



# Projet RELIEFS

IDENTIFIER LES ÉTAPES DU CYCLE DE VIE  
LIMITANT LE RECRUTEMENT DE LA SOLE  
COMMUNE DANS LE GOLFE DE GASCOGNE

Nina GRANDRÉMY<sup>1</sup>, Jean-Baptiste LECOMTE<sup>2</sup>, Olivier LE PAPE<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Association du Grand Littoral Atlantique (AGLIA)

<sup>2</sup> UMR DECOD, IFREMER Centre Atlantique, Nantes

<sup>3</sup> UMR DECOD, Institut Agro Rennes Angers



Avec le soutien financier de France Filière Pêche et des régions  
Nouvelle Aquitaine, Pays de la Loire et Bretagne.



Mars 2025



## REMERCIEMENTS

Ce travail a nécessité de nombreuses données sur les juvéniles de sole commune dans les nourrissances du Golfe de Gascogne, qui proviennent de plusieurs bases de données. Les auteurs remercient Mario LEPAGE (INRAE) pour avoir mis à disposition les données issues des campagnes halieutiques conduites dans le cadre de la DCE. Merci à Anik BRIND'AMOUR (Ifremer) pour nous avoir permis de mobiliser les données des campagnes NURSE et SOLPER. Merci à Anne-Laure BARILLE et à Romain LÉCUYER (Biolittoral) pour nous avoir partagé leurs données acquises dans l'estuaire de la Loire. Ces dernières données sont issues d'études sur l'ichtyofaune de l'ensemble des vasières de l'estuaire de la Loire, qui ont été financées par le Grand Port Maritime Nantes Saint-Nazaire, que nous remercions pour nous avoir autorisé à travailler sur ces données. Enfin, merci à Élodie Etchegaray pour avoir coordonné la rencontre entre professionnels de la pêche et scientifiques en mai 2023 qui a conduit à la création du projet RELIEFS, et pour avoir assuré le montage de ce projet.

## TABLE DES MATIÈRES

1. INTRODUCTION .....	1
2. MATÉRIEL ET MÉTHODES .....	3
2.1. Analyse du recrutement des stocks de sole dans l'Atlantique Nord-Est .....	3
2.2. Analyse du stock de sole du Golfe de Gascogne.....	3
2.3. Analyse de l'abondance des juvéniles de sole dans les nourriceries du Golfe de Gascogne	4
2.3.1. Les données disponibles .....	4
2.3.2. Sélection des données.....	5
2.3.3. Association avec les variables de l'habitat.....	7
2.3.4. Calcul des captures par unité d'effort.....	7
2.3.5. Construction des séries temporelles des indices d'abondance.....	7
2.3.6. Analyse par facteurs dynamiques .....	9
2.3.7. Construction des séries temporelles des tailles – aux – âges .....	9
3. RÉSULTATS .....	10
3.1. Dynamique du stock du Golfe de Gascogne.....	10
3.2. Dynamique des abondances des juvéniles dans le Golfe de Gascogne .....	12
3.3. Dynamique des tailles-aux-âge des juveniles dans le Golfe de Gascogne .....	18
3.4. Analyse du recrutement des stocks de sole dans l'Atlantique Nord-Est .....	19
4. DISCUSSION.....	20
5. RÉFÉRENCES .....	23

## 1. INTRODUCTION

La sole commune (*Solea solea*) est une espèce d'intérêt halieutique majeur du Golfe de Gascogne. En 2021, la sole était la 3<sup>e</sup> espèce débarquée en termes de valeurs (France AgriMer, 2022). Elle représente un chiffre d'affaires d'environ 40 millions d'euros par an, et certaines flottilles, comme les fileyeurs à sole, en dépendent pour plus de 40% de leur chiffre d'affaire.

Les soles adultes vivent sur le plateau continental du Golfe de Gascogne. La ponte a lieu en fin d'hiver dans les zones de frayères (Alglaive et al., 2023 et 2024). Les œufs et les larves constituent la phase de vie pélagique du cycle de vie de la sole, et sont transportés par les courants marins et dérivent passivement. Durant cette phase, un taux de survie très faible (environ 1/1000) et très variable selon les années, résulte de l'influence des conditions environnementales (Le Pape et Bonhommeau, 2015 ; Savina et al., 2016). La métamorphose intervient à l'issue de la dérive larvaire, environ 2 mois après la ponte, et permet le passage de la phase pélagique à la phase benthique à l'issue de transformations morphologiques, anatomiques et physiologiques majeures (rotation de la posture à 90° et migration de l'œil). Ce processus requiert beaucoup d'énergie et la condition corporelle des larves se répercute sur la probabilité de survie à cette étape (Lagardère et al., 1999 ; Amara et al., 2000 ; Amara & Galois, 2004). L'arrivée des juvéniles dans les nourriceries se fait entre le mois d'avril et le mois de juin. Les nourriceries sont des zones côtières peu profondes avec un sédiment meuble et fin (sable, vase), abritées et, pour une proportion conséquente, soumises à l'influence des fleuves (Le Pape et al., 2003a, Trimoreau et al., 2013). Les apports d'eau douce enrichie en nutriments et en matière organique favorisent la production et la qualité de la ressource trophique des juvéniles dans ces zones (Kostecki et al., 2010) Dans le Golfe de Gascogne, les nourriceries connues de la sole sont les estuaires de la Vilaine, de la Loire et de la Gironde, les Pertuis Breton et d'Antioche (Le Pape et al., 2003a, b ; Trimoreau et al., 2013) ainsi que le bassin d'Arcachon (Lahellec et al., 2025). Les juvéniles de sole se développent pendant 2 à 3 ans dans les nourriceries côtières en s'éloignant progressivement des zones les moins profondes et en effectuant des migrations saisonnières (Dorel et al., 1991 ; Lahellec et al., 2025). Les nourriceries sont des zones fortement soumises aux pressions anthropiques. Les risques de d'hypoxie (e.g., en Loire, Lefrancois et Claireaux, 2003), la pollution chimique (e.g., en Gironde, Gilliers et al., 2004), les invasions biologiques (e.g., la crépidule dans le pertuis Breton et en baie de Bourgneuf (Le Pape et al., 2004), peuvent impacter la croissance et la densité des juvéniles de sole. Par exemple, Gilliers et al. (2006) ont mis en évidence des abondances moindres et des taux de croissance réduits pour les juvéniles de sole d'âge 0 dans des zones avec de fortes activités humaines en Manche et dans le Golfe de Gascogne, corrélées avec la concentration en contaminants. De plus, ces zones de nourriceries côtières sont soumises à des réductions de surfaces aux profits d'autres usages. Par exemple, la nourricerie de l'estuaire de la Seine a subi une diminution de sa surface de 33% entre 1850 et 2003 (Delsinne, 2005), ce qui a entraîné une

diminution de sa capacité d'accueil de 42% (Rochette et al., 2010). Les nourriceries estuariennes ont aussi subi des réductions de surface dans le Golfe de Gascogne (-29% de surface en Loire, Lecuyer et al., 2024 ; barrages sur la Charente et la Vilaine).

A l'issue de la phase de croissance juvénile, les individus intègrent le stock adulte dont la distribution est beaucoup plus large, de la côte jusqu'à des profondeurs supérieures à 100 m sur le plateau (Alglave et al., 2023 et 2024). Le stock de sole commune du Golfe de Gascogne est évalué chaque année par le Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM). Les dernières évaluations de stock ont mis en évidence une diminution du recrutement à l'âge 2 depuis 2009 avec une forte baisse en 2019 (CIEM, 2024). La baisse importante des quotas depuis 2022 et les mesures de gestion associées ont permis de réduire les captures et donc la mortalité par pêche en ramenant l'effort de pêche au niveau du rendement maximal durable (CIEM, 2024). Malgré ces mesures, la diminution du recrutement à l'âge 2 persiste. La diminution de l'abondance des nouvelles recrues dans le stock de sole n'est donc pas liée à l'évolution de la pression de pêche mais semble imputable à une baisse de productivité de la population qui affecte son recrutement.

Le projet RELIEFS avait pour objectif d'identifier les étapes du cycle de vie limitant le recrutement de la sole commune dans le Golfe de Gascogne. Des données issues des évaluations de stock et des campagnes scientifiques de suivi halieutique ont été compilées pour reconstruire et analyser des séries temporelles d'indice d'abondance de juvéniles de sole au niveau de la population et au sein des nourriceries à différentes périodes de la vie juvénile. L'objectif était de déterminer à quel(s) stade(s) une diminution d'abondance se produit, qui pourrait expliquer la diminution du recrutement de la sole. Une analyse des séries temporelles de recrutement estimées pour l'ensemble des stocks de sole commune à l'échelle de l'Atlantique Nord-Est a également été conduite afin d'identifier si des tendances similaires sont observables pour les populations voisines.

## 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 2.1. ANALYSE DU RECRUTEMENT DES STOCKS DE SOLE DANS L'ATLANTIQUE NORD-EST

Dans le cadre du CIEM, une évaluation analytique est réalisée annuellement pour sept stocks de sole commune, ce qui permet d'obtenir des estimations des séries temporelles de recrutement (Tableau 1). Pour chaque stock, la série temporelle du recrutement estimé a été extraite de la base de données ICES Stock Assessment Graphs (CIEM, 2024). Afin de comparer les stocks, les séries temporelles du recrutement ont été standardisées en anomalies. Cette standardisation a consisté à retirer le recrutement moyen de chaque série temporelle et à le diviser par son écart type.

Tableau 1 : Stocks de sole commune suivis par le CIEM dans l'Atlantique Nord-Est.

Codes CIEM	Régions	Références
sol.27.8ab	Golfe de Gascogne	CIEM, 2024
sol.27.4	Mer du Nord	
sol.27.7a	Mer d'Irlande	
sol.27.7d	Manche Est	
sol.27.7e	Manche Ouest occidentale	
sol.27.7fg	Canal de Bristol et mer Celtique	
sol.27.20-24	Skagerrak et Kattegat, mer Baltique occidentale	

### 2.2. ANALYSE DU STOCK DE SOLE DU GOLFE DE GASCOGNE

Le stock de sole commune du Golfe de Gascogne a aussi été décrit avec les données issues des campagnes scientifiques ORHAGO. Ces campagnes ont été faites annuellement entre 2007 et 2020 au mois de Novembre, sur le plateau continental du Golfe de Gascogne. Les traits de chalut ont été faits à des stations fixes (dont le nombre varie entre 38 et 49 en fonction des années) de jour à une vitesse moyenne de 5 nœuds pendant 30 min, avec un chalut à perche de 4 m de large avec 10 racasseurs et une maille étirée de 40 mm. Ces données ont été décrites plus en détail par Saulnier et al. (2023). Les données ont servi à la construction des séries temporelles des abondances d'individus âgés de 2 à 7 ans.

## 2.3. ANALYSE DE L'ABONDANCE DES JUVÉNILES DE SOLE DANS LES NOURRICERIES DU GOLFE DE GASCOGNE

### 2.3.1. LES DONNÉES DISPONIBLES

Les données des juvéniles de sole sont issues de plusieurs campagnes scientifiques de suivis halieutiques côtières et estuariennes, qui couvrent les nourriceries de sole dans le Golfe de Gascogne.

Les campagnes NURSE, SOLPER et NOURDEM ont été opérées par l'Ifremer. Les campagnes NURSE ont été réalisées depuis 1980, avec un chalut à perche de 2,9 mètres de large, avec une maille étirée de 20 mm au cul du chalut, déployé pendant 15 à 20 min à une vitesse de 2,5 nœuds en journée, dans les estuaires de la Vilaine, de la Loire, de la Gironde, ainsi que dans les Pertuis Breton et Antioche et la baie de Bourgneuf (Delaunay et Brind'Amour, 2018). La campagne SOLPER a été menée annuellement entre 2005 et 2011 dans les Pertuis Breton et Antioche, de jour pendant 15 min, avec un chalut à perche de 2 mètres de large et une maille de cul de 8 mm étirée (Léauté et al., 2015). Au cours de la campagne NOURDEM, les traits ont été réalisés avec un chalut GOV (à Grande Ouverture Verticale, 7 mètres de large, 2,4 mètres de haut) dans les estuaires de la Seine, de la Loire et de la Gironde entre 2016 et 2023 et dans la baie de Douarnenez en 2021, 2022 et 2023 (Drogou et al., 2024).

Des données complémentaires issues de campagnes halieutiques ont été conduites dans les estuaires français selon un protocole standardisé, dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE, Lepage and Girardin, 2006; Courrat et al., 2009; Delpech et al., 2010). Dans les grands estuaires, l'échantillonnage a été réalisé avec un chalut à perche de 2,9 mètres de large avec une maille étirée de 20 mm. Dans les petits estuaires, un petit chalut à perche de 1,5 mètre de large avec une maille étirée de 16 mm a été utilisé. L'ensemble des traits ont été réalisés de jour à une vitesse comprise entre 1,5 et 3 nœuds pendant 15 min.

