N° d'ordre: 4045

UNIVERSITÉ DE BORDEAUX I
ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES & ENVIRONNEMENT

THÈSE

pour obtenir le grade de
DOCTEUR SPÉCIALITÉ ÉCOLOGIE AQUATIQUE

DES POISSONS SOUS INFLUENCE ?

UNE ANALYSE À LARGE ÉCHELLE DES RELATIONS ENTRE LES GRADIENTS ABIOTIQUES ET L'ICHTYOFAUNE DES ESTUAIRES TIDAUX EUROPÉENS

Soutenue publiquement le 2 Juillet 2010

par
Delphine NICOLAS

devant le jury composé de :

Rapporteurs :	Mike ELLIOTT, Professeur, IECS, Université de Hull, Angleterre
	Patrice FRANCOUR, Professeur, ECOMERS, Université de Nice-Sophia Antipolis
Examinateurs :	Jan BREINE, Directeur de recherche, INBO, Groenendaal, Belgique
	Antoine GRÉMARE, Professeur, EPOC, Université de Bordeauxl, Arcachon
	Olivier LE PAPE, Professeur, Pôle Halieutique, Agrocampus Ouest, Rennes
Directeur de thèse :	Philippe BOËT, Directeur de recherche, Ecosema, Cemagref, Bordeaux

Remerciements

'Relations', 'liens', 'interactions'… sont les maîtres-mots de cette thèse, qui s'intéresse à l'influence d'un milieu complexe et dynamique, l'estuaire, sur sa composante ichtyofaunistique, les poissons. L'estuaire, un lieu de transition aux multiples facettes, où danse avec plus ou moins d'harmonie une panoplie de processus à diverses échelles. Des poissons qui entrent dans cette mouvance, s'enivrent des ressources, jouent avec les flux…

Au-delà, cette thèse rime avec 'relations' de travail et 'liens' de collaboration, non seulement à une échelle locale, au sein de mon laboratoire d'accueil, le Cemagref, mais également à une échelle nationale (Université de Bordeaux1, Agrocampus Ouest de Rennes, Agences de l'eau) et surtout, à travers la collecte des données, à une échelle européenne (Université de Hull, Agence de l'environnement – Angleterre, Université de Lisbonne – Portugal, AZTI – Pays Basque Espagnol). De plus, la communication et la publication des résultats ont apporté une dimension internationale à ces échanges (participations aux colloques ECSA 44 - Bahia Blanca, Argentine – et ECSA 47 – Figueira Da Foz, Portugal).

Par ailleurs, cette thèse a été pour moi l'opportunité d'explorer la région Aquitaine, sa capitale Bordeaux, son estuaire girondin, ses grands espaces landais, ses vagues… « Ma thèse » résonne avec l'univers que je m'y suis créé depuis mon arrivée. Trois ans et demi de cheminement, de rencontres et d'expériences qui m'auront certainement aidée à devenir une 'grande', comme dirait Professeur Le Pape. Tant de personnes qui ont compté, de près comme de loin, à qui j'adresse ici mes plus sincères remerciements.

Je voudrais commencer par remercier Paul Gonthier, chef de l'unité de recherche 'Ecosystèmes estuariens et Poissons Migrateurs amphihalins' (EPBX), pour son accueil amical, sa maîtrise des soucis administratifs et plus encore, son impressionnante capacité de travail.

Je tiens également à remercier tous les membres de mon jury de thèse qui ont pris le temps d'évaluer mon travail et qui, durant toute la soutenance, ont résisté avec patience à la chaleur… sans ventilo ! Un merci tout particulier aux deux rapporteurs de ce manuscrit, Professeur Mike Elliott et son 'traducteur-décrypteur' niçois, Professeur Patrice Francour.

Mike, thank you very much for your welcome in your IECS lab (where I stayed for the two best months of the year: February and March 2007). I had a great time with your team (Shona, Daryl, Krysia, Krystal, Nick, Will, Chris, Paul…). It was short, freezing but I keep plenty of extraordinary souvenirs: the moody fishing surveys with Rafael and Oliver, the seabird survey with Lucas, the wet mountain trip, the Deep, and so many good moments with Sue Travers, my lovely host. J'en profite ici pour remercier Steve Coates et toute son équipe pour leur accueil ROYAL pendant une semaine dans leur agence de l'environnement à Greenwich.

