des populations dont les préférendums bathymétriques sont différents revient en effet à supprimer la pertinence de ce descripteur. A cette exception, ces modèles ont mis en évidence les mêmes déterminants de répartition spatiale que pour les juvéniles de sole (cf. 4.4.2.) : la structure sédimentaire ainsi que, dans une moindre mesure, les densités élevées d'animaux consommant de la matière organique d'origine planctonique ou détritique et de carnivores. Par ailleurs, ces analyses ont aussi démontré la forte hétérogénéité des densités de grands poissons entre les différents secteurs de nourricerie ; l'utilisation des variables décrivant la

macrofaune suprabenthique ne permet d'expliquer que très partiellement cette hétérogénéité à méso-échelle (tab. III).

Ce travail, préliminaire à la généralisation des études monospécifiques, devra être affiné avant de parvenir à décrire quantitativement les habitats essentiels aux juvéniles de poissons dans le domaine côtier du golfe de Gascogne. Il ne s'agit là que d'une première approche, alternative aux travaux réalisés avec des indicateurs multicritères (Rubec *et al.*, 1999).

Tableau III : Résultats des modèles estimant la densité de juvéniles de poissons
(ddl : degré de liberté, AIC : critère d'Akaike, $p(\chi^2)$: seuil de significativité)

	densités nulles et positives de poissons				
	ddl résiduel	AIC	$p(\chi^2)$	déviante expliquée (%)	déviante totale expliquée (%)
modèle nul	439	1248			
poisson ~ secteur×sédiment + dépositives-détritivores-suspensivores					
secteur×sédiment	407	867,5	0	39,9	
dépositives-détritivores-suspensivores	406	830,3	$2*10^{-10}$	3,3	43,2
poisson ~ secteur×sédiment + carnivores					
secteur×sédiment	407	867,5	0	39,9	
carnivores	406	780,1	0	7,3	47,2
poisson ~ sédiment + dépositives-détritivores-suspensivores					
sédiment	437	1000	0	20,6	
dépositives-détritivores-suspensivores	436	928	0	6,2	26,8
poisson ~ sédiment + carnivores					
sédiment	437	1000	0	20,6	
carnivores	436	859,4	0	11,7	32,3

4.5.2. Perspectives d'étude par modélisation écosystémique

La modélisation des flux trophiques au sein des écosystèmes (Le Pape *et al.*, 1997 ; Heymans & Baird, 2000 ; Perez espana *et al.*, 2001 ; Fulton *et al.*, 2003 ; Christensen & Walters, 2004) est notamment utilisée pour analyser l'impact de la pêche sur les communautés (Jennings *et al.*, 2002 ; Robinson & Frid, 2003 ; Neira *et al.*, 2003 ; Sanchez & Olaso, 2004). Ce type d'approche devrait pouvoir conduire à une meilleure compréhension des relations trophiques au sein des nourriceries en donnant une représentation synthétique des interactions entre les compartiments vivants. Ainsi, le modèle développé en estuaire de Seine par Rybarczyk & Elkaim (2003) a permis de démontrer le faible niveau de transfert entre les disponibilités alimentaires et les carnivores supérieurs dans cet estuaire, ce qui correspond à une perturbation du fonctionnement écologique de cette nourricerie potentielle. Sandberg *et al.* (2004) ont par ailleurs montré par modélisation le rôle des apports continentaux de matière organique dans la production biologique de la mer Baltique. De la même manière, Bozec *et al.* (2004) ont mis en évidence l'importance de la matière vivante en provenance des récifs coralliens adjacents pour soutenir la productivité halieutique d'un lagon. D'autre part, Le Pape et Fontenelle (2002) ont suggéré, à partir d'un modèle trophique, que la production primaire à l'échelle de la baie du Mont St Michel n'était pas monopolisée par la conchyliculture et le développement de la crépidule et devait donc permettre d'alimenter la chaîne trophique des autres ressources marines. French McKay *et al.*, (2003) ont par ailleurs utilisé ces modèles pour estimer les conséquences d'une restauration des herbiers côtiers pour l'ensemble du réseau trophique.

Toutefois, ces approches nécessitent de disposer de données exhaustives sur les niveaux de biomasse et de production des différents compartiments biologiques ainsi que sur leurs interactions trophiques. Elles sont donc très exigeantes en données et c'est l'une de des raisons pour lesquelles leur utilisation pour l'étude des habitats essentiels est encore embryonnaire, notamment dans le domaine côtier. Dans ces systèmes complexes au sein desquels la connectivité est forte (Links, 2002), ces méthodes sont désormais opérationnelles pour évaluer la capacité d'un système pour les premiers échelons de la chaîne trophique (production primaire et consommation par le zooplancton et le benthos, Le Pape *et al.*, 1999 ; Ernesto-Brando *et al.*, 2004) et comparer ainsi différents écosystèmes (Bacher, 1999). Toutefois, elles ne permettent pas, pour l'instant, de disposer d'outils standardisés de diagnostic prenant en compte les niveaux trophiques supérieurs et les ressources halieutiques.

5. Estimation de la qualité des habitats halieutiques essentiels en milieu côtier

Les travaux présentés dans le chapitre 4 avaient pour objectif principal d'estimer la contribution respective de différents habitats côtiers et estuariens au renouvellement des ressources halieutiques dépendantes de ces milieux. Il s'agissait essentiellement de déterminer le niveau d'importance de ces systèmes pour les juvéniles de poissons en tenant compte des caractéristiques physiques, hydrologiques et faunistiques de l'habitat, des surfaces disponibles, ainsi que des gradients de densités liés à l'alimentation de ces secteurs en larves.

Les travaux menés dans ce cadre en Manche Est ont mis en évidence l'influence des perturbations anthropiques sur les mauvaises performances de l'estuaire de Seine en tant que nourricerie (cf. 4.2.). Toutefois, les approches utilisant modélisation et cartographie quantitative, basées sur des données de densités de juvéniles et prenant en compte la surface respective des différentes aires d'études, ne sont pas adaptées à l'estimation de la qualité des habitats et des conséquences des perturbations d'origine anthropiques sur leur fonctionnalité (Beck *et al.*, 2001). Les zones les plus peuplées, celles qui contribuent le plus au renouvellement des ressources, ne sont pas systématiquement celles où l'habitat offre les meilleures conditions de vie (Curran & Able, 2002). Evaluer la contribution et estimer la qualité d'un secteur ou d'un type d'habitat représente par conséquent deux questions distinctes. Ces conclusions s'appliquent d'ailleurs à l'ensemble des méthodes permettant d'évaluer la contribution des habitats aux stocks. Même si les techniques complémentaires présentées dans le chapitre précédent (analyses de la structure et de la chimie des otolithes, de la chaîne alimentaire et des caractéristiques génétiques ; cf. 4.2.2.) peuvent, au même titre que l'étude du déterminisme des densités, être utilisées dans les deux optiques, estimer la qualité d'une nourricerie requiert une approche différente de celle permettant d'estimer sa contribution à la population adulte.

Ce chapitre présente donc les travaux menés en Manche Est et dans le golfe de Gascogne sur la fonctionnalité des nourriceries côtières et estuariens afin d'estimer leur qualité et l'impact des perturbations anthropiques. Selon Johnson *et al.* (1998), la pollution marine et les autres formes de dégradation peuvent menacer les populations de poissons. Ce constat est particulièrement avéré pour les espèces qui possèdent des nourriceries côtières ou estuariennes, secteurs sur lesquels la pression anthropique est particulièrement forte (Costanza *et al.*, 1997). Ainsi, la contamination chimique peut affecter la physiologie des jeunes poissons (Moles *et al.*, 1994 ; Fonds *et al.*, 1995 ; Burgeot, 1999, Ali *et al.*, 2003 ; Marchand *et al.*, 2003 ; Reynolds *et al.*, 2003), pénaliser leur croissance et engendrer une surmortalité importante (Gibson, 1994). Par ailleurs, l'eutrophisation peut altérer les disponibilités en oxygène et, par conséquent, la croissance et la survie des juvéniles (Merceron, 1988 ; Dalla Via *et al.*, 1998 ; Phelan *et al.*, 2000 ; Meng *et al.*, 2001 ; Ferber, 2001). Par conséquent, même si l'influence des caractéristiques naturelles du milieu sont prises en considération, les conséquences des perturbations anthropiques font l'objet d'une attention particulière dans ce volet du travail.

5.1. Indicateurs de la qualité des nourriceries : la croissance et la mortalité

Les liens entre les poissons et leurs habitats sont complexes et dynamiques (Able, 1999 ; Yamashita *et al.*, 2001) ; la qualité d'un milieu pour les ressources qui y vivent résulte donc de multiples interactions et ne peut être mesurée directement. Elle peut par contre être décrite en utilisant des indicateurs (Adams, 2002) sur la base d'une comparaison inter-sites (Meng *et al.*, 2000 ; Goldberg *et al.*, 2002 ; Lloret & Planes 2003). Il est aussi possible de suivre ces indicateurs au cours du temps, pour analyser les variations interannuelles (Grover *et al.*, 2002) et les tendances à long terme de la qualité du milieu ou mesurer l'effet d'une perturbation ponctuelle (Reynolds *et al.*, 2003).

Le renouvellement des stocks halieutiques dépend en forte partie des événements subis pendant la période de croissance des juvéniles sur les nourriceries (cf. 3.1.2.). En effet, la mortalité est considérable au cours de cette phase du cycle de vie et dépend essentiellement des conditions de croissance (Gibson, 1997). Une croissance rapide permet aux juvéniles de réduire leur vulnérabilité à la prédation (Wennhage, 2000 ; Halpin, 2000), d'exploiter une plus grande gamme de proies (Van der Veer *et al.*, 1994) et d'augmenter leur résistance aux privations de nourriture (Cowan *et al.*, 2000). Hovenkamp (1992) a ainsi analysé, à partir de la microstructure des otolithes, la relation entre croissance et survie pour les juvéniles de plie : il suit une cohorte à partir de prélèvements échelonnés

dans le temps et mesure à chaque fois les accroissements quotidiens correspondant aux premiers stades de la vie benthique. Il calcule ainsi un indicateur de la croissance des juvéniles lors de leur arrivée sur les nourriceries sur des survivants de plus en plus âgés. Ce travail démontre que seuls les individus qui ont grandi très rapidement survivent à cette phase critique du cycle de vie. Allain *et al.* (2003) ont d'ailleurs obtenu un résultat similaire sur les larves pélagiques d'anchois. La croissance, qui est liée aux conditions de vie et à la qualité du milieu (Gibson, 1994), conditionne donc la survie des juvéniles (Suthers, 1998 ; Sheperd *et al.*, 2000).

Par conséquent, les meilleurs habitats des juvéniles sont ceux où la croissance et la survie des espèces sont optimales (Gibson, 1994) ; les indicateurs de qualité de ces habitats sont donc basés sur l'estimation de ces deux paramètres. Scharf (2000) et Sogard *et al.*, (2001) ont démontré la pertinence de ces indicateurs pour estimer la qualité des nourriceries :

- Du fait de l'influence de la circulation hydrodynamique sur les apports de larves, les densités de juvéniles sont partiellement régulées à méso-échelle (cf. 4.3.2.) ; elles ne sont donc pas liées strictement aux conditions de vie sur les nourriceries.
- Au contraire, les variations interannuelles de croissance et de mortalité entre des secteurs côtiers adjacents ne sont pas corrélées, ces paramètres étant déterminés par les conditions environnementales locales. Ils constituent donc des indicateurs pertinents de la qualité des nourriceries et peuvent être utilisés pour comparer des habitats entre eux et/ou réaliser un suivi au cours du temps.

5.1.1. Analyse conjointe de la mortalité et de la croissance

Afin d'étudier la survie des juvéniles sur les nourriceries en fonction de la qualité du milieu, l'étude simultanée de la croissance et de la mortalité apparaît comme une solution optimale (Beck *et al.*, 2001). Ross (2003) a conjugué ces paramètres en comparant les habitats des juvéniles de deux espèces de poissons sur différents estuaires, de l'amont à l'aval. Ces travaux portaient sur une série de campagnes menées toutes les deux semaines durant trois mois au cours de la période printanière d'arrivée des juvéniles sur les nourriceries. L'analyse conjointe de l'évolution des captures et de la structure en taille et en âge des populations, en couplant des estimations quantitatives sur les populations et des mesures de l'âge à partir de la microstructure des otolithes, ont permis d'estimer la densité, la mortalité et la croissance. Ces travaux ont démontré que, dans ce cas d'étude, les juvéniles vivant en amont des estuaires ont une mortalité plus faible et une croissance plus forte que ceux qui restent en aval ; ce qui conduit à conclure que la qualité de l'habitat y est meilleure. De la même façon, d'autres travaux ont permis de décrire les processus liant croissance et survie sur les nourriceries et de lier ces paramètres à la qualité du milieu (Hovenkamp, 1992 ; Halpin, 2000).

Toutefois, ces études de processus nécessitent un niveau très élevé d'échantillonnage ; l'estimation de la mortalité exigeant notamment un suivi *in situ* sur un pas de temps resserré (Ross, 2003) ou une longue série temporelle (Scharf, 2000). Il est par conséquent difficile et coûteux d'envisager le suivi d'indicateurs de la qualité du milieu basés sur ce type de méthodes.

5.1.2. Bioindicateurs basés sur la croissance

Du fait que l'estimation des mortalités est difficile et nécessite un échantillonnage très lourd, de nombreux travaux ont envisagé d'étudier la qualité des nourriceries en utilisant principalement la croissance des juvéniles. La liaison forte entre ce paramètre et la mortalité permet en effet d'envisager son utilisation comme indicateur synthétique de la qualité du milieu (Suthers, 1998) : Des travaux portant sur l'analyse *in situ* de la taille des juvéniles (Lekve *et al.*, 2002), de la microstructure des otolithes (Hovenkamp, 1992) ainsi que de la morphométrie et de la condition des individus (Blackwell *et al.*, 2000 ; Lloret & Planes 2003) ont été menés à cette fin. D'autres approches ont porté sur des mesures de la croissance d'individus maintenus dans des cages dans le milieu naturel (Sogard, 1992 ; Able, 1999 ; Meng *et al.*, 2000 ; Phelan, 2000 ; Meng *et al.*, 2001 ; Manderson *et al.*, 2002) ou sur des expériences en laboratoire ou en mésocosmes en modulant les conditions de vie (Fonds, 1979 ; Pichavant *et al.*, 2001 ; Ali *et al.*, 2003 ; Claireaux *et al.*, 2004 ; Laffargue, 2004) avec le même objectif.

En ce qui concerne les approches *in situ*, Beck *et al.* (2001) ; Jones *et al.* (2002) et Stunz *et al.* (2002) recommandent l'étude conjuguée de la croissance et de la densité, afin de pondérer les analyses sur la qualité du milieu par le niveau de colonisation des habitats. Suthers (1998) insiste par ailleurs

sur la nécessité de conjuguer plusieurs indicateurs pour parvenir à un diagnostic. En effet, l'extrapolation des résultats obtenus à partir d'un indicateur unique sur une espèce donnée n'est pas réaliste (Able, 1999). Il n'est d'ailleurs pas non plus possible de se contenter d'une étude sur un seul site puis de généraliser les conclusions sur la valeur respective de différents types d'habitats (Goldberg *et al.*, 2002).

Ces acquis ont été pris en compte dans les travaux menés sur le littoral français de Manche Est et du golfe de Gascogne sur la qualité des nourriceries. Dans l'optique de développer des bioindicateurs sans devoir mettre en œuvre un protocole très lourd de campagnes, les estimations ont porté sur des indices de croissance et la mortalité n'a pas été prise en compte. Par ailleurs, afin de parvenir à un résultat synthétique, plusieurs indices relatifs à la croissance ont été utilisés simultanément sur plusieurs sites de nourricerie et analysés en tenant compte des densités de juvéniles.

5.2. Croissance et estimation de la qualité des nourriceries côtières et estuariennes de poissons plats sur le littoral français de Manche-Atlantique

5.2.1. Les facteurs naturels (Le Pape *et al.*, 2003d)

Analyse des fluctuations spatio-temporelles de la taille des juvéniles de sole

Afin d'analyser les performances de croissance des juvéniles de sole sur les nourriceries, une première étude, réalisée dans le golfe de Gascogne, a porté sur la taille de ces juvéniles à l'issue de leur second été de vie. Ces jeunes poissons sont alors âgés d'un an et demi environ et ont séjourné sur les secteurs côtiers et estuariens durant deux périodes estivales consécutives (cf. 1.1.). Sur cette façade maritime, la migration des jeunes soles vers des eaux plus profondes lors de leur premier hiver n'entraîne pratiquement pas de mélange entre les juvéniles en provenance des différents secteurs de nourricerie (Dorel *et al.*, 1991 ; Koutsikopoulos, 1991). La taille peut donc être considérée comme un indicateur de la croissance moyenne des juvéniles depuis leur naissance, spécifique à un site donné. Par ailleurs, des études de biologie moléculaire ont conclu que ce stock de sole ne semble pas constitué de sous-populations distinctes (Exadactylos *et al.*, 2001) ; ce qui confirme les analyses de Koutsikopoulos (1991) qui avaient démontré que les poissons en provenance de différentes nourriceries se mélangent lors du recrutement dans la population adulte et partagent des frayères communes. Les différences de croissance peuvent donc être attribuées aux conditions de vie et non à des caractéristiques éco-physiologiques différentes des juvéniles en fonction du lieu où ils se développent.

Pour cette étude, toutes les données collectées sur les six principaux secteurs de nourriceries de cette façade (fig. 3) depuis deux décennies lors de campagnes automnales de chalutage ont été analysées (soit au total, environ 23000 juvéniles de sole âgés de 18 mois environ).

Une première analyse, réalisée sur ces données qui proviennent de campagnes s'étendant de début septembre à fin octobre, a démontré que ces juvéniles continuent de grandir en début d'automne. L'utilisation d'un modèle linéaire a permis de calculer un taux moyen de croissance quotidien à cette période et de corriger chaque taille individuelle pour la rapporter à une date virtuelle de capture commune à toutes les données (1^{er} septembre). C'est ensuite sur ces tailles corrigées que les analyses ont porté.

La figure 14 met en évidence, sur les différents secteurs de nourricerie, les fortes fluctuations interannuelles de la taille moyenne des jeunes soles à l'issue de leur second été de vie. Une série d'analyses a démontré l'absence de relation entre ces variations de taille et les densités. Ensuite, du fait que le taux de croissance de ces juvéniles augmente avec la température de l'eau (Fonds, 1979), ce paramètre a été pris en compte pour analyser la variabilité interannuelle. La base de données de température de surface développée par Météo-France à partir de mesures réalisées par les navires commerciaux a été utilisée à cette fin. Cette base contient les valeurs moyennes décennales de température depuis plusieurs décennies sur une grille spatiale de 30 minutes d'angle. En l'absence de données fiables sur les températures de fond, ces valeurs ont été considérées comme représentatives de la température dans la colonne d'eau sur ces secteurs peu profonds. Pour chaque secteur de nourricerie, ces données décennales ont été extraites de la maille correspondante de la grille géographique. Dans le golfe de Gascogne (cf. 1.1.2.), les larves de sole parviennent sur les nourriceries au printemps, période

à laquelle débute leur croissance benthique qui va durer tout l'été. A l'automne, les jeunes soles nées dans l'année quittent les secteurs très côtiers pour passer l'hiver un peu plus au large puis reviennent à la côte au printemps suivant pour leur second été de croissance. Entre ces deux périodes productives, la croissance des soles est très faible (Dorel *et al.*, 1991) ; elle ralentit d'ailleurs très rapidement en début d'automne (Laffargue, 2004). Par conséquent, deux indicateurs de température ont été calculés à partir des données décennales pour décrire l'influence de ce paramètre sur les fluctuations interannuelles de croissance des juvéniles de sole: 1. la moyenne au cours du premier été de vie, d'avril à septembre, 2. la moyenne lors du second été, avant la capture (avril - aout).

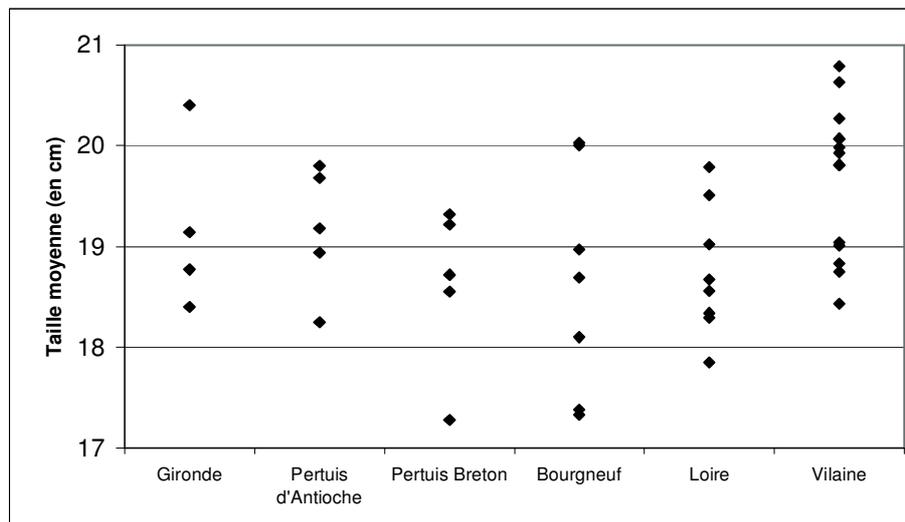


Figure 14 : Variations interannuelles de la taille moyenne des juvéniles de sole nés l'année précédente, rapportée au premier septembre de l'année de capture, pour six nourriceries du golfe de Gascogne (estimations à partir des campagnes automnales menées entre 1980 et 2001)

Des modèles linéaires ont permis d'analyser, secteur par secteur, l'influence de ces descripteurs de température sur les variations interannuelles de la taille des juvéniles à l'issue de leurs deux premiers étés de croissance. Ces analyses ont permis de démontrer l'effet significatif de ces deux facteurs, les juvéniles de sole étant d'autant plus grands que leurs deux premiers étés de croissance sont chauds. Elles ont aussi montré que la meilleure variable explicative de la taille des juvéniles est la moyenne de la température au cours des deux premiers étés de vie. Cette variable a donc été utilisée comme descripteur dans les analyses ultérieures.

Lorsque les données provenant des six secteurs de nourricerie sont regroupées dans un modèle linéaire simple décrivant la taille des jeunes soles en fonction de la température de l'eau, l'effet de ce facteur n'est pas statistiquement significatif. En fait, des disparités spatiales semblent alors masquer cet effet, pourtant démontré précédemment par des analyses site par site. Un modèle linéaire a donc été développé afin d'analyser conjointement les différences entre les secteurs et le rôle de la température de l'eau. Ce modèle démontre que ces deux variables ont une influence significative sur la taille des juvéniles de sole ; il permet d'expliquer 61 % des variations de la taille moyenne des juvéniles en fonction du secteur et de l'année. Ce modèle a donc été utilisé pour illustrer les disparités spatiales de la taille des juvéniles de sole après filtration de l'effet des conditions thermiques : la figure 15 démontre que, pour une température donnée, la taille potentielle des juvéniles est plus grande dans les estuaires (Vilaine, Loire et Gironde) que dans les secteurs sans apports d'eau douce significatifs (baie de Bourgneuf et pertuis Breton). La valeur estimée pour le pertuis d'Antioche, baie au sein de laquelle l'influence estuarienne est modérée, est intermédiaire entre ces deux types de milieux.

Tailles des juvéniles et qualité du milieu

L'absence de relation entre la taille et la densité de chaque cohorte confirme les résultats obtenus par Riou (1999) pour la sole en Manche Est. Lors de l'arrivée des larves sur les nourriceries, les densités sont très élevées et la concurrence pour la nourriture généralement forte (Cowan *et al.*, 2000 ; Grover *et al.*, 2002). De ce fait, la mortalité est très élevée lors des premiers stades du cycle de vie (Wennhage & Pihl, 2001). A l'issue de cette phase critique relativement courte (quelques

semaines), les juvéniles de sole qui ont survécu ne sont plus soumis à des restrictions alimentaires notables (Van der Veer *et al.*, 1991 ; Rogers, 1994 ; Nash *et al.*, 1994 ; Amara *et al.*, 2001). Leur croissance moyenne sur les deux premières années de vie n'est donc pas liée à des processus densité-dépendants. Elle peut par conséquent être analysée comme un indicateur de la qualité du milieu.

La relation entre la température de l'eau et la croissance des juvéniles a été démontrée expérimentalement (Fonds, 1975 ; Fonds, 1979) et validée en mésocosme (Laffargue, 2004) pour des soles nées dans l'année. Elle a été confirmée pour de nombreuses espèces par des approches portant sur les premiers stades de la vie benthique (Gibson, 1994 ; Yamashita *et al.*, 2001 ; Lekve *et al.*, 2002). L'analyse réalisée ici démontre que l'influence de ce facteur se vérifie à long terme pour la croissance moyenne au cours des 18 premiers mois de vie. La température est donc un déterminant majeur de la qualité des nourriceries. Le fait que l'eau soit plus chaude sur les secteurs côtiers et estuariens est d'ailleurs l'une des raisons pour lesquelles les juvéniles s'y concentrent en été (Gibson, 1994).