Des données collectées dans l'estuaire de la Loire en 2010-2011 et 2018-2019 par le bureau d'étude Biolittoral (Nantes, avec le soutien financier du Grand Port Maritime Nantes Saint-Nazaire) ont complétées le jeu de données. Ces données ont été acquises selon le protocole utilisé dans le cadre de la DCE, avec un chalut à perche de 2,9 mètres de large (Biolittoral, 2012 ; Biolittoral, 2021).

Le nombre de traits de chalut disponible chaque année pour chaque site est présenté en Annexe 1.

### 2.3.2. SÉLECTION DES DONNÉES

#### Sélection des séries temporelles

Un tri préliminaire a conduit à exclure les campagnes scientifiques de suivi qui ne permettaient pas de disposer de séries temporelles suffisantes pour un suivi de l'abondance des juvéniles de sole. L'objectif était de suivre l'abondance saisonnière de juvéniles par année, par groupe d'âge et par site sur une durée suffisante pour analyser l'évolution des densités sur la période récente de diminution du recrutement à l'échelle du stock (2009 – 2023). Seules les campagnes réalisées au printemps et à l'automne ont été conservées car ce sont les deux saisons les plus riches en données et au cours desquelles les juvéniles de soles sont dans les nourriceries. Les données estivales étaient trop peu fréquentes pour permettre l'analyse de l'évolution des densités de juvéniles. Parmi les suivis réalisés dans le contexte de la DCE, les campagnes dans des fleuves bretons (Auray, Aven, Belon, Odet, Blavet, Etel, Pont l'Abbe, Scorff) ont été enlevées du jeu de données car les séries comportaient trop peu d'années.

#### Sélection des traits de chaluts

Seuls les traits réalisés avec un chalut à perches ont été gardés pour éviter des problèmes de sélectivité différente entre engins de pêches. De plus, la limite en amont des nourriceries a été définie au seuil de salinité de 5 pss, suivant Rochette et al. (2010). Ce seuil suppose que les zones avec une salinité inférieure ne sont pas propices au développement des juvéniles de soles. En conséquent, les traits réalisés dans des zones ayant une salinité inférieure au seuil de 5 pss ont été enlevés du jeu de données.

Afin de garantir la construction d'indices d'abondance robustes de juvéniles de sole, seules les campagnes (un site, une année, une saison) pour lesquelles au moins trois traits de chalut avaient capturé des juvéniles de soles ont été utilisées. Ce dernier critère a conduit à ne pas inclure les données des campagnes DCE dans l'Adour, la Bidassoa et la Laita, et donc à ne pas inclure ces sites dans l'analyse.

Six sites ont donc été retenus pour les analyses : l'estuaire et la baie de Vilaine, l'estuaire de Loire, la baie de Bourgneuf, le Pertuis Breton, le Pertuis d'Antioche et l'estuaire de Gironde (Fig. 1).

Suivant les critères de sélection énoncés, les données issues des campagnes NOURDEM n'ont pas été intégrées à l'étude car la série temporelle disponible est récente et très courte, et ne couvre pas la période d'intérêt de la diminution du recrutement de la sole (2009 – 2023). De plus, l'engin utilisé pour les campagnes NOURDEM est un GOV avec une sélectivité différente des chaluts à perches utilisés pour les autres campagnes. Enfin, certaines nourriceries sont échantillonnées en juillet par NOURDEM, ce qui ne permet pas d'utiliser les données des campagnes conjointement aux autres campagnes retenues, qui ont lieu au printemps ou en automne.

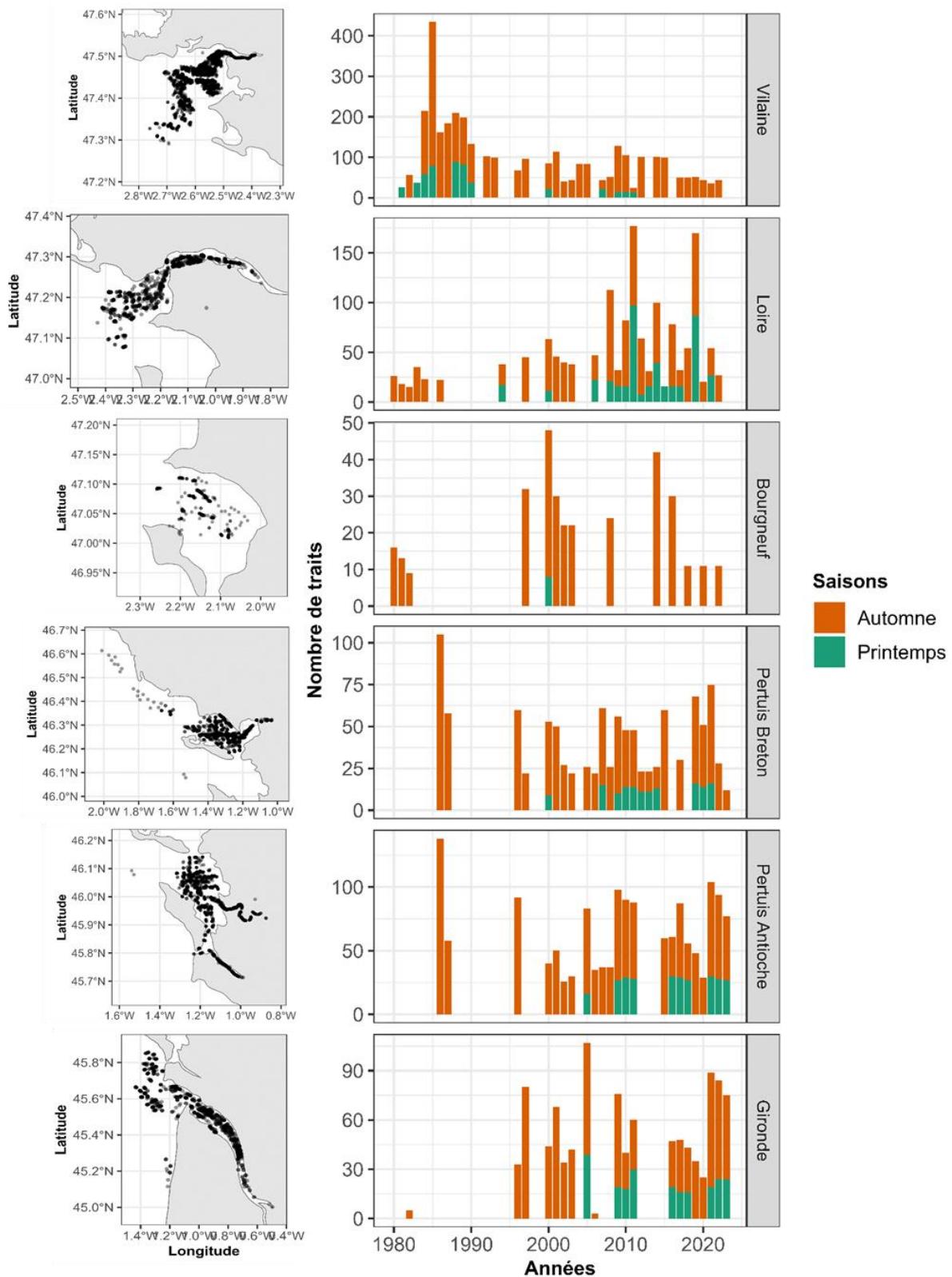


Figure 1 : Données utilisées dans les analyses. Première colonne : cartes des traits de chaluts. Deuxième colonne : nombre de traits de chalut par année en fonction des saisons. Lignes : sites du Golfe de Gascogne considérés : estuaire de la Vilaine, estuaire de la Loire, baie de Bourgneuf, Pertuis Breton, Pertuis Antioche, estuaire de la Gironde.

### 2.3.3. ASSOCIATION AVEC LES VARIABLES DE L'HABITAT

Les traits de chalut sélectionnés ont été associés à des données de couverture sédimentaire et de bathymétrie. Le type de sédiment à l'emplacement des traits de chalut a été extrait de cartes de l'habitat physique de la base de données Sextant de l'Ifremer. Les sédiments sont définis selon la typologie EUNIS (European Nature Information System). Ils ont été regroupés en quatre catégories correspondant aux types de sédiment retrouvés dans les nourrissages (vase, sable, sables mixtes et sable grossier ; Le Pape et al., 2003b). Si des traits de chalut ont été réalisés à un emplacement pour lequel le type de sédiment n'était connu dans la base de données, ils ont été associés au type de sédiment connu le plus proche géographiquement. Les données de bathymétrie associées aux trait de chalut ont été tirées de la base de données EMODnet Bathymetry Digital Terrain Model, et ont été complétées par la base de données GEBCO.

### 2.3.4. CALCUL DES CAPTURES PAR UNITÉ D'EFFORT

Tous les poissons pêchés ont été identifiés par espèce, mesurés et comptés. Une clé taille-âge, définissant la taille-aux-âges maximale des juvéniles de sole pour chaque mois, a permis de déterminer l'âge des individus sur la base de leur taille et de la date de la pêche (Le Pape et al., 2003a, Delaunay et Brind'Amour, 2018). Les densités capturées, par âge (0, 1 et 2) et pour chaque trait de chalut, sont estimées par les captures par unité d'effort (nombre d'individus pêchés normalisés par la surface balayée). Certains traits ont été réalisés avec un chalut à perche doté d'un racasseur, qui augmente la capturabilité de l'engin de pêche sur un fond sableux. Les densités pour ces traits ont été corrigées avec un coefficient d'efficacité, qui varie en fonction de la taille des juvéniles cibles et de la saison de pêche (Riou et al., 2001). Le coefficient appliqué était de 2,2 pour les juvéniles d'âge 0 au printemps et à l'automne, et d'âge 1 au printemps, alors qu'il était de 5 pour les juvéniles d'âge 1 à l'automne et d'âge 2 aux deux saisons.

### 2.3.5. CONSTRUCTION DES SÉRIES TEMPORELLES DES INDICES D'ABONDANCE

Des modèles delta ont été utilisés pour estimer les indices d'abondance annuels de juvéniles de sole, pour chaque âge, chaque saison et chaque site. Un modèle delta permet de modéliser des données contenant beaucoup de zéro, ce qui correspond à la forte proportion de traits de chalut ne contenant pas de juvéniles de sole. Un modèle delta utilise une combinaison de deux modèles linéaires. Dans le premier modèle, la variable réponse est la variable binaire présence / absence ( $Y_{0/1}$ ) de juvéniles de la cohorte, modélisée selon une loi binomiale et qui dépend des variables explicatives selon un lien logit (Eq. 1). Le second modèle modélise les densités positives ( $Y+$ ) log-transformées selon une loi Normale (Eq. 2) (Le Pape et al., 2003a ; Trimoreau et al., 2013). Pour chaque modèle, les variables explicatives incluaient les années, la couverture sédimentaire, la bathymétrie et le type de campagne scientifique, lorsque cette dernière variable avait plusieurs modalités :

$Y_{0/1} \sim \text{facteur(années)} + \text{facteur(sédiments)} + \text{facteur(bathymétrie)} + \text{facteur(campagne)} + \varepsilon_{0/1}$  (Eq. 1)

$\text{Log}(Y_+) \sim \text{facteur(années)} + \text{facteur(sédiments)} + \text{facteur(bathymétrie)} + \text{facteur(campagne)} + \varepsilon_+$  (Eq. 2)

Inclure un effet campagne dans les modèles a permis de tenir compte des différentes emprises spatiales des campagnes sur un site donné. En effet, les campagnes NURSE et SOLPER sont côtières, alors que les campagnes DCE sont réalisées de l'amont à l'aval des estuaires (Annexe 2). De plus, l'effet campagne a aussi permis de tenir compte de l'utilisation de plusieurs types de chalut à perches sur un site donné. Par exemple, dans le pertuis Breton, 3 campagnes ont été mobilisées avec 3 engins aux caractéristiques différentes : un chalut à perche de 2.9 m de large (NURSE), un petit chalut à perches de 1.5 m (DCE dans la Sèvre et le Lay), et un chalut à perche de 2 m de large (SOLPER) (Annexe 3).

Les prédictions de chaque modèle linéaire permettent d'estimer un indice d'abondance  $\hat{Y}$  non biaisé après avoir appliqué un facteur de correction (Laurent, 1963), selon la formule :

$$\hat{Y} = \hat{Y}_{0/1} \times e^{\log(\hat{Y}_+)} \times e^{\frac{\sigma^2(\varepsilon_+)}{2}}$$

Pour chaque modèle linéaire, une procédure de sélection des variables explicatives a été utilisée sur la base du critère AIC. Les modèles linéaires ayant le plus petit AIC ont été conservés pour faire les prédictions. À noter que les variables explicatives du meilleur modèle peuvent être différentes entre le modèle de présence et le modèle sur les densités positives, pour un modèle delta.