Merci à Jan Breine, partenaire belge DCE (Directive européenne Cadre sur l'Eau), pour son humour, sa sympathie et ses questions pertinentes. Merci à Antoine Grémare, directeur de la station d'Arcachon, pour sa présidence, ses remarques judicieuses et sa proposition pour assurer des cours de stats.

Merci à Olivier Le Pape. Je garde un excellent souvenir de mon passage à Rennes, où tu m'as lancé avec patience sur la voie des stats et de 'l'halieutisme'. Tes conseils d'organisation ont été appliqués à la lettre pendant toute cette thèse. Et un immense merci pour ton suivi à distance avec ta clairvoyance et ta réactivité toujours record.

Je remercie vivement Philippe Boët, mon directeur de thèse. Merci pour ta grande écoute, ton humanisme et ton soutien à toute épreuve. Cette thèse n'aurait pas eu son pareil sans tes grandes idées écologiques. Et dorénavant, je ne verrai plus les articulations logiques de la même manière !

Je remercie chaleureusement Jérémy Lobry, mon assistant particulier de thèse. Merci pour ton regard d'écologue avisé, ta plume, ta sensibilité, ton don pour relever les points positifs et ton soutien total.

Un grand merci à son compère, Hilaire Drouineau, animateur dans l'âme (l'algecon). Merci pour ton apport inespéré en statistiques en fin de thèse et tes remarques judicieuses sur le manuscrit.

Une pensée à Maud Cottet, exilée au Laos, qui fut une récolteuse de données en or. Merci pour ton efficacité et ton énergie.

Merci à Aurélie Chaalali, 'ma' stagiaire M2, amatrice de stats. Merci pour ton sérieux et ton enthousiasme.

Merci à Anaïs Just, le rayon de soleil, et Aymeric Guibert, le 'bo goss' hyperactif, pour leur bonne humeur communicative et leur aide en SIG.

Enfin, pour en finir avec les « remerciements professionnels de thèse », merci à tous ceux sans qui cette thèse n'aurait pu exister : la DCE, les instituts de recherche européens associés, tous les pêcheurs qui sont intervenus durant les campagnes de pêche DCE, les experts locaux qui ont répondu à l'appel de recherche de données hydromorphologiques... et surtout, mention spéciale à notre star locale, Mario Lepage, le roi de la Danse Country et des histoires à suspens (Pim Pam Poum), qui m'a permis d'avoir accès à l'ensemble des données de pêche européennes.

Je voudrais également remercier toute l'unité EPBX, et plus largement, de nombreux membres du Cemagref Bordeaux. Plus que des collègues, beaucoup sont devenus des amis :

Une unité de recherche qui s'est multipliée autour des permanents : Michel Girardin (l'Argentine, la Charente), Pierre Elie (tes conseils en matière d'écologie, d'enseignement et de garage), Eric Rochard (ton accueil, tes conseils toujours bienvenus), Patrick Lambert (le modélisateur vénéré, merci pour tes réponses à mes questions mathématiques et le coaching pour la soutenance), Christian Rigaud (le sourire), Gérard Castelnaud (Bonjour !), Jacques Massé, Charlie Roqueplo, Philippe Jateau, Christine Gazeau, Françoise Daverat (la surfeuse, les cheveux dans le vent, même pas peur ! Merci pour les discussions postdoc et les délicieuses soirées dans ton jardin).

Merci aux pêcheurs : Bernard Baillon et Jean-François Bigot (session 24h crevettes, le rayon vert) et Romaric Le Bahr (la discrétion du chasseur, le repas fruits de la Charente).

Aux nouveaux permanents : Alain Lechêne (le rire, spécialiste blagues, japonais et fondant au chocolat à la vapeur), Maud Pierre (la fraîcheur verte), Frédérique Bau (la fraîcheur orange, le chocolat à la fleur de sel).

Aux temporaires qui persistent : Christine Delpech (la joyeuse tranquillité, le brownie), Mélissa Eon (le sourire malicieux, la chef-cuisto), Vincent Bouju (la cool attitude, l'identification des espèces de poissons), Julien Kouss (la peace attitude, l'Adour), Emy Rouleau (la folle attitude), et Marie-Laure Acolas, Cathy Taverny et Jérémy Don (leur douce attitude).