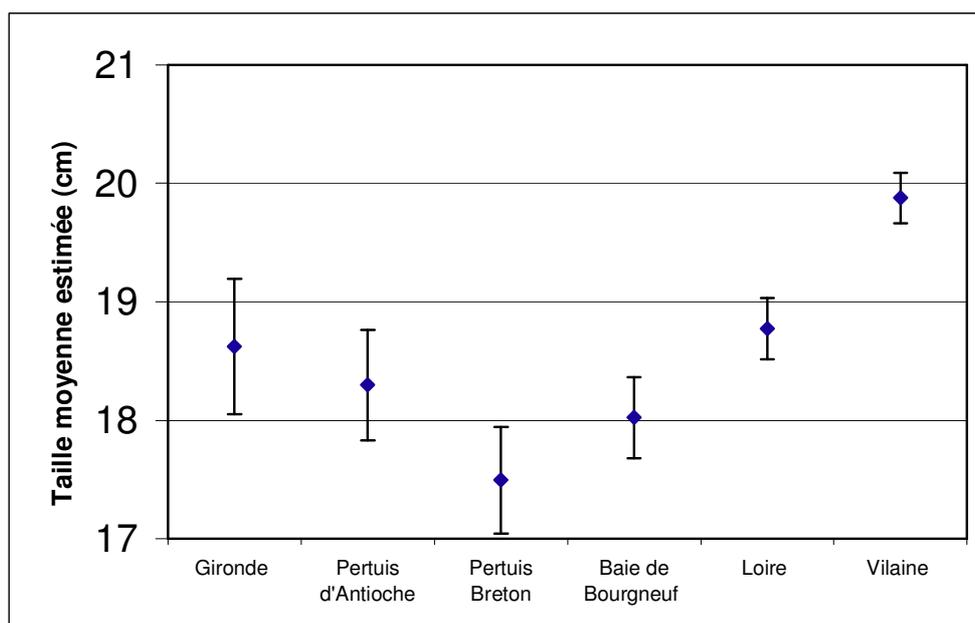


Figure 15 : Tailles moyennes des juvéniles de sole, prédites au 1^{er} septembre de leur seconde année de vie, assortie de l'écart-type d'estimation pour une température moyenne de 16,5 °C au cours des deux premiers étés de croissance

Le modèle prenant en compte simultanément la température de l'eau et les secteurs côtiers et estuariens a permis de déterminer la qualité intrinsèque de ces différents secteurs de nourricerie après filtration de l'effet de la température sur les fluctuations interannuelles et les gradients latitudinaux (fig. 15). Cette approche a démontré le meilleur potentiel de croissance offert par les secteurs sous influence estuarienne. Ce travail confirme donc les résultats antérieurs qui ont permis de mettre en évidence l'intérêt des estuaires comme secteurs de nourricerie, notamment pour la sole (Rijnsdorp *et al.*, 1992 ; Yamashita *et al.*, 2000 ; Jones *et al.*, 2002 ; Le Pape *et al.*, 2003b). Deux facteurs permettent d'expliquer ce constat :

- Les estuaires sont des secteurs particulièrement productifs où le benthos se développe en abondance (Grall & Chauvaud, 2002), ce qui permet aux juvéniles de trouver en quantité une nourriture adaptée à leurs besoins de croissance (Darnaude *et al.*, 2004). Cette productivité benthique permet d'expliquer qu'un grand nombre d'espèces de poissons s'alimentent préférentiellement sur des secteurs influencés par les apports d'eau douce (Miller *et al.*, 1984 ; Peterson *et al.*, 2000).
- Les gradients hydrologiques et la dessalure des eaux limitent la présence de grands prédateurs pour les jeunes poissons en milieu estuarien (Ruiz *et al.*, 1993 ; Peterson *et al.*, 2000). Les estuaires sont donc des secteurs de refuge pour ces juvéniles (Manderson *et al.*, 2000). Dans un secteur où la prédation est faible, l'énergie et le temps consacrés par les

jeunes poissons à se protéger sont moindres et la croissance s'en trouve favorisée (Halpin, 2000 ; Lewis, 2001 ; Adams *et al.*, 2004).

Par ailleurs, cet ensemble de résultats amène à conclure que, du fait des différences intrinsèques de potentiel de croissance entre les secteurs de nourricerie (température, influence estuarienne), il est très difficile d'estimer l'effet éventuel de perturbations anthropiques. Ainsi, les estuaires apparaissent comme les secteurs offrant le meilleur potentiel de croissance aux juvéniles de sole ; il s'agit cependant des secteurs sur lesquels la qualité des eaux est la moins bonne, du fait de la contamination chimique (Claisse, 1989) et des problèmes d'eutrophisation (Chapelle *et al.*, 1994). Les caractéristiques naturelles des nourriceries peuvent donc dissimuler l'effet négatif des perturbations anthropiques, notamment en ce qui concerne les estuaires (Lindegarh & Hoskins, 2001 ; Meng *et al.*, 2002 ; Whitfield & Elliot, 2002).

5.2.2. L'impact anthropique (Gilliers, 2004)

Un ensemble de travaux, réalisés dans le cadre de la thèse de Camille Gilliers, a porté sur l'impact de la dégradation de la qualité du milieu sur les performances de croissance des juvéniles. Ces travaux ont été réalisés à partir de prélèvements de jeunes poissons plats pêchés en début d'automne sur les nourriceries des côtes françaises du golfe de Gascogne et de Manche Est ainsi que du sud de la mer de Nord. Ils ont essentiellement porté sur la sole, même si des analyses ont aussi été effectuées sur des plies et des limandes. Différents indices relatifs à la croissance de ces juvéniles ont été utilisés (tab. IV ; détail des méthodes dans Gilliers, 2004). Afin d'obtenir un diagnostic synthétique sur la qualité des nourriceries (cf. 5.1.2.), ces indices dont les temps de réponse sont très différents (tab IV) ont été analysés simultanément; de plus, les densités de juvéniles ont été prises en considération.

Tab IV : Indicateurs relatifs à la croissance des juvéniles de poissons plats

Indice relatif à la croissance	Signification	Méthode	Temps de réponse
Taille	Estimateur de croissance	Mensuration des captures par cohorte	Vie benthique
Croissance moyenne par jour	Taux de croissance moyen	Taille / âge (stries quotidiennes des otolithes)	Vie benthique
Accroissement des otolithes	Croissance journalière	Mesure des stries quotidiennes	10 jours
Indices morphométriques	Embonpoint des juvéniles	Relation taille / poids	1 mois
Indices lipidiques	Réserves corporelles	Analyses biochimiques	1-2 semaines
ARN/ADN	Conditions de nutrition	Analyses biochimiques	1 jour

Analyse des conditions de nutrition

Des analyses de l'indice ARN/ADN, représentatif de l'état nutritionnel des poissons (Lied *et al.*, 2003), ont tout d'abord été menées à l'échelle des différents secteurs de nourricerie. Ces analyses ont montré que les conditions de nutrition sont bonnes sur l'ensemble des sites étudiés (Gilliers *et al.*, 2004 ; Gilliers *et al.*, sous presse), confirmant ainsi les résultats antérieurs sur l'absence de limitation nutritive pour les juvéniles de sole (Amara *et al.*, 2001 ; Amara & Galois, 2004). Toutefois, cet indice a été exclu du panel des indicateurs retenus pour évaluer la qualité des nourriceries. En effet, du fait de son temps de réponse très court (1 jour), il n'est pas possible de l'utiliser pour évaluer la qualité des habitats sans un protocole d'échantillonnage resserré dans le temps. De plus, l'état nutritionnel des poissons n'est pas un bon indicateur de l'impact anthropique ; les nourriceries peuvent en effet fournir de bonnes conditions d'alimentation pour les juvéniles malgré une forte dégradation de la qualité du milieu (Moles *et al.*, 1994). Par conséquent, la suite des travaux a porté exclusivement sur des indicateurs de croissance plus intégrateurs (de la semaine à l'année, tab. IV).

Analyses préalables en bassins expérimentaux

Afin de tester la sensibilité des juvéniles de sole à la contamination des eaux, une expérience a été menée en 2002 dans les marais expérimentaux du Centre de Recherche sur les Ecosystèmes Marins et Aquacoles (CREMA) de l' Houmeau (Charente Maritime). L'effet d'une contamination ponctuelle par des hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP) sur la croissance et la mortalité de juvéniles

de sole mis en élevage dans ces bassins a été analysé. Les HAP sont des composants toxiques dont les effets néfastes sur les juvéniles de poissons sont démontrés (Johnson *et al.*, 1998). Tester la réponse des juvéniles de sole à une pollution par ce type de contaminant devait donc permettre d'analyser la sensibilité de différents indicateurs permettant d'estimer la qualité du milieu. De plus, cette étude s'inscrivait dans un programme national financé par le ministère de l'écologie et du développement durable (Ectophy) dans le but d'analyser les conséquences de la marée noire de l'Erika, qui a affecté les côtes du golfe de Gascogne en décembre 1999.

Des juvéniles de sole (600 individus) ont été capturés en baie de Vilaine puis séparés en deux groupes égaux dans des bassins en laboratoire. L'un des groupes a été exposé à du fuel répandu en surface, dans une proportion équivalente à celle d'un déversement dans un secteur de petits fonds lors d'une marée noire ; l'autre lot a servi de témoin. Au bout de 24 heures, ces échantillons ont été extraits des bassins puis mis en stabulation dans deux marais expérimentaux distincts non contaminés; ils y sont restés trois mois et demi au maximum, au cours de l'été et du début d'automne.

Les analyses portant sur ces juvéniles à l'issue de la phase de stabulation en marais ont donné des résultats statistiquement significatifs concordants sur l'ensemble des indicateurs analysés. Au sein du lot qui avait initialement été exposé au fuel, la mortalité est plus élevée (+ 70 %) et la taille des individus survivants est très inférieure (1,5 cm de moins pour une taille moyenne de 12,3 cm dans le lot témoin). Par ailleurs les indices de croissance récente et de condition confirment ces résultats (fig. 16).

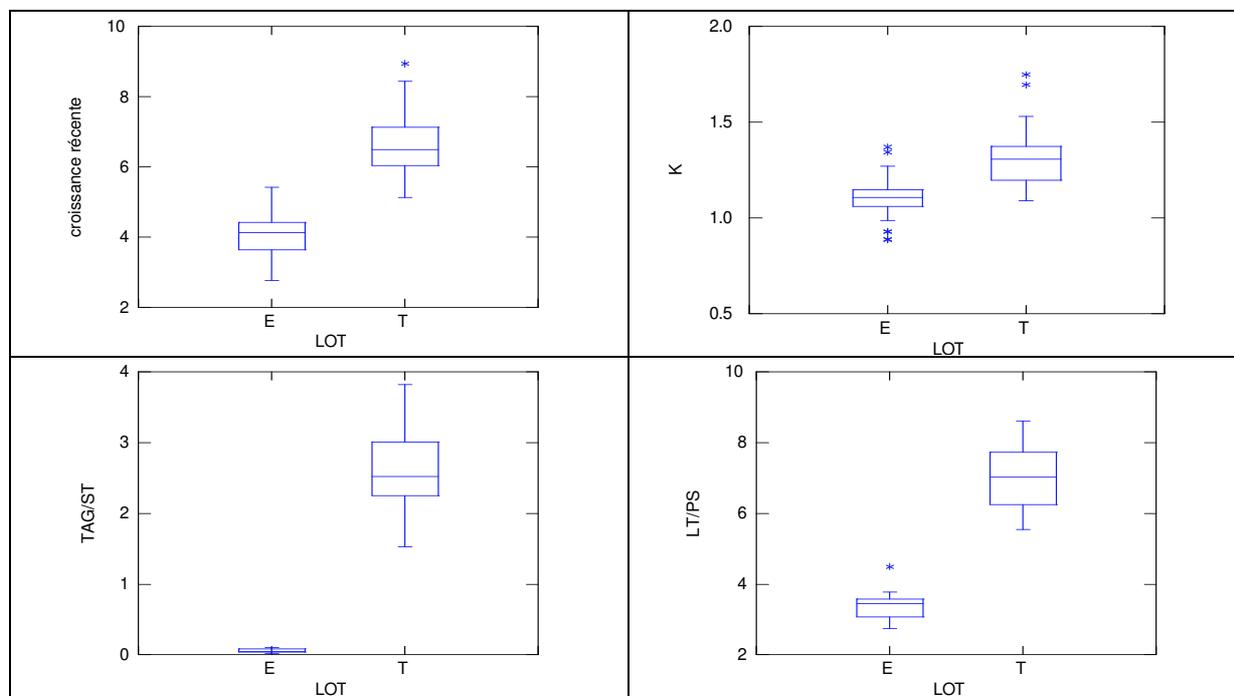


Figure 16: Différences entre les juvéniles de sole du lot témoin "T" et ceux du lot exposé au fuel "E". pour l'indice de croissance récente (largeur moyenne des 10 derniers accroissements de l'otolithe sagittale droite en μm), pour l'indice de condition morphométrique "K" ($\text{mg}\cdot\text{mm}^{-3}$) et pour les indices lipidiques (rapports Triacylglycérol / Stérols "TAG/ST" et Lipides Totaux / Poids Sec "LT/PS")

La croissance et la survie des juvéniles sont donc affectées par une contamination aux HAP, ce qui confirme des travaux antérieurs sur l'effet de ces xénobiotiques (Kubin, 1997 ; Johnson *et al.*, 1998). Comme des études d'éco-physiologie l'ont démontré (Claireaux *et al.*, 2004), la capacité métabolique des juvéniles de sole est réduite par une pollution aux hydrocarbures, ce qui affecte leur croissance et, par conséquent, leur survie. De plus, les résultats obtenus trois mois et demi après la contamination expérimentale sur des indices de croissance récente et de condition dont les temps de réponse sont courts (10 jours à un mois ; tab. IV) démontrent que ces juvéniles ne compensent pas le retard de croissance et continuent au contraire à grandir moins vite, longtemps après avoir subi une pollution ponctuelle (fig. 16).

Outre le diagnostic rendu sur les conséquences d'une marée noire sur la fonction de nourricerie des habitats côtiers, cette approche expérimentale a permis de mettre en évidence la sensibilité des indicateurs de croissance et de condition à la qualité du milieu. Elle a aussi confirmé l'intérêt d'utiliser plusieurs indices dont la signification et le temps de réponse sont différents pour obtenir un diagnostic (Suthers, 1998). Par conséquent, à l'issue de cette approche expérimentale, des études *in situ* ont été menées afin de tester la pertinence de ce pool de bioindicateurs pour suivre la qualité des sites côtiers et estuariens de nourriceries.

Etude à méso-échelle

Une étude a été menée sur huit secteurs côtiers et estuariens de Manche Est (Somme et Seine ; fig. 2) et du golfe de Gascogne (six secteurs ; fig. 3) afin d'analyser la pertinence des indicateurs basés sur la croissance et la densité des juvéniles de sole pour établir un diagnostic sur la qualité de ces différents milieux comme nourricerie. Cette analyse s'est tout particulièrement intéressée aux conséquences des perturbations liées à la contamination chimique du milieu pour le renouvellement des ressources. Comme le travail réalisé sur les tailles des jeunes soles (cf. 5.2.1.), cette étude a été menée à méso-échelle : les taux de concentration en composés xénobiotiques et les indicateurs de croissance et de densité des juvéniles sont estimés au niveau de chaque secteur de nourricerie, considéré comme une entité homogène.

Les données du Réseau National d'Observation de la qualité du milieu marin (RNO, 2003) ont tout d'abord été utilisées afin d'évaluer le niveau de contamination chimique sur les différents sites étudiés. Le RNO mesure cette contamination à la côte sur la moule et/ou sur l'huître creuse tous les trimestres (Claisse, 1989). Il existe un point de prélèvement de ce réseau de surveillance sur chacun des huit secteurs pris en compte et Beliaeff *et al.* (1998) considèrent que chaque station de mesure est représentative de la zone avoisinante. Il a donc été estimé que chacun de ces points représentait un site de nourricerie. Les données disponibles de 1995 à 2000 (dernière année disponible au moment de ce travail) ont été extraites pour les neuf contaminants mesurés en routine dans le cadre de ce réseau : cinq métaux (Cd, Hg, Pb, Cu, Zn), les hydrocarbures polycycliques aromatiques et trois organochlorés (deux pesticides, le DDT et le lindane, et les PCB). Pour chaque xénobiotique, un indicateur de contamination par secteur a été développé en prenant la médiane de l'ensemble des mesures disponibles. Le choix de cet estimateur repose sur sa robustesse, qui permet d'obtenir une évaluation satisfaisante du niveau de contamination malgré quelques valeurs très élevées et d'autres inférieures aux seuils de détection, valeurs qui rendent difficile l'utilisation des données brutes (Beliaeff *et al.*, 1998). Cette formulation fournit, pour chaque polluant, un indice intemporel de contamination à moyen terme basé sur un nombre conséquent de mesures. Les travaux menés dans le cadre du RNO (2000) ont montré que cet indice est représentatif de la variation inter-site du niveau de concentration de chaque xénobiotique ; en effet, les tendances à court terme et les fluctuations interannuelles de ces données sont faibles au regard des différences entre sites (Beliaeff *et al.*, 1998).

Afin de synthétiser l'information et d'obtenir des indicateurs génériques de la contamination des nourriceries, des analyses en composantes principales (ACP) ont été réalisées sur ces valeurs médianes par secteur. Quand les neuf xénobiotiques sont traités dans la même ACP, les corrélations sont trop faibles pour parvenir à des indices synthétiques de contamination qu'il soit possible d'interpréter. C'est la raison pour laquelle des analyses distinctes ont été menées sur les contaminants organiques et métalliques. En ce qui concerne les métaux, la première composante principale représente 67 % de la variabilité totale du jeu de données, ce qui traduit une corrélation importante entre les différents profils (fig. 17a). Il est donc possible d'utiliser la coordonnée de chacun des huit secteurs sur cette composante principale comme indicateur de la teneur du milieu en métaux. En ce qui concerne les xénobiotiques organiques, la première composante principale représente 97 % de la variabilité contenue dans les données (fig. 17b). Cette première composante constitue donc un très bon indicateur de ce type de contamination. Deux secteurs ressortent par leurs coordonnées issues de ces deux analyses : la Gironde, très contaminée par les métaux, et la Seine, où la teneur en composés organiques est très élevée (environ 10 fois supérieure à celle des autres sites d'étude).

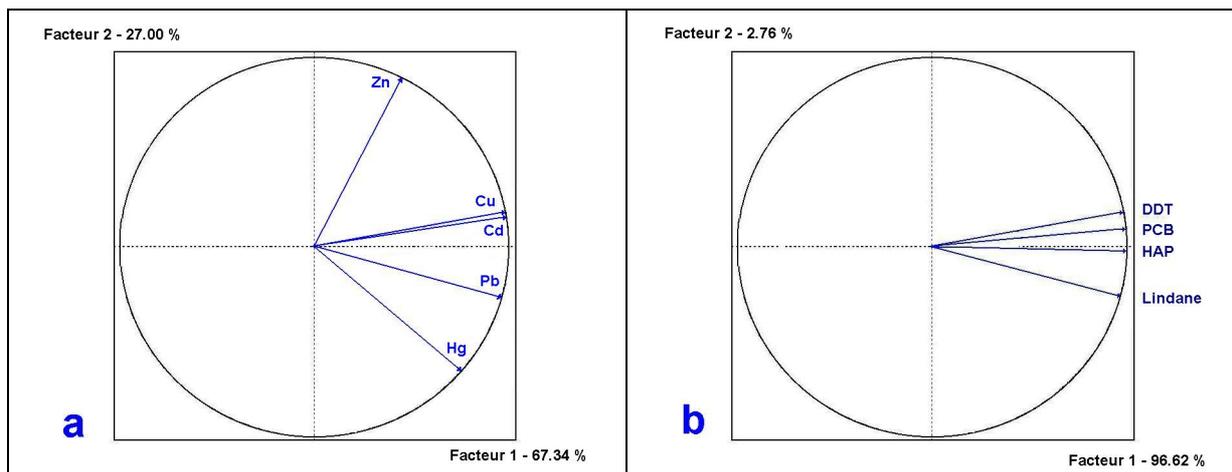


Figure 17 : Cercle des corrélations entre les contaminants sur le premier plan factoriel des deux analyses en composantes principales menées sur les huit secteurs de nourriceries à partir des données du RNO (a : métaux ; b : molécules organiques)

Une fois générés ces indicateurs synthétiques de contamination du milieu, des campagnes automnales menées durant trois années consécutives (2000-2002) sur chacun de ces sites ont été utilisées pour estimer un pool d'indicateurs basés sur la croissance et la densité des juvéniles de sole puis les analyser au regard de la teneur du milieu en xénobiotiques. La densité et la taille des juvéniles de chaque cohorte ont tout d'abord été calculées à partir de l'ensemble des captures. Ensuite, pour obtenir les autres indicateurs de croissance et de condition (tab. IV), un échantillon (≈ 30 individus) de juvéniles représentatif de chaque secteur a été prélevé pour des analyses en laboratoire. Au total, six bioindicateurs ont ainsi été estimés (la densité et la taille moyenne des juvéniles nés dans l'année et celles des poissons nés l'année précédente, calculées sur l'ensemble des captures ; la croissance récente et l'indice de condition morphométrique, estimés à partir de l'échantillon de poissons nés dans l'année). Ces indicateurs sont disponibles sur chaque site pour les trois années d'études.

L'analyse de ces données biologiques a été réalisée à l'aide d'une analyse factorielle multiple (AFM, Escofier & Pagès, 1994). Cette analyse exploite trois tableaux, un par année, dans lesquels les huit secteurs de nourriceries sont autant d'individus représentés par les six variables correspondant aux indicateurs de performance écologique ; le résultat est un compromis entre les trois tableaux annuels. Dans cette analyse, ces données sont de plus confrontées aux indicateurs de contamination chimique développés précédemment, utilisés comme variables illustratives :

- Le premier constat marquant de cette AFM est la stabilité interannuelle des résultats. A l'exception de l'indice morphométrique, la projection des variables dans le premier plan factoriel (59 % de l'inertie totale dans le jeu de données) reste relativement stable d'une année à l'autre (fig. 18). Ce résultat est confirmé lorsque l'on examine la projection des secteurs sur les deux premiers axes factoriels (fig. 19) : leur position varie peu selon les années au regard des distances entre les sites. Ces résultats signifient que la structure des données et les différences de performances écologiques entre les secteurs d'études sont pérennes sur la période d'étude, ce qui permet de dresser des conclusions sur les liaisons entre les indicateurs et sur la hiérarchie entre les nourriceries.

- Le premier axe de l'analyse résume essentiellement l'information sur les variations de croissance alors que la densité d'individus nés depuis un an et demi a une contribution majeure au second (fig. 18). Le positionnement des différents sites d'étude sur ce plan (fig. 19) permet tout d'abord d'identifier, par projection sur le premier axe, un fort gradient latitudinal de croissance des soles du golfe de Gascogne ; la croissance des juvéniles est d'autant plus forte que la nourricerie est située au nord (vers la droite de ce plan factoriel). Si l'on considère de façon séparée les deux populations de juvéniles de sole (Manche Est et Gascogne), ce constat se vérifie aussi entre l'estuaire de Seine et la baie de Somme. Au contraire, sur le second axe de l'analyse, il n'existe pas de gradient géographique ordonné ; la densité de juvénile n'apparaît pas liée à la latitude mais l'estuaire de Seine se distingue par contre très nettement des autres sites.

Deux secteurs de nourriceries ressortent de ces analyses, et des tests statistiques effectués pour les valider (Gilliers, 2004), par leurs performances écologiques faibles en terme de croissance et de densité des juvéniles de sole (fig. 19) : il s'agit de la Seine et de la Gironde, c'est à dire des deux secteurs où les niveaux de contamination sont les plus élevées.

L'interprétation de ces résultats, et d'ailleurs de toutes les approches comparatives basées sur des indicateurs de performances écologiques, est toujours très délicate et ce pour plusieurs raisons :

- D'une part, la réponse des organismes aux modifications environnementales se fait aux différents niveaux de l'organisation biologique. C'est la raison pour laquelle il existe toute une gamme d'indicateurs dont les niveaux d'intégration sont très différents, depuis le niveau cellulaire (réponse très rapide, de l'ordre de quelques heures) jusqu'aux peuplements et aux écosystèmes (signal lissé sur plusieurs années). Si les indicateurs qui réagissent rapidement sont plus sensibles aux modifications environnementales, la signification écologique du signal est par contre d'autant plus grande que le niveau d'intégration est élevé (Whitfield & Elliot, 2002 ; Adams, 2002). Il est donc nécessaire d'utiliser plusieurs indices ayant un temps de réponse différent, afin d'estimer l'état de santé des individus et d'apprécier la qualité de leur habitat (Suthers, 1998).

- D'autre part, plusieurs facteurs opérant à différentes échelles peuvent interférer et occasionner des disparités spatio-temporelles dans la réponse de ces indicateurs :

- Au niveau des populations : position du stock par rapport à la répartition biogéographique de l'espèce (Phillipart *et al.*, 1998 ; Van der Veer *et al.*, 2003) et conséquences sur le cycle de vie (saison de ponte, durée de vie larvaire, vitesse de croissance, migrations saisonnières) ainsi que sur la taille respective des stocks et les gradients de densité.

- A méso-échelle, au sein d'une population : gradients latitudinaux de température (Le Pape *et al.*, 2003d), gradients saisonniers d'arrivée des larves (Arbault *et al.*, 1986 ; cf. 1.1.).

- Au niveau local : facteurs naturels et anthropiques interagissant sur les conditions de vie (Lindegarth & Hoskins, 2001 ; Meng *et al.*, 2002 ; Whitfield & Elliot, 2002).

Dans l'étude menée sur la sole le littoral de Manche Atlantique, l'utilisation simultanée d'outils dont le temps de réponse est de quelques jours (la croissance récente) à quelques semaines (les indices de condition), et d'autres intégrant le signal à l'échelle du premier semestre de vie (la taille et la densité des individus nés dans l'année) ou des deux premières années (la taille et la densité des individus nés l'année précédente) apparaît pertinente pour fournir un diagnostic. De plus, l'interprétation de ces résultats dans l'optique d'une comparaison de différents secteurs de nourricerie est facilitée par leur stabilité relative d'une année sur l'autre, les variations spatiales étant très supérieures aux variations interannuelles. De la même façon, en Australie, Sogard *et al.* (2001) soulignaient la stabilité des disparités spatiales de croissance de juvéniles de poissons sur plusieurs années entre différents sites de nourricerie et, de ce fait, la possibilité d'établir un diagnostic avec ce type d'outil.

Toutefois, deux raisons majeures rendent difficile l'analyse du lien entre les disparités de performances écologiques et la qualité du milieu dans ces travaux : Tout d'abord cette analyse porte sur deux populations distinctes (Manche Est et Golfe de Gascogne). Les différences de densité et de croissance pourraient par conséquent être occasionnées par des caractéristiques éco-physiologiques différentes entre ces deux populations. Par ailleurs, les résultats obtenus ont démontré un gradient latitudinal de croissance, particulièrement visible sur le golfe de Gascogne. Toutefois, l'analyse séparée de ces deux stocks (Gilliers, 2004) amène à conclure que ces gradients ne sont très probablement liés ni à une hétérogénéité génétique (Exadactylos *et al.*, 2001), ni aux différences dans le cycle de vie et dans la date d'arrivée sur les nourriceries (Arbault *et al.*, 1986 ; Anonyme, 1993), ni à la température (Holley, 2002). Par conséquent, ces résultats doivent être examinés en tenant compte d'éventuelles différences entre les deux stocks. Par contre, au niveau de chaque population, les disparités entre les différents secteurs de nourricerie pour les bioindicateurs de croissance et de densité, validées sur plusieurs années, peuvent être analysées au regard de la qualité de l'habitat.