Tableau 1 : Source des données utilisées dans les modèles delta pour chaque combinaison site – âge – saison. « Pr. » : printemps. « Au. » : automne. « Aucune » : aucun modèle delta n'a pu être construit, faute d'une quantité de données suffisante.

		Vilaine			Loire			Bourgneuf			Pertuis Breton			Pertuis Antioche			Gironde		
		Saison	Pr.	Au.	Pr.	Au.	Pr.	Au.	Pr.	Au.	Pr.	Au.	Pr.	Au.	Pr.	Au.	Pr.	Au.	
		Âge	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1
Source de données	NURSE																		
	Biolit.																		
	SOLPER																		
	DCE																		
	Aucune																		

Le Tableau 1 synthétise les sources de données utilisées dans les modèles delta pour chaque combinaison site – saison – âge. Les données de l'estuaire de la Vilaine ( $n = 3401$ ) couvrent la période 1981 – 2022 (Fig. 1) et sont issues des campagnes NURSE et DCE. Celles de l'estuaire de la Loire ( $n = 1506$ ) couvrent la période 1980 – 2022 (Fig. 1) et proviennent des campagnes NURSE, DCE et Biolittoral. Les données de la baie de Bourgneuf ( $n = 321$ ) sont issues exclusivement des

campagnes NURSE faites entre 1980 et 2022 (Fig. 1). Les données des deux Pertuis ont été collectés entre 1986 et 2023 (Fig. 1) au cours des campagnes NURSE, SOLPER et DCE, et contiennent 1080 traits de chaluts dans le Pertuis Breton et 1518 traits de chaluts dans le Pertuis d'Antioche. Enfin, l'estuaire de la Gironde a été échantillonné lors des campagne NURSE et DCE entre 1982 et 2023 (Fig. 1), pour un nombre total de traits de chalut de 1038. Du fait de captures trop faibles (moins de 3 traits avec capture de juvéniles de sole pour un groupe d'âge donné au cours d'une campagne, cf. 2.2.2.), aucun modèle n'a pu être construit pour la Vilaine et Bourgneuf au printemps, à Bourgneuf pour les juvéniles d'âge 2 à l'automne, dans le Pertuis d'Antioche pour les juvéniles d'âge 2 au printemps et dans la Gironde pour les juvéniles d'âge 0 au printemps (Tableau 1).

#### 2.3.6. ANALYSE PAR FACTEURS DYNAMIQUES

Une analyse en Facteurs Dynamiques (Dynamic Factor Analysis, DFA, Zuur et al., 2003) a été utilisée pour synthétiser les séries temporelles des indices d'abondance des juvéniles de sole obtenues avec les modèles delta, et trouver une tendance commune. La DFA est une méthode de réduction de dimension pour analyser plusieurs séries temporelles, qui peuvent être courtes, non stationnaires ou contenir des données manquantes. Cette analyse permet d'expliquer des variations temporelles dans un jeu de données de  $n$  séries temporelles en combinant un ensemble de  $m$  tendances cachées ( $m << n$ ). L'analyse DFA a déjà été employée pour étudier les dynamiques synchrones entre communautés de juvéniles de poissons démersaux dans le Golfe de Gascogne (Saulnier et al., 2023).

Une DFA a été appliquée aux séries temporelles des indices d'abondance des juvéniles d'âge 0 à l'automne. Etant donné que peu de données étaient disponibles avant les années 2000 (Fig. 1), les séries temporelles ont été tronquées et ramenées à la période 2000 – 2023. Avant l'analyse, chaque série temporelle a été centrée par sa moyenne et divisée par son écart-type, pour standardiser les données. Au vu du faible nombre de séries temporelles ( $n = 6$ ), une seule tendance cachée a été incluse dans l'analyse (matrice de variance - covariance des erreurs des observations : variance égale sans covariance).

#### 2.3.7. CONSTRUCTION DES SÉRIES TEMPORELLES DES TAILLES – AUX – ÂGES

La taille moyenne annuelle des juvéniles de sole a été calculée à partir des tailles individuelles pour chaque site, chaque âge et chaque saison, afin d'évaluer les tendances au cours du temps des tailles moyennes des juvéniles dans les nourriceries.

### 3. RÉSULTATS

#### 3.1. DYNAMIQUE DU STOCK DU GOLFE DE GASCOGNE

Le recrutement à l'âge 2 et la biomasse du stock reproducteur (SSB) ont été estimés lors de l'évaluation du stock de sole du Golfe de Gascogne (Fig. 2). Une nette tendance à la baisse du recrutement est estimée depuis le début de la série chronologique jusqu'à ces dernières années (Fig. 2.a). La dernière période de recrutement élevé a été estimée entre 2008 et 2011, puis le recrutement a connu une baisse soutenue. Les valeurs les plus faibles de la série chronologique étant enregistrées pour les cinq dernières années (2019-2023). La SSB fluctue entre 10 000 t et 18 000 t (Fig. 2.b), mais elle est en baisse depuis 2013. L'évolution de la biomasse féconde suit celle du recrutement avec un décalage d'environ 2 années.

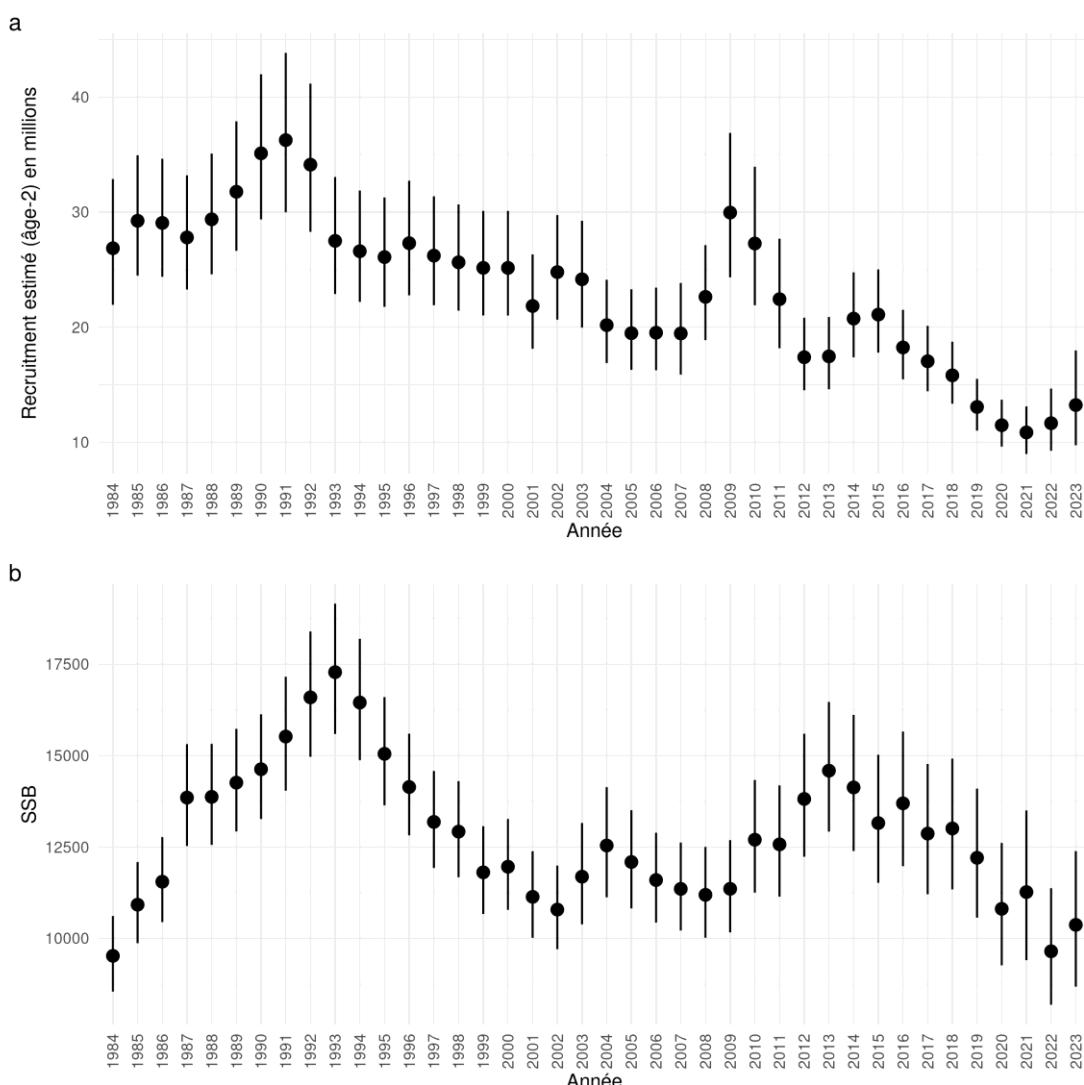


Figure 2 : Séries chronologiques (a) du recrutement et (b) de la biomasse du stock reproducteur (SSB) avec leurs intervalles de confiance, estimées lors de l'évaluation du stock de sole par le CIEM en 2024.

Les données de la campagne scientifique ORHAGO, collectées entre 2007 et 2023, confirment la diminution de l'abondance à l'âge 2 à l'échelle du Golfe de Gascogne (Fig. 3). Cette diminution est aussi observée pour les individus plus âgés. En effet, les abondances d'individus d'âge 3 diminuent depuis 2008 et celles des individus d'âge 4 diminuent depuis 2011. Les abondances des individus d'âges 5 et 6 suivent aussi une tendance à la diminution depuis 2014, après un pic des abondances cette année-là. Aucune tendance n'est identifiée dans les abondances des individus d'âge 7 (Fig. 3).

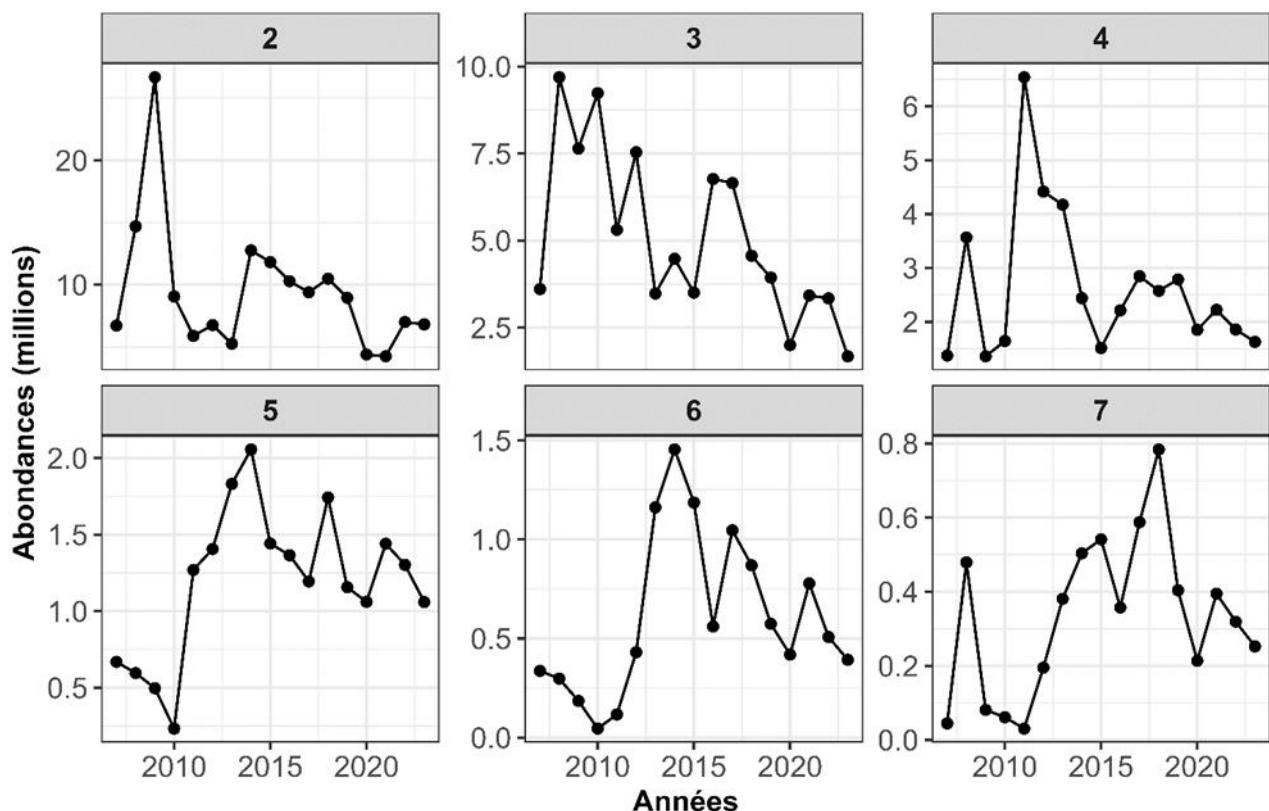


Figure 3 : Séries temporelles des abondances des individus de sole aux âges 2 à 7, dans le Golfe de Gascogne. Les abondances ont été calculées à partir des données issues de la campagnes ORHAGO.