Aux temporaires envolés : Aude Lochet (l'expatriée aux USA, le sourire chaleureux), Katia Charles (la gentillesse), Jean Martin (le réveil brutal au toc-toc du matin, la pêche – au sens propre et figuré), Joanna Martinet (la trieuse de crevettes), Julien Bergé (le comique compteur d'œufs de crevettes), Sébastien Rochette (les scripts de courbe de raréfaction), Sylvain Ménégat (l'exilé au Québec, l'Aveyron).

Aux passagers actuels : Maja Larsen (la danoise imperturbable), Joël Carlu (la paisible attitude), Anne Courrat (l'efficacité), Jonathan Selleslagh (le champion de pêche, le Portugal).

Au clan des doctorants/docteurs : Stéphanie Pasquaud (les estomacs de poissons, les sorties tout terrains, l'île aux oiseaux, les sushis, les soirées apéros, la générosité, le dynamisme et le rire communicatif), Hélène Imbert (l'anguille, ma marraine des débuts, les apparts, les multi-activités, l'énergie débordante, le mythique gâteau poire-chocolat, le monitorat), Géraldine Lassalle (le global climate change, ma supportrice de bureau, la transformation, la Bordelaise, merci pour ton entière disponibilité et tous tes encouragements), Sarah Bureau

Du Colombiers (l'anguille bis, le charme, les soirées jeux, le jogging), Mélanie Béguer (miss crevettes, le catamaran, les soirées crêpes, la belle mariée expatriée à Montréal), Thomas Trancart (thalassotok-addict, la glisse attitude), Jean-Séb Nelva Pasqual (les réseaux compliqués, les fous rires, la course en jean), Valérie Samedy (l'acoustique, la Salsa, les chaussures, la vive attitude).

Merci aux secrétaires si sympathiques, Laurence, Elisabeth et Nathalie. Merci à Maryse, Christine et monsieur Vernier pour s'être penchés à maintes reprises sur mes soucis administratifs. Merci à Philippe Camoin (le réalisateur de mes dessins et montages photos rêvés), Chantal Gardes (notre délicieuse documentaliste, les fêtes de la Science, le marque-ta-page), Jean-Max Caupenne (notre calme et gentil informaticien), Patou (notre accueil sourire), Pascal (notre cuisto)… Et merci à Jean-Louis et Franck pour m'avoir dépanné plus d'une fois.

Une pensée également à toute l'équipe de Biologie animale de l'Université de Bordeaux I, avec qui j'ai passé de longues mais sympathiques journées de dissections et des midis hilarants : Jacques Puiroux (l'accueil, le regard amusé sur mes repas diététiques, les histoires), Isabelle Rondot (l'énergie, l'organisation), Flora (la propreté, le sourire), Angela (le sérieux, la douceur), Marius (les statistiques R, le djembé)…

Une pensée émue à mes nombreux partenaires de sport :

Younès et Florian (mes deux compères de St Michel, les surprises, les matchs d'impro, la musique, le vélo…), Arnaud, Baptiste, Frédéric, Elodie pour les parties effrénées de badminton et quelques fois de squash.

Maria, formidable vénézuélienne, ma partenaire de Roller sur les quais.

Julien, mon adorable coach 'Duras-cellois' de course à pied et de VTT, presqu'infatigable et pas complètement fou.

Un clin d'œil aux cops de la danse africaine (Hélène, Sabrina, Jessica, Laetitia) et ma prof Néné.

Spéciale dédicace à mes amis BBHiens du 'HCL 100% Bodyboard + Surf' à Lacanau Océan : Monne & Karine, Roro, Marc, Péïo, Emilie, Alex, Matt… avec qui j'ai partagé tant d'émotions et de sensations fortes tout au long de l'année. Merci à mon coach Cédric, pour sa pédagogie philosophique et pour m'avoir poussée à devenir une guerrière des vagues. Une pensée à Gilles, mon informaticien préféré, pour ses grandes oreilles, son regard de poète et sa sensibilité aux rythmes. Merci à Ludo, mon ange gardien, pour les grandes discussions au cours des innombrables allers-retours Pessac-Océan et les rencontres 'palombière'.