Ces résultats semblent démontrer une relation négative entre le niveau de contamination et les bioindicateurs calculés sur les juvéniles de sole ; ils sont en accord avec les conclusions obtenues dans d'autres études sur la relation entre la croissance et la survie des jeunes poissons et la qualité chimique du milieu (revue dans Whitfield & Elliot, 2002). En fait, ce travail met surtout en évidence les faibles performances écologiques de deux nourriceries, aux embouchures de la Seine et de la Gironde. Malgré

un potentiel intrinsèque fort, puisqu'il s'agit de systèmes estuariens, et donc très favorables au développement des juvéniles de sole (cf. 5.2.1.), ces deux secteurs fortement contaminés semblent peu propices aux juvéniles. Du fait que les nourriceries très contaminées de Seine et de Gironde ne concernent pas la même population de sole, qu'elles subissent des conditions hydroclimatiques distinctes et que la nature de la contamination chimique y est différente (organique en Seine, métallique en Gironde), il est important d'accorder à ces deux secteurs une attention spécifique.

L'estuaire de Seine se distingue par sa contamination organique très élevée ; l'ACP réalisée ci-avant (fig. 17) illustre le fait que, pour cette famille de xénobiotiques, la concentration est 10 fois supérieure à celle mesurée sur les autres secteurs, ce qui confirme le constat réalisé par Tronczynski (1999). Ces résultats sont de plus validés par des dosages sur des juvéniles de sole pour l'ensemble des contaminants organiques (Jégaden, 2002). Or, les indicateurs utilisés pour décrire la qualité des nourriceries donnent des résultats médiocres (très faible densité de juvéniles, croissance limitée) sur ce secteur en comparaison avec la baie de Somme, autre estuaire de Manche Est. Il semble peu probable que ces mauvaises performances soient occasionnées par des différences de température et/ou de disponibilité en nourriture, c'est à dire par les deux principaux facteurs naturels qui conditionnent la qualité de l'habitat (Gibson, 1994). En effet, en Manche Est, la température à la côte est très homogène sur tout le littoral (Hoch & Garreau, 1998), les disponibilités en proies benthiques sont fortes, notamment en estuaire de Seine (Mouny *et al.*, 1998 ; 2000), et la nourriture n'est pas limitante pour la croissance des juvéniles de sole (Gilliers *et al.*, 2004). Il paraît donc logique de lier les faibles performances écologiques de ces juvéniles à la mauvaise qualité du milieu, et notamment aux conséquences de la contamination chimique en Seine (cf. 4.2.1.) : bioaccumulation dans la chaîne trophique, stress, coûts métaboliques élevés et perturbation du développement (Le Gall *et al.*, 2001). Ces résultats confirment d'ailleurs ceux de Riou *et al.* (2001) qui, à partir de données indépendantes, ont mis en évidence la faible densité de juvéniles de sole et de plie dans cette estuaire, par comparaison avec l'ensemble du littoral franco-britannique de Manche Est (cf. 4.2.1.).

L'estuaire de la Gironde se caractérise par sa forte contamination métallique, tout particulièrement en ce qui concerne le cadmium (Boutier *et al.*, 2000). Par ailleurs, les performances écologiques des juvéniles de sole y sont médiocres (croissance très faible et bas niveau de densité) en comparaison avec les autres nourriceries du golfe de Gascogne. Or, du fait des gradients thermiques latitudinaux, ce secteur est celui où la température de l'eau est la plus élevée, et donc la plus favorable à la croissance des juvéniles de sole (Le Pape *et al.*, 2003d). Par ailleurs, une étude du rapport ARN/ADN dans les juvéniles de sole des secteurs de nourriceries du golfe de Gascogne (Gilliers *et al.*, sous presse) a permis de démontrer que les conditions de nutrition sont partout satisfaisantes pour ces juvéniles. Par conséquent, les mauvais résultats obtenus en estuaire de Gironde semblent devoir être mis en relation avec la forte contamination métallique, tout particulièrement du fait des teneurs en cadmium, métal considéré comme particulièrement toxique (Bryan *et al.*, 1984) et dont l'effet négatif sur la croissance et la survie des poissons est avéré (Eaton *et al.*, 1978 ; Hansen *et al.*, 2002). Par ailleurs, Boutier *et al.* (2000) ont démontré que cette contamination qui provient du bassin versant de la Gironde affecte aussi les secteurs adjacents et notamment les pertuis charentais. Il est donc possible que le gradient sud-nord apparent dans les performances écologiques des juvéniles de sole dans le golfe de Gascogne soit occasionné par une forte contamination métallique des secteurs d'étude situés au sud, (Gironde et pertuis d'Antioche) ; il serait toutefois très hypothétique de conclure sur ce point à partir de ce seul travail.

En conclusion, cette étude se base sur une comparaison de la croissance et de la densité des juvéniles de sole à méso-échelle, entre différents secteurs de nourricerie, pour estimer la qualité de ces habitats essentiels au renouvellement des ressources halieutiques. Il s'agit d'une approche composite utilisant différents indicateurs de performance écologique avec des temps de réponse et des niveaux d'intégration différents (Adams, 2002), afin de parvenir à un diagnostic synthétique qu'il n'est pas possible d'atteindre par une étude mono-facteur (Suthers, 1998). Bien que les résultats soient basés sur deux populations distinctes et qu'il apparaisse des gradients latitudinaux dans la réponse des indicateurs, cette étude menée sur le littoral de Manche Est et du golfe de Gascogne a permis de mettre en évidence que les performances écologiques des juvéniles de sole sont médiocres dans deux estuaires. De toute évidence, ce résultat est lié à la mauvaise qualité de l'habitat, et notamment à la contamination chimique, dans ces secteurs très anthropisés. Ce constat mériterait toutefois d'être validé

par une approche similaire sur d'autres espèces, afin de vérifier si ces conclusions ne sont pas spécifiques à la sole et si elles peuvent être généralisées à un diagnostic sur la fonctionnalité halieutique de ces systèmes (Able, 1999 ; Whitfield & Elliott, 2002). Gilliers *et al.* (2004), dans une étude menée parallèlement à celle-ci, ont d'ailleurs démontré qu'il existe des différences de sensibilité des indicateurs de croissance des juvéniles lorsque l'on compare plusieurs espèces de poissons plats ; ces travaux n'ont toutefois pas conclu à des diagnostics contradictoires selon l'espèce prise en compte.

Analyse à petite échelle

A l'issue des travaux menés à méso-échelle il est apparu nécessaire d'effectuer des analyses spatiales plus fines. L'objectif était d'examiner si, au sein d'un secteur de nourricerie, il existe des différences dans les performances écologiques des juvéniles de poissons entre différents habitats ; puis de mettre en relation ces disparités éventuelles avec la qualité du milieu et les perturbations anthropiques. En effet, plusieurs études ont montré que les performances de croissance peuvent varier au sein d'un même secteur (Sogard *et al.* 2001 ; Beck *et al.*, 2001) en fonction des caractéristiques naturelles de l'habitat (Rozas & Minello 1998 ; Rosas & Zimmerman 2000 ; Phelan *et al.* 2001 ; Stunz *et al.*, 2002 ; Ross, 2003) ou d'une dégradation de la qualité du milieu (Burke *et al.*, 1993 ; Able *et al.*, 1999 ; Meng *et al.*, 2000). Dans l'objectif d'évaluer les conséquences des perturbations liées aux activités humaines, différentes sous-parties des sites de nourriceries ont donc été comparées au sein de secteurs particulièrement anthropisés.

Une analyse a été menée à l'échelle de la baie de Seine en 2003, en comparant les poissons capturés en différents points de prélèvements situés sur un gradient amont-aval de l'estuaire externe de la Seine (fig. 20) avec des échantillons collectés aux embouchures de deux estuaires adjacents (Orne et baie des Veys, fig. 2). Des prélèvements localisés ont été effectués à cette fin puis la croissance récente et un indice morphométrique (tab. IV) ont été calculés sur ces juvéniles.

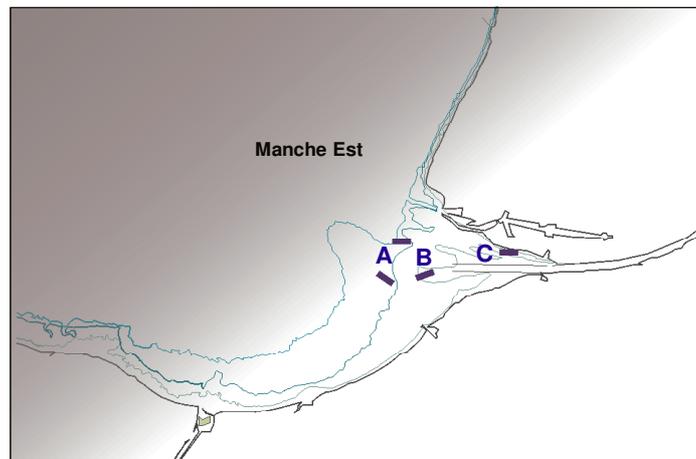


Figure 20 : Position des prélèvements en estuaire de Seine de l'embouchure (A) vers des secteurs plus internes (B et C) lors de l'échantillonnage en 2003

Ces analyses révèlent (fig. 21) qu'au point C, situé en amont de l'embouchure de la Seine (fig. 20), les indicateurs de croissance et de condition des soles nées dans l'année sont significativement plus faibles que dans la partie aval de cet estuaire ou qu'aux débouchés des deux autres fleuves de la baie.

Ce constat est à mettre en relation avec les gradients de qualité des eaux, et notamment de contamination chimique. Tronczynski (1999) a en effet montré que, comme dans la plupart des estuaires anthropisés, du fait de la dilution des eaux fluviales contaminées dans les eaux marines, il existe un gradient décroissant de contamination de l'amont à l'aval de l'estuaire de Seine. Ce gradient se vérifie à l'échelle de la baie avec des concentrations plus faibles en contaminants à l'embouchure des deux estuaires adjacents (Claisse, 1989 ; RNO, 2000).

Ce travail tend donc à démontrer que, malgré leur capacité de se déplacer (Marchand, 1988), les juvéniles de sole n'effectueraient pas de migrations entre les différentes sous parties d'un estuaire, restant confinés dans un habitat donné, au même titre que les invertébrés choisis comme sentinelles

pour la surveillance du milieu (RNO, 2000), et subissant l'influence des conditions locales sur leurs performances de croissance. On retrouvait donc, sur ces indicateurs, la réponse des jeunes soles aux gradients locaux de qualité du milieu et notamment de contamination. Ce constat est d'ailleurs confirmé par Loizeau (*comm. pers.*) qui retrouve, sur les juvéniles de sole prélevés en 2003, les mêmes disparités spatiales de contamination organique que dans le milieu. Du fait que ces substances sont bioaccumulées au cours de la vie juvénile (Abarnou, 2000), ce résultat est représentatif de l'exposition à ces xénobiotiques sur l'ensemble de la vie benthique et exclut qu'un mélange significatif s'opère entre les individus en provenance des différentes parties de l'estuaire.

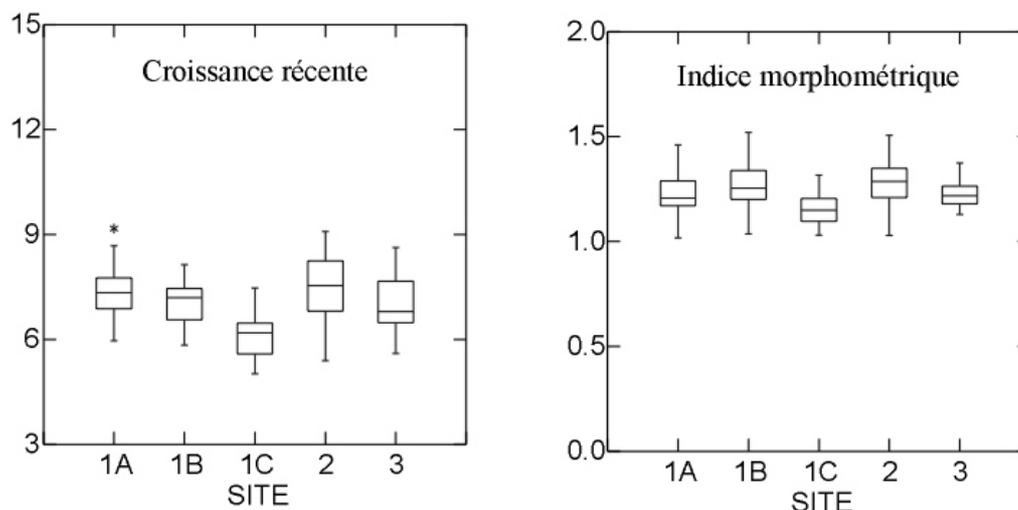


Figure 21 : Variations de la croissance récente et de l'indice morphométrique mesurés sur des juvéniles de sole nés dans l'année en différents points de l'estuaire de Seine (1, ABC (fig. 21), ainsi qu'à l'embouchure de l'Orne (2) et en baie des Veys (3)

Cette approche à petite échelle, portant sur une seule année de mesure, est à ce jour trop succincte pour parvenir à des conclusions définitives. Elle laisse toutefois supposer que les perturbations de la qualité du milieu auraient un impact ponctuel, localisé aux secteurs les plus anthropisés, mais diffuseraient peu du fait de la faible mobilité des juvéniles. Les résultats obtenus à méso-échelle mettaient l'accent sur les dysfonctionnements des estuaires de la Seine et de la Gironde comme nourricerie. Sans remettre en cause le constat réalisé en Seine, cette nouvelle approche suggère que les mauvaises performances de ce secteur comme nourricerie proviendraient de perturbations écologiques localisées en amont de l'embouchure ; la partie externe de la nourricerie ne semblant pas affectée, au moins en ce qui concerne les paramètres de croissance. Cette hypothèse est d'ailleurs en accord avec les travaux menés par Burke *et al.* (1993) sur des estuaires de la côte Nord Est des Etats Unis où un gradient positif amont-aval de la croissance des juvéniles de poissons a été mis en évidence.

Par ailleurs, une seconde approche menée à petite échelle au nord de la Manche Est et dans le sud de la Mer du Nord a conclu que les performances biologiques des juvéniles de sole sont significativement inférieures sur les nourriceries fortement anthropisés, et notamment au sein des zones portuaires (Gilliers, 2004) que dans des zones plus épargnées par les perturbations d'origine humaine.

Moles *et al.* (1994) ont démontré l'incapacité des juvéniles de poissons à éviter les zones les plus contaminées et, par conséquent, la faible diffusion des conséquences de perturbations de la qualité du milieu en dehors des zones impactées. Dalla Via *et al.* (1998) étaient d'ailleurs parvenus à des conclusions identiques pour les jeunes soles en milieu anoxique. Par conséquent, ces résultats et ceux obtenus en baie de Seine ainsi que dans les ports du nord de la Manche Est et du sud de la Mer du Nord conduisent à conclure que les indicateurs de croissance des juvéniles sont pertinents à petite échelle (Able *et al.*, 1999 ; Meng *et al.*, 2000), l'absence de mélange entre les individus occupant des habitats différents au sein d'un même site ne conduisant pas à un signal lissé à méso-échelle.

Ces résultats devront toutefois être approfondis pour valider les constats réalisés sur les perturbations anthropiques de la fonction de nourricerie, notamment en amont de l'embouchure de la Seine mais aussi en zone portuaire fortement anthropisée. Il sera notamment nécessaire de valider un protocole pour la surveillance du milieu à partir de ce type d'outils. Un projet est en cours à cette fin, dans le cadre du programme scientifique national Seine Aval.

5.3. Bilan sur les indicateurs de qualité des nourriceries côtières

5.3.1. Le choix d'indicateurs basés sur l'individu et la population

De nombreux travaux scientifiques se sont donnés pour objectif de développer des indicateurs de la qualité des écosystèmes à partir des peuplements et des communautés (Grall & Glémarec, 1997b ; Hall *et al.*, 1997 ; Lindegarth & Hoskin, 2001 ; Thrush *et al.*, 2001 ; Ellingsen, 2002). La prise en compte des poissons dans la préservation des habitats côtiers et estuariens dans le cadre de l'acte Magnuson-Stevens aux Etats-Unis et de la Directive Cadre sur l'Eau au niveau européen a conduit à développer des travaux de ce type sur les communautés ichtyologiques (Rubec *et al.*, 1999 ; Araujo *et al.*, 2000 ; Frascchetti *et al.*, 2001 ; Attrill, 2002 ; Beyst *et al.*, 2002 ; Lobry *et al.*, 2003 ; Martino & Able, 2003 ; Coates *et al.*, 2004). Différents types d'indicateurs ont été utilisés à cette fin à partir des abondances par taxon et de la structure en taille des peuplements (revue dans Rochet & Trenkel, 2003 et dans Coates *et al.*, 2004). Ces approches ont permis de décrire les variations spatio-temporelles des communautés benthiques en fonction des caractéristiques naturelles de l'habitat, des conditions hydroclimatiques et du niveau des perturbations d'origine humaine (pêche et qualité du milieu). Toutefois, si ces méthodes peuvent parvenir à un diagnostic sur la réponse des peuplements aux pressions anthropiques dans le cadre d'études ponctuelles, elles présentent des inconvénients majeurs pour la mise au point d'indicateurs génériques :

- D'une part, les métriques basées sur la composition faunistique (indices de similarité, biomasses par taxon...) sont très sensibles aux gradients géographiques (Bremmer *et al.*, 2003) et leur utilisation conduit à discriminer des milieux en fonction de ces gradients, et notamment de la latitude (Souissi *et al.*, 2001 ; Martino & Able, 2003). Elles varient aussi de façon conséquente en fonction des conditions climatiques (Attrill & Power, 2002 ; Poulard *et al.*, 2003). Cette forte sensibilité affecte fortement le signal et rend difficile l'interprétation de ces variables dans une optique de suivi de l'effet des perturbations anthropiques.
- D'autre part, ces méthodes ne permettent pas de développer des indicateurs standardisés (cf. 4.4.2.) : à l'exception des indices de diversité et des spectres de taille, rarement utilisés sans être associés à des indices d'abondance (Rochet & Trenkel, 2003 ; Coates *et al.*, 2004), les variables qu'elles utilisent se réfèrent à des taxons et changent en fonction de la composition faunistique des peuplements échantillonnés.
- Enfin, ces indices ne rendent pas compte de la fonctionnalité des habitats. Il est donc difficile d'analyser les résultats obtenus pour conclure sur les conséquences écologiques des perturbations de la qualité du milieu (Lindegarth & Hoskin, 2001). Il n'est notamment pas possible d'utiliser ces approches pour estimer d'éventuels changements dans la capacité des nourriceries.

Analyser la fonctionnalité des habitats halieutiques essentiels à partir de ce type d'indice s'avère par conséquent très difficile ; c'est la raison pour laquelle un second volet de méthodes basées sur l'utilisation des guildes écotrophiques (cf. 4.4.2.) a été développé pour pallier ces carences. Ces nouvelles approches ont démontré leur pertinence, notamment pour décrire la productivité biologique (Bolam *et al.*, 2003) et la fonctionnalité des habitats (Frid *et al.*, 2000) ; elles sont de plus indépendantes des gradients géographiques (Bremmer *et al.*, 2003). Ces travaux ont notamment débouché sur le développement d'indices d'intégrité biotique pour décrire la qualité du milieu (Oberdorff & Hugues, 1992 ; Hugues *et al.*, 2002 ; Meng *et al.*, 2002). C'est dans cette optique qu'ont été menées les analyses présentées dans la partie 4.4.2. dans l'objectif de développer des indicateurs de la fonctionnalité de nourricerie des habitats côtiers et estuariens à partir de la faune chaluquée. Ces analyses ont permis d'affiner la description réalisée avec les descripteurs physiques du milieu.

Toutefois, ces indicateurs se situent à un haut niveau d'intégration biologique (les peuplements et les communautés). Si ce caractère très intégrateur leur confère une grande pertinence et les rend facile à interpréter, ils sont par contre faiblement sensibles aux perturbations du milieu. En effet, un indicateur a un temps de réponse d'autant plus long et réagit d'autant moins aux stress environnementaux que son niveau d'intégration est élevé (Whitfield & Elliot, 2002 ; Adams, 2002 ; fig. 22). Par conséquent, s'il est possible d'utiliser ces outils pour décrire les habitats et comparer le potentiel respectif de différents secteurs de nurserie, notamment à méso-échelle, ils sont par contre relativement peu sensibles et donc moins adaptés pour être utilisés comme uniques indicateurs de la qualité de ces habitats pour les juvéniles de poisson. Pour analyser l'impact de perturbations anthropiques, l'utilisation d'outils moins intégrateurs et donc plus sensibles (Adams, 2002), et notamment de bioindicateurs calculés à l'échelle des individus et des populations, paraît plus appropriée ou tout au moins complémentaire (fig. 22).

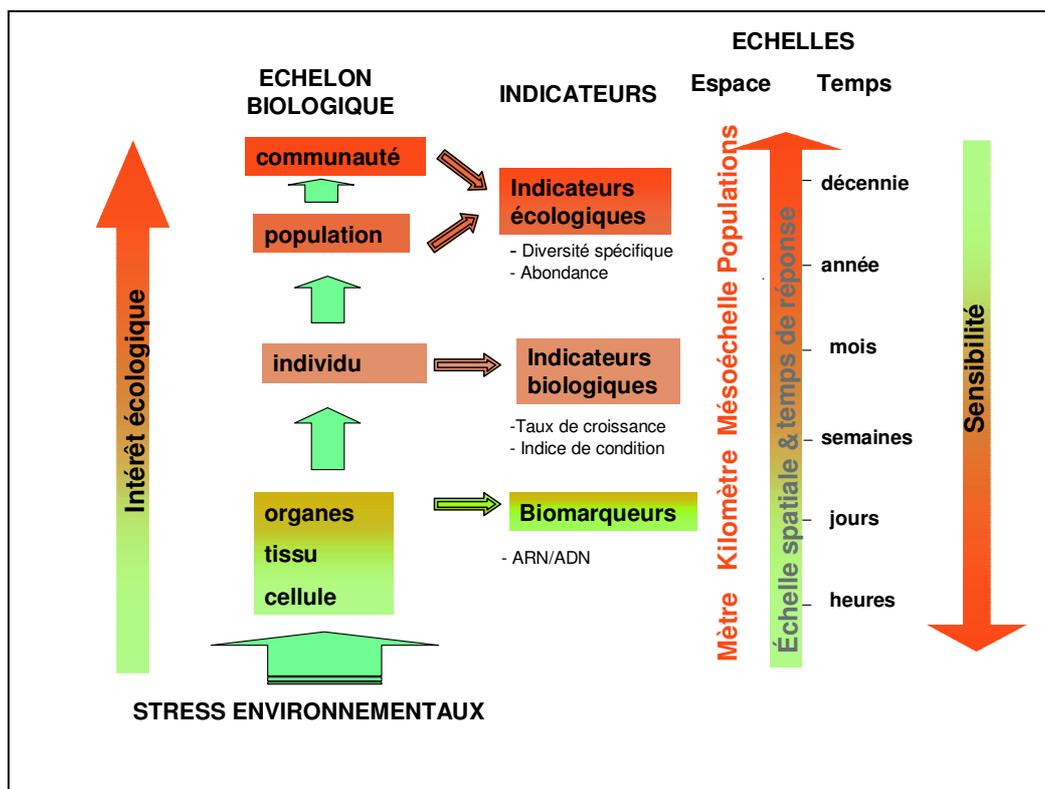


Figure 22 : Indicateurs de la qualité des habitats halieutiques essentiels (D'après Adams, 2002 et Gilliers, 2004)

5.3.2. La pertinence des indicateurs basés sur la croissance

Le développement et la survie des juvéniles de poissons dépendent des conditions de vie locales et du niveau des perturbations anthropiques (cf. 5.1.). Des bioindicateurs portant sur la croissance et la mortalité devraient donc permettre de comparer la qualité de différents secteurs ou habitats et de suivre leur évolution au cours du temps. Du fait de la difficulté d'estimer la mortalité *in situ* et du lien étroit entre croissance et survie, les travaux présentés dans ce chapitre se sont donnés pour objectif d'étudier la faisabilité d'un suivi de cette qualité à partir de bioindicateurs portant sur la croissance des juvéniles, tout en tenant compte des densités (Beck *et al.*, 2001). Ces différentes études (expériences en bassins puis mesures *in situ* à différentes échelles) ont permis d'évaluer la pertinence de ces indicateurs. Ces travaux ont démontré que cette famille d'outils allie une relative facilité de mise en œuvre et une bonne sensibilité à la qualité du milieu et permet donc de développer des bioindicateurs opérationnels (Rice, 2003). Différents indices ont été utilisés à cette fin dans ce chapitre (tab. IV) avec des résultats contrastés ; il est donc nécessaire d'évaluer leurs qualités respectives :

- La taille des poissons est facile à estimer à partir de campagnes en mer. Du fait que la longueur des larves à la métamorphose est stable (Arino & Koutsikopoulos, 1995 ; Amara et al., 2000), la mesure d'un juvénile permet d'évaluer sa croissance moyenne depuis son arrivée sur la nourricerie jusqu'à sa capture. Il s'agit donc d'un indice intégrateur qui peut être utilisé sur différentes périodes de temps, selon la date de capture et la cohorte prise en compte. Toutefois, la date de ponte et d'arrivée des larves sur les nourriceries peut varier, non seulement entre différentes populations mais aussi au sein d'un stock en fonction de la latitude (Arbault *et al.*, 1986). Par conséquent, dans le cadre d'études dont l'emprise spatiale est importante, les différences d'âge entre les juvéniles selon le secteur où ils vivent contribuent aux gradients de taille et biaisent les comparaisons de croissance à partir de cet estimateur. C'est pourquoi cet indice peut être affiné en calculant la croissance moyenne quotidienne, c'est à dire en divisant la taille par une estimation du nombre de jours depuis la métamorphose, obtenue à partir des stries d'accroissement des otolithes (tab. IV). Cette correction n'est possible que pour les individus nés dans l'année, pour lesquels il est possible de lire l'ensemble des stries quotidiennes (Amara *et al.*, 1994 ; Gilliers, 2004). Pour ces individus, une différence, même modeste, dans la date de sédentarisation des larves pélagiques entre les secteurs de nourricerie peut biaiser l'estimation et cette correction est alors utile, au moins au cours d'études préliminaires de validation de la méthode. Pour les individus plus âgés, il n'est pas possible de calculer la date de métamorphose mais la durée d'intégration du signal permet alors généralement de négliger ce biais, au moins quand l'étude est réalisée au sein d'une population donnée (Le Pape *et al.*, 2003d).

- L'indice de croissance récente donne une information sur une échelle de temps différente. Sous réserve d'études préliminaires permettant de vérifier la corrélation entre les accroissements des otolithes et la croissance somatique des juvéniles (Campana & Neilson, 1985), ce qui a notamment été réalisé sur la sole (Lagardère & Troadec, 1997 ; Gilliers, 2004), cet indice permet d'estimer la croissance journalière au cours de la période précédant la capture (Sogard *et al.*, 2001). Si ce bioindicateur a démontré sa pertinence (cf. 5.2.2.), il s'avèrerait plus utile pour des travaux menés sur d'autres espèces, et notamment pour celles, nombreuses, dont la morphologie de l'otolithe ne limite pas l'estimation à une dizaine de jour (Suthers, 1998 ; Gilliers, 2004).