Néanmoins, la relation stock – recrutement est difficile à évaluer, du fait de la gamme réduite de valeurs de la SSB, dont les fluctuations ne sont pas corrélées avec les tendances du recrutement (Fig. 4). La diminution du recrutement s'étant amorcée avant celle de la SSB (2 ans environ, Fig. 2), le recrutement détermine la SSB à venir et non pas l'inverse. La diminution du recrutement serait donc liée à la variabilité des premiers stades du cycle de vie de la sole dans le Golfe de Gascogne.

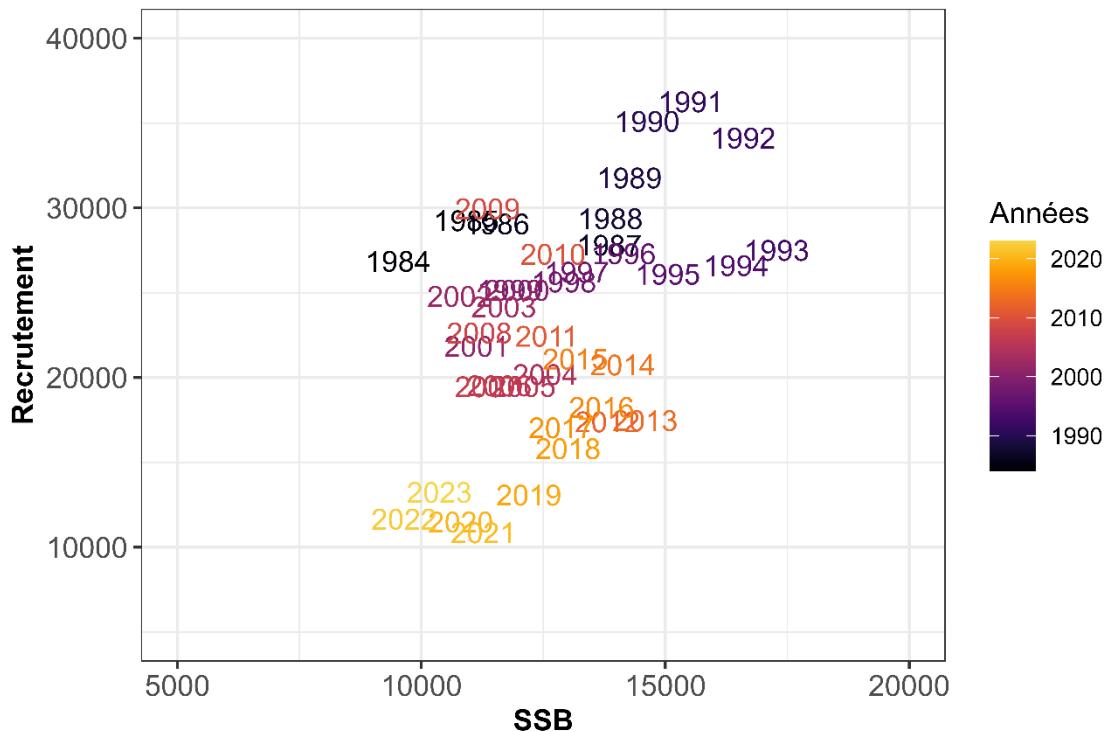


Figure 4 : Relation stock – recrutement estimée par le modèle d'évaluation du stock de sole du CIEM en 2024.

### 3.2. DYNAMIQUE DES ABONDANCES DES JUVÉNILES DANS LE GOLFE DE GASCOGNE

Le tableau 2 synthétise les variables explicatives utilisées dans les modèles delta, après la procédure de sélection appliquée aux modèles linéaires de présence et de densité positive, sur la base du critère AIC, pour chaque combinaison site – âge – saison. L'effet année a été intégré dans tous les modèles pour la construction des indices d'abondance. Les sédiments et la bathymétrie sont des variables explicatives importantes, intégrées aux modèles dans toutes les nourrissances mais pas pour tous les âges. Enfin, l'effet campagne a été pris en compte principalement à l'automne, dans les modèles sur la Loire et les deux Pertuis pour lesquels les données de plusieurs campagnes ont été combinées.

Tableau 2 : Variables explicatives des modèles linéaires de présence et de densités positives pour les modèles delta de chaque combinaison site – âge – saison. « Pr. » : printemps. « Au. » : automne. Les cases grises correspondent aux combinaisons pour lesquelles aucun modèle n'a pu être construit.

	Site	Vilaine	Loire		Bourgneuf	Pertuis Breton		Pertuis Antioche		Gironde	
Saison		Au.	Pr.	Au.	Au.	Pr.	Au.	Pr.	Au.	Pr.	Au.
Âge		0 1 2	0 1 2	0 1 2	0 1 2	0 1 2	0 1 2	0 1 2	0 1 2	0 1 2	0 1 2
Paramètres du modèle PRÉSENCE	Années										
	Sediment										
	Bathymétrie										
	Campagne										
	Pas de mod.										
Paramètres du modèle DENSITÉ	Années										
	Sediment										
	Bathymétrie										
	Campagne										
	Pas de mod.										

La Figure 5 montre les séries temporelles des indices d'abondances obtenus avec les modèles delta pour les juvénile d'âge 0, 1 et 2 dans six sites de nourricerie retenus in fine, à l'automne. Dans toutes les nourreries considérées, les juvéniles d'âge 0 étaient plus nombreux que ceux d'âge 1, eux-mêmes plus nombreux que ceux d'âge 2, indiquant un bon suivi des cohortes. En effet, les indices d'abondances sont divisés par un facteur 10 environ entre les âges, sauf dans l'estuaire de la Gironde, où l'indice d'abondance à l'âge 1 est plus faible que celui à l'âge 0, mais dans une moindre proportion.

Des tendances à la diminution des abondances des juvéniles d'âge 0 sont observées dans les estuaires de la Vilaine et de la Gironde ainsi que dans les deux Pertuis depuis 2000-2003. Aucune tendance à la diminution de l'abondance n'est visible dans l'estuaire de la Loire ni dans la baie de Bourgneuf depuis 2000. Les indices antérieurs, bien que très lacunaires avec de nombreuses années sans campagnes, montrent que, sur tous les sites à l'exception de la Vilaine, les juvéniles d'âge 0 étaient plus nombreux à l'automne avant 1990 (Fig. 5).

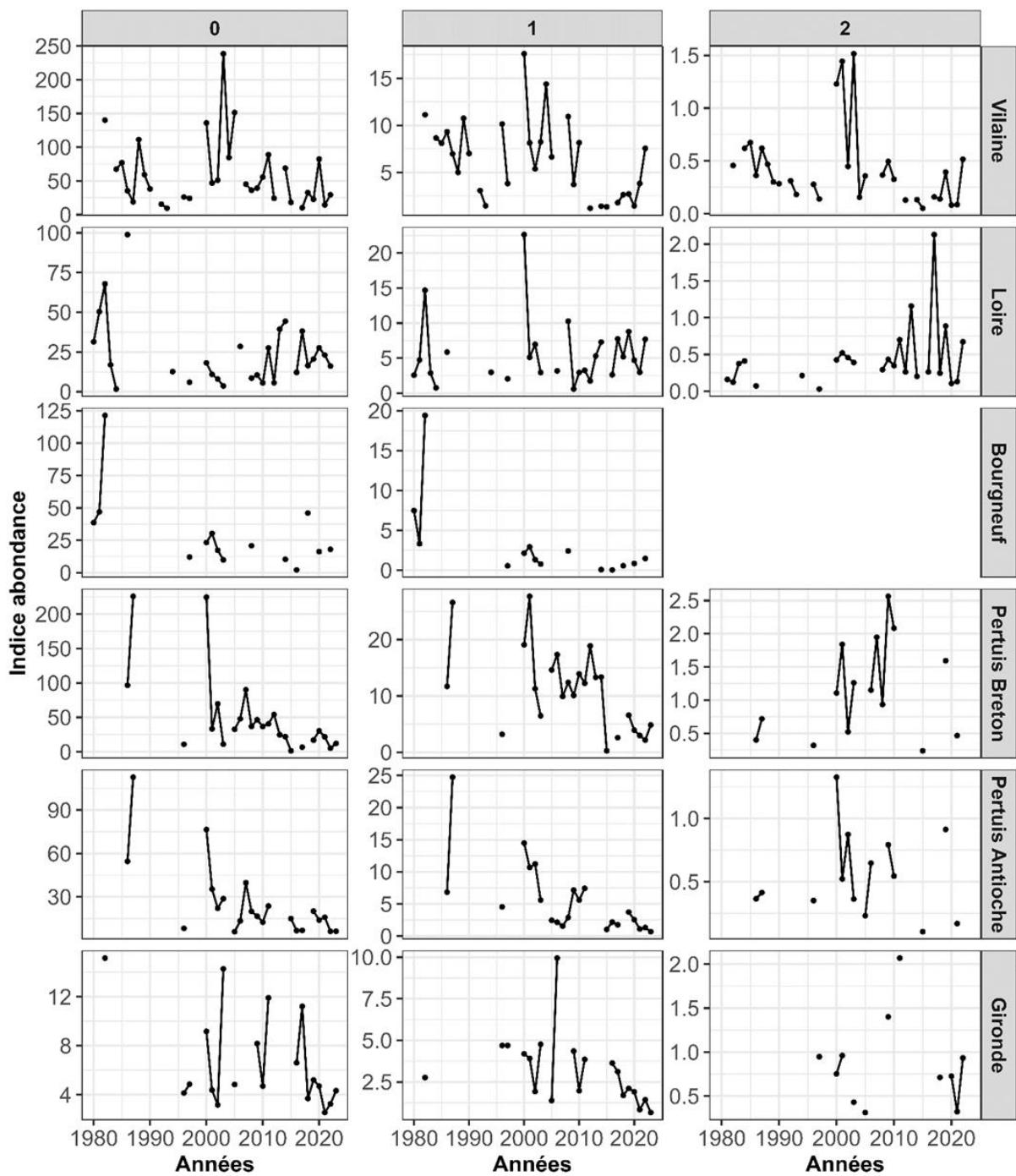


Figure 5 : Séries temporelles des indices d'abondance des juvéniles de sole d'âge 0, 1 et 2 dans les nourriceries du Golfe de Gascogne à l'automne, obtenues à l'aide des modèles delta.

L'analyse par DFA a permis de synthétiser les tendances observées pour les juvéniles d'âge 0 à l'automne entre 2000 et 2023. La tendance est décroissante au cours du temps (Fig. 6). Cette analyse confirme la diminution des abondances des juvéniles de sole d'âge 0 à l'automne dans les estuaires de la Vilaine et de la Gironde ainsi que dans les Pertuis Breton et Antioche depuis 2000 (Fig. 6). Aucune tendance n'est identifiable dans la baie de Bourgneuf et les abondances ont légèrement augmenté dans l'estuaire de la Loire sur cette période (Fig. 7).

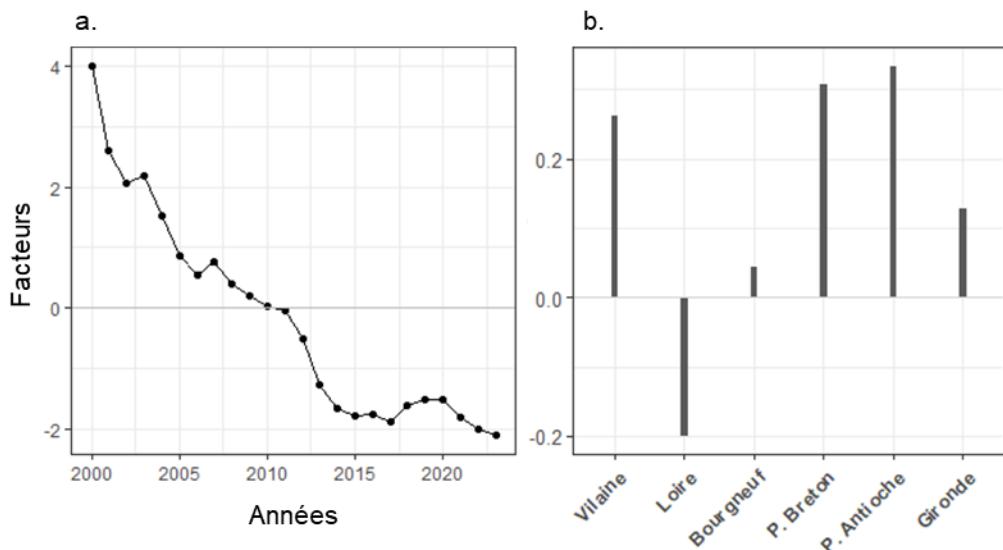


Figure 6 : Analyse par Facteurs Dynamiques des séries temporelles des indices d'abondance des juvéniles de sole d'âge 0 à l'automne, dans les nourriceries du Golfe de Gascogne. (a) Tendance cachée identifiée dans les séries temporelles. (b) Poids des séries temporelles sur la tendance cachée.