- L'indice ARN/ADN permet de détecter d'éventuelles carences nutritives du milieu pour les juvéniles (Gilliers *et al.*, 2004 ; Gilliers *et al.*, sous presse) ; il reste toutefois délicat d'utilisation comme indicateur de qualité des habitats. En effet, cet indice estime la réponse aux conditions d'alimentation au niveau de la cellule. Comme l'ensemble des biomarqueurs cellulaires (Adams, 2002), cette mesure est très sensible mais son temps de réponse est très court (tab. IV ; fig. 22). Si cette famille d'indicateurs est très utile pour analyser expérimentalement les processus de réponse des organismes à leurs conditions de vie (Lefrançois & Claireaux, 2003), ou étudier *in situ* des processus à court terme (Bergeron, 2004), il est par contre très difficile de les appliquer pour la surveillance récurrente de la qualité du milieu. Leur temps de réponse et le fait qu'ils informent uniquement sur l'état nutritionnel les rend en effet peu pertinents dans cette optique (cf. 5.2.2.).

- Les indices de condition sont complémentaires des mesures de croissance. Les travaux de Gilliers (2004) ont montré les limites des indices morphométriques ; leur réponse apparaît en effet peu stable d'une année à l'autre et est difficile à interpréter (cf. 5.2.2. ; Lambert & Dutil, 1997 ; Grant & Brown, 1999). De plus, leur interprétation peut être rendue difficile du fait d'interactions entre ces indices et la taille ainsi que la vitesse de croissance des individus (Fonds, 1975 ; Suthers, 1998). Ils sont de surcroît faiblement sensibles à la diminution des réserves énergétiques du fait de la capacité des poissons à remplacer ces réserves par de l'eau sans modifier leur poids (Galois, *comm. pers.*). La morphométrie semble toutefois donner un signal cohérent à petite échelle lorsque les perturbations sont très fortes (cf. 5.2.2. ; Lloret & Planes, 2003). Ces bioindicateurs sont par ailleurs très simples à acquérir, d'où l'intérêt de les utiliser, malgré leurs limites, comme information complémentaire dans ce type d'étude. Au contraire des indices morphométriques, les mesures basées sur les réserves lipidiques apparaissent particulièrement pertinentes et sensibles pour estimer la réponse du métabolisme énergétique des individus à la qualité du milieu sur un pas de temps d'une dizaine de jours (cf. 5.2.2. ; Carls *et al.*, 1996 ; Amara & Galois, 2004). Leur utilisation paraît donc appropriée, en complément des indicateurs de croissance, pour estimer la qualité des nourriceries côtières ; ils sont toutefois beaucoup plus fastidieux à acquérir.

En conclusion, cet ensemble de travaux souligne la pertinence des bioindicateurs basés sur la croissance des juvéniles de poissons pour estimer la qualité des nourriceries côtières. Les résultats obtenus confirment par ailleurs la nécessité d'utiliser différentes métriques dont les niveaux d'intégration et les temps de réponse sont différents pour parvenir à un diagnostic fiable (Suthers, 1998 ; Adams, 2002 ; Bremmer *et al.*, 2003). Ils montrent aussi l'intérêt de mettre en relation les résultats obtenus sur la croissance avec les densités estimées sur les différents secteurs ou habitats étudiés (Jones *et al.*, 2002 ; Beck *et al.*, 2001 ; Stunz *et al.*, 2002). Le couplage de bioindicateurs basés sur les individus (croissance) et les populations (densité) apparaît donc bien adapté pour estimer la fonctionnalité de nourricerie des habitats côtiers.

Certains travaux ont par ailleurs démontré que la réponse de ces indicateurs est propre à chaque espèce en fonction de ses exigences écologiques et que, par conséquent, il est nécessaire d'effectuer ce travail sur différents poissons pour obtenir un diagnostic fiable (Able, 1999). Il serait donc intéressant de valider les résultats obtenus par des études sur d'autres espèces, comme cela a été partiellement réalisé par Gilliers *et al.* (2004). Toutefois, si cette validation apparaît indispensable pour l'étude de la relation entre les caractéristiques naturelles de l'habitat et l'histoire de vie des juvéniles de poisson, elle est probablement moins importante pour des analyses de la réponse biologique de ces juvéniles aux perturbations anthropiques. Dans ce cas, bien que la sensibilité à ces perturbations puisse varier d'un poisson à l'autre, le signal obtenu sur une espèce indicatrice peut être interprété en fonction de la qualité du milieu.

5.3.3. Les facteurs naturels et les gradients masquants

L'approche menée à méso-échelle a démontré toute la difficulté de comparer la qualité de secteurs de nourricerie pour une espèce donnée en intégrant différentes populations (cf. 5.2.2.). L'adaptation génétique d'un stock selon sa situation par rapport à la répartition biogéographique de l'espèce d'une part, et les différences dans le cycle de vie entre les différents stocks d'autre part, peuvent influencer les performances de croissance et biaiser l'estimation de la qualité du milieu (Philippart *et al.*, 1998). Ainsi, si l'on considère la sole, la période d'arrivée des larves sur les nourriceries s'étend d'avril à juin dans le golfe de Gascogne (cf. 4.1.1.), est équivalente sur les côtes portugaises (Cabral & Costa, 1999 ; Cabral, 2003), mais s'avère plus tardive en Manche Est (avril à août ; Anonyme, 1993) et en mer de Wadden (mai-août ; Van der Veer *et al.*, 2001). Estimer la qualité des habitats à large échelle à partir d'une comparaison des performances de croissance s'avère peu réaliste avec de tels décalages temporels.

De plus, il est nécessaire de prendre en compte l'influence des changements climatiques pour interpréter d'éventuelles tendances dans les indicateurs. Ce constat est particulièrement avéré pour les populations proches de leur limite de répartition biogéographique qui sont très sensibles à ces changements (Leggett & Franck, 1997 ; Philippart *et al.*, 1998). Ainsi, comme l'ont démontré Désaunay *et al.* (*sous presse*), en réponse au réchauffement hivernal des eaux du golfe de Gascogne, les poissons plats de ce secteur ont subi des modifications de leur conditions de vie qui ont affecté les différentes espèces et favorisé les plus méridionales, et notamment le céteau, au détriment des plus septentrionales (plie et limande) qui ont disparu de ce secteur. Il est donc nécessaire de travailler sur des espèces situées loin de leurs limites de répartition pour analyser leurs performances biologiques en réponse à la qualité du milieu sans que l'influence des conditions hydroclimatiques soit le déterminant majeur. Ce constat valide d'ailleurs le choix de la sole comme modèle d'étude sur le littoral de Manche-Atlantique.

A l'échelle d'une population donnée, il peut aussi exister des gradients latitudinaux (date d'arrivée des larves, température de l'eau, Le Pape *et al.*, 2003d ; cf. 5.2.1.) qu'il est nécessaire de prendre en compte pour interpréter les différences de croissance entre secteurs de nourricerie. De plus, pour établir, à cette échelle, un diagnostic sur la qualité d'une nourricerie en réponse aux perturbations anthropiques, il est nécessaire de tenir compte de la qualité intrinsèque des habitats. Le cas de la sole permet d'illustrer cette nécessité puisque le potentiel de croissance des juvéniles de cette espèce apparaît supérieur en domaine estuarien que sur les autres secteurs côtiers (Le Pape *et al.*, 2003d ; cf. 5.2.1.).

D'une manière générale, la qualité du milieu résulte d'interactions diverses qui rendent difficile son analyse (Gibson, 1994 ; 1997). Il est systématiquement nécessaire d'identifier l'influence des facteurs naturels et des gradients géographiques avant de pouvoir conclure sur l'effet des perturbations anthropiques sur les conditions de vie (Perez *et al.*, 2000 ; Lindegarth & Hoskins, 2001 ; Meng *et al.*, 2002 ; Whitfield & Elliot, 2002).

5.3.4. Le choix d'une échelle pertinente

Les travaux réalisés au cours de la thèse de Camille Gilliers (2004) ont permis de démontrer que l'étude de la réponse des juvéniles de poissons à la qualité du milieu doit s'effectuer à petite échelle, en comparant entre eux différents habitats, et non en essayant d'estimer des différences à méso-échelle entre secteurs de nourriceries. Alors que Dorel *et al.* (1991) avaient démontré que les migrations saisonnières des juvéniles de soles sont importantes sur les nourriceries, ces travaux ont permis de mettre en évidence qu'au sein d'un secteur et pour une saison donnée, il existe des sous-ensembles localisés d'individus dont les performances de croissance, liées à la qualité du milieu, sont différentes (cf. 5.2.2.). Ce constat est de plus renforcé par des mesures de contamination chimique qui valident ces différences et confirment que ces sous-ensembles de jeunes poissons subissent les conditions locales et ne se mélangent pas. Moles *et al.* (1994) et Dalla Via *et al.* (1998) ont d'ailleurs démontré que les migrations des jeunes individus sont particulièrement faibles en secteur très perturbé, alors que leur métabolisme est affecté et limite leurs capacités natatoires.

Par conséquent, les juvéniles restent confinés dans des habitats locaux ; les études sur la réponse de ces jeunes poissons à la qualité du milieu doivent donc être menées à cette échelle, qui permet de tenir compte des gradients de performance de croissance au sein d'un secteur donné (Burke *et al.*, 1993). Par ailleurs, ce protocole spatial présente l'avantage de limiter les problèmes liés aux différences spatiales d'apports de larves (Beck *et al.*, 2001). En effet, ces apports sont essentiellement régulés à méso-échelle (Stoner, 2003). Au niveau local, il est par contre possible d'interpréter les gradients de densité en complément des analyses de croissance au regard de la qualité du milieu (Ross, 2003). Ce constat sur les gradients locaux s'applique toutefois essentiellement aux juvéniles de l'année. En effet, les individus nés l'année précédente se sont déplacés au cours de leur vie, notamment du fait des migrations hivernales (cf. 1.1.2.). Leur population est donc plus homogène à l'échelle d'un secteur donné. Les bioindicateurs calculés sur cette cohorte (taille et densité) intègrent donc une histoire de vie plus longue et s'appliquent à une échelle spatiale plus large (fig. 22). Néanmoins, du fait que la sensibilité des juvéniles de poissons aux conditions environnementales est d'autant plus forte qu'ils sont jeunes (Koutsikopoulos *et al.*, 1989b), ces indicateurs plus intégrateurs sont moins sensibles à la qualité du milieu (fig. 22).

Certaines analyses ont des objectifs à échelle spatiale très fine (quelques dizaines de mètres), notamment pour l'étude des conséquences de petits aménagements (Able *et al.*, 1999), de rejets ponctuels de produits polluants, d'anoxies localisées (Phelan *et al.*, 2000), de structures d'élevage (Laffargue, 2004) ou pour l'analyse de la fonctionnalité de micro-habitats et des processus sous-jacents (Meng *et al.*, 2000). Les méthodes d'estimation *in situ* utilisées ci-avant ne sont alors pas applicables du fait que les déplacements des juvéniles de poissons, même limités, conduisent à des échanges entre les milieux à comparer et ne permettent pas d'identifier de différences à cette échelle. C'est la raison pour laquelle des analyses des performances de croissance peuvent aussi être menées sur des juvéniles de poissons maintenus en cage *in situ* (Halpin, 2000 ; Meng *et al.*, 2001 ; Manderson *et al.*, 2002) ou dans des mésocosmes recréant des conditions du milieu (Laffargue, 2004). Malgré des problèmes inhérents aux modifications comportementales de ces individus (Stunz *et al.*, 2002), ces méthodes permettent de réaliser des analyses spatiales fines dans des conditions standardisées.

5.3.5. Le lien entre la qualité environnementale et la fonctionnalité des habitats halieutiques : vers des études intégrées

Les travaux menés dans ce chapitre dans l'objectif de développer des bioindicateurs de la fonctionnalité des nourriceries côtières illustrent toute la difficulté d'estimer la qualité des habitats au regard de leurs fonctions écologiques :

Les réseaux de surveillance réalisent un suivi du niveau de contamination et d'enrichissement des masses d'eaux, des organismes et du sédiment dans le domaine côtier : RNO, réseau national d'observation de la qualité du milieu en France (Claisse, 1989) ; systèmes comparables dans les autres pays européens (Perez *et al.*, 2000) et aux Etats Unis (Beliaeff *et al.*, 1998). Ces réseaux permettent de réaliser un suivi à partir de stations situées le long du littoral et d'analyser l'évolution des paramètres physico-chimiques au cours du temps (RNO, 2000). Toutefois, ces mesures récurrentes ne permettent pas d'évaluer l'incidence des activités humaines sur le fonctionnement des écosystèmes. En effet, connaître la concentration en xénobiotiques ne préjuge pas des conséquences de la contamination sur la santé des organismes exposés (Burgeot, 1999), la structure des peuplements et la productivité du milieu (Lindegarth & Hoskin 2001). De la même façon, la mesure des niveaux de concentration du milieu en éléments nutritifs ne permet pas d'évaluer les conséquences de l'enrichissement des masses d'eaux sur l'écosystème, les caractéristiques hydrodynamiques des systèmes côtiers conditionnant l'apparition de phénomènes d'eutrophisation (Le Pape *et al.*, 1999 ; Service, 2004). Par conséquent, il a été nécessaire de développer des bioindicateurs pour évaluer et suivre l'effet des perturbations d'origine humaine sur l'activité des organismes vivants (Burgeot, 1999 ; Perez *et al.*, 2000 ; Adams, 2002). Dans cette optique, les travaux présentés dans ce chapitre ont permis de démontrer la pertinence des bioindicateurs portant sur la croissance et la densité des juvéniles pour estimer et suivre la qualité des secteurs côtiers et estuariens au regard de leur fonction de nourricerie pour les populations de poissons.

Toutefois, si le suivi des concentrations en xénobiotiques ne permet pas de préjuger de leurs conséquences écologiques, les bioindicateurs portant sur la croissance des juvéniles ne peuvent pas, pour leur part, servir à déterminer les causes de perturbation du système. C'est la raison pour laquelle l'analyse de la qualité de ces milieux devrait, au moins pour des sites pilotes particulièrement impactés, faire l'objet d'études intégrées liant la quantification des polluants à l'estimation de leurs effets et à l'analyse des perturbations des fonctions écologiques du milieu (Burgeot, 1999 ; Adams, 2002 ; Whitfield & Elliot, 2002). L'analyse réalisée à méso-échelle en tenant compte simultanément de la contamination du milieu, des performances de croissance des juvéniles de sole et de leurs densités laisse entrevoir les potentialités de ce type d'approche intégrée pour réaliser un diagnostic puis suivre la fonctionnalité de ces habitats. Bien que les conséquences des différentes sources de stress, et notamment des polluants chimiques, se conjuguent et qu'il soit difficile de déterminer *in situ* les causes d'un dysfonctionnement écologique au sein des habitats halieutiques (Adams *et al.*, 2003 ; Claireaux *et al.*, 2004), seul ce type d'approche permet de lier les perturbations et leurs conséquences.

De la même façon, le suivi simultané de l'enrichissement du milieu, de la concentration en oxygène et des performances biologiques des juvéniles de poissons permettrait de donner un diagnostic sur les conséquences de l'eutrophisation sur le renouvellement des ressources marines (Phelan *et al.*, 2000 ; Meng *et al.*, 2001 ; Lefrançois & Claireaux, 2003). Si ces phénomènes n'ont pas été pris en compte dans les études présentées ici, leurs conséquences peuvent toutefois être très préjudiciables pour le renouvellement des ressources lors de phénomènes ponctuels d'anoxie (Peterson *et al.*, 2000), comme cela s'est produit en baie de Vilaine en 1982 (Merceron, 1988 ; Koutsikopoulos *et al.*, 1989b), voire lorsque les carences en oxygène deviennent récurrentes, comme en Baltique (Urho *et al.*, 2003) ou dans le delta du Mississippi (Ferber, 2001).

6. Conclusions et perspectives

6.1. Habitats halieutiques essentiels et renouvellement des ressources

6.1.1. Des habitats dynamiques dont la capacité limite la production

Les travaux présentés dans ce mémoire ont été réalisés à partir de données de campagnes scientifiques de chalutage réalisées depuis deux décennies sur le littoral français de Manche-Atlantique et portant principalement sur les juvéniles de poissons plats. Ces travaux ont contribué à démontrer que les nourriceries côtières et estuariennes sont des habitats essentiels au renouvellement des ressources halieutiques du plateau continental :

Les résultats concernant l'influence des fluctuations interannuelles du débit fluvial de la Vilaine en début d'année sur l'extension spatiale de la nourricerie de sole vers le large ainsi que sur le nombre de juvéniles produits par cet estuaire contribuent à confirmer les constats antérieurs, obtenus par comparaison entre différents systèmes estuariens (Rijnsdorp *et al.*, 1992) : la capacité d'une nourricerie estuarienne dépend de la taille du panache fluvial. Ce résultat est de plus confirmé par la relation obtenue à l'échelle du stock de sole du golfe de Gascogne entre le débit des fleuves, la taille des nourriceries estuariennes et le recrutement (Le Pape *et al.*, 2003ac). Il a d'ailleurs été validé par des conclusions de même type obtenues sur d'autres secteurs (Mérona & Gascuel, 1993 ; Quiñones & Montes, 2001 ; Salen Picard *et al.*, 2002). Des processus densité-dépendants lient donc les fluctuations de la capacité du milieu à la survie et à la répartition spatiale des jeunes stades. D'autres études ont démontré que cette relation peut être déterminée par les disponibilités trophiques (De Graaf, 2003 ; Darnaude *et al.*, 2004) et la qualité de l'habitat (Kimmerer, 2002 ; Cummings *et al.*, 2003). Ce phénomène n'est d'ailleurs pas spécifique aux secteurs estuariens, Riou (1999) ayant observé, en Manche Est, un étalement de la répartition spatiale des juvéniles de sole et de plie vers le large pour les années de forte abondance sur des secteurs côtiers sans influence de panaches fluviaux. Par conséquent, ces travaux contribuent à démontrer que le recrutement des populations marines peut être lié à la capacité des nourriceries (Holbrook *et al.*, 2000).

Le lien entre ce constat et la très faible variabilité du recrutement de la sole du golfe de Gascogne (Le Pape *et al.*, 2003b) illustre par ailleurs l'hypothèse de concentration de Iles & Beverton (2000). Un certain nombre de populations marines, parmi lesquelles les poissons plats, dépendent assez fortement de la capacité de leurs nourriceries pour leur renouvellement. Du fait du goulot d'étranglement que représente le passage par ces habitats limités et de la régulation densité-dépendante qui s'y opère, les fluctuations du recrutement de ces espèces sont relativement faibles. En fait, la variabilité potentielle d'abondance générée par la réponse aux aléas climatiques lors de ponte et de la phase larvaire pélagique est très forte (Van der Veer *et al.*, 2000a) mais la capacité des nourriceries régule *a posteriori* le niveau du recrutement. Cette régulation est d'autant plus forte que le degré de dépendance à ces habitats restreints et limités est important. Le niveau de ce lien dépend du cycle de vie et est donc spécifique à chaque espèce et d'ailleurs à chaque population (Nash and Geffen, 2000), ce qui permet d'expliquer que la variabilité du recrutement soit très différente d'un stock à l'autre (Rijnsdorp *et al.*, 1992 ; Le Pape *et al.*, 2003b ; Rooper *et al.* 2004). Cette dépendance vis à vis des nourriceries peut aussi varier en fonction de la pression de pêche, une forte diminution de la biomasse féconde pouvant réduire la production de larves en dessous du seuil de capacité des nourriceries (Van der Veer *et al.*, 2000a).

Ces conclusions permettent de comprendre que la diminution de la capacité des habitats côtiers et estuariens, par réduction de leur surface ou altération de leur qualité, puisse affecter le niveau moyen du recrutement et par conséquent la taille des populations qui en dépendent sur l'ensemble du plateau continental (Turner & Boesch, 1987 ; Gibson, 1994 ; Hall, 1998 ; Beck *et al.*, 2001 ; Hill & Caswell, 2001). La proportion d'espèces d'intérêt halieutique pour lesquelles ces habitats sont essentiels étant très importante (Miller *et al.*, 1984 ; Lenanton & Potter, 1987), notamment dans la zone d'étude (Goïnard, 1993 ; Bessineton *et al.*, 1994), leur préservation est indispensable.

Si ce constat est désormais clairement établi, il reste cependant difficile de confirmer *in situ* la baisse du niveau moyen de recrutement en réponse à la diminution de la capacité de ces habitats essentiels, et ce pour deux raisons majeures :

- D'une part, le recrutement des ressources marines est généralement sujet à une variabilité interannuelle élevée, notamment du fait des conditions hydroclimatiques (cf. 1.3.). Il est donc difficile de discerner les conséquences d'une perte de capacité des nourriceries au sein d'un processus très variable.

- D'autre part, les ressources naturelles ne semblent pas répondre aux perturbations liées à la diminution de cette capacité jusqu'à un certain seuil à partir duquel on assiste à un effondrement brutal de leur potentiel de renouvellement (Hill & Caswell, 2001). Les cohortes de juvéniles se partagent en effet plusieurs habitats où les conditions écologiques diffèrent ; la combinaison de processus unitaires peut donc induire une compensation apparente des effets locaux. Ce mode de réponse non linéaire d'un processus écologique à une perturbation est d'ailleurs fréquent en écologie et tout particulièrement dans le domaine marin. Il concerne non seulement la réponse à une réduction de surface ou à une détérioration de la qualité des habitats essentiels mais aussi les conséquences de la surexploitation des ressources et du niveau de biomasse féconde sur le recrutement (Scheffer *et al.*, 2001 ; Muradian, 2001). Comme il est très difficile de fixer le seuil critique, il est préférable d'adopter une approche de précaution qui vise à éviter d'altérer ou de détruire ces écosystèmes pour préserver durablement le potentiel de renouvellement des ressources.

Les avancées scientifiques réalisées sur le déterminisme du recrutement et sur les processus qui conditionnent la dépendance des ressources marines à leurs nourriceries devraient permettre de progresser dans la prévision des conséquences des phénomènes naturels et des perturbations anthropiques sur ces écosystèmes. Il est par conséquent nécessaire de poursuivre les recherches en ce sens pour identifier ces habitats halieutiques essentiels, comprendre les processus biologiques, améliorer la prédiction des conséquences des perturbations anthropiques et contribuer à la gestion de ces systèmes sensibles.

6.1.2. Une adaptation précoce à la capacité de l'habitat

Les travaux menés depuis deux décennies en Manche-Atlantique sur le déterminisme du recrutement de la sole et la fonction de nourricerie des systèmes côtiers et estuariens ont porté à la fois sur les populations, afin de quantifier les phénomènes, et sur les individus, de façon à comprendre les processus sous-jacents. Ces deux types d'approche ont conduit à des résultats antagonistes sur la limitation de la capacité du milieu pour les jeunes stades :

- Les approches réalisées au niveau des populations conduisent à démontrer des processus densité-dépendants liés à la capacité du milieu (cf. 6.1.1.). Ce mécanisme est d'ailleurs confirmé pour d'autres populations de poissons, tant au niveau de la croissance précoce que de la survie des juvéniles (Lekve *et al.*, 2002). Il est notamment lié à la compétition pour la nourriture (Cowan *et al.*, 2000).

- Les études menées sur les individus conduisent à conclure que les disponibilités alimentaires sont suffisantes dans le milieu et que les jeunes poissons ne semblent pas souffrir de carences nutritionnelles. Ce constat a été réalisé non seulement sur les larves pélagiques (Amara *et al.* ; 1994) et lors de la métamorphose (Amara *et al.*, 2000 ; Amara & Galois, 2004) mais aussi sur les juvéniles au sein des nourriceries de sole (Amara & Bodin, 1995 ; Amara *et al.*, 2001 ; Gilliers *et al.*, 2004 ; Gilliers *et al.*, sous presse ; cf. 5.2.2.) en Manche Est et dans le golfe de Gascogne.

A leur arrivée sur les nourriceries, dans la phase benthique précoce qui suit la métamorphose, la mortalité des juvéniles et la prédation qu'ils subissent sont considérables (Van der Veer & Bergman, 1987 ; Manderson *et al.*, 2000 ; Paterson & Whitfield, 2000). Il existe donc une phase critique au cours de laquelle ces post-larves benthiques subissent une régulation très forte, notamment du fait de processus densité-dépendants liés à la capacité du milieu (Wennhage & Pihl, 2001 ; Manderson *et al.*, 2003 ; Scharf, 2000). Ces processus conditionnent la répartition, la croissance et la survie de ces jeunes poissons (Suthers, 1998 ; Sheperd *et al.*, 2000, Wennage, 2000). Il est probable que cette étape

critique se situe à l'échelle des nourriceries, lors du début de la période de croissance, après la métamorphose. Par conséquent, c'est sur cette phase critique, et donc sur les très jeunes juvéniles benthiques, que devront prioritairement porter les efforts de recherche pour comprendre les processus qui déterminent la survie des juvéniles et le recrutement. Ce mécanisme de régulation au cours d'une phase critique ne permet toutefois pas d'expliquer la totalité de la variabilité spatio-temporelle des densités de ces juvéniles. Une partie de ces disparités, notamment à méso-échelle, est occasionnée par des différences entre secteurs dans l'alimentation en larves (Beck *et al.*, 2001). La régulation densité-dépendante ne s'opérerait donc qu'au sein des habitats où l'abondance de ces très jeunes stades dépasse les capacités d'acceptation du milieu. Par ailleurs, les niveaux de prédation peuvent varier dans l'espace (Ross, 2003) et dans le temps (Van der Veer *et al.*, 2000b) et conditionner aussi la densité de juvéniles au cours de leur croissance (Sheperd *et al.*, 2000 ; Wennage, 2000).

A l'issue de cette phase critique du cycle de vie, la répartition spatiale et la taille de la population des survivants correspondent (Stoner, 2003) à la capacité du milieu (Minello *et al.*, 2003 ; Adams *et al.*, 2004), à l'alimentation en larves (Beck *et al.*, 2001) et au niveau de prédation (Ross, 2003). Par conséquent, les mesures réalisées au niveau des individus qui ont survécu ne mettent pas en évidence de limitation nutritionnelle. De ce fait, la croissance des individus n'est plus densité-dépendante et peut être utilisée pour estimer la qualité de l'habitat (Suthers, 1998 ; Curran & Able, 2002).