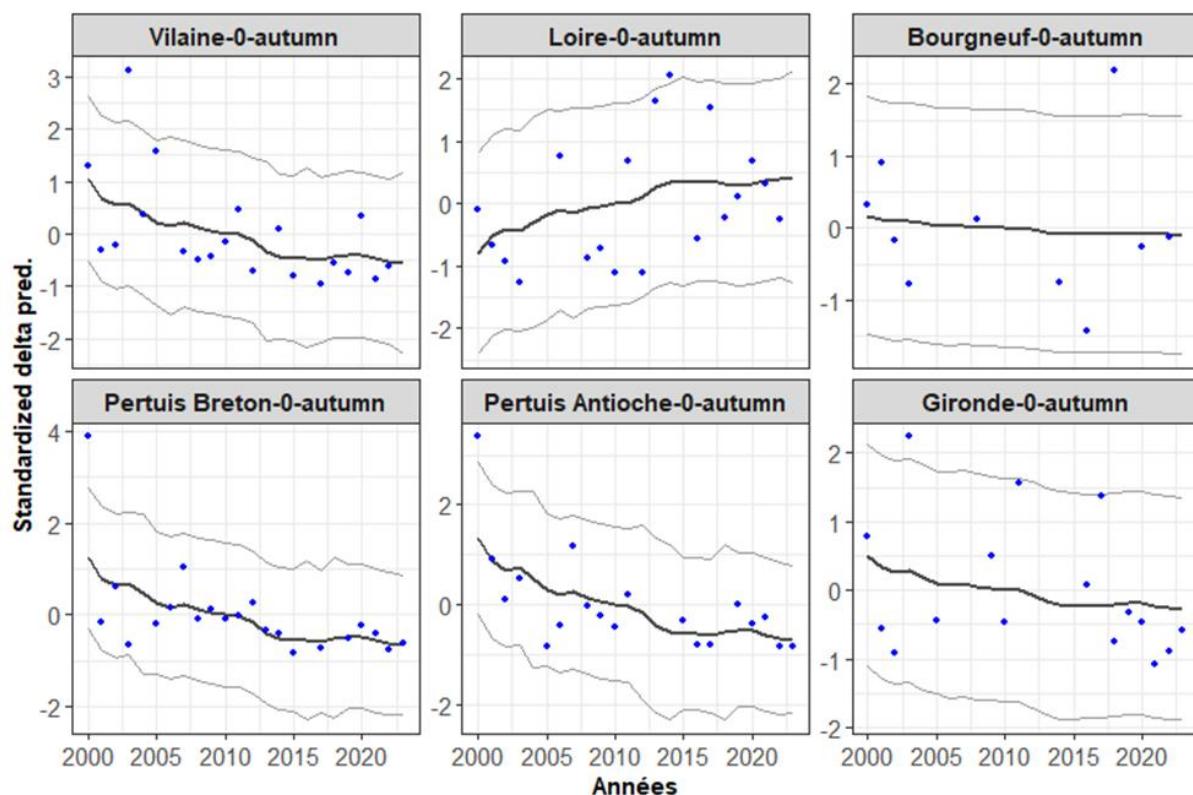


Figure 7 : Tendances temporelles des indices d'abondance des juvéniles de sole d'âge 0 à l'automne dans les nourriceries du Golfe de Gascogne. Points bleus : abondances estimées avec les modèles delta. Ligne gris foncé : tendance cachée identifiée avec l'analyse en Facteurs Dynamiques. Lignes gris clair : intervalle de confiance à 95% de la tendance.

Les tendances observées pour les juvéniles d'âge 1 à l'automne sont cohérentes avec celles précédemment décrites pour les juvéniles d'âge 0 à la même saison (Fig. 5). Du fait d'un nombre de captures inférieures (i.e., campagnes avec moins de 3 traits ayant capturés de juvéniles de sole d'âge 2 ; Tableau 1), les séries temporelles sont moins continues pour les juvéniles d'âge 2, particulièrement dans les pertuis et dans l'estuaire de la Gironde, et les densités estimées sont très faibles (Fig. 5). Il est donc plus difficile de mettre en évidence des tendances au cours du temps pour l'abondance des juvéniles d'âge 2 à l'automne.

Les séries temporelles des indices d'abondance ont aussi été estimées pour les juvéniles d'âge 0, 1 et 2 au printemps (Fig. 8). Les campagnes étaient moins nombreuses que celles réalisées à l'automne, avec un nombre de captures faibles lié à une moindre capturabilité des juvéniles d'âge 0, très petits à cette saison, qui limite d'autant plus les années exploitables. Les séries temporelles ont pu être estimées par les modèles delta dans l'estuaire de la Loire et le Pertuis Breton pour les juvéniles aux trois âges, dans le Pertuis d'Antioche pour les juvéniles d'âge 0 et 1, et dans l'estuaire de la Gironde pour les juvéniles d'âge 1 et 2. Les séries sont discontinues et ne permettent pas de mettre en évidence des tendances temporelles. Néanmoins, les indices d'abondance estimés après 2020 ont des valeurs inférieures à celles estimées entre 2008 et 2017, dans les deux Pertuis et dans l'estuaire de la Gironde. Dans l'estuaire de la Loire, les abondances montrent des variations interannuelles importantes, sans tendance. Ces résultats concordent avec les observations faites précédemment pour les juvéniles à l'automne. La diminution des abondances des juvéniles de soles est donc observable pour tous les âges au printemps et à l'automne. Ces tendances se retrouvent dès l'âge 0 au printemps dans les Pertuis et dans l'estuaire de la Gironde, ainsi que dans l'estuaire de la Vilaine à l'automne.

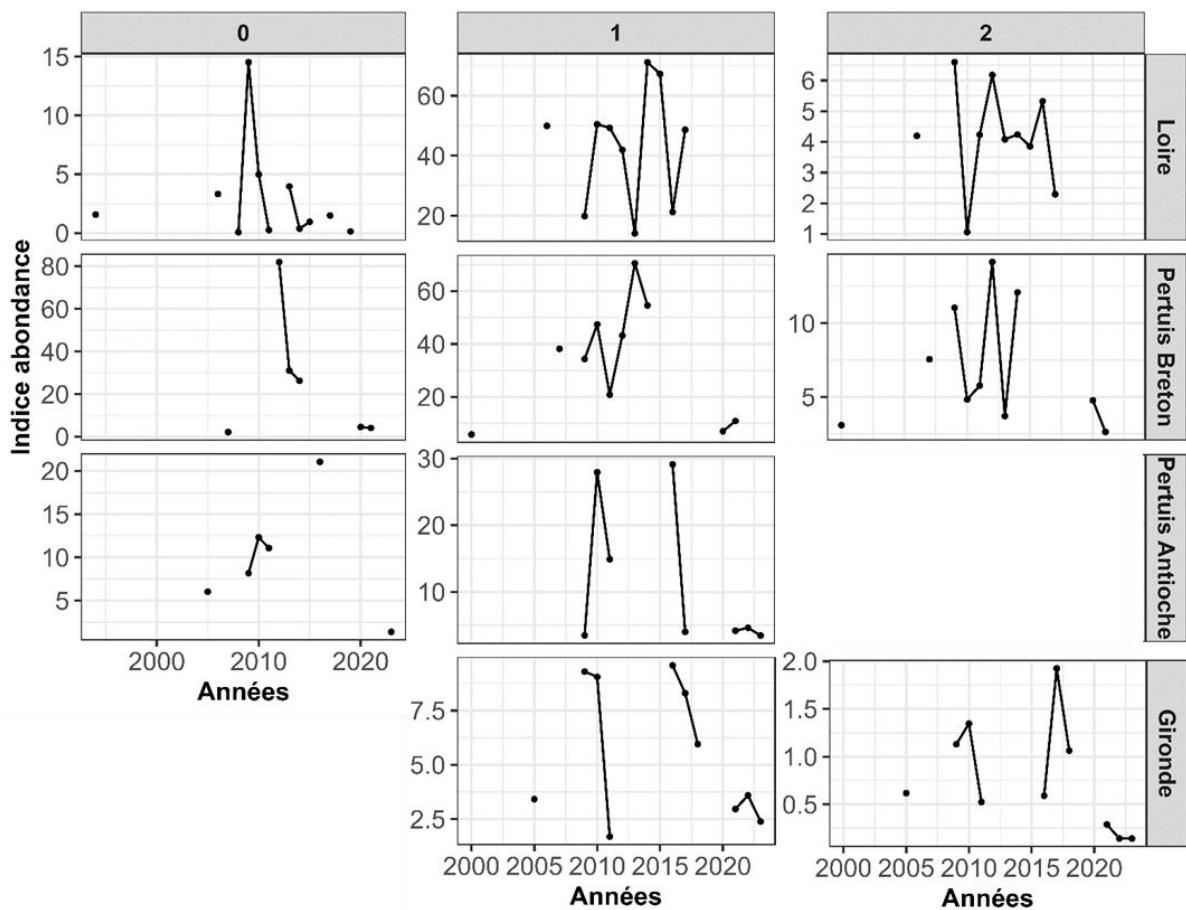


Figure 8 : Séries temporelles des indices d'abondance des juvéniles de sole d'âge 0, 1 et 2 dans les nourriceries du Golfe de Gascogne au printemps, obtenues à l'aide des modèles delta.

### 3.3. DYNAMIQUE DES TAILLES-AUX-ÂGE DES JUVENILES DANS LE GOLFE DE GASCOGNE

Les tailles moyennes des juvéniles de sole d'âge 0 à l'automne montrent des variations interannuelles importantes et ne suivent pas de tendances particulières. Dans l'estuaire de la Vilaine, les tailles moyennes montrent une tendance à la diminution depuis le début des années 2000. Mais cette tendance peut être imputée à l'ajout des données issues des suivis DCE dans le jeu de données à partir de 2005. En effet, les échantillonnages sont faits plus en amont des estuaires et capturent des individus plus petits, faisant diminuer la taille moyenne annuelle. Au printemps, les séries sont discontinues et ne permettent pas de mettre en évidence des tendances temporelles (Fig. 9).

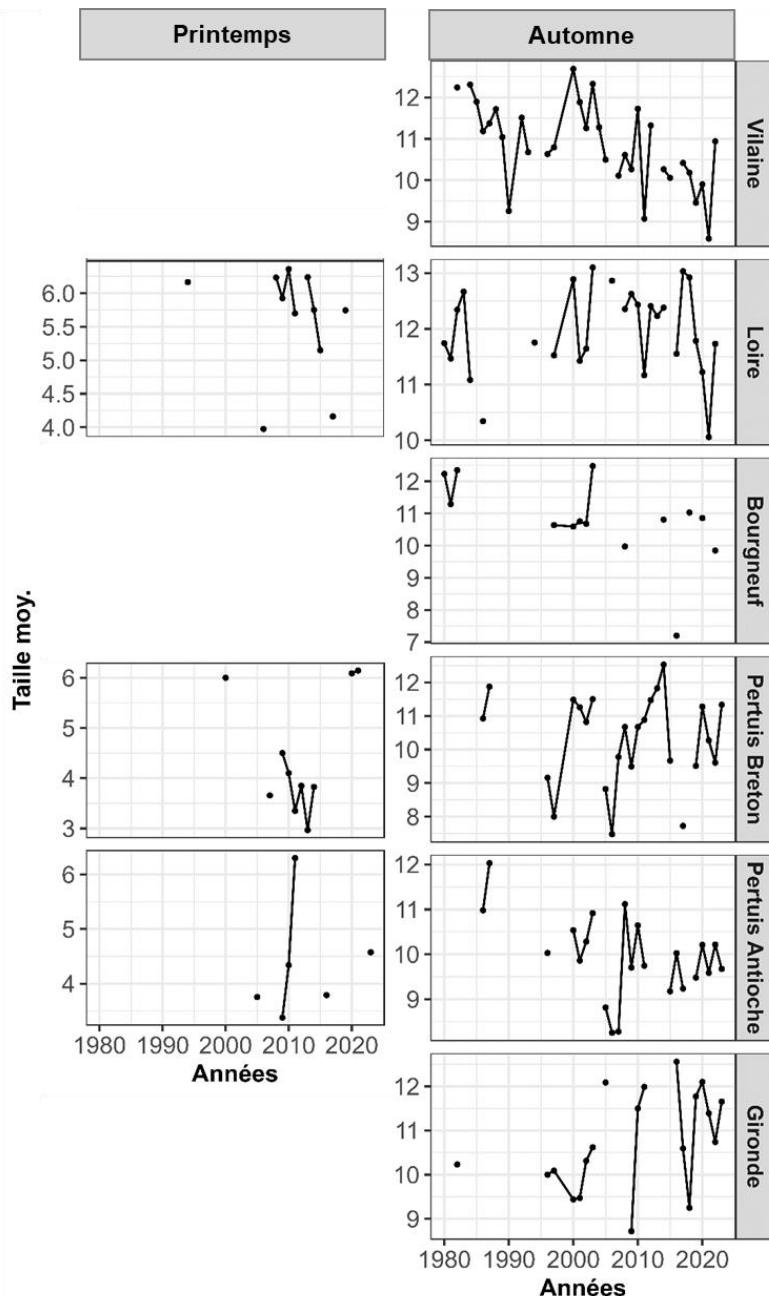


Figure 9 : Séries temporelles des tailles moyennes des juvéniles de sole d'âge 0 au printemps et à l'automne.