6.2. Nourriceries et gestion écosystémique de la bande côtière

6.2.1. Des menaces anthropiques fortes

Malgré l'importance des systèmes côtiers et estuariens pour le renouvellement des ressources halieutiques, la pression anthropique y est particulièrement forte et les atteintes au milieu naturel y sont très importantes (Antunes & Santos, 1999). En ce qui concerne la fonction de nourricerie de ces habitats, ces altérations sont de deux ordres (Gibson, 1994) :

- D'une part, les activités anthropiques peuvent conduire à une réduction de leur surface. Les activités dont les conséquences peuvent être destructrices pour ces habitats sont en effet généralisées sur le domaine côtier et estuarien (Clark, 1992) : dragage, extraction de granulats marins, extension portuaire, poldérisation... Le cas de l'estuaire de Seine illustre ce phénomène puisque ce site a vu ses vasières se réduire de façon drastique suite aux aménagements portuaires et routiers et à la chenalisation du fleuve : la zone intertidale de l'estuaire est passée de 130 km² en 1830 à 29 km² en 1992 (Lesueur, 1999), soit plus de 75 % de réduction. De plus, cette tendance s'est poursuivie depuis du fait de la construction du pont de Normandie et du développement du port du Havre. Le cas de la Seine n'est d'ailleurs pas isolé puisque, en estuaire de Loire, cette diminution a atteint 64 % depuis 1820 (Migniot & Le Hir, 1994). La France est loin d'être le seul pays concerné par ce phénomène et les grands estuaires hollandais ont notamment subi des aménagements qui ont conduit à des réductions au moins aussi importantes de leurs vasières (Hamerlynck *et al.*, 1992). Par ailleurs, la destruction des herbiers a aussi été identifiée comme l'une des causes de la diminution de la surface des nourriceries (Minello *et al.*, 2003). Indépendamment de toute altération de la qualité des zones résiduelles, cette réduction des surfaces utiles conduit à une diminution équivalente de la capacité globale de ces habitats halieutiques (Turber & Boesch, 1987 ; Schmitt et Holbrook, 2000 ; Jones *et al.*, 2002).

- D'autre part, la diminution de la capacité des nourriceries peut être liée à une altération de leur qualité (Johnson *et al.*, 1998 ; Whitfield et Elliott, 2002). La perturbation de ces systèmes peut provenir de l'introduction d'espèces invasives (Bax *et al.*, 2003 ; Le Pape *et al.*, 2004 ; cf. 4.4.1.), des activités de pêche (Sullivan *et al.*, 2003), de la pollution du milieu (Burgeot, 1999 ; Adams, 2002 ; Claireaux *et al.*, 2004) ou de problèmes d'eutrophisation (Merceron, 1988 ; Koutsikopoulos *et al.*, 1989b ; Phelan, 2000). Ces perturbations viennent se conjuguer aux disparités naturelles du potentiel de ces habitats (Meng *et al.*, 2002 ; Le Pape *et al.*, 2003d ; Ross, 2003) et sont donc difficiles à appréhender (cf. 5.2.1.). Elles sont néanmoins particulièrement forte en milieu côtier et peuvent avoir des conséquences très importantes pour le renouvellement des ressources marines (Ferber, 2001).

Ces deux sources de réduction de la capacité des nourriceries en milieu côtier et estuarien ont conduit à adopter deux stratégies différentes dans les recherches menées sur le sujet : d'une part, identifier de façon quantitative ces habitats et leur contribution au renouvellement des ressources, d'autre part estimer leur qualité et évaluer l'influence des perturbations anthropiques sur leur fonctionnalité.

6.2.2. Identifier les nourriceries à large échelle

Afin de quantifier la contribution respective de différents types de nourriceries au renouvellement des populations qui en dépendent, il est nécessaire de réaliser une étude à l'échelle de ces populations. Pour ce faire, même si elles gagnent à être validés par des travaux complémentaires basées sur d'autres techniques utilisables à mésoéchelle (marquages, otolithométrie, microchimie, génétique, analyses isotopiques ; cf. 4.2.2.), les approches couplant modélisation et systèmes d'information géographique paraissent appropriées. Sous réserve de disposer d'une cartographie exhaustive des descripteurs utilisés, elles permettent de généraliser les résultats issus de modèles basés sur des campagnes scientifiques et de parvenir à un diagnostic quantitatif au niveau des populations (cf. 4.2.). Ces méthodes sont aujourd'hui facilitées par la généralisation des données cartographiques nécessaires à leur mise en œuvre (Rubec *et al.*, 1999 ; Guizan & Zimmerman, 2000). Le couplage modèle-SIG permet ainsi de quantifier l'importance de chaque type d'habitat eu égard à sa surface et aux densités de juvéniles qu'il héberge. Développer des cartes quantitatives des nourriceries permet de délimiter des unités fonctionnelles et donc de disposer d'outils de gestion, notamment afin d'envisager les conséquences d'aménagements du milieu ou d'y parer. Cette approche a notamment été utilisée en Manche Est (Le Pape *et al.*, 2000) et dans le golfe de Gascogne (Jacq *et al.*, 2005) pour mettre en évidence le fort taux de recouvrement spatial entre les nourriceries et les activités anthropiques qui leur sont préjudiciables (pêche, extraction de granulats, dragages...).

Comme le démontrent les chiffres donnés au chapitre précédent sur le niveau de réduction de ces habitats au cours de la période récente, maintenir leurs surfaces utiles apparaît comme une priorité. Ce type d'outil est par conséquent très utile puisqu'il permet d'argumenter en ce sens (Le Pape *et al.*, 2000 ; Jacq *et al.*, 2005) et peut aussi fournir une image de situation potentielle et donc des objectifs de restauration (Peterson *et al.*, 2003).

Ces approches sont désormais opérationnelles pour des études monospécifiques ; il va maintenant falloir les généraliser pour décrire la capacité de ces habitats pour l'ensemble des ressources halieutiques qui en dépendent. Par conséquent, il s'agira désormais, dans les travaux à venir, de conjuguer les résultats de modèles développés sur chacune des espèces concernées au sein d'indices synthétiques (Rubec *et al.*, 1999) ou, sinon, de générer des variables réponses intégrant l'ensemble de ces espèces et de mettre au point des modèles pour les décrire (cf. 4.5.1.).

Par contre, même si ce type d'outil a permis de mettre l'accent sur la très faible capacité des nourriceries de l'estuaire de Seine, non seulement du fait de surfaces résiduelles de vasières très réduites mais aussi de faibles densités de juvéniles (cf. 4.2.), ils ne sont pas adaptés à l'évaluation et au suivi de la qualité de ces habitats, et notamment à l'estimation de l'effet des perturbations anthropiques.

6.2.3. Evaluer la qualité de ces habitats à échelle plus fine

des perspectives de recherche à l'échelle des perturbations

Si l'estimation de la contribution de chaque type de nourricerie au renouvellement des ressources qui en dépendent doit se faire au niveau des populations concernées, les travaux présentés au chapitre 5.2.2. ont démontré que l'évaluation de la qualité de ces habitats et des conséquences des impacts anthropiques est beaucoup plus pertinente à l'échelle des perturbations subies.

En ce qui concerne l'impact de la pollution, les travaux de Gilliers (2004) sont notamment venus confirmer les études antérieures (Burke *et al.*, 1993) pour montrer qu'au sein d'un secteur côtier ou d'un estuaire, il existe des différences liées au niveau de perturbation anthropique dans les performances biologiques des juvéniles de poissons. Les migrations de ces juvéniles sont faibles, tout particulièrement pour les plus jeunes stades, notamment en milieu perturbé où leurs déplacements sont

atténués (Moles *et al.*, 1994). Par conséquent, ils restent confinés dans des secteurs restreints et subissent les conditions locales pendant une durée suffisante pour en être affectés.

Ce mécanisme de confinement s'appliquant aussi en situation d'anoxie (Dalla Via *et al.*, 1998), les conséquences de phénomènes d'eutrophisation sur les sites de nourricerie doivent, de la même façon, être étudiées à une échelle spatiale fine. Même s'ils sont souvent fugaces et difficile à appréhender, ces phénomènes peuvent avoir de graves conséquences pour les ressources marines (Peterson *et al.*, 2000 ; Ferber, 2001).

Les travaux embryonnaires présentés au chapitre 5.2. sur l'analyse à petite échelle des conséquences de la pollution des nourriceries devront donc être développés et s'intéresser aussi aux phénomènes d'anoxie. Ces approches sur des juvéniles qui ont survécu à la phase critique de leur cycle de vie et ne sont plus soumis à une régulation densité-dépendante (cf. 6.1.2.) devraient permettre d'obtenir un diagnostic fiable à partir de bioindicateurs basés sur la croissance et la densité.

Par ailleurs, les modèles développés pour décrire la densité de jeunes poissons peuvent aussi être utilisés pour évaluer la qualité des habitats. En se basant sur la faune benthique, ce type de modèle permet de décrire les conséquences de changements dans les peuplements, et notamment de l'extension d'une espèce invasive (cf. 4.4.1.), ou de développer des indicateurs de la capacité des nourriceries prenant en compte la structure fonctionnelle des communautés (cf. 4.4.2.). Ces indicateurs basés sur les peuplements sont plus pérennes que des estimations de densité basées sur quelques espèces cibles au recrutement variable et donc plus fiables pour décrire la capacité des habitats ; ils permettent de rendre compte des disparités spatiales entre différents secteurs à méso-échelle (cf. 4.4.). Bien que cela n'ait pas été testé, ces variables devraient pouvoir être utilisées pour des approches à échelle plus fine. En effet, à la différence des poissons, les invertébrés benthiques ont une mobilité extrêmement faible et sont liés localement aux perturbations anthropiques (Grall & Glémarec, 1997b ; Lindegarth & Hoskin, 2001). Bien qu'ils se placent à un niveau d'intégration biologique élevé, ces indicateurs devraient donc permettre d'obtenir un signal localisé.

Les études menées sur les relations entre la faune benthique et la capacité des nourriceries devront être développées dans l'objectif de suivre la qualité du milieu ; elles s'attacheront notamment à prendre en compte l'intégralité de ces peuplements et non plus la seule épifaune chalumée comme c'est le cas dans les études préliminaires présentées dans ce mémoire. Coupler des analyses de ce type sur les peuplements avec les indicateurs de croissance et de densité devrait permettre *in fine* de disposer d'une batterie d'indicateurs, depuis l'individu jusqu'aux communautés (Adams, 2002 ; fig. 22), de façon à parvenir à une évaluation robuste de la qualité de ces habitats.

Enfin, ces travaux ont souligné l'intérêt de mener localement, dans les sites les plus perturbés et nécessitant une attention particulière, des études intégrées alliant quantification des perturbations anthropiques (modifications morphologiques, pollutions, anoxies...) et conséquences sur la faune benthique et les juvéniles de poissons pour parvenir à un diagnostic synthétique.

6.2.4. Consensus scientifique, demande sociale et cadre juridique

Les travaux menés sur les nourriceries de poissons plats de Manche-Atlantique ont contribué à démontrer la nécessité de maintenir la capacité des nourriceries côtières pour préserver le potentiel de renouvellement des ressources marines dépendantes de ces habitats. Ils ont aussi mis en évidence la menace que fait courir la pression anthropique sur cette capacité. Ces travaux rejoignent des conclusions similaires obtenues par la communauté scientifique internationale. C'est pourquoi cette communauté souligne la nécessité d'adopter une approche écosystémique de la gestion des pêche prenant en compte la préservation des habitats halieutiques essentiels (Brownman *et al.*, 2004 ; Pikitch *et al.*, 2004) et notamment des nourriceries côtières (Beck *et al.*, 2001). Les aires marines protégées, dont la mise en place apparaît nécessaire pour préserver les ressources et les écosystèmes marins (Zeller & Russ, 2004), seront d'ailleurs d'autant plus efficaces qu'il sera tenu compte de ces habitats dans leur établissement (Baine & Side, 2003).

Il existe aujourd'hui, des conventions, et par conséquent un cadre juridique, qui impliquent aux décideurs et aux acteurs sociaux de prendre ces problèmes en compte :

- Au niveau international, la convention des Nations Unies sur le droit de la mer, élaborée en 1982 et entrée en vigueur en 1994, définit l'obligation pour les états de protéger et préserver l'environnement marin. La convention sur la biodiversité et le développement durable, adoptée au sommet de la terre à Rio en 1992, souligne pour sa part les risques encourus par les habitats marins côtiers du fait de la pression anthropique et la nécessité de les protéger. De plus, la déclaration de Reykjavik (2001), renforcée lors du sommet sur le développement durable de Johannesburg en 2002, demande aux nations de baser la gestion des ressources marines sur une approche écosystémique. Les Nations Unies ont recommandé en 2004 d'adopter une gestion intégrée et de mettre en place des aires marines protégées afin de protéger la biodiversité marine et côtière.

- Au niveau européen, la directive habitat (92/43/EEC), qui préconise la conservation des habitats naturels, prend en compte les zones estuariennes. Plus récemment, la directive cadre sur l'eau (2000/EC/60) vise, notamment dans le domaine côtier, à prévenir à court terme la détérioration des habitats et à les restaurer dans un état écologique satisfaisant à l'horizon 2015. Pour ce faire, cette directive spécifie la prise en compte de la composition et de l'abondance des peuplements de poissons pour l'estimation de l'état écologique des eaux de transition (estuaires). L'union européenne précise par ailleurs que la gestion intégrée des zones côtières doit s'appuyer simultanément sur des critères de biodiversité (patrimoine) et de fonctionnalité des habitats pour le maintien des usages halieutiques dans l'optique du développement durable (2002/413 CE). La commission européenne a, de plus, acté l'obligation d'intégrer les préoccupations environnementales dans la politique commune des pêches à l'échéance 2006 (COM 2002/186).

- Au niveau national, en lien avec les directives européennes, la loi sur l'eau (92/3) se donne notamment pour objectif de préserver les écosystèmes aquatiques. Par ailleurs, un rapport du ministère de l'agriculture et de la pêche sur l'exercice de la pêche en zone côtière (Boloignon *et al.*, 2000) spécifie que les habitats halieutiques essentiels doivent être protégés. Un complément halieutique a de plus été ajouté aux annexes de la directive relative à la liste des types d'habitats naturels et des espèces de faune et de flore sauvages qui peuvent justifier la désignation de zones spéciales de conservation au titre du réseau écologique européen Natura 2000 (J.O. de la république Française du 7 février 2002).

Il existe d'ailleurs des traités ou des lois de ce type dans de nombreux pays et notamment aux Etats Unis où le décret fédéral Magnuson-Stevens sur les habitats halieutiques essentiels induit la conservation des habitats côtiers et se traduit par des plans de gestion et de strictes mesures opérationnelles (Anonyme, 1996).

Toutefois, malgré ce cadre juridique *a priori* contraignant, la prise en compte des problèmes d'environnement et de préservation des habitats halieutiques essentiels est aujourd'hui très faible dans la gestion de la bande côtière (Beck *et al.*, 2001). Il est d'ailleurs généralement difficile de faire valoir les avancées de la connaissance en écologie et la mise en évidence des dysfonctionnements d'origine anthropique dans la prise de décision des acteurs sociaux (Sarewitz, 2004). C'est la raison pour laquelle une communication accrue sur les enjeux de cette préservation est indispensable de la part de la communauté scientifique qui travaille sur ces thématiques.

Références bibliographiques

- A barnou A. (1994) Echanges des contaminants entre les sédiments, les matières en suspension et la colonne d'eau. Rapport *IFREMER-Port Autonome du Havre. Synthèse des connaissances sur l'estuaire de la Seine*.
- Able KW (1999) Measures of juvenile fish habitat quality: Examples from a national estuarine research reserve. *Amer Fisher Soc Symp* **22** : 134-147.
- Able KW, Hagan SM (2003) Impact of Common reed, *Phragmites australis* on Essential fish habitat: Influence on reproduction, embryological development, and larval abundance of mummichog (*Fundulus heteroclitus*). *Estuar* **26** : 40-50.
- Able KW, Manderson JP, Studholme AL (1999) Habitat quality for shallow water fishes in an urban estuary: the effects of man-made structures on growth. *Mar Ecol Prog Ser* **187** : 227-235.
- Adams AJ, Locascio JV, Robbins BD (2004) Microhabitat use by a post-settlement stage estuarine fish: evidence from relative abundance and predation among habitats. *J Exp Mar Biol and Ecol* **299** : 17-33.
- Adams S (2002) Biological indicators of aquatic ecosystem stress. *Amer Fisher Society, Bethesda, Maryland, USA*.
- Adams S, Greeley M, Law J, Noga E, Zelikoff J (2003) Application of multiple sublethal stress indicators to assess the health of fish in Pamlico sound following extensive flooding. *Estuar* **26** : 1365-1382.
- Ali A, Al-Ogaily S, Al-Asgah N, Gropp, J. (2003) Effect of sublethal concentrations of copper on the growth performance of *Oreochromis niloticus*. *J Appl Ecol* **19** : 183.
- Allain G, Petigas P, Grellier P, Lazure P (2003) The selection process from larval to juvenile stages of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay investigated by Lagrangian simulations and comparative otolith growth. *Fisher Oceanogr* **12** : 407-418.
- Amara R (1995) La sole, *Solea solea* (L.), du Golfe de Gascogne: métamorphose, transfert des larves vers la côte et colonisation des nurseries. *Thèse de doctorat*, Université Pierre et Marie Curie, Option Océanologie biologique.
- Amara R, Bodin, P. (1995) L'environnement trophique meiobenthique en dehors des nurseries cotières est-il favorable à l'installation des jeunes soles ? *Oceanologica Acta* **18** : 583-590.
- Amara R, Désaunay Y, Lagardère F (1994) Seasonal variations in growth of larval sole *Solea solea* (L.) and consequences on the success of larval immigration. *Neth J Sea Res* **32** : 287-298.
- Amara R, Galois R (2004) Nutritional condition of metamorphosing sole: spatial and temporal analyses. *J Fish Biol* **64** : 72-88.
- Amara R, Laffargue P, Dewarumez JM, Maryniak C., Lagardère F, Luczac C (2001) Feeding ecology and growth of 0-group flatfish (sole, dab and plaice) on a nursery ground (southern Bight of the North sea). *J Fish Biol* **58** : 788-803.
- Amara R, Lagardère F, Désaunay Y (1993) Seasonal distribution and duration of the planktonic stage of Dover sole, *Solea solea*, larvae in the Bay of Biscay: an hypothesis. *J Fish Biol* **43** : 17-30.
- Amara R, Lagardère F, Désaunay Y, Marchand J (2000) Metamorphosis and estuarine colonisation in the common sole, *Solea solea* (L.): implications for recruitment regulation. *Oceanologica Acta* **23** : 469-483.
- Amara R, Le Pape O, Desroy N, Mahé K (2004) Growth, feeding and distribution of the solenette *Buglossidium luteum* with particular reference to its habitat preference. *J Sea Res*, **51**(3/4) : 211-217.
- Anonyme (1993) Identification biogéographique des principaux stocks exploités en Manche, relations avec ceux des régions voisines. *Rapport Interne IFREMER DRV* **93-028**.
- Anonyme (1996) Magnuson-Stevens fishery conservation and management act. Protecting and restoring essential fish habitats. NOAA, USA.
- Anonyme (1999) Working group on beam trawl surveys. *ACFM, E; ICES CM* **1999**.
- Anonyme (2003) Report of the ICES advisory committee on Fishery management 2003. *ICES cooperative research report, Copenhague, Danemark* **261**.
- Antunes P, Santos R (1999) Integrated environmental management of the oceans. *Ecol Econ* **31** : 215-226.
- Araujo FG, Williams WP, Bailey RG (2000) Fish assemblages as indicators of water quality in the middle Thames estuary, England (1980-1989). *Estuar* **23** : 305-317.
- Arbault S, Camus P, Le Bec C (1986) Estimation du stock de sole (*Solea vulgaris*, Quensel 1806) dans le Golfe de Gascogne à partir de la production d'oeufs. *J Appli Ecol* **4** : 145-156.
- Arino O, Koutsikopoulos C (1995) Modélisation du cycle de vie de la sole du golfe de Gascogne. *Actes du deuxième forum halieumétrique*, ORSTOM Eds, France : 191-199.
- Attrill MJ (2002) A testable linear model for diversity trends in estuaries. *J Animal Ecol* **71** : 262-271.
- Attrill M, Power JM (2002) Climatic influence on a marine fish assemblage. *Nature* **417** : 275.
- Attrill M, Ramsay P, Thomas R, Trett M (1996) An estuarine biodiversity hot-spot. *J Mar Biol Ass UK* **76** : 161-175.

- Bacher C (1999) The use of mathematical models to assess the carrying capacity of exploited ecosystems. *J Shelf Res* **18** : 708-719.
- Baine M, Side J (2003) Habitat modification and manipulation as a management tool. *Rev Fish Biol Fisher* **13** : 187-199.
- Bakun A (1996) Patterns in the ocean : Ocean processes and marine population dynamics. *CALIFORNIA SEA GRANT/CIB*.
- Baulier L (2003). Peut-on lier la répartition des nourriceries côtières à des indicateurs faunistiques ? *DEA d'océanologie biologique*, Option paramétrisation et modélisation des écosystèmes. Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Bax N, Carlton JT, Mathews-Amos A, Haedrich RL, Howarth FG, Purcell JE, Rieser A, Gray A (2001) The control of biological invasions in the world's oceans. *Cons Biol* **15** : 1234-1246.
- Bax N, Williamson A, Aguero M, Gonzales E, Geeves W (2003) Marine invasive alien species: a threat to global diversity. *Mar Pol* **27** : 313-323.
- Beaugrand G, Brander K, Lindley J, Souissi S, Reid P (2003) Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* **426** : 661-664.
- Beck M, Heck K, Able K, Childers D, Eggleston D, Gillanders BM, Halpern B, Hays C, Hostino K, Minello TJ, Orth R, Sheridan P, Weinstein MP (2001) The role of nearshore ecosystems as fish and shellfish nurseries. *Bioscience* **51** : 633-641.
- Beliaeff B, O'Connor TP, Claisse D (1998) Comparison of chemical concentrations in mussels and oysters from the United States and France. *Envir Monit Assess* **49** : 87-95.
- Bergeron JP (2004) Contrasting years in the Gironde estuary (Bay of Biscay, NE Atlantic) springtime outflow and consequences for zooplankton pyruvate kinase activity and nutritional condition of anchovy larvae : an early view." *ICES J Mar Sci* **61**(6) : 928-932.
- Bessineton C, Duhamel S, Duval P, Simon S (1994) Suivi halieutique des environs du pont de Normandie. *Cellule de Suivi du Litoral Haut-Normand*. Le Havre, France.
- Bessineton C, Lafite F, Simon S (1988) Etude ichtyologique des abords du pont de Normandie. *Cellule de Suivi du Litoral Haut-Normand*, Le Havre, France.
- Beyst B, Hostens K, Mees J (2002) Factors influencing the spatial variation in fish and macrocrustacean communities in the surf zone of sandy beaches in Belgium. *J Mar Biol Ass UK* **82** : 181-187.
- Billen G, Poulin M. (1999) L'oxygène. Un témoin du fonctionnement microbiologique. *Programme Scientifique Seine Aval* **5**.
- Blaber SJM, Blaber TG (1980) Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *J Fish Biol* **17** : 143-162.
- Blackwell BG, Brown ML, Willis DW (2000) Relative weight status and management current use in fisheries assessment and management. *Rev fisher Sci* **8** : 1-44.
- Blanchard M (1995) Origine et état de la population de *Crepidula fornicata* (Gastropoda Prosobranchia) sur le littoral français. *Haliotis* **24** : 75-86.
- Blanchard M (1997) Spread of the slipper limpet (*Crepidula fornicata*) in Europe. Current state and consequences. *Scientia marina* **61 (sup2)** : 109-118.
- Boehlert GW, Mundy BC (1988) Roles of behavioral factors in larval and juvenile fish recruitment to estuarine nursery areas. *Amer Fisher Soc Symp* **3** : 51-67.
- Boisclair D (2001) Fish habitat modeling: from conceptual framework to functional tools. *Can J Fish Aquat Sci* **58** : 1-9.
- Bolam SG, Fernandes TF, Huxham M (2002) Diversity, biomass, and ecosystem processes in the marine benthos. *Ecol Monog* **72** : 599-615.
- Bolle LJ, Dapper R., Witte JIJ, Van der Veer HW (1994) Nursery grounds of dab (*Limanda limanda* L.) in the southern North sea. *Neth J Sea Res* **32** : 299-307.
- Bolopion J, Forest A, Sourd J (2000) Rapport sur l'exercice de la pêche dans la bande côtière française. *Ministère de l'agriculture et de la pêche*.
- Bonsdorff E, Pearson TH (1999) Variation in the sublittoral macrozoobenthos of the Baltic Sea along environmental gradients: A functional-group approach. *Austr J Ecol* **24** : 312-326.
- Boutier B, Chiffolleau JF, Gonzalez JL, Lazure P, Auger D, Truquet I (2000) Influence of the Gironde estuary output in Cadmium concentrations in coastal waters : consequences in Marennes-oleron bay (France). *Oceanologica Acta* **23** : 745-757.
- Bozec Y, Gascuel D, Kulbicki M (2004) Trophic model of the lagoonal food web in a large open atoll (Uvea, New Caledonia). *Aquat Liv Res* **17** : 151-162.
- Bradford MJ (1992) Precision of recruitment predictions from early life stages of marine fishes. *Fish Bull* **90** : 439-453.