### 3.4. ANALYSE DU RECRUTEMENT DES STOCKS DE SOLE DANS L'ATLANTIQUE NORD-EST

Parmi les sept stocks de sole commune de l'Atlantique Nord-Est (Fig. 10), trois présentent un nombre stable de recrues sur la période 1984-2023, avec des fluctuations occasionnelles : mer du Nord (sol.27.4), Manche-Ouest (sol.27.7e) et mer Celtique (sol.27.7fg). Le stock de Manche-Est (sol.27.7d) présente une période de stabilité avec des fluctuations, suivie d'un déclin soudain depuis 2010. Enfin, trois stocks montrent une baisse continue dans la série temporelle du recrutement par rapport aux années précédant 1990 : mer Baltique (sol.27.20-24), mer d'Irlande (sol.27.7a) et Golfe de Gascogne (sol.27.8ab). Les tendances observées ne suivent aucun schéma, latitudinal ou de contingence géographique ; ces divergences dans les tendances du recrutement apparaissent spécifiques à chaque stock.

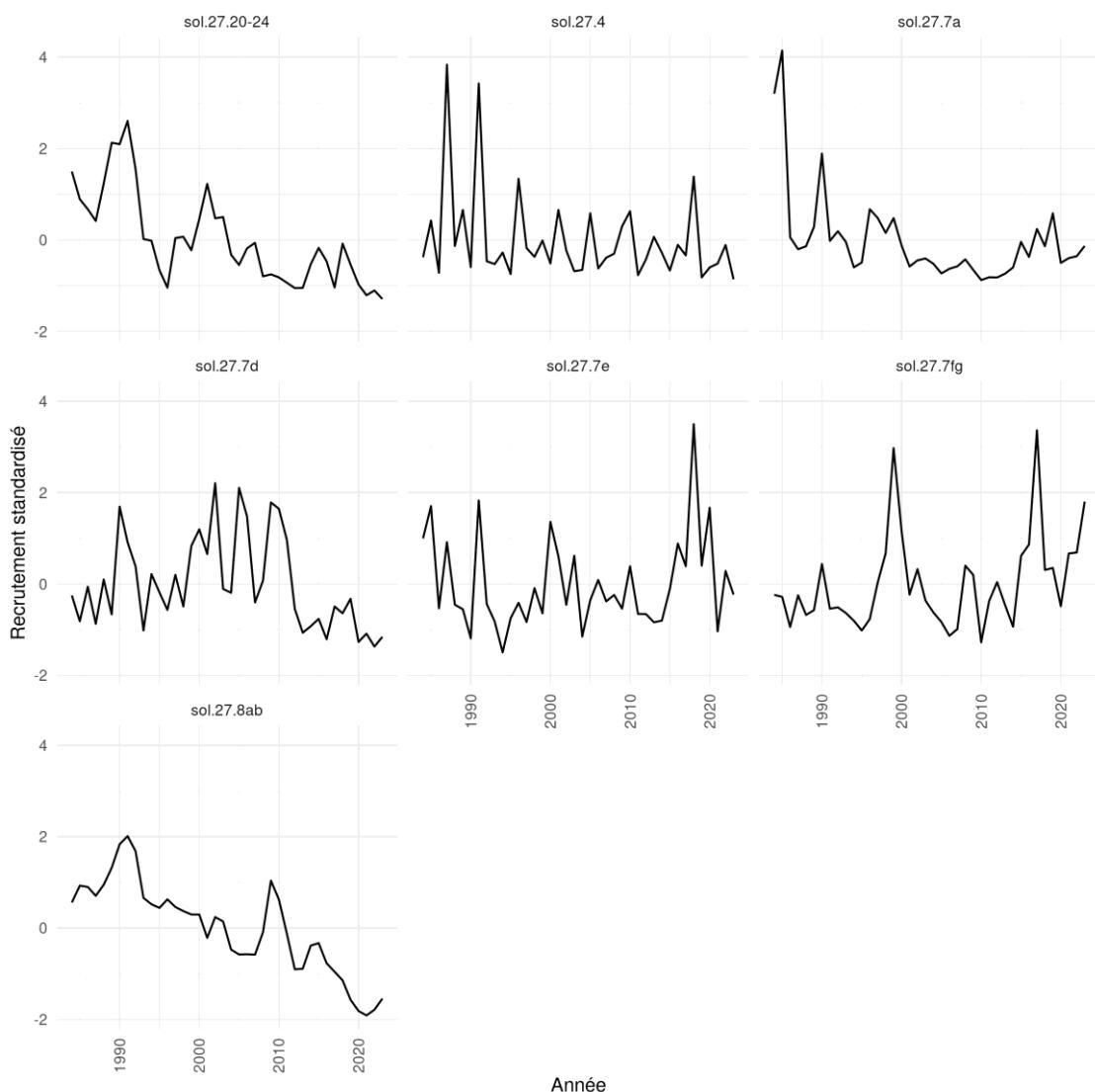


Figure 10 : Séries temporelles du recrutement standardisé de sept stocks de sole commune dans l'Atlantique du Nord-Est de 1984 à 2024, estimées par les évaluations des stocks du CIEM.

## 4. DISCUSSION

Une diminution de la biomasse des reproducteurs a été mise en évidence avec les données du CIEM, avec un décalage de deux ans environ après la diminution du recrutement à l'âge 2. Les estimations de biomasses fécondes sont un objectif majeur des évaluations de stocks, conjointement à celles de la mortalité par pêche. En revanche, les estimations du recrutement issues de ces évaluations peuvent être plus problématiques (Dickey Collas et al., 2015). En ce qui concerne la sole du Golfe de Gascogne, les données des campagnes ORHAGO confirment la baisse du recrutement de la sole à l'âge 2 et mettent en évidence une diminution des abondances des individus plus âgés (3 à 7 ans) à l'échelle du Golfe de Gascogne. Fort de ces estimations conjointes (recrutement issu de campagnes scientifiques (Le Pape et al., 2020) et évaluation de stock), il est possible d'affirmer que pour ce stock de sole, le recrutement détermine la biomasse féconde à venir et non l'inverse. La baisse du recrutement n'apparaît pas en lien avec les fluctuations de biomasse et la mortalité par pêche mais est liée à une baisse de productivité en lien avec la dynamique des premiers stades de vie. Sur la base de ce constat, l'objectif de cette étude était de déterminer les étapes du cycle de vie limitant le recrutement de la sole commune dans le Golfe de Gascogne.

Une approche de modélisation a permis la construction de séries temporelles d'indice d'abondance de juvéniles de sole d'âge 0, 1 et 2, au printemps et à l'automne, à partir de données collectées lors de campagnes de suivis halieutiques localisées, menées dans les six principales nourriceries de sole du Golfe de Gascogne (Trimoreau et al., 2013). La faible emprise spatiale de ces campagnes localisées ne permet pas à chacune de ses séries temporelles d'informer sur le recrutement à l'échelle du stock (Albert et al., 2001 ; Le Pape et al., 2020), non évalué avant l'âge 2. Mais étant donné la forte concentration des juvéniles de sole sur ces secteurs peu profonds, de la métamorphose à la maturité sexuelle (Le Pape et al., 2003b, Trimoreau et al., 2013 ; Dorel et al., 1991), seules ces campagnes ciblées spatialement permettaient de se focaliser sur ces jeunes stades.

Les résultats montrent une diminution des abondances des juvéniles de soles d'âge 0 à l'automne. Le recrutement est désormais très inférieur aux années préalables à 1990 sur cinq des six nourriceries, à l'exception de l'estuaire de la Vilaine. Plus récemment, il a décliné, depuis 2010 environ, dans quatre des six nourriceries principales : les estuaires de la Vilaine et de la Gironde ainsi que les Pertuis Breton et Antioche. Ces tendances se retrouvent pour les juvéniles d'âge 1 à l'automne. La diminution des abondances des juvéniles de sole est donc un phénomène global à l'échelle du Golfe de Gascogne, observé dans les principales nourriceries de la sole, à l'exception de l'estuaire de la Loire et de la baie de Bourgneuf (soit pour plus de 80% du total de juvéniles de sole produits en moyenne au sein des six nourriceries principales du Golfe de Gascogne (Trimoreau et al., 2013). Cette diminution des abondances à l'âge 0 puis à l'âge 1 se répercute sur le nombre

d'individus recrutés au niveau du stock chaque année (Le Pape et al., 2020). En revanche, l'absence d'évolution de la taille des juvéniles indique que la croissance ne semble pas avoir été affectée, ce qui est assez courant pour des juvéniles dont la taille est largement déterminée par de la mortalité sélective (Le Pape et Bonhommeau, 2015) et moins impactée que celle des adultes par les perturbations d'habitats (Bui et al., 2024).

Les conclusions sur les abondances de juvéniles au printemps rejoignent celles démontrées à l'automne. En effet, bien qu'elles soient discontinues, les séries temporelles des indices d'abondance des juvéniles de sole au printemps montrent des valeurs plus faibles après 2015 dans les deux Pertuis et dans l'estuaire de la Gironde, soit 3 des 4 sites sur lesquels les données sont disponibles (à l'exception de la Loire). Malgré le caractère lacunaire des données issues de campagnes au printemps, et les fortes variations temporelles d'abondance pour ces très jeunes stades (Haggarty et al., 2017), il semble que la diminution du recrutement s'observe très rapidement pour les premiers stades juvéniles peu après la métamorphose et leur établissement sur les nourriceries côtières.

Cette diminution des abondances de juvéniles dès les premiers stades juvéniles et à large échelle, qui n'affecte pas leur croissance au stade juvénile, semble donc refléter une diminution du nombre d'individus arrivant dans les nourriceries après la métamorphose. Il est certes avéré que les pressions anthropiques impactent la productivité des populations marines qui dépendent de ces habitats essentiels : la réduction surfacique et la dégradation de la qualité des surfaces résiduelles des nourriceries affectent inévitablement la productivité des populations marines sur le long terme (Champagnat et al., 2024), a fortiori pour les poissons plats (Iles et Beverton, 2000). Ces impacts à l'échelle des stocks ont été mis en évidence notamment pour la sole de Manche Est (Archambault et al., 2018 ; Champagnat et al., 2021) ainsi que pour d'autres populations de poissons plats (van de Wolfshaar et al., 2012 ; Jokinen et al., 2015 ; Gernez et al., 2023). Cependant ces impacts ne semblent pas pouvoir être mis en relation avec le constat réalisé. Le fait que les estuaires ne soient pas les seules zones affectées ne permet pas d'attribuer cette diminution du recrutement à la diminution des apports d'eau douce mise en évidence en Gironde et dont les effets peuvent être très importants sur les populations marines à dépendance estuarienne (Ruiz et al., 2009). Les fluctuations des débits fluviaux dans le Golfe de Gascogne depuis 2010 ne sont d'ailleurs pas en phase avec la chute du recrutement de la sole (Hernvamm, com. pers.). Les pertes d'habitats (-29% de surface en Loire, Lecuyer et al., 2024 ; barrages sur la Charente et la Vilaine), la contamination chimique (Claireaux et al., 2004 ; Mounier et al., 2020), particulièrement forte en estuaire de Gironde (Gilliers et al., 2006 ; Courrat et al., 2008), les hypoxies (Lefrancois et Claireaux, 2003) ou les invasions d'espèces proliférantes, comme la crépidule dans le pertuis Breton et en baie de Bourgneuf (Le Pape et al., 2004), ont sans aucun doute des impacts négatifs sur la productivité des habitats de nourricerie de sole dans le Golfe de

Gascogne. Si ces effets ne sont pas quantifiés à l'échelle de la population de sole, ils ont certainement affecté sa productivité sur le long terme (Champagnat et al., 2024), en impactant directement les organismes ou par le biais d'une réduction de la disponibilité alimentaire et de la capacité de ces habitats à soutenir la production de juvéniles (Day et al., 2020 ; Lefebvre du Prey et al., 2023). Mais le caractère synchrone de la brusque diminution des abondances, sur une proportion conséquente des nourriceries et qui semble se produire dès le début de la vie juvénile, conduit à penser à une perte antérieure de productivité.

Plusieurs hypothèses relatives à la modification de l'habitat pélagique peuvent être avancées pour expliquer une mortalité accrue pendant la phase de vie larvaire de la sole. Dans le Golfe de Gascogne, la température de surface augmente de 0,2 °C / décennie depuis les années 1980 (Chust et al., 2022). Cette tendance pourrait amener à un avancement de la période de ponte, comme déjà observé en Manche et en Mer du Nord (Fincham et al., 2013), même si les frayères de sole y sont plus profondes (Savina et al., 2016 ; Alglave et al., 2024). Le réchauffement et la phénologie de ponte pourraient affecter la dérive larvaire et le succès du recrutement des larves au sein des nourriceries (Silve et al., 2024). La modification de la période de ponte et/ou un gradient de phénologie dans la production planctonique pourrait entraîner un phénomène de mismatch avec la ressource trophique, traduisant un développement des larves de sole en décalage avec leurs proies. Aussi, l'augmentation de la température favorise le développement de petits organismes au détriment des plus grands (Daufresne et al., 2009). L'influence des conditions environnementales dans le milieu pélagique sur la qualité des proies et par conséquent la croissance et la survie des larves est une hypothèse possible de la perte de productivité du stock de sole. Ce stress nutritionnel est avéré sur les petits poissons pélagiques dans le Golfe de Gascogne (Menu et al., 2023), et découle de la diminution de la taille du zooplancton (Grandremy, 2023). L'influence des conditions environnementales à large échelle sur le recrutement a déjà été mise en évidence sur des stocks de poissons plats (du Pontavice et al., 2022).

Le constat réalisé dans le projet RELIEFS conduit donc à s'interroger prioritairement sur les processus affectant la vie pélagique de la sole avant sa métamorphose. Toutefois, l'analyse des sept stocks de sole évalués dans l'Atlantique du Nord-Est ne révèle pas de tendance commune dans les séries chronologiques du recrutement ni de cohérence en lien avec les gradients latitudinaux ou la contiguïté des stocks. Cette observation suggère que les stocks de sole ne répondent pas à des processus communs à l'échelle de l'Atlantique du Nord-Est. Dans le Golfe de Gascogne, la sole est éloignée de sa limite méridionale de répartition (Hermant et al., 2010) et des populations se situent à des latitudes plus faibles, ainsi qu'en Méditerranée. Les causes de la baisse de sa productivité sont donc très probablement à rechercher à l'échelle du Golfe de Gascogne. La sole est affectée par le changement climatique, désormais concurrencée par la sole sénégalaise dans le Golfe de Gascogne (Lahellec et al., 2024), mais il ne paraît pas réaliste qu'elle y disparaîsse

à moyen terme comme la plie et la limande (Désaunay et al., 2006) parce qu'elle se retrouverait hors de ses limites de tolérance climatiques.

## 5. RÉFÉRENCES

- Albert, O., 2001. Distribution and abundance of juvenile Northeast Arctic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in relation to survey coverage and the physical environment. ICES Journal of Marine Science 58, 1053–1062. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2001.1094>
- Alglave, B., Olmos, M., Casemajor, J., Etienne, M.-P., Rivot, E., Woillez, M., Vermard, Y., 2024. Investigating fish reproduction phenology and essential habitats by identifying the main spatio-temporal patterns of fish distribution. ICES Journal of Marine Science 81, 1563–1574. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsae099>
- Alglave, B., Vermard, Y., Rivot, E., Etienne, M.-P., Woillez, M., 2023. Identifying mature fish aggregation areas during spawning season by combining catch declarations and scientific survey data. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 80, 808–824. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2022-0110>
- Amara, R., Galois, R., 2004. Nutritional condition of metamorphosing sole: spatial and temporal analyses. Journal of Fish Biology 64, 72–88. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2004.00284.x>
- Amara, R., Lagardere, F., Desaunay, Y., Marchand, J., 2000. Metamorphosis and estuarine colonisation in the common sole, *Solea solea* (L.): implications for recruitment regulation. Oceanologica Acta 23, 469–484. [https://doi.org/10.1016/S0399-1784\(00\)00134-1](https://doi.org/10.1016/S0399-1784(00)00134-1)
- Archambault, B., Rivot, E., Savina, M., Le Pape, O., 2018. Using a spatially structured life cycle model to assess the influence of multiple stressors on an exploited coastal-nursery-dependent population. Estuarine, Coastal and Shelf Science 201, 95–104. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.12.009>
- Biolittoral, 2012 – Rapport final GPMNSN. Inventaire de l'ichtyofaune sur la vasière de Méan et sur l'ensemble des vasières de l'écosystème estuaire de la Loire, septembre 2012, 124p.
- Biolittoral. 2021 – Rapport final GPMNSN. Inventaire de l'ichtyofaune sur les vasières de l'écosystème estuaire de la Loire, mars 2021, 133p.
- Bui, T.A., De Troch, M., Poos, J.J., Rijnsdorp, A., Ernande, B., Bekaert, K., Mahé, K., Díaz, K., Depetele, J., 2025. Otolith increments in common sole (*Solea solea*) reveal fish growth plasticity to temperature. Estuarine, Coastal and Shelf Science 312, 109041. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2024.109041>
- Champagnat, J., Lecomte, J., Rivot, E., Douchet, L., Martin, N., Grasso, F., Mounier, F., Labadie, P., Loizeau, V., Bacq, N., Le Pape, O., 2021. Multidisciplinary assessment of nearshore nursery habitat restoration for an exploited population of marine fish. Mar. Ecol. Prog. Ser. 680, 97–109. <https://doi.org/10.3354/meps13881>
- Champagnat, J., Rivot, E., Le Pape, O., 2024. The response of marine fish population productivity to juvenile habitat modifications depends upon life histories. Fish and Fisheries 25, 508–522. <https://doi.org/10.1111/faf.12821>
- Chiffres clés des filières pêche et aquaculture en France en 2022., 2022.. France AgriMer.
- Chust, G., González, M., Fontán, A., Revilla, M., Alvarez, P., Santos, M., Cotano, U., Chifflet, M., Borja, A., Muxika, I., Sagarminaga, Y., Caballero, A., De Santiago, I., Epelde, I., Liria, P., Ibaibarriaga, L., Garnier, R., Franco, J., Villarino, E., Irigoien, X., Fernandes-Salvador, J.A., Uriarte, Andrés, Esteban, X., Orue-Echevarria, D., Figueira, T., Uriarte, Adolfo, 2022. Climate regime shifts and biodiversity redistribution in the Bay of Biscay. Science of The Total Environment 803, 149622. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149622>
- Claireaux, G., Désaunay, Y., Akcha, F., Aupérin, B., Bocquené, G., Budzinski, H., Cravedi, J.-P., Davoodi, F., Galois, R., Gilliers, C., Goanvec, C., Guérault, D., 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. <https://doi.org/10.1051/alr:2004043>

Courrat, A., Lobry, J., Nicolas, D., Laffargue, P., Amara, R., Lepage, M., Girardin, M., Le Pape, O., 2008. Anthropogenic disturbance on nursery function of estuarine areas for marine species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81, 179–190. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.10.017>

Daufresne, M., Lengfellner, K., Sommer, U., 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106, 12788–12793. <https://doi.org/10.1073/pnas.0902080106>

Day, L., Brind'Amour, A., Cresson, P., Chouquet, B., Le Bris, H., 2021. Contribution of Estuarine and Coastal Habitats Within Nursery to the Diets of Juvenile Fish in Spring and Autumn. *Estuaries and Coasts* 44, 1100–1117. <https://doi.org/10.1007/s12237-020-00823-z>

Delaunay, D., Brind'Amour, A., 2018. Manuel des protocoles de campagne halieutique: campagnes "Nourrissances".

Delpech, C., Courrat, A., Pasquaud, S., Lobry, J., Le Pape, O., Nicolas, D., Boët, P., Girardin, M., Lepage, M., 2010. Development of a fish-based index to assess the ecological quality of transitional waters: The case of French estuaries. *Marine Pollution Bulletin* 60, 908–918. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.01.001>

Delsinne, N., 2005. Évolution pluri-millénaire à pluri-annuelle du prisme sédimentaire d'embouchure de la Seine. Facteurs de contrôle naturels et d'origine anthropique. (Océan, Atmosphère). Université de Cean.

Dickey-Collas, M., Hintzen, N.T., Nash, R.D.M., Schön, P.-J., Payne, M.R., 2015. Quirky patterns in time-series of estimates of recruitment could be artefacts. *ICES Journal of Marine Science* 72, 111–116. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu022>

Dorel, D., Koutsikopoulos, C., Desaunay, Y., Marchand, J., 1991. Seasonal distribution of young sole (*Solea solea* (L.)) in the nursery ground of the bay of Vilaine (Northern bay of Biscay). *Netherlands Journal of Sea Research* 27, 297–306. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(91\)90032-V](https://doi.org/10.1016/0077-7579(91)90032-V)

Drogou, M., Lebigre, C., Le Goff, R., Berthele, O., DELAUNAY, D., Martin, S., Le Ru, L., Barone, H., Lazard, C., Le Roy, D., Garren, F., Le Roux, L., Michelet, N., Gueguen, A., Tetard, X., Pengrech, A., Nguyen, P., Nfis, F., Marhic, C., Thomas, C., Mason, F., Boj, M., 2024. NourDem FEAMP 2023 (Rapport final), RST-RBE STH 2023/1. Ifremer.

du Pontavice, H., Miller, T.J., Stock, B.C., Chen, Z., Saba, V.S., 2022. Ocean model-based covariates improve a marine fish stock assessment when observations are limited. *ICES Journal of Marine Science* 79, 1259–1273. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac050>

Fincham, J.I., Rijnsdorp, A.D., Engelhard, G.H., 2013. Shifts in the timing of spawning in sole linked to warming sea temperatures. *Journal of Sea Research* 75, 69–76. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.07.004>

Gernez, M., Champagnat, J., Rivot, E., Le Pape, O., 2023. Potential impacts of the restoration of coastal and estuarine nurseries on the stock dynamics of fisheries species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 295, 108557. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2023.108557>

Gilliers, C., Amara, R., Bergeron, J.-P., 2004. Comparison of growth and condition indices of juvenile flatfish in different coastal nursery grounds. *Environmental Biology of Fishes* 71, 189–198. <https://doi.org/10.1007/s10641-004-0090-2>

Gilliers, C., Le Pape, O., Désaunay, Y., Morin, J., Guérault, D., Amara, R., 2006. Are growth and density quantitative indicators of essential fish habitat quality? An application to the common sole *Solea solea* nursery grounds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 69, 96–106. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.02.006>

Grandrémy, N., 2023. Dynamiques spatio-temporelles du zooplancton, en lien avec l'habitat et les petits poissons pélagiques, dans le Golfe de Gascogne. Nantes Université.

Haggarty, D., Lotterhos, K., Shurin, J., 2017. Young-of-the-year recruitment does not predict the abundance of older age classes in black rockfish in Barkley Sound, British Columbia, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 574, 113–126. <https://doi.org/10.3354/meps12202>

Hermant, M., Lobry, J., Bonhommeau, S., Poulard, J.-C., Le Pape, O., 2010. Impact of warming on abundance and occurrence of flatfish populations in the Bay of Biscay (France). *Journal of Sea Research* 64, 45–53. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.07.001>

ICES, 2024. Sole (*Solea solea*) in divisions 8.a–b (northern and central Bay of Biscay), Report of the ICES Advisory Committee, 2024. ICES Advice 2024, sol.27.8ab. <https://doi.org/10.17895/ICES.ADVICE.25019684>

Iles, T.C., Beverton, R.J.H., 2000. The concentration hypothesis: the statistical evidence. ICES Journal of Marine Science 57, 216–227. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0646>

Jokinen, H., Wennhage, H., Ollus, V., Aro, E., Norkko, A., 2016. Juvenile flatfish in the northern Baltic Sea – long-term decline and potential links to habitat characteristics. Journal of Sea Research 107, 67–75. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.06.002>

Kostecki, C., Le Loc'h, F., Roussel, J.-M., Desroy, N., Huteau, D., Riera, P., Le Bris, H., Le Pape, O., 2010. Dynamics of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. Journal of Sea Research 64, 54–60. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.07.006>

Lagardère, F., Amara, R., Joassard, L., 1999. Vertical Distribution and Feeding Activity of Metamorphosing Sole, *Solea Solea*, Before Immigration to the Bay of Vilaine Nursery (Northern Bay of Biscay, France). Environmental Biology of Fishes 56, 213–228. <https://doi.org/10.1023/A:1007581818941>

Lahellec, G., Vermard, Y., Pape, O.L., 2025. Mapping essential juvenile habitats of exploited marine fish: Complementary insights from a scientific survey-based model, fishers' knowledge and fisheries-dependent data. Fisheries Research 281, 107217. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2024.107217>

Laurent, A.G., 1963. The Lognormal Distribution and the Translation Method: Description and Estimation Problems. Journal of the American Statistical Association 54, 231–235. <https://doi.org/10.1080/01621459.1963.10500844>

Le Pape, O., Bonhommeau, S., 2015. The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. Fish and Fisheries 16, 373–398. <https://doi.org/10.1111/faf.12063>

Le Pape, O., Désaunay, Y., Guérault, D., 2003a. Relationship between fluvial discharge and sole (*Solea solea* L.) recruitment in the Bay of Biscay (France). ICES Marine Science Symposia 241–248. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.19271810>

Le Pape, O., Chauvet, F., Mahévas, S., Lazure, P., Guérault, D., Désaunay, Y., 2003b. Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France) and the contribution of different habitats to the adult population. Journal of Sea Research 50, 139–149. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(03\)00059-5](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(03)00059-5)

Le Pape, O., Guérault, D., Désaunay, Y., 2004. Effect of an invasive mollusc, American slipper limpet *Crepidula fornicata*, on habitat suitability for juvenile common sole *Solea solea* in the Bay of Biscay. Mar. Ecol. Prog. Ser. 277, 107–115. <https://doi.org/10.3354/meps277107>

Le Pape, O., Vermard, Y., Guitton, J., Brown, E.J., Van De Wolfshaar, K.E., Lipcius, R.N., Støttrup, J.G., Rose, K.A., 2020. The use and performance of survey-based pre-recruit abundance indices for possible inclusion in stock assessments of coastal-dependent species. ICES Journal of Marine Science 77, 1953–1965. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa051>

Léauté, J.-P., Aubert, F., Lepareur, F., Coupeau, Y., Boiron, A., 2015. Analyse des campagnes SOLPER - 2005 à 2012. Ifremer.