- Brander K, Blom G, Borges MF, Erzini K, Henderson G, MacKenzie BR, Mendes H, Ribeiro J, Santos AMP, Toresen R (2003) Changes in fish distribution in the eastern North Atlantic: Are we seeing a coherent response to changing temperature?" *ICES Mar Sci Symp* **219** : 261-270.
- Bremner J, Rogers SI, Frid C (2003) Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. *Mar Ecol Prog Ser* **254** : 11-25.
- Brosse I (2003) Caractérisation des habitats des juvéniles d'esturgeon européen, *Acipenser sturio*, dans l'estuaire de la Gironde. *Thèse de doctorat*, Université Toulouse III, Ecologie aquatique.
- Brown K, Buja K, Jury S, Monaco M, Banner A (2000) Habitat suitability index models for eight fish and invertebrate species in Casco and sheepsfoot bays, Maine. *North Amer J Fisher Manag* **20** : 408-435.
- Brownman HI, Stergiou KI, Cury P, Hilborn R, Jennings S, Lotze HK, Mace PM, Murawski S, Pauly D, Sissenwine M, Zeller D (2004) Perspectives on ecosystem based approaches to the management of marine resources. *Mar Ecol Prog Ser* **274** : 269-303.
- Bryan GW (1984) Pollution due to heavy metals and their compounds. *Mar Ecol* **3** : 1289-1431.
- Burgeot, T. (1999) Des organismes sous stress. *Programme Scientifique Seine Aval* **14**.
- Burke J, Peters D, Hanson P (1993) Morphological indices and otolith microstructure of Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*, as indicators of habitat quality along an estuarine pollution gradient. *Envir Biol Fish* **36** : 25-33.
- C**abral HN (2003) Differences in growth rates of juvenile *Solea solea* and *Solea senegalensis* in the Tagus estuary, Portugal. *J Mar Biol Assoc UK* **83**(4) : 861-868.
- Cabral HN, Castro F, Linhares D, Alexandrino P (2003) Genetic differentiation of *Solea solea* (Linnaeus, 1758) and *Solea senegalensis* Kaup, 1858, (Pisces:Pleuronectiformes) from several estuarine systems of the portuguese coast. *Scientia marina* **61** : 43-52.
- Cabral HN, Costa M (1999) Differential Use of Nursery Areas Within the Tagus Estuary by Sympatric Soles, *Solea solea* and *Solea senegalensis*. *Envir Biol Fish* **56**(4) : 389-397.
- Campana SE, Neilson JD (1985) Microstructure of fish otoliths. *Can J Fisher Aquac Sci* **42** : 1014-1032.
- Carls MG, Holland L, Larsen M, LumJL, Mortensen DG, Wang SY, Wertheimer AC (1996) Growth, feeding and survival of pink salmon fry exposed to food contaminated with oil. *Amer Fisher Soc Symp* **18** : 608-618.
- Chant RJ, Curran MC, Able KW, Glenn SM (2000) Delivery of winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) larvae to settlement habitats in coves near tidal inlets. *Estu Coast Shelf Sci* **51** : 529-541.
- Chapelle A, Lazure P, Ménesguen, A (1994) Modelling eutrophication events in a coastal ecosystem. Sensitivity analysis. *Estu Coast Shelf Sci* **39** : 529-548.
- Christensen JM (1964) Burning of otoliths, a technique of age determination of sole and other fish. *ICES J Mar Sci* **29** : 73-81.
- Christensen V, Walters C (2004) Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecol mod* **172** : 109-139.
- Claireaux G, Désaunay Y, Akcha F, Aupérin B, Bocquéné G, Budzinski H, Cravedi J, Davoodi F, Galois R, Gilliers C, Goanvec C, Guérault G, Imbert N, Mazéas O, Nonnotte G, Nonnotte L, Prunet P, Sébert P, Vettier A (2004) Influence of oil exposure on the physiology and ecology of the common sole *Solea solea*: Experimental and field approaches. *Aquat Living Resour* **17** : 335-351.
- Claissé D (1989) Chemical contamination of French coasts. The results of a ten years Mussel watch. *Mar Poll Bull* **20** : 523-528.
- Claridge PN, Potter IC (1983) Movements, abundance, age composition and growth of bass *Dicentrarchus labrax*, in the Severn estuary and inner Bristol channel. *J Mar Biol Ass UK* **63** : 871-879.
- Clark JR (1992) Integrated management of coastal zones. *FAO fisheries technical paper* **327**.
- Cloarec A (2004). Description de la fonctionnalité de nurserie des secteurs côtiers et estuariens à partir des peuplements suprabenthiques. *Mémoire de fin d'étude du Diplôme d'Agronomie Approfondie*. Option Halieutique. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes.
- Coates SA, Colclough SR, Robson M, Harrison TD (2004). Development of an estuarine classification scheme for the Water Framework Directive, Phase 1&2 - Transitional Fish component. *R&D Technical Report E1-131/TR*, Environment Agency, Bristol, UK.
- Costa MJ (1988) Ecologie alimentaire des poissons de l'estuaire du Tage. *Cybiurn* **12** : 301-320.
- Costa MJ, Bruxelles A (1989) The structure of fish communities in the Tagus Estuary, Portugal and its role as nursery for commercial fish species. *Scientia Marina* **53** : 561-566.
- Costanza R., Darge R, Degroot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, Oneill R, Paruelo J, Raskin R, Sutton P, Vandenbelt V (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* **387** : 253-260.
- Cowan JH, Rose KA, de Vries DR (2000) Is density dependent growth in young of the year fishes a question of critical weight ? *Rev Fish Biol Fish* **10** : 61-89.

- Crooks JA, Khim HS (1999) Architectural vs. biological effects of a habitat-altering, exotic mussel, *Musculista senhousia*. *J Exp Mar Biol Ecol*, **240** : 53-75.
- Cummings V, Thrush S, Hewitt J, Norkko A, Pickmere S (2003) Terrestrial deposits on intertidal sandflats: sediment characteristics as indicators of habitat suitability for recolonising macrofauna. *Mar Ecol Prog Ser* **253** : 39-54.
- Curran MC, Able KW (2002) Annual Stability in the Use of Coves Near Inlets as Settlement Areas for Winter Flounder (*Pseudopleuronectes americanus*). *Estuar* **25** : 227-234.
- Cushing D (1995) Population production and regulation in the sea : a fishery perspective. *Cambridge University press*.
- Dalla Via J, Van den Thillart G, Cattani O, Cortesi P (1998) Behavioural responses and biochemical correlates in *Solea solea* to gradual hypoxic exposure. *Can J Zool* **76** : 2108-2113.

- D**arnaude AM, Harmelin-Vivien ML, Salen-Picard C (2001) Food partitioning among flatfish (Pisces: Pleuronectiforms) juveniles in a mediterranean coastal shallow sandy area. *J Mar Biol Ass UK* **81** : 119-127.
- Darnaude AM, Salen-Picard C, Polunin N, Harmelin-Vivien ML (2004) Trophodynamic linkage between river runoff and coastal fishery yield elucidated by stable isotope data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oecolog* **138** : 325-332.
- Dauvin JC (2002) Patrimoine biologique et chaînes alimentaires. *Programme scientifique Seine Aval* **7**.
- De Graaf G (2003) The flood pulse and growth of foodplain fish in Bangladesh. *Fisher Manag Ecol* **10** : 241-248
- De Silva SS, Amarasinghe US, Nissanka C, Wijesooriya WADD, Fernando JJ (2001) Use of geographical information systems as a tool for predicting fish yield in tropical reservoirs: case study on Sri Lankan reservoirs. *Fisher Manag Ecol* **8** : 47-60.
- Désaunay Y., Guérault D., Le Pape O., Poulard J.C. (sous presse). Changes in northern / southern flatfish species over 20 years in a coastal nursery area (bay of Vilaine) and on the whole continental shelf of the Bay of Biscay. *Scientia Marina*.
- Désaunay Y, Guérault D (2002) Manuel des protocoles de campagnes halieutiques. Campagnes nourriceries Gascogne. *Rapport IFREMER DRV/RH/DT/2002-05*.
- Désaunay Y (2002) Conséquences écologiques et écotoxicologiques de la marée noire de l' "Erika". *Projet n°9 Ectophy -nourriceries*, Contrat MATE-INERIS, Rapport IFREMER.
- Diaz RJ, Cutter GR, Able KW (2003) The importance of physical and biogenic structure to juvenile fishes on the shallow inner continental shelf. *Estuar* **26** : 12-20.
- Dorel D, Désaunay Y (1991) Variation of recruitment in flatfishes on a nursery ground of the northern Bay of Biscay, from 1981 to 1990. *CIEM Comité des poissons démersaux* **g:74** : 1-8.
- Dorel D, Koutsikopoulos C, Désaunay Y, Marchand J (1991) Seasonal distribution of young sole (*Solea solea* (L.)) in the nursery ground of the Bay of Vilaine (Northern Bay of Biscay). *Neth J Sea Res* **27** : 297-306.

- E**astwood PD, Meaden GJ, Grioche A (2001) Modelling spatial variations in spawning habitat suitability for the sole *Solea solea* using regression quantiles and GIS procedures. *Mar Ecol Prog Ser* **224** : 251-266.
- Eaton JG, McKim JM, Holcombe GW (1978) Metal toxicity to embryos and larvae of seven freshwater fish-species. I Cadmium. *Bull Env Cont Tox* **19** : 95-103.
- Ellingsen K (2002) Soft-sediment benthic biodiversity on the continental shelf in relation to environmental variability. *Mar Ecol Prog Ser* **232** : 15-27.
- Ernesto-Brando V, Ceccarelli R, Libralato S, Ravagnan G (2004) Assessment of environmental management effects in a shallow water basin using mass-balance models. *Ecol Mod* **172** : 213-232.
- Escofier B, Pages J (1994) Multiple factor analysis (AFMULT package). *Comput Stat Data Anal* **18** : 121-140.
- Exadactylos A, Troumbis AY, Geffen AJ, Thorpe J (2001) Population structure of the dover sole, *Solea solea* L., in the Atlantic using randomly amplified polymorphic DNA (PCR-RAPD) marking. *ICES CM 2001 J:16* The life history, Dynamics and exploitation of living marine resources: Advances in knowledge and methodology.

- F**erber D (2001) Keeping the stygian waters at Bay. *Science* **291** : 968-973.
- Fonds M (1975) The influence of temperature and salinity on growth of young sole *Solea solea* L. *10th European Symposium on Marine Biology*, Ostend, Belgium, Sept. 17-23 **1** : 109-125.
- Fonds M (1979) Laboratory observations on the influence of temperature and salinity on development of the eggs and growth of the larvae of *Solea solea*. *Mar Ecol Prog Ser* **1** : 91-99.
- Fonds M, Casal E, Schweizer D, Boon JP (1995) Effects of PCB contamination on the reproduction of the dab *Limanda limanda* L. under laboratory conditions. *Neth J Sea Res* **34** : 71-79.
- Forest A (1975) Le cétéau *Dicologlossa cuneata* (Moreau), sa biologie et sa pêche dans le sud du golfe de Gascogne. *Rev Sci Tech Trav Instit Pêch Mar.* **39** : 5-62.

- Forest A (1995) Variabilité du recrutement de la sole commune *Solea solea* (L.) dans le golfe de Gascogne. Comparaison avec différents stocks du nord est Atlantique. *J Rech océanog* **20**(1/2) : 55-62.
- Fraschetti S, Bianchi CN, Terlizzi A, Fanelli G, Morri C, Boero F (2001) Spatial variability and human disturbance in shallow subtidal hard substrate assemblages: a regional approach. *Mar Ecol Prog Ser* **212** : 1-12.
- French McCay D, Rowe J (2003) Habitat restoration as mitigation for lost production at multiple trophic levels. *Mar Ecol Prog Ser* **264** : 233-247.
- Frid C, Rogers S, Nicholson M, Ellis J, Freeman S (2000) Using biological characteristics to develop new indices of ecosystem health. In *ICES CM 2 Minisymposium on defining the role of ICES in supporting biodiversity conservation*.
- Fujii T, Noguchi M (1995) Interactions between released and wild Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) on a nursery ground. *US-Japan Aquac Panel Symp* **22** : 57-65.
- Fulton EA, Smith ADM, Johnson CR (2003) Effect of complexity on marine ecosystem models. *Mar Ecol Prog Ser* **253** : 1-16.
- Fulton T (1911) The sovereignty of the Sea. *London-Edinburgh*.

- Gaertner JC (1997) Organisation des assemblages démersaux dans le gofe du Lion : structures spatiales et stabilité temporelle. *Thèse*, Université de la Méditerranée, Marseille.
- Gagnon JL, Haerdich R. (1991) A functional approach to the study of Labrador/Newfoundland shelf macrofauna. *Cont Shelf Res* **11** : 963-976.
- Gibson RN (1994) Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Neth J Sea Res* **32** : 191-206.
- Gibson RN, Robb L (2000) Sediment selection in juvenile plaice and its behavioural basis. *J Fish Biol* **56** : 1258-1275.
- Gibson, R. N. (1997) Behaviour and the distribution of flatfishes. *Neth J Sea Res* **37** : 241-256.
- Gillanders, B. M. (2002) Connectivity between juvenile and adult fish populations: do adults remain near their recruitment estuaries? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **240**: 215-223.
- Gillanders, B. M., Kingsford, M. J. (2000) Elemental fingerprints of otoliths of fish may distinguish estuarine nursery habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **201**: 273-286.
- Gillers C (2004). Recherche d'indicateurs de la qualité des écosystèmes côtiers. Applications aux nourriceries côtières et estuariennes de poissons plats. *Thèse de doctorat*, Université du littoral Côte d'Opale.
- Gilliers C, Amara R, Bergeron J, Le Pape O (2004) Comparison of growth and condition indices of juvenile flatfish in different coastal nursery grounds. *Env Biol Fish* **71** : 189-198.
- Gilliers C, Amara R, Bergeron JP, Le Pape O, Désaunay Y (sous presse). Comparison of flatfish nursery habitats in the Bay of Biscay using growth and condition. *Scientia Marina*.
- Goinard N (1993) Importance économique des espèces à écophase estuarienne dans les pêcheries du golfe de Gascogne. *Convention APEEL/ADERET n° 2201 AB du 1/5/93*, Université de Nantes, IFREMER.
- Goldberg R, Phelan B, Pereira J, Hagan S, Clark P, Bejda A, Calabrese A, Studholme A, Able KW (2002) Variability in habitat use by young-of-the-year winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*, in three northeastern U.S. estuaries. *Estuar* **25** : 215-226.
- Graham M (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecol* **84** ; 2809-2815.
- Grall J, Chauvaud L (2002) Marine eutrophication and benthos: the need for new approaches and concepts. *Global Change Biol* **8** : 813-830.
- Grall J, Glémarec M (1997a) Biodiversité des fonds de maerl en Bretagne : approche fonctionnelle et impacts anthropiques. *Vie et Milieu* **47** : 339-349.
- Grall J, Glémarec M (1997b) Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbations in the Bay of Brest. *Estuar Coast Shelf Sci* **44**(Sup A) : 43-53.
- Grant SM, Brown JA (1999) Variation in condition of coastal Newfoundland 0-group atlantic cod (*Gadus morhua*) : field and laboratories studies using simple condition indices. *Mar Biol* **133** : 611-620.
- Grioche A, Koubbi P, Harlay X, Sautour B (2001) Sole larval distribution (*Solea solea*) in the eastern English Channel and Southern Bight of the North Sea. *J Mar Biol Ass UK* **81** : 673-678.
- Grosholz E (2002) Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends Ecol Evol* **17** : 22-27.
- Grover JJ, Buckley TW, Woodbury D (2002) Effects of the 1997-1998 El Niño on early-juvenile Pacific hake *Merluccius productus*: age, growth, abundance, and diet in coastal nursery habitats. *Mar Ecol Prog Ser* **240** : 235-247.
- Guérault D, Dorel D, Désaunay Y (1996) Cartographie des nourriceries littorales de poissons du golfe de gascogne. *IFREMER Rapports scientifiques et techniques* **45**.-
- Guinand B, Lemaire C, Bonhomme F (2004) How to detect polymorphism undergoing selection in marine fishes ? A review of methods and case studies, including flatfishes. *J Sea Res* **51**(3/4) : 167-183.
- Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol Mod* **135** : 147-186.

- Hall J, Frid C, Gill M (1997) The response of estuarine fish and benthos to an increasing discharge of sewage effluent. *Mar Poll Bull* **34** : 527-535.
- Hall SJ (1998) The effects of fishing on marine ecosystems and community. *Blackwell Science*, Oxford.
- Halpin PM (2000) Habitat use by an intertidal salt-marsh fish: trade offs between predation and growth. *Mar Ecol Prog Ser* **198** : 203-214.
- Hamerlynck O, Hostens K, Mees J, Arellano R, Cattrijse A, Van de Vyver P, Craeymeersch J (1992) The ebb-tidal delta of the Grevelingen: a man made nursery for flatfish ? *Neth J Sea Res* **30** : 191-200.
- Hansen JA, Welsh PG, Lipton J, Suedkamp MJ (2002) The effects of long term exposure on the growth and survival of juvenile bull trout (*Salvelinus confluentus*). *Aquat Toxic* **58** : 165-174.
- Hanson JM (1996) Seasonal distribution of juvenile Atlantic cod in the southern gulf of St Lawrence. *J Fish Biol* **49** : 1138-1152.
- Hanson P, Koenig C, Zdanowicz V (2004) Elemental composition of otoliths used to trace estuarine habitats of juvenile gag *Mycteroperca microlepis* along the west coast of Florida. *Mar Ecol Prog Ser* **267** : 253-265.
- Hardisty MW, Huggins RJ (1975) A survey of the fish populations of the middle Severn estuary on power station sampling. *Int J Env Studies* **7** : 227-242.
- Heymans JJ, Baird, D (2000) Network analysis of the northern Benguela ecosystem by means of NETWORK and ECOPATH. *Ecol Mod* **131** : 97-119.
- Hill MF, Caswell H (2001) The effects of habitat destruction in finite landscapes: a chain-binomial metapopulation model. *Oikos* **93** : 321-331.
- Hily C, Bouteille M., (1999) Modifications of the specific diversity and feeding guilds in an intertidal sediment colonized by an eelgrass meadow (*Zostera marina*) (Brittany, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris **322** : 1121-1131.
- Hirzel AH, Helfer V, Metral HF (2001) Assessing habitat suitability models with a virtual species. *Ecol Mod* **145** : 11-121.
- Hoch T, Garreau P (1998) Phytoplankton dynamics in the English Channel : a simplified three dimensional approach. *J Mar Sys* **16** ; 133-150.
- Holbrook SJ, Forrester GE, Schmitt RJ (2000) Spatial patterns in abundance of a damselfish reflect availability of suitable habitat. *Oecolog* **122** : 109-120.
- Holley J.F. (2002). Analyse des performances de croissance des juvéniles de sole sur les nourriceries côtières et estuariennes en fonction de la qualité du milieu. *Mémoire de fin d'étude du Diplôme d'Agronomie Approfondie*. Option Halieutique. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes.
- Horwood J, Cushing D, Wyatt T (2000) Planktonic determination of variability and sustainability of fisheries. *J Plank Res* **22**(7) : 1419-1422.
- Hovenkamp F (1992) Growth dependent mortality of larval plaice *Pleuronectes platessa* in the North Sea. *Mar Ecol Prog Ser* **82** : 95-101.
- Howell PT, Molnar DR, Harris RB (1999) Juvenile winter flounder distribution by habitat type. *Estuar* **22** : 1090-1095.
- Hugues JE, Deegan LA, Weaver MJ, Costa JE (2002) Regional application of an index of estuarine biotic integrity based on fish communities. *Estuar* **25** : 250-263.

Iles TC, Beverton JH (2000) The concentration hypothesis: the statistical evidence. *ICES J Mar Sci* **57** : 216-227.

- Jacq J., Le Pape O., Désaunay Y., Trouillet B. (2005) Les nourriceries de sole entre Quiberon et le sud de l'île d'Yeu : typologie et réglementations. *Rapport de contrat SMIDAP*, Nantes.
- Jégaden M. (2002). Analyse et comparaison des niveaux de contamination en Polychlorobiphényles et pesticides organochlorés dans les foies de juvéniles de soles provenant de nourriceries du golfe de Gascogne, de la baie de Seine et de la Somme. *Maitrise de Biochimie*, Université de Rennes I.
- Jennings S, Lancaster J, Woolmer A, Cotter J (1999) Distribution, diversity and abundance of epibenthic fauna in the North sea. *J Mar Biol Ass UK* **79** : 385-399.
- Jennings S, Warr KJ, Mackinson S (2002) Use of size-based production and stable isotope analyses to predict trophic transfer efficiencies and predator prey body mass ratios in food webs. *Mar Ecol Prog Ser* **240** : 11-20.
- Johnson LL, Landahl JT, Kubin LA, Horness BH, Myers MS, Collier TK, Stein JE (1998) Assessing the effects of anthropogenic stressors on Puget Sound flatfish populations. *J Sea Res* **39** : 125-137.
- Jones RF, Baltz DM, Allen RL (2002) Patterns of resource use by fishes and macroinvertebrates in Barataria Bay, Louisiana. *Mar Ecol Prog Ser* **237** : 271-289.

- K**im SL (1996) Larval dispersal between hydrothermal vent habitats. *Cambridge : MIT, Woods Hole : WHOI*.
- Kimmerer WJ (2002) Effects of freshwater flow on abundance of estuarine organisms: physical effects or trophic linkages? *Mar Ecol Prog Ser* **243** : 39-55.
- King D (2004) Climate change science: adapt, mitigate or ignore ? *Science* **303** : 176-177.
- Koubbi P, Duhamel G, Hebert C (2000) Role of bay, fjord and seamount on the early life history of Lepidonotothen squamifrons from the Kerguelen Islands. *Polar Biol* **23**(7) : 459 – 465.
- Koutsikopoulos C (1991) Recrutement de la sole (*Solea solea*, L.) du golfe de Gascogne : Influence de l'hydrologie et de l'hydrodynamisme. *Thèse de doctorat*. Université de Bretagne occidentale.
- Koutsikopoulos C, Désaunay Y, Dorel D, Marchand J (1989a) The role of coastal areas in the life history of sole (*Solea solea* L.) in the Bay of Biscay. *Scientia marina* **53** : 567-575.
- Koutsikopoulos C, Dorel D, Désaunay Y, Le Cann B, Forest A (1995a) Interaction entre processus physiques et comportement individuel: conséquences sur l'organisation et le fonctionnement du stock de sole (*Solea solea* L.) du golfe de Gascogne. *Premier forum halieutique Les recherches françaises en évaluation quantitative et modélisation des ressources et des systèmes halieutiques.. Actes du colloque, Rennes, du 29 juin au 1er juillet 1993. Colloques et séminaires ORSTOM* : 49-74.
- Koutsikopoulos C, Dorel D, Désaunay (1995b) Movement of sole (*Solea solea*) in the Bay of Biscay : coastal environment and spawning migration. *J Mar Biol Ass UK* **75** : 109-126.
- Koutsikopoulos C, Fortier L, Gagne JA (1991) Cross-well dispersion of dover sole (*Solea solea* (L.)) eggs and larvae in Biscay Bay and recruitment to inshore nurseries. *J Plankt Res* **13** : 923-945.
- Koutsikopoulos C, Karakiri M, Désaunay Y, Dorel D (1989b) Response of juvenile sole (*Solea solea* (L.)) to environmental changes investigated by otolith microstructure analysis. *Rapp PV Réun Cons Int Explor Mer* **191** : 281-286.
- Koutsikopoulos, C. and Lacroix, N. (1992) Distribution and abundance of sole (*Solea solea* L.) eggs and larvae in the bay of Biscay between 1986 and 1989. *Neth J Sea Res* **29**, 81-91.
- Krygier, E. E. and Percy, W. G. (1986) The role of estuarine and offshore nursery areas for young English sole, *Parophrys vetulus* (Girard) of Oregon. *Rapp PV Réun Cons Int Explor Mer* **84** : 119-132.
- Kubin LA (1997) A study of growth in juvenile english sole exposed to sediment amended with aromatic compounds, *Thesis* Western Washington state University, Bellingham, WA, USA.

- L**affaille P, Brosse S, Feunteun E, Baisez A, Lefeuvre JC (1998) Role of fish communities in particulate organic matter fluxes between salt marshes and coastal marine waters in the Mont Saint-Michel Bay. *Hydrobiol* **373-374** : 121-133
- Laffaille P, Lefeuvre JC, Thorin S, Feunteun E (2001) Are young sea bass, *Dicentrarchus labrax* L. (Teleostei: Pisces), adapted to mussel cultures? *J Mar Biol Assoc UK* **81** :363-364
- Laffargue P (2004) Interactions entre comportement et variations de la croissance des juveniles de sole (*Solea solea*) dans les nourriceries des pertuis charentais. *Thèse de doctorat*. Université de La Rochelle.
- Lagardère F (1982) Environnement péri-estuarien et biologie des Soleidae dans le golfe de Gascogne (zone sud) à travers l'étude du céteau, *Dicologlossa cuneata* (Moreau, 1881); *Thèse de doctorat d'état*. Université d'Aix-Marseille II.
- Lagardère F, Troadec H (1997) Age estimation in common sole *Solea solea* larvae: validation of daily increments and evaluation of a pattern recognition technique. *Mar Ecol Prog Ser* **155** : 223-237
- Lagardère JP (1987) Feeding ecology and daily food consumption of common sole, *Solea vulgaris* Quensel, juveniles on the French Atlantic coast. *J Fish Biol* **30** : 91-104.
- Lambert Y, Dutil JD (1997) Energetic consequence of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. *Can J Fish Aquat Sci* **54** (Sup. 1) : 104-112.
- Laurent AG (1963) The log-normal distribution and the translation method: description and estimation problems. *J Amer Stat assoc* **58** : 231-235.
- Lazure P, Jégou AM (1998) 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. *Oceanologica acta* **21** : 165-177.
- Lazure P, Salomon JC (1991) Coupled 2d and 3D modelling of coastal hydrodynamics. *Oceanologica Acta* **14**(2) : 173-180.
- Le Gall AC, Loizeau V, Abarnou A, Romana LA, Van Hattum, B (2001) Biological systems in European estuaries. *Rapport IFREMER pour le "long range initiative" du Conseil Européen de l'Industrie Chimique. IFREMER DEL/EC/01.06*.
- Le Pape O, Chauvet F, Désaunay Y, Guérault G (2003b) 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** (2/3) : 177-185.