Lécuyer, R., Barillé, A.-L., Le Bris, H., Brind'Amour, A., 2024. Evolution of benthodemersal fish communities in a changing European estuary at fine and broad temporal scales. Estuarine, Coastal and Shelf Science 301, 108738. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2024.108738>

Lefebvre Du Prey, M., Lobry, J., Brind'Amour, A., Le Bris, H., Sadoul, B., 2023. Assessing food limitation for marine juvenile fishes in coastal nurseries using a bioenergetic approach. Ecological Modelling 482, 110419. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2023.110419>

Lefrançois, C., Claireaux, G., 2003a. 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. <https://doi.org/10.3354/meps259273>

Lefrançois, C., Claireaux, G., 2003b. 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. <https://doi.org/10.3354/meps259273>

Lepage, M., Girardin, M., 2006. Inventaire Poisson dans les eaux de transition: Protocole d'échantillonnage de la façade Atlantique et Manche.

Menu, C., Pecquerie, L., Bacher, C., Doray, M., Hattab, T., Van Der Kooij, J., Huret, M., 2023. Testing the bottom-up hypothesis for the decline in size of anchovy and sardine across European waters through a bioenergetic modeling approach. Progress in Oceanography 210, 102943. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102943>

Mounier, F., Loizeau, V., Pecquerie, L., Drouineau, H., Labadie, P., Budzinski, H., Lobry, J., 2020. Dietary bioaccumulation of persistent organic pollutants in the common sole *Solea solea* in the context of global change. Part 2: Sensitivity of juvenile growth and contamination to toxicokinetic parameters uncertainty and environmental conditions variability in estuaries. Ecological Modelling 431, 109196. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109196>

Riou, P., Pape, O.L., Rogers, S.I., 2001. Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adult population in the Eastern Channel: application of a combined method using generalized linear models and a geographic information system. Aquat. Living Resour.

Rochette, S., Rivot, E., Morin, J., Mackinson, S., Riou, P., Le Pape, O., 2010. Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: Application to *Solea solea* in the Eastern Channel (Western Europe). Journal of Sea Research 64, 34–44. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.08.003>

Ruiz, J., González-Quirós, R., Prieto, L., Navarro, G., 2009. A Bayesian model for anchovy (*Engraulis encrasicolus*): the combined forcing of man and environment. Fisheries Oceanography 18, 62–76. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2008.00497.x>

Saulnier, E., Brind'Amour, A., Lecomte, J.-B., Piette-Semeril, E., Trenkel, V.M., 2023. Temporal synchrony among juvenile marine fishes and potential climate and environmental drivers in the Bay of Biscay. Progress in Oceanography 211, 102969. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2023.102969>

Savina, M., Lunghi, M., Archambault, B., Baulier, L., Huret, M., Le Pape, O., 2016. Sole larval supply to coastal nurseries: Interannual variability and connectivity at interregional and interpopulation scales. Journal of Sea Research 111, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.11.010>

Silve, V., Cabral, H., Huret, M., Drouineau, H., 2024. Will most suitable spawning grounds for coastal fishes be impacted by climate change? A larval drift modelling approach. Estuarine, Coastal and Shelf Science 297, 108584. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2023.108584>

Trimoreau, E., Archambault, B., Brind'Amour, A., Lepage, M., Guitton, J., Le Pape, O., 2013. A quantitative estimate of the function of soft-bottom sheltered coastal areas as essential flatfish nursery habitat. Estuarine, Coastal and Shelf Science 133, 193–205. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.08.027>

van De Wolfshaar, K.E., Glorius, S.T., van der Sluis, M.T., 2012. Habitat suitability rules for the shallow coastal zone in The Netherlands. IMARES. <https://edepot.wur.nl/255476>

Zuur, A.F., Tuck, I.D., Bailey, N., 2003. Dynamic factor analysis to estimate common trends in fisheries time series. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 60, 542–552. <https://doi.org/10.1139/f03-030>

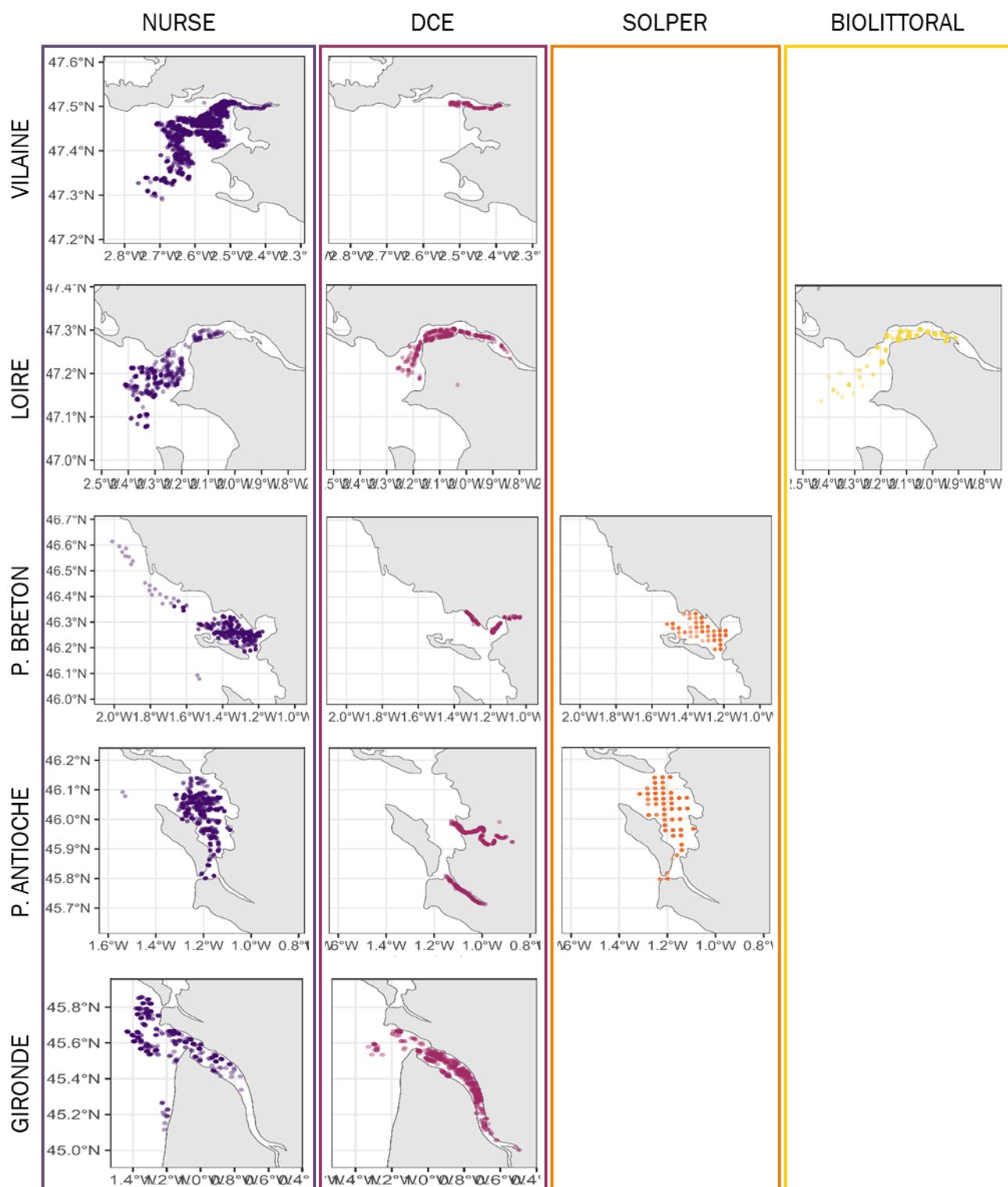
**ANNEXE 1 : Nombre de traits de chalut annuel pour chaque site au printemps et à l'automne.**

Années	Odet		Scorff		Blavet		Aven		Belon		Pont l'Abbe		Laita		Auray		
	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	
1977																	
1978																	
1979																	
1980																	
1981																	
1982																	
1983																	
1984																	
1985																	
1986																	
1987																	
1988																	
1989																	
1990																	
1992																	
1993																	
1994																	
1995																	
1996																	
1997																	
2000																	
2001																	
2002																	
2003																	
2004																	
2005																	
2006																	
2007			5	21	23	27			12			16				21	
2008																	
2009						33	24								3	31	
2010						3	29								3	32	
2011						33	32								33	39	
2012			24	17	24	26	18	17	18	15	1	12					
2013			19	16	24	25	15	14	14	14	12	12					
2014			2	19	28	28	19	15	13	17	12	12					
2015	13	13													1	1	
2016	12	11													12	9	
2017	12	12													1	1	
2018																	
2019	12	12													12	16	
2020	12	12													12	16	
2021	12	12													16	16	
2022	12	12													12	12	
2023	12	12													12	12	

	Etel		G. Morbihan		Quiberon		Vilaine		Loire		Bourgneuf		Vendée		P. Breton		
Années	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	
1977					5		2		5	2	1		6	11	1	1	
1978					5		5		1				8		3		
1979					13		16		1		2		8		5		
1980									26			16					
1981							26		18			13					
1982								56		15		9					
1983								37		35							
1984								58	169	23							
1985								79	364								
1986									162		22			2		13	
1987									191					3		58	
1988							2	3	12	14	4	6					
1989								2	146	146	15	1					
1990									37	96							
1992										13							
1993										99							
1994											17	21					
1995																	
1996											68			4		61	
1997											96	45		2		2	
2000											26	64	19	52		38	
2001											118		47	33		47	
2002											46		42	25		25	
2003											48		44	24		24	
2004											35	16	1			3	
2005											26	92	1			26	
2006											1	18		25		22	
2007											22	22				23	
2008												52	21	92		26	
2009											23	122	28	24		26	
2010											14	97	16	66		17	
2011											13	12	97	8		16	
2012												11	7	58			
2013												58	16	37			
2014												113	39	61	42		
2015	17	15										1	16			6	
2016	12												89	62	3		
2017	12	12										5	33	16		3	
2018												5		54	11		
2019												51	87	83		43	
2020												44	63	2	11		28
2021												36	13	27		42	
2022	12	12										43	76	27	11		28
2023	12	12														12	

	Sèvre Niort.		Lay		P. Antioche		Charente		Seudre		Gironde		Arcachon		Adour		Bidassoa	
Années	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au	Pr	Au
1977						4					5	4						
1978						5												
1979						6												
1980																		
1981																		
1982													9					
1983																		
1984																		
1985																		
1986							138											
1987							62											
1988																		
1989																		
1990																		
1992																		
1993																		
1994																		
1995															14			
1996													59					
1997													83					
2000							5	43					46					
2001								52					72					
2002								3					39					
2003								44					49					
2004								8										
2005								9	33	3	11	13	23	39	68		9	2
2006								14	35					3			11	12
2007	15	23								37								12
2008										37								6
2009	1	2								42	15	17	12	12	19	61		13
2010	14	17								31	16	18	13	12	18	22		12
2011	14	18								31	16	16	12	13	3	3		14
2012			11	12														
2013			11	12											3			
2014			13	13														
2015						6												
2016										16	19	14	12	19	28		16	16
2017										3	17	16	12	12	16	32		12
2018										16	17	11	12	16	27		16	16
2019	16	9								48					126			12
2020	14	9								29					86			12
2021	16	17								45	16	17	14	12	19	13		12
2022										35	16	19	12	12	24	117		12
2023										22	15	16	12	12	24	51		12

**ANNEXE 2 : Emprise spatiale des traits de chalut en fonction des campagnes.**



**ANNEXE 3 : Nombre de traits de chalut annuels en fonction des engins de pêche utilisés.**