- Le Pape O, Chauvet F, Mahévas S, Lazure L, Guérault G, Désaunay Y (2003a). Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) and contribution of different habitats to the adult population in the Bay of Biscay (France). *J Sea Res* **50**(2-3) : 139-149.
- Le Pape O, Désaunay Y, Guérault D (2003c). Relationship between fluvial discharge and sole (*Solea solea*, L.) recruitment in the Bay of Biscay (France). Study of an estuarine nursery ground and application on a stock scale. *ICES Mar Sci Symp* **219** : 241-248.
- Le Pape O, Désaunay Y, Guérault D (2004). Influence of an exotic mollusc, the American slipper limpet (*Crepidula fornicata*, L.) on habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France). *Mar Ecol Prog Ser* **277** : 107-115.
- Le Pape O, Fontenelle G (2002). La capacité trophique de la baie du Mont St Michel est-elle limitée ? Approche préliminaire par modélisation écosystémique avec le logiciel ECOPATH – ECOSIM. *Halieutique, complexité et décision, 5^{ème} forum halieumétrique*, 26-28 juin 2001, Lorient. Actes de colloques **33**, IFREMER Eds, 37-38.
- Le Pape O, Guillot S, Lemoine M (1996) Bilan halieutique préalable à l'extraction de granulats en baie de Seine. *Rapport IFREMER*.
- Le Pape O, Holley J, Guérault D, Désaunay Y (2003d) Quality of coastal and estuarine essential fish habitat: estimations based on the size of juvenile common sole (*Solea solea* L.). *Estu Coast Shelf Sci*, **58** : 793-803.
- Le Pape O, Jean F, Ménesguen A (1999) Pelagic and benthic model coupling, application to the Bay of Brest, a semi-enclosed zone of western Europe. *Mar Ecol Prog Ser* **189** : 135-147.
- Le Pape O, Ménesguen A (1997) Hydrodynamic prevention of eutrophication in the Bay of Brest (France). A modelling approach. *J Mar Sys* **12** : 171-186.
- Le Pape O, Morin J, Rogers SJ, Riou P, Coppin F, Carpentier F, Lemoine M (2000). Nursery grounds in the coastal zone of the Eastern English Channel: Typology and management measures. *IFREMER DRV/RH*, contrat UE DG XIV 97/0030, Final report.
- Lefrançois C, Claireaux G (2003) Influence of ambient oxygenation and temperature on metabolic scope and scope for heart rate in the common sole *Solea solea*. *Mar Ecol Prog Ser* **259** : 273-284.
- Legett W & Frank K (1997). A comparative analysis of recruitment variability in North Atlantic flatfishes - testing the species range hypothesis. *J Sea Res* **37** : 281-299.
- Lekve K, Ottersen G, Stenseth NC, Gjosaetter J (2002) Length dynamics in juvenile coastal Skagerrak cod: effects of biotic and abiotic processes. *Ecol* **86** : 1676-1688.
- Lénanton RCJ, Potter IC (1987) Contribution of estuaries to commercial fisheries in temperate western Australia and the concept of estuarine dependence. *Estuar* **10** : 28-35.
- Lewis DB (2001) Trade-offs between growth and survival responses of freshwater snails to predacious crayfish. *Ecol* **82** : 758-765.
- Lichstein JW, Simmons TR, Shriner SA, Franzreb KE (2002) Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecol Monog* **72** : 445-463.
- Lindegarh M, Hoskin M (2001) Patterns of distribution of macro-fauna in different types of estuarine, soft sediment habitats adjacent to urban and non urban areas. *Estuar Coast Shelf Sci* **52** : 237-247.
- Link J (2002) Does food web theory work for marine ecosystems ? *Mar Ecol Prog Ser* **230** : 1-9.
- Lloret J, Lleonart J, Solé I, Fromentin JM (2001) Fluctuations of landings and environmental conditions in the north-western Mediterranean Sea. *Fisher Oceanog* **10** : 33-50.
- Lloret J, Planes S (2003) Condition, feeding and reproductive potential of white seabream (*Diplodus sargus*) as indicators of habitat quality and the effect of reserve protection in the northwestern Mediterranean. *Mar Ecol Prog Ser* **248** : 197-208.
- Lobry J, Mourand L, Rochard E, Elie P (2003) Structure of the Gironde estuarine assemblages: a comparison of european estuaries perspective. *Aquat Liv Res* **16** : 47-58.
- Loomis SH, VanNieuwenhuyze W (1985) Sediment correlates to density of *Crepidula fornicata* Linnaeus in the Pataguanset river, Connecticut. *The veliger* **27** : 266-272.
- Luczkovich JJ, Ward GP, Johnson JC, Christian RR, Baird B, Neckles H, Rizzo WM (2002) Determining the Trophic Guilds of Fishes and Macroinvertebrates in a Seagrass Food Web. *Estuar* **25** : 1143-1163.

- M**ac Pherson E, Duarte CM (1991) Bathymetric trends in demersal fish size : Is there a general relationship ? *Mar Ecol Prog Ser* **71**(2) : 103-112.
- Macerlean AJ, O'Connor SG, Mihursky JA, Gibson CI (1973) Abundance, diversity and seasonal patterns of estuarine fish population. *Estuar Coast Mar Sci* **1** : 19-36.
- Manderson JP, Pessutti J, Johnson D, Shaheen, P (2003) Winter flounder settlement dynamics and the modification of settlement patterns by post-settlement processes in a NW Atlantic estuary. *Mar Ecol Prog Ser* **253** : 253-267.

- Manderson JP, Phelan BA, Stoner AW, Hilbert J (2000) Predator prey relations between age-1+ summer flounder (*Paralichthys dentatus*, L.) and age 0 winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*, Walbaum): predator diets, prey selection, and effects of sediments and macrophytes. *J Exp Mar Biol Ecol* **251** : 17-39.
- Maravelias CD (2001) Habitat associations of Atlantic herring in the Shetland area: influence of spatial scale and geographic segmentation. *Fisher Oceanog* **10** : 259-267.
- Marchand J (1988) Seasonal distribution, growth and ecological role of the juvenile sole, *Solea solea* L., population in the Loire estuary, France. *J Fish Biol* **33** : 229-241.
- Marchand J (1991) The influence of environmental conditions on settlement distribution and growth of 0-group sole (*Solea solea* (L.)) in a macrotidal estuary (Vilaine, France)-. *Neth J Sea Res* **27** : 307-316.
- Marchand J (1992) Métamorphose et passage pelagos/benthos chez la sole (*Solea solea*): synthèse des données acquises dans le site atelier de la Vilaine (1986- 1990) et perspectives de recherche. *Ann Inst Océanogr*, Paris **68** : 141-150.
- Marchand J, Masson G (1987) Stratégie colonisatrice des nourriceries estuariennes par les post-larves et juvéniles de sole (*Solea vulgaris*) (Cas de l'estuaire de la Vilaine) et caractéristiques des ressources benthodémersales associées. *Contrat de prestation CREBS/IFREMER* **86-5-511-000**.
- Marchand J, Masson G (1989) Process of estuarine colonization by 0-groupsole (*Solea solea*) : hydrological conditions, behaviour and feeding activity in the Vilaine estuary. *Rapport P.V. Réu. CIEM* **191** : 287-295.
- Marchand J, Tanguy A, Laroche J, Quiniou L, Morales D (2003) Responses of European flounder *Platichthys flesus* populations to contamination in different estuaries along Atlantic coast of France. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **260** : 273-284.
- Martino E, Able KW (2003) Fish assemblages across the marine to low salinity transition zone of a temperate estuary. *Estar Coastl Shelf Sci* **56** : 969-987.
- Mc Connaughey RA, Smith KR (2000) Associations between flatfish abundance and surficial sediments in the eastern Bering Sea. *Can J Fish Aquat Sci* **57** : 2410-2419.
- Meng L, Gray C, Talpin B, Kupcha E (2000) Using winter flounder growth rates to assess habitat quality in Rhode Islands coastal lagoons. *Mar Ecol Prog Ser* **201** : 287-299.
- Meng L, Orphanides CD, Powell JC (2002) Use of fish index to assess habitat quality in Narragansett Bay, Rhode Island. *Trans Amer Fisher Soc* **131** : 731-742.
- Meng L, Powell JC, Talpin B (2001) Using winter flounder growth rate to assess habitat quality across an anthropogenic gradient in Narragansett bay, Rhode island. *Estuar* **24** : 576-584.
- Merceron, M. (1988) Baie de Vilaine : juillet 82, mortalité massive de poissons. *Equinoxe* **21** : 4-9.
- Mérona B, Gascuel D (1993) The effects of flood regime and fishing effort on the overall abundance of an exploited fish community in the Amazon foodplain. *Aquat Liv Res* **6** : 97-108.
- Mesnil B (1983) Indices d'abondance des juvéniles de poissons plats devant les côtes françaises de Manche Est et de Mer du Nord. *ICES CM* : **G 55**.
- Migniot C, Le Hir P (1994) Estuaire de la Loire, rapports de synthèse de l'APEEL, 1984-1994, *Rapport du Comité Scientifique pour l'Environnement de l'Estuaire de la Loire*, Nantes, France **volume I** Hydrosédimentaire.
- Miller JM, Reed JP, Pietrafesa LJ (1984) Patterns, mechanisms and approaches to the study of migrations of estuarine dependent fish larvae and juveniles. In : *Mechanisms of migration in fishes* (J.D. Mc Cleave et al., eds, plenum New York : 209-225.
- Millner RS, Whiting CL (1990) Distribution and abundance of juvenile sole and plaice in the eastern english Channel from young fish surveys. *ICES C.M.* **G:38**, 12.
- Minchin D, McGrath D, Duggan CB (1995) The slipper limpet, *Crepidula fornicata* (L.), in Irish waters, with a review of its occurrence in the North eastern Atlantic. *J Conchology* **35** : 249-256.
- Minello TJ, Able KW, Weinstein MP, Hays CG (2003) Salt marshes as nurseries for nekton: testing hypotheses on density, growth and survival through meta-analysis. *Mar EcolProg Ser* **246** : 39-59.
- Moles A, Rice S, Norcross BL (1994) Non-avoidance of hydrocarbon laden sediments by juvenile flatfishes. *Neth J Sea Res* **32** : 361-367.
- Montaudouin, X, Sauriau, PG (1999) The proliferating Gastropoda *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity. *J Mar Biol Assoc, UK* **79** : 1069-1077.
- Morin J, Riou P, Bessineton C, Vedieu C, Lemoine M, Simon S, Le Pape O (1999) Etude des nourriceries de la Baie de Seine orientale et de l'estuaire de la Seine. Synthèse des connaissances. Identification d'une nourricerie en estuaire de Seine; Analyse de la fonctionnalité de l'estuaire comme nourricerie. *Convention d'aide à la recherche* **96/1212618BMF** avec la Préfecture de Région de Haute-Normandie et le Port Autonome du Havre. Rapport final.
- Mouny P (1998) Structure spatio-temporelle du zooplancton et du supra benthos de l'estuaire de Seine. Dynamique et rôle des principales espèces de la chaîne trophique pélagique. *Thèse*, Museum d'histoire naturelle.
- Mouny P, Dauvin JC, Bessineton C, Elkaim B (1998) Biological components from the Seine Estuary: first results. *Hydrobiol* **373/374** : 333-347.

- Mouny P, Dauvin JC, Zouhiri S (2000) Benthic boundary layer fauna from the Seine Estuary (eastern English Channel, France): spatial distribution and seasonal changes. *J Mar Biol Assoc UK* **80** : 959-968.
- Muradian R (2001) Ecological thresholds: a survey. *Ecol Econ* **38** : 7-24.
- Myers RA, Worms B (2003) Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* **423** : 280-283.

- N**ash RDM, Geffen AJ (2000) The influence of nursery grounds processes in the determination of year-class strength in juvenile plaice *Pleuronectes platessa* L. in Port Erin Bay, Irish Sea. *J Sea Res.* **44** : 101-110.
- Nash RDM, Geffen AJ, Hughes G (1994) Individual growth of juvenile plaice (*Pleuronectes platessa* L.) on a small Irish sea nursery ground (Port Erin bay, isle of Man, UK). *Neth J Sea Res* **32** : 369-378.
- Neira S., Arancibia H., Cubillos L (2004) Comparative analysis of trophic structure of commercial fishery species off central Chile in 1992 and 1998. *Ecol Mod* **172** : 233-248.
- Nielsen E, Bagge O, MacKenzie BR (1998) Wind-induced transport of plaice (*Pleuronectes platessa*) early life- history stages in the Skagerrak-Kattegat. *J Sea Res* **39** : 11-28.
- Norcross BL, Blanchard A, Holladay BA (1999) Comparison of models for defining nearshore flatfish nursery areas in Alaskan waters. *Fisher Oceanog* **8** : 50-67.

- O**ttersen G, Planque B, Belgrano A, Post E, Reid PC, Nils C (2001) Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecolog* **128**(1) : 1-14

- P**arrish FA, DeMartini EE, Ellis D (1997) Nursery habitat in relation to production of juvenile snapper *Pristipomoides filamentosus* in the Hawaiian Archipelago. *Fish Bull* **95**, 137-149.
- Paterson AW, Whitfield AK (2000) Do shallow water habitats function as refugias for juvenile fishes. *Estua Coast Shelf Sci* **51** : 359-364.
- Pauly D (1994) A framework for latitudinal comparisons of flatfish recruitment. *Neth J Sea Res* **32** : 107-118.
- Perez T, Sartometto S, Soltan D, Capo S, Fourt M, Dutrieux E, Vacelet J, Harmelin JG, Rebouillon P (2000) Etude bibliographique sur les bioindicateurs de l'état du milieu marin. Système d'évaluation de la qualité des milieux littoraux - Volet biologique. *Rapport Agences de l'Eau*, France.
- Perez-Espana H, Arreguin-Sanchez F (2001) An inverse relationship between stability and maturity in modes of aquatic ecosystems. *Ecol Mod* **145** : 189-196.
- Peterson CH, Summerson HC, Thomson E, Lenihan HS, Grabowski J, Manning L, Micheli F, Johnson G (2000) Synthesis of linkages between benthic and fish communities as key to protecting essential fish habitat. *Bull Mar Sci* **66** : 759-774.
- Phelan BA, Goldberg R, Bejda AJ, Pereira J, Hagan S, Clark P, Studholme AL, Calabrese A, Able KW (2000). Estuarine and habitat related differences in growth rates of young of the year winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) and tautog (*Tautoga onitis*) in three northeastern US estuaries. *J Exp Mar Biol Ecol* **247** : 1-28.
- Phelan BA, Manderson JP, Stoner AW, Bejda AJ (2001) Size-related shifts in the habitat associations of young-of-the-year winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*): field observations and laboratory experiments with sediments and prey. *J Exp Mar Biol Ecol* **257** : 297-315.
- Philippart CJM, Henderson PA, Johannessen T, Rijnsdorp AD, Rogers SI (1998) Latitudinal variation in fish recruits in Northwest Europe. *J Sea Res* **39** : 69-77.
- Pichavant K, Person-Le Ruyet J, Le Bayon N, Severe A, Le Roux A, Boeuf G (2001) Comparative effects of long term hypoxia on growth, feeding and oxygen consumption in juvenile turbot and european sea bass. *J Fish Biol* **59** : 875-883.
- Piet G, Rijnsdorp A (1998) Changes in the demersal fish assemblage in the south-eastern North Sea following the establishment of a protected area ('plaice box'). *ICES J Mar Sci* **55** : 420-429.
- Pihl L (1982) Food intake of young cod and flounder in a shallow bay on the Swedish west coast. *Neth J Sea Res* **15** : 419-432.
- Pihl L, Modin J, Wennhage H (2000) Spatial distribution patterns of newly settled plaice (*Pleuronectes platessa* L.) along the swedish Skagerrak archipelago. *J Sea Res* **44** : 65-80.
- Pikitch E, Santora C, Babock EA, Bakun A, Bonfil R, Conover DO, Dayton P, Doukakis P, Fluharty D, Heneman B, Houde ED, Link J, Livingston PA, Mangel M, McAllister MK, Pope J, Sainsbury KJ (2004) Ecosystem-based fishery management. *Ecol* **305** : 346-347.
- Poulard JC, Blanchard F, Boucher J, Souissi S (2003). Variability in the demersal fish assemblages of the Bay of Biscay during the 1990s. *ICES Mar Sci Symp* **219** : 411-414.
- Power M, Attrill MJ, Thomas RM (2000) Environmental factors and interactions affecting the temporal abundance of juvenile flatfish in the Thames estuary. *J Sea Res* **43** : 135-149.

Puillat I, Lazure P, Jégou A, Lampert L, Miller P (2004) Hydrographical variability on the French continental shelf in the Bay of Biscay, during the 1990s. *Con Shelf Res* **24**(10) : 1143-1163.

Quiñones RA, Montes RM (2001) Relationship between freshwater input to the coastal zone and the historical landings of the benthic/demersal fish *Eleginops maclovinus* in central-south Chile. *Fisher Oceanog* **10** : 311-328.

Ramzi A, Arino O, Koutsikopoulos C, Boussouar A, Lazure P (2001a) Modelling and numerical simulations of larval migration of the sole (*Solea solea* (L.)) of the Bay of Biscay. Part 1: modelling. *Oceanologica acta* **24** : 101-112.

Ramzi A, Arino O, Koutsikopoulos C, Boussouar A, Lazure P (2001b) Modelling and numerical simulations of larval migration of the sole (*Solea solea* (L.)) of the Bay of Biscay. Part 2: numerical simulations. *Oceanologica acta* **24** : 113-124.

Reynolds W, Lancaster J, Pawson M (2003) Patterns of spawning and recruitment of sea bass to Bristol Channel nurseries in relation to the 1996 'Sea empress' oil spill. *J Mar biol Ass UK* **83** : 1163-1170.

Rice J (2003) Environment health indicators. *Ocean Coastal Manag* **46** : 235-259.

Ricotta C (2002) Bridging the gap between ecological diversity indices and measures of biodiversity with Shannon's entropy: comment to Izsák and Papp. *Ecol Mod* **152** : 1-3.

Rijnsdorp AD, Van Beck FA, Flatman S, Millner RM, Riley JD, Giret M, De Clerck R (1992) Recruitment of sole stocks, *Solea solea* (L.), in the northeast atlantic. *Neth J Sea Res* **29** : 173-192.

Rijnsdorp AD, Van Leuween PI (1994) Changes in growth of North sea plaice since 1950 and its relation to density, eutrophication, beam trawl effort and temperature. *ICES CM* 1994/G9.

Riley JD, Symonds DJ, Woolner L (1981) On the factors influencing the distribution of 0-group demersal fish in coastal waters. *Rapport PV CIEM* **178** : 223-228.

Riou P (1999) Etude des nourriceries côtières et estuariennes de sole *Solea solea* et de plie *Pleuronectes platessa* en Manche Est. Importance écologique de l'estuaire de Seine. *Thèse de doctorat* Université de Caen.

Riou P, Le Pape O, Rogers S (2001). Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adult population in the Eastern Channel: application of a combined method using Generalized Linear Models and a Geographic Information System. *Aquat Liv Res*, **14** : 125-135.

RNO (2000) Surveillance du milieu marin. Travaux du réseau National d'Observation de la qualité du milieu. *Editions Ifremer*.

RNO (2003) Surveillance du milieu marin. Travaux du réseau National d'Observation de la qualité du milieu. *Editions Ifremer*.

Robinson L, Frid C (2003) Dynamic ecosystem models and the evaluation of ecosystem effects of fishing: can we make the meaningful predictions? *Aquat Cons* **13** : 5-20.

Rochet MJ, Trenkel V (2003) Which community indicators can measure the impact of fishing ? A review and proposals. *Can J Fisher Aquac Sci* **60** : 86-99.

Rogers SI (1992) Environmental factors affecting the distribution of sole (*Solea solea*(L.)) within a nursery area. *Neth J Sea Res* **29**, 153-161.

Rogers SI (1994) Populations density and growth rate juvenile sole *Solea solea* (L.). *Neth J Sea Res* **32**, :353-360.

Rogers SI (1994) Species composition and production of sole, *Solea solea* L., in a flatfish nursery ground on the North Wales coast, UK. *Aquac Fisher Manag* **25** : 161-177.

Rogers SI, Ellis JR (2000) Changes in demersal fish assemblages of British coastal waters during the 20th century. *Ices J Mar Sci* **57** : 866-881.

Rogers SI, Maxwell D, Rijnsdorp AD, Damm U, Vanhee W (1999) Fishing effects in northeast atlantic shelf areas: patterns in fishing effort, diversity and community structure. IV Can comparison of species diversity be used to assess human impacts on demersal fish faunas ? *Fisher Res* **40** : 135-152.

Rogers SI, Millner RS (1996) Factors affecting the annual abundance and regional distribution of English inshore demersal fish population: 1973 to 1995. *ICES J Mar Sci* **53** : 1094-1112.

Rooper C, Gunderson D, Armstrong DA (2004) Application of the concentration hypothesis to English sole in nursery estuaries and potential contribution to coastal fisheries. *Estuar* **27** : 102-111.

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

Rozas LP, Minello TJU ((1998) Nekton use of saltmarshes, seagrass and non vegetated habitats in a south Texas estuary (USA). *Bull Mar Sci* **63** : 481-501.

Rozas LP, Zimmerman RJ (2000) Small scale pattern of nekton use among marsh and adjacent nonvegetated areas of the Galveston bay estuary, Texas (USA). *Mar Ecol Prog Ser* **193** : 217-239.

Rubec PJ, Bexley JCW, Norris H, Coyne MS, Monaco ME, Smith SG, Ault JS (1999) Suitability modeling to delineate habitat essential to sustainable fisheries. *Amer Fisher Soc Sympm* **22** : 108-133.

Ruiz GM, Hines AH, Posey MH (1993) Shallow water as a refuge habitat for fish and crustaceans in non-vegetated estuaries: an example from Chesapeake Bay. *Mar Ecol Prog Ser* **99** : 1-16.

Rybarczyk H, Elkaim B (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, Darnaude AM, Arlhac D, Harmelin-Vivien ML (2002) Fluctuations of macrobenthic populations: a link between climate-driven run-off and sole fishery yields in the Gulf of Lions. *Oecologia* **133** : 380-388.

Salomon JC, Breton M (1991) Courants résiduels de marée dans la Manche. *Oceanol Acta* **11** : 439-448.

Sanchez F, Olaso I (2004) Effects of fisheries on the Cantabrian Sea shelf ecosystem. *Ecol Mod* **172** : 151-174.

Sandberg J, Andersson AJS, Wikner J (2004) Pelagic food web structure and carbon budget in the northern Baltic Sea: potential importance of terrigenous carbon. *Mar Ecol Prog Ser* **268** : 13-29.

Sarewitz D. (2004) How science makes environmental controversies worse. *Envir Sci Pol* **7** : 385-403.

Scharf F (2000) Patterns in abundance, Growth, and Mortality of juvenile red drum across estuaries on the Texas coast with Implications for recruitment and stock enhancement. *Trans Amer Fisher Society* **129** : 1207-1222.

Schmitt RJ, Holbrook SJ (2000) Habitat-limited recruitment of coral reef damselfish. *Ecol* **81** : 3479-3494.

Service R (2004) New dead zone off Oregon coast hints at sea change in currents. *Science* **305** : 1099.

Shepherd TD, Costain KE, Litvak MK (2000) Effect of development rate on the swimming, escape responses, and morphology of yolk-sac stage larval American plaice *Hippoglossoides platessoides*. *Mar Biol* **137** : 737-745.

Sheridan P, Minello TJ (2003) Nekton use of different habitat types in seagrass beds of lower laguna madre, Texas. *Bull Mar Sci* **72** : 37-61.

Shi Y, Gunderson DR, Sullivan PJ (1997) Growth and survival of 0+ English sole, *Pleuronectes vetulus*, in estuaries and adjacent nearshore waters off Washington. *Fish Bull* **95** : 161-173.

Sluka RD, Chiappone M, Sullivan Sealey KM (2001) Influence of habitat on grouper abundance in the Florida Keys, U.S.A. *J Fish Biol* **58** : 682 - 700.

Smith SJ, Gavaris S (1993) Evaluating the accuracy of projected catch estimates from sequential population analysis and trawl survey abundance estimates. In Risk evaluation and biological reference points for fishery management. S.J. Smith, J.J. Hunt and D. Rivard (eds.). *Canadian special publication in Fisheries and aquaculture science* **120** : 163-172.

Sogard SM (1992) Variability in growth rates of juvenile fishes in different estuarine habitats. *Mar Ecol Prog Ser* **85** : 35-53.

Sogard SM, Able KW, Hagan SM (2001) Long term assessment of settlement and growth of juvenile winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) in New Jersey estuaries? *J Sea Res* **45** : 189-204.

Souissi S, Ibanez F, Ben Hamadou R, Boucher J, Cathelineau AC, Blanchard F, Poulard JC (2001) A new multivariate mapping method for studying species assemblages and their habitats: example using bottom trawl surveys in the Bay of Biscay (France). *Sarsia* **86** : 527-542.

Stebbing ARD, Turk SMT, Wheeler A, Clarke KR (2002) Immigration of southern fish species to south-west England linked to warming of the North Atlantic (1960-2001). *J Mar Biol Ass UK* **82** : 177-180.

Steele J, Hoagland P (2003) Are fisheries "sustainable". *Fisher Res* **64** : 247-248.

Steele J, Hoagland P (2004) Reply to the letter to the editor. *Fisher Res* **67** : 247-248.

Stefanson G (1996) Analysis of groundfish survey abundance data: combining the GLM and delta approaches. *ICES J Mar Sci* **53** : 577-588.

Stevens BP, Cowen RK, Malchoff MH (1999) Settlement and nursery habitats for demersal fishes on the continental shelf of the New York Bight. *Fish Bull* **98** : 167-188.

Stoner A (2003) What constitutes essential nursery habitat for a marine species? A case study of habitat form and function for queen conch. *Mar Ecol Prog Ser* **257** : 275-289.

Stoner AW, Manderson JP, Pessuti JP (2001) Spatially explicit analysis of estuarine habitat for juvenile winter flounder: combining generalized additive models and geographic information systems. *Mar Ecol Prog Ser* **213** : 253-271.

Store R, Jokimäki J (2003) A Gis-based multi-scale approach to habitat suitability modeling. *Ecol Mod* **169** : 1-15.

Stunz GW, Minello TJ, Levin PS (2002) Growth of newly settled red drum *Sciaenops ocellatus* in different estuarine habitats types. *Mar Ecol Prog Ser* **238** : 227-236.

Sullivan MC, Cowen RK, Able KW, Fahay MP (2003) Effects of anthropogenic and natural disturbance on a recently settled continental shelf flatfish. *Mar Ecol Prog Ser* **260** : 237-253.

Suthers IM (1998) Bigger? Fatter? Or is faster growth better? Considerations on condition in larval and juvenile coral-reef fish. *Austr J Ecol* **23** : 265-273.

Symonds DJ, Rogers SI (1995) The influence of spawning and nursery grounds on the distribution of sole *Solea solea* (L.) in the Irish sea, Bristol channel adjacent areas. *J Exp Mar Biol Ecol* **190** : 243-261.

Thieltges DW, Strasser M, Reise K (2003) The american slipper limpet *Crepidula fornicata* (L.) in the northern Wadden sea 70 years after its introduction. *Helgol Mar Res* **57** : 27-33.

- Thrush S, Hewitt J, Funnell GA, Cummings VJ, Ellis J, Schultz D, Talley D, Norkko A (2001). Fishing disturbance and marine biodiversity: the role of habitat structure in simple soft-sediment systems. *Mar Ecol Prog Ser* **223** : 277-286.
- Toft J, Simenstad C, Cordell J, Grimaldo L (2003) The effects of introduced water hyacinth on habitat structure, invertebrate assemblages and fish diets. *Estuar* **26** : 746-758.
- Tronczynski J (1999) Les contaminants organiques qui laissent des traces. Sources, transport et devenir. *Programme Scientifique Seine Aval* **12**.
- Turner GE, Boesch D (1987) Aquatic animal production and wetland relationships: insights gleaned following wetland loss or gain. In *Ecology and management of wetlands.*, (D. Hooks eds, Croon Helms, Ltd, Beckenham, Kent, UK) : 25-39.

Urho L, Kjellman J, Pelkonen T (2003) Eutrophication and herring reproduction success in the Northern Baltic Sea. *ICES Mar Sci Symp* **219** : 1-12.

- V**alesini F, Clarke K, Eliot I, Potter I (2003) A user-friendly approach to classifying nearshore marine habitats along a heterogeneous coast. *Estuar Coastal Shelf Sci* **57** : 163-177.
- Van der Veer HW, Berghahn R, Rijnsdorp AD (1994) Impact of juvenile growth on recruitment in flatfish. *Neth J Sea Res* **32** : 153-173.
- Van der Veer HW, Bergham R, Miller JM, Rijnsdorp AD (2000a). Recruitment in flatfish, with special emphasis on North atlantic species: Progress made by the Flatfish Symposia. *Ices J Mar Sci* **57** : 202-215.
- Van der Veer HW, Bergman MJN (1987) Predation by crustaceans on a newly settled 0-group plaice *Pleuronectes platessa* population in the western Dutch Wadden Sea. *Mar Ecol Prog Ser* **35** : 203-215.
- Van der Veer HW, Bergman MJN, Dapper R, Witt, JIJ (1991) Population dynamics of an intertidal 0-group flounder *Platichthys flesus* population in the western Dutch Wadden Sea. *Mar Ecol Prog Ser* **73** : 141-148.
- Van der Veer HW, Geffen A, Witte JIJ. (2000b). Exceptionnaly strong year classes in plaice *Pleuronectes platessa*: are they generated during the pelagic stage only , or also in the juvenile stage *Mar Ecol Prog Ser* **199** : 255-262.
- Van der Veer HW, Kooijman S, Van der Meer J (2003) Body size scaling relationships in flatfish as predicted by Dynamic Energy Budgets (DEB theory): implications for recruitment. *J Sea Res* **50** : 255-270.
- Van Der Veer HW, Pihl LB, Bergman MJN (1990) Recruitment mechanisms in North Sea plaice *Pleuronectes platessa*. *Mar Ecol Prog Ser* **64** : 1-12.

- W**ennhage H (2000) Vulnerability of settling plaice *Pleuronectes platessa* to predation: effects of developmental stage and alternative prey. *Mar Ecol Prog Ser* **203**, 289-299.
- Wennhage H, Pihl L (2001) Settlement patterns of newly settled plaice (*Pleuronectes platessa*) in a non tidal Swedish fjord in relation to larval supply and benthic predators. *Mar Biol* **139** : 877-889.
- Werner FE, Quinlan JA, Blanton BO, Luettich RA (1997) The role of hydrodynamics in explaining variability in fish populations. *J Sea Res* **37** : 195-212.
- Wheeler A (1988) Fish in estuaries: a summing up. *J Fish Biol* **33(A)** : 251-254.
- Whitehead PJP, Bauchot JC, Hureau J, Nielsen J, Tortonese E (1986) Fishes of the north-eastern atlantic and the mediterranean. UNESCO.
- Whitfield AK, Elliot, M. (2002) Fishes as indicators of environmental and ecological changes within estuaries: a review of progress and some suggestions for the future. *J Fish Biol* **61** : 229-250.

- Y**amashita Y, Tanaka M, Miller JM (2001) Ecophysiology of juvenile flatfish in nursery grounds. *J Sea Res* **45** : 205-218.
- Yamashita, Y., Otake, T. and Yamada, H. (2000) Relative contribution from exposed inshore and estuarine nursery grounds to the recruitment of stone flounder, *Platichthys bicoloratus*, estimated using otolith Sr:Ca ratios. *Fisher Oceanog* **9** : 316-327.
- Ye Y, Al-Hussaini M, Al-Baz A (2001) Use of generalized linear models to analyze catch rates having zero values: the Kuwait driftnet fishery. *Fisher Res* **53** : 151-168.

Zeller D, Russ G (2004) Are fisheries 'sustainable'? A counterpoint to Steele and Hoagland. *Fisher Res* **67** : 241-245.

Annexe : liste des travaux

PUBLICATIONS DE RANG A EN LANGUE ANGLAISE

- LE PAPE O., BAULIER L., CLOAREC A., MARTIN J., DÉSAUNAY Y. (en préparation) Habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France) : a quantitative description using indicators based on benthic fauna. *Journal of Sea Research*.
- LE LOC'H F., LE PAPE O., BLANCHARD F., HILY C., THOUZEAU G., JEAN, F. (en préparation) Food web model of the benthic ecosystem in the exploited bottoms of the North Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science*.
- LE PAPE O., GILLIERS C., RIOU, P., MORIN J., AMARA R. (soumis) Convergent signs of degradation of both the capacity and the quality of an essential fish habitat: synthesis on the Seine estuary (France), an highly anthropised estuary of which flatfish nursery function is altered. *Hydrobiologia*.
- GILLIERS, C., LE PAPE O., MORIN J., DESAUNAY Y., AMARA R. (soumis) Estimation of essential fish habitat quality with indicators of fish density and growth. A study of the common sole (*Solea solea*, L.) on nursery grounds. *Estuarine coastal and Shelf Science*.
- ROCHET M.J., TRENKEL V., BELLAIL R., COPPIN F., LE PAPE O., MAHÉ J.C., MORIN J., POULARD J.C., SCHLAICH I., SOUPLLET A., VERIN Y., BERTRAND J. (accepté) Combining trends in indicators to assess ongoing changes in fishing impacts on fish communities: a case study based on exploited communities off the coast of France. *ICES Journal of Marine Science*.
- GILLIERS C., AMARA R., BERGERON J.P., LE PAPE O., DESAUNAY Y. (sous presse). Comparison of flatfish nursery habitats in the Bay of Biscay using growth and condition. *Scientia Marina*.
- DESAUNAY Y., GUERAULT D., LE PAPE O., POULARD J.C. (sous presse). Changes in northern / southern flatfish species over 20 years in a coastal nursery area (bay of Vilaine) and on the whole continental shelf of the Bay of Biscay. *Scientia Marina*.
- GILLIERS C., AMARA R., BERGERON J.P., LE PAPE O. (2004) Comparison of growth and condition indices of juvenile flatfish in different coastal nursery grounds. *Environmental Biology of Fishes* 71 : 189-198.
- LE PAPE O., DESAUNAY Y., GUERAULT D. (2004). Influence of an exotic mollusc, the American slipper limpet (*Crepidula fornicata*, L.) on habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France). *Marine Ecology - Progress Series*, 277 : 107-115.
- AMARA R., LE PAPE O., DESROYN., MAHE K. (2004). Growth, feeding and distribution of the solenette *Buglossidium luteum* with particular reference to its habitat preference. *Journal of Sea Research*, 51(3/4) : 211-217.
- LE PAPE O., HOLLEY J., GUERAULT D., DESAUNAY Y. (2003,1). Quality of coastal and estuarine essential fish habitat: estimations based on the size of juvenile common sole (*Solea solea* L.). *Estuarine, coastal and shelf science*, 58 : 793-803.
- LE PAPE O., CHAUVET F., MAHEVAS S., LAZURE L., GUERAULT G., DESAUNAY Y. (2003,2). Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*,

L.) and contribution of different habitats to the adult population in the Bay of Biscay (France). *Journal of Sea Research*, 50(2-3) : 139-149.

- LE PAPE O., CHAUVET F., DESAUNAY Y., GUERAULT G. (2003,3) Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *Journal of Sea Research*, 50 (2/3) : 177-185.
- LE PAPE O., DESAUNAY Y., GUERAULT D. (2003,4). Relationship between fluvial discharge and sole (*Solea solea*, L.) recruitment in the Bay of Biscay (France). Study of an estuarine nursery ground and application on a stock scale. *ICES Marine Science Symposia*, 219 : 241-248.
- LE PAPE O. VIGNEAU J. (2001). The influence of vessel size and fishing strategy on the fishing effort for multispecies fisheries in northwestern France. *ICES Journal of Marine Science*, 58: 1232-1242.
- RIOU P., LE PAPE O., ROGERS S. (2001). Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adult population in the Eastern Channel: application of a combined method using Generalized Linear Models and a Geographic Information System. *Aquatic Living Resources*, 14: 125-135.
- LE PAPE O., JEAN F., MENESGUEN A. (1999). Pelagic and benthic model coupling, application to the Bay of Brest, a semi-enclosed zone of western Europe. *Marine Ecology - Progress Series*, 189: 135-147.
- DEL AMO Y., LE PAPE O., TREGUER P., QUEGUINER B., MENESGUEN A., AMINOT A (1997). Impacts of high-nitrate freshwater inputs on macrotidal ecosystems 1) Seasonal evolution of nutrient limitation for the diatom-dominated phytoplankton of the Bay of Brest (France). *Marine Ecology - Progress Series*, 161: 213-224.
- LE PAPE O., MENESGUEN A. (1997). Hydrodynamic prevention of eutrophication in the Bay of Brest (France). A modelling approach. *Journal of Marine Systems*, 12: 171-186.
- LE PAPE O., DEL AMO Y., MENESGUEN A., AMINOT A., QUEGUINER B., TREGUER P. (1996, 1). Resistance of a coastal ecosystem to increasing eutrophic conditions: the Bay of Brest (France), a semi-enclosed zone of Western Europe. *Continental Shelf Research*, 16(15): 1885-1907.

AUTRES PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES

- BAULIER L., LE PAPE O., MARTIN J., GUERAULT D., DESAUNAY Y. (soumis) Peut-on lier la répartition des nourriceries côtières à des indicateurs faunistiques ? *Journal de la Recherche Océanographique*.
- GILLIERS C., AMARA R., BERGERON J.P., LE PAPE O., DESAUNAY Y. (soumis) Comparaison de la qualité des nourriceries côtières du littoral français à partir de l'étude d'indices de condition mesurés sur les juvéniles de sole. *Journal de la Recherche Océanographique*.
- BELLAIL R., BERTRAND J.A., LE PAPE O., MAHE J.C., MORIN J., POULARD J.C., ROCHET M.J., SCHLAICH I., SOUPLLET A. TRENKEL V. (2003). A multispecies dynamic indicator-based approach to the assessment of the impact of fishing on fish communities. *ICES CM 2003/V02* : 12 p.

- LE PAPE O., FONTENELLE G. (2002). La capacité trophique de la baie du mont st Michel est-elle limitée ? Approche préliminaire par modélisation écosystémique avec le logiciel ECOPATH – ECOSIM. *Halieutique, complexité et décision, 5^{ème} forum halieumétrique*, 26-28 juin 2001, Lorient. Actes de colloques 33, IFREMER Eds, 37-38.
- RIOU P., LE PAPE O., ROGERS S., LEMOINE M. (2000). Intérêt de l'étude des nourriceries de soles (*Solea solea*) et de plies (*Pleuronectes platessa*) à l'échelle de la Manche Est (Division CIEM 7D). Application à l'identité de stock et à l'estimation du recrutement. Les espaces de l'halieutique, *4^{ème} forum halieumétrique*, 29 juin-1er juillet 1999, Rennes, Colloques et séminaires, IRD Eds, 99-123.
- LE PAPE O., VIGNEAU J. (1998,1). Influence of fishing vessels properties and polyvalence on their fishing capacity: Interest for management measures. *ICES CM 1998/T:8*: 7 p + annexes.
- LE PAPE O., DEL AMO Y., CANN P., MENESGUEN A., AMINOT A., QUEGUINER B., TREGUER P. (1995). Résistance à l'eutrophisation d'un écosystème côtier enrichi: La rade de Brest. in "*Programme Rade, 3^{èmes} rencontres scientifiques internationales*, Brest, 14 - 15 Mars 1995", Communauté Urbaine de Brest, 1: 59 - 79.
- DEL AMO Y., LE PAPE O., QUEGUINER B., TREGUER P., MENESGUEN A., CANN P., (1995). Cycles biogéochimiques du Carbone, de l'Azote et du Silicium, successions d'espèces phytoplanctoniques. in "*Programme Rade, 3^{èmes} rencontres scientifiques internationales*, Brest, 14 - 15 Mars 1995", Communauté Urbaine de Brest, 1: 42 - 58.
- LE PAPE O., MENESGUEN A. (1994). Etude par simulation de la compétition microphytes-macrophytes en zone côtière. *Journal de la Recherche Océanographique*, 19(3-4): 137 - 143.

POSTERS ET COMMUNICATIONS SANS PUBLICATIONS

- GILLIERS C., LE PAPE O., DESAUNAY Y., J. MORIN, AMARA R. (2004) L'utilisation de bio-indicateurs mesurés sur les juvéniles de poissons plats pour évaluer la qualité des écosystèmes côtiers, habitats essentiels pour les poissons. Poster. *Colloque de la société française d'écologie, Journées d'écologie marine*, 23-24 Juin 2004, Nantes, France.
- LE PAPE O., GUÉRAULT D., DESAUNAY Y. (2004) The influence of climate change on commercial flatfish populations in the Bay of Biscay. Communication. *ICES symposium on the influence of climate change on North Atlantic Fish stocks*, 11-14 mai, Bergen, Norvège..
- GILLIERS, C., LE PAPE O., MORIN J., DÉSAUNAY Y., AMARA R. (2004) Are density and growth quantitative indicators of essential fish habitat quality ? A study of the common sole (*Solea solea*, L.) on nursery grounds. Poster. *SCOR/IOC International symposium on quantitative ecosystem indicators for ecosystem management*. 31 Mars-3 Avril 2004, Paris, France.
- ROCHET M.J., TRENKEL V., BERTRAND J., BELLAIL R., COPPIN F., LE PAPE O., MAHÉ J.C., MORIN J., POULARD J.C., SCHLAICH I., SOUPLET A., VERIN, Y. (2004) Is the impact of fishing on the fish communities around France increasing ? Poster. *SCOR/IOC International symposium on quantitative ecosystem indicators for ecosystem management*. 31 Mars-3 Avril 2004, Paris, France.
- LE PAPE O., CHAUVET F., FODSING J.M. (2003) The use of GIS for a quantitative description of essential fish habitats. Communication. *International conference on geomatics and application*. Université d'Orléans, 13-14 mars 2003.

- GILLIERS C., AMARA R., BERGERON J.P. LE PAPE O. (2002) Quality of flatfish nursery habitats in the Eastern Channel and Southern bight of the North Sea. Communication. *Fifth International Symposium on Flatfish Ecology*, 3-7 November 2002, Port Erin Marine Laboratory, Isle of Man, UK.
- POULARD J.C., DESAUNAY Y., GUÉRAULT D., LE PAPE O., MARTIN J. (2002) Spatial variation in demersal assemblages and benthic macrofauna on coastal nursery grounds in the Bay of Biscay. Communication. *8^{ème} colloque international d'océanographie du golfe de Gascogne*, 10-12 Avril 2002, IEO, Gijon, SP.
- RIOU P., LE PAPE O., ROGERS S., FOUCHER E. (1999). Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adult population in the Eastern English Channel. Application of a combined method using Generalized Linear Models and Geographic Information System. Communication. *Fourth International Symposium on Flatfish Ecology*, Atlantic Beach, NC, USA. 18-23 October 1999.
- MORIN J., RIOU P., LE PAPE O., BESSINETON C. (1999). Importance halieutique de la baie de Seine orientale et de l'estuaire de Seine en tant que nurserie de poissons. Poster, L'estuaire de la Seine, fonctionnement et perspectives, *Colloque du programme scientifique Seine Aval*. Rouen, France. 17 – 19 novembre 1999.
- LE PAPE O., RIOU P., MORIN J., ROGERS S. (1999). Flatfish nursery grounds in the Eastern English Channel. Typology and management measures. Poster. *Spatial processes and management of fish populations. 17th Wakefield symposium*, Anchorage, Alaska; USA, 27-30 octobre 1999.
- DEL AMO Y., LE PAPE O., QUEGUINER B., TREGUER P. (1998). The role of the silicic acid pump in a shallow well-mixed ecosystem receiving high-nitrate freshwater inputs: the Bay of Brest (France). Communication, *AGU/ASLO Ocean Sciences Meeting*, San Diego (CA), USA, 9 - 13 février 1998.
- JEAN F., CHAUVAUD L., LE PAPE O. (1997). Modelling of pelagic-benthic coupling in the Bay of Brest (France). Communication, BMB (Baltic Marine Biologists) 15 and ECSA (The Estuarine and Coastal Sciences Association) *27 Symposium - Comparison of enclosed and semi-enclosed marine systems* - Mariehamn, Aaland, Finlande, 9-13 juin 1997.
- MENESGUEN A., CUGIER P., LE PAPE O., HOCH T. (1996). ELISE, Un environnement logiciel interactif pour la simulation d'écosystèmes. Poster. *Journées du programme Environnement, Vie et Sociétés du CNRS*. "Tendances nouvelles en modélisation pour l'environnement", Paris, France, 15-17 janvier 1996.
- LE PAPE O., DE VERDELHAN C. (1991). "Manage your fisheries", an educational software about fisheries management. Poster, *ICES CM 1991*, La Rochelle, France, 26 septembre - 4 octobre 1991.

ARTICLES DE VULGARISATION

- GILLIERS C., LE PAPE O., AMARA R., MORIN J., DESAUNAY Y. (2004). Les estuaires fortement contaminés : des habitats de nurseries de poissons aux performances écologiques médiocres. *RNO (2004) Surveillance du milieu marin*. Travaux du réseau National d'Observation de la qualité du milieu. *IFREMER- Ministère de l'écologie et du développement durable* : 19-30.

- MENESGUEN A., LE PAPE O., LEBLOND I., (2001) Devenir des apports nutritifs des bassins versants en rade de Brest et risques d'eutrophisation de la rade, Comptes-rendus du séminaire " Zones côtières " de l'Académie des Sciences, Paris, 23 novembre 2001, *Océanis*, 27(2): 163-175.
- LE PAPE O., MORIN J., RIOU P., FOUCHER E., CARPENTIER A., COPPIN F. (2000). Les nourriceries côtières en Manche Est. Influence de l'estuaire de la Seine. *Manchette Manche Ouest, Journal du Comité Régional des pêches de Basse Normandie*. 28: 49-51.
- LE PAPE O., DEL AMO Y., CANN P., MENESGUEN A., AMINOT A., QUEGUINER B., TREGUER P. (1995). Réponse de la rade de Brest à l'augmentation des apports de sels nutritifs, *Ingénieries Eau - Agriculture - Territoires*, Numéro Spécial "Rade de Brest": 96 - 103.

RAPPORTS D'ETUDE

- MORIN J., GILLIERS C., LE PAPE O., AMARA R. (2005) Identification des habitats essentiels de nourriceries de poissons à partir d'indicateurs faunistiques. Qualité de ces habitats pour les juvéniles de soles en estuaire de Seine. Rapport de projet du programme scientifique Seine Aval 2, Thème « Halieutique, habitats et restauration des fonctionnalités biologiques » : 35 p.
- JACQ J., LE PAPE O., DESAUNAY Y., TROUILLET B. (2005) Les nourriceries de sole entre Quiberon et le sud de l'île d'Yeu : typologie et réglementations. *Rapport de contrat SMIDAP* : 27 p.
- ROCHET M.J., TRENKEL V., BERTRAND J., BELLAIL R., LE PAPE O., MAHE J.C., MORIN J., POULARD J.C., SCHLAICH I., SOUPLET A. (2004) L'état des communautés exploitées au large des côtes de France. *Rapport scientifique et technique de l'IFREMER*. DRV/RH/DT/04-04 : 168 p.
- ROCHET M.J., LAZURE P., LE PAPE O. (2004) Atelier Modélisation du Défi IFREMER Golfe de Gascogne, Nantes, le 14 octobre 2003. *Rapport technique de l'IFREMER* DRV/RH/ DT/ 04-02 : 43 p.
- DESAUNAY Y., GUERAULT D., MARTIN J., LE PAPE O., GRELLIER P., BOCQUENE G., BURGEOT T., MENARD D., LE MERRER Y., MAZEAS O., TOGOLA A. (2003) Suivi des peuplements (Ichtyofaune et invertébrés) des sites côtiers du nord du golfe de Gascogne. In "Conséquences écologiques et écotoxicologiques de la marée noire *Erika*". Projet n° 9 Ectophy, *Contrat MATE-INERIS-IFREMER*: 4-47.
- MORIN J., GILLIERS C., HOLLEY J.F., JEGADEN M., LE PAPE O., LOIZEAU V., AMARA R., SCHLAICH I., COCHARD M.L. (2003). Rôle de la qualité du milieu sur la fonctionnalité des habitats côtiers en tant que nourriceries de poissons. *Rapport de projet du programme scientifique Seine Aval 2*: 24 p.
- LE PAPE O., CHAUVET, F., MAHEVAS S., LAZURE P., GUERAULT D., DESAUNAY Y. (2002). Rôle des forçages naturels et anthropiques sur les écosystèmes et les principales ressources halieutiques du Golfe de Gascogne. In *Rapport à mi-parcours du Programme National d'Ecologie Côtière, Chantier Golfe de Gascogne*, Alain Herbland eds : 94-98.
- LE PAPE O., MORIN J., ROGERS S., J, RIOU P., COPPIN F., CARPENTIER F., LEMOINE M. (2000). Nursery grounds in the coastal zone of the Eastern English Channel: Typology and management measures. *IFREMER DRV/RH*, contrat UE DG XIV 97/0030, Final report: 65 p.

- FAO (1999). Evaluation des stocks et aménagement des pêcheries de la ZEE mauritanienne. Rapport du 4^{ème} groupe de travail CNROP, Nouadhibou, Mauritanie, 7-13 décembre 1998, COPACE / PACE Series 99/64: 180 p.
- LE PAPE O., VIGNEAU J. (1998, 2). Influence des caractéristiques des navires et de leur polyvalence sur la capacité de pêche dans la baie de Seine et le Cotentin: Intérêts pour la gestion des activités halieutiques. *Rapport scientifique et technique de l'IFREMER DRV/RH/RST/9809*: 43 p.
- MORIN J., RIOU P., BESSINETON C., VEDIEU C., LEMOINE M., SIMON S. LE PAPE O., (1998). Etude des nourriceries de la baie de Seine orientale et de l'estuaire de la Seine. Synthèse des connaissances. *Rapport IFREMER* pour la convention d'aide à la recherche n°96/1212618/BMF avec la préfecture de région Haute Normandie et le port autonome du Havre: 73 p.
- TETARD A., LE PAPE O. (1997). Simulations of mesh size changes (from 84 to 90 or 100 mm) of the French trammel nets fleet for the Eastern English Channel sole fishery. *IRFEMER working paper for the STECF*, DG XIV, Communauté européenne, Bruxelles: 6 p.
- TETARD A., LE PAPE O. (1997). Simulations d'une augmentation de maillage des fileyeurs (passage du 84 au 100 mm) pour le stock de sole en Manche-Est. *Etude IFREMER pour la Direction des Pêches Maritimes*, Paris: 7 p.
- LE PAPE O., GUILLOT S., LEMOINE M. (1996, 2). Bilan halieutique préalable à l'extraction expérimentale de granulats marins en baie de Seine. *Etude IFREMER/RH Port en Bessin*, financée dans le cadre du Contrat de Plan Interrégional du Bassin Parisien: 33 p.
- LE PAPE O., (1996). Modélisation du cycle biogéochimique des éléments limitant la production primaire en rade de Brest. *Thèse de doctorat de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes*, Option Halieutique: 195 p.
- LE PAPE O., MENESGUEN A. (1995). Impact d'un rejet d'eau usée dans la rade abri du port de Brest: Etude par modélisation écologique: *Rapport DEL/CMCN*, IFREMER financé par la communauté urbaine de Brest: 12 p.
- LE PAPE O. (1992). Modélisation de la compétition microphytes-macrophytes en zone côtière, *Mémoire de DEA de Biomathématiques*, Université Pierre et Marie Curie: 15 p + annexes.
- LE PAPE O. (1991). "Gérez vos pêcheries" Logiciel pédagogique de gestion des pêcheries. *Mémoire de fin d'étude du Diplôme d'Agronomie Approfondie*. Option Halieutique. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes: 59 p.

ENCADREMENT DE TRAVAUX D'ETUDIANTS

- THIEU V. (2005, en cours). Développement d'un SIG permettant de décrire la dynamique d'une nourricerie estuarienne en relation avec les panaches fluviaux. *Mémoire de fin d'étude du DESS SIGMA*, Institut National Polytechnique de Toulouse.
- CLOAREC A. (2004). Description de la fonctionnalité de nourricerie des secteurs côtiers et estuariens à partir des peuplements suprabenthiques. *Mémoire de fin d'étude du Diplôme d'Agronomie Approfondie*. Option Halieutique. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes : 31 pp.

- GILLIERS C. (2004). Recherche de bioindicateurs de la qualité des écosystèmes marins. Applications aux nourriceries de poissons plats. *Thèse de doctorat*, Université du littoral Côte d'Opale : 194 p.
- MARTIN S. (2004). Evolution des ressources halieutiques à long terme dans le Golfe de Gascogne : aspects méthodologiques. *Mémoire de DUT de génie biologique*. Université de Nantes, IUT de La Roche sur Yon : 30 p.
- BAULIER L. (2003). Peut-on lier la répartition des nourriceries côtières à des indicateurs faunistiques ? *DEA d'océanologie biologique, Option paramétrisation et modélisation des écosystèmes*. Université Pierre et Marie Curie, Paris: 30 p.
- HOLLEY J.F. (2002). Analyse des performances de croissance des juvéniles de sole sur les nourriceries côtières et estuariennes en fonction de la qualité du milieu. *Mémoire de fin d'étude du Diplôme d'Agronomie Approfondie*. Option Halieutique. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes : 27 p.
- JEGADEN M. (2002). Analyse et comparaison des niveaux de contamination en Polychlorobiphényles et pesticides organochlorés dans les foies de juvéniles de soles provenant de nourriceries du golfe de Gascogne, de la baie de Seine et de la Somme. *Maîtrise de Biochimie, Université de Rennes I*: 39 p.
- CHAUVET F. (2001). Développement d'un système d'information géographique permettant d'identifier les zones côtières déterminantes pour le renouvellement des stocks de poissons. *Maîtrise de science et technique de Cartographie*. Université d'Orléans: 34 p + annexes.
- RIOU P. (1999). Etude des nourriceries de sole et de plie en Manche Est. Importance écologique de l'estuaire de Seine. *Thèse de doctorat*, Université de Caen: 117 p.
- LAURANS M. (1998). Modélisation de la production globale sur une pêcherie diversifiée, sensibilité aux unités d'effort de pêche. Exemple de la Manche orientale. *Mémoire de fin d'étude du Diplôme d'Agronomie Approfondie*. Option Halieutique. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes: 35 p.
- GUILLOT S. (1996). Création d'une base de donnée en vue de l'étude préalable à l'extraction de granulats marins en Baie de Seine. *DESS d'Informatique Appliquée aux Sciences de la Vie*, Université Paris V: 75 p.