Un immense remerciement à mes parents, mes plus grands supporters. Merci à mon papa pour l'esprit sportif, la montagne et la voile. Merci à ma maman pour l'énergie, le naturel et le clown. Je remercie également toute ma famille avec une pensée particulière à Marion (mon amour de soeurette) & Raphaël, Fanfoune, Nanard & Dany, Juju, Flo, Tiphaine, Manu, Pascal,… mes voisins Yves & Claudie et ma tendre amie d'enfance, Gabi. Je remercie chaleureusement Edgar & Anne-Marie pour leur accueil grandiose à mon arrivée sur Bordeaux. Une pensée également à mes amis Voileux de Cannes, Quentin, Julien, Yann, Deb, Sandrine, Jacques, Claude & Christian… Deugiens, Marilyne,… Erasmusiens, Aurélia, Marie-Alix, Dominique, Cécile, Anabelle… Masteriens, Antoine, Aurélie,... Même de loin, votre soutien a été essentiel.

Et maintenant à vous, ami lecteur, je vous souhaite une bonne lecture !

Avant propos

Cette thèse a été cofinancée par le Conseil Régional d'Aquitaine et le Cemagref. Elle a pu être réalisée grâce à l'accessibilité aux données de pêche, réalisées dans le cadre de la Directive-Cadre sur l'Eau européenne, de différents partenaires européens : Steve Coates et Adam Waugh de l'Agence de l'Environnement (Londres, données anglaises et galloises), Alexis Pearce de l'Agence de Protection de l'Environnement Ecossaise (Edinbourg, données écossaises), Jimmy King du Comité Central des Pêcheries d'Irlande (Dublin, données de la République Irlandaise), Peter Moorehead du Groupe d'Evaluation et de Gestion Marine/ Service Environnement et Héritage (Lisburn, données du Nord de l'Irlande), Jan Breine de l'Institut de Recherche Flamand pour la Nature et la Forêt (Groenendaal, données belges), Angel Borja et Ainhize Uriarte de l'AZTI – Division de Recherche Marine Technologique (Pasaïa, données de l'Agence de l'Eau basque espagnole, Uriarte & Borja, 2009), Maria José Costa et Henrique Cabral de l'Institut de l'Océanographie (Lisbonne, données portugaises), Rachid Amara et Jonathan Selleslagh de l'Université du Littoral Côte d'Opale (Wimereux, données de l'Agence de l'Eau Artois-Picardie pour les estuaires de la Canche et l'Authie) et Mario Lepage, Michel Girardin et Jacques Massé du Cemagref (Cestas, données des Agences de l'Eau françaises, coordonnées par le Cemagref pour l'ONEMA).

Toutes les images en tête de chapitre et les figures 5, 6 et 7 du chapitre 1 ont été conceptualisées par Delphine Nicolas et réalisées par Philippe Camoin, sauf le logo en tête du chapitre 2 réalisé par Hilaire Drouineau. Tous les dessins de poissons trouvés dans ce manuscrit ont été réalisés par Philippe Camoin, de même que les montages photos (*cf.* remerciements). Couverture : Delphine Nicolas.

Coucher de soleil sur une vasière de l'estuaire de la Seudre ©Delphine Nicolas

Table des matières

CHAPITRE 1 - PRÉSENTATION GÉNÉRALE & CADRE THÉORIQUE.....1

1.1. L'ECOSYSTEME ESTUARIEN 4
1.1.1. L'estuaire, un environnement éphémère à la croisée des eaux fluviales et marines..... 4
1.1.2. L'estuaire, un système complexe en perpétuel mouvement 6
1.1.2.1. Hydrodynamisme en milieu estuarien 6
1.1.2.2. Les principaux gradients physico-chimiques 9
1.1.3. L'estuaire, un système productif aux multiples fonctions 14
1.1.3.1. Productivité et réseau trophique..... 14
1.1.3.2. Fonctions écologiques..... 16
1.1.3.3. Autres biens et services rendus à la société 17
1.1.4. L'estuaire, un système naturellement stressé 18
1.1.4.1. Un environnement attractif fortement impacté..... 18
1.1.4.2. Le paradoxe de l'état écologique des systèmes estuariens 21
1.1.5. L'estuaire, un environnement à préserver 22
1.1.5.1. L'évaluation écologique et la gestion d'un écosystème : l'approche DPSIR 23
1.1.5.2. Evaluer la qualité des écosystèmes estuariens..... 23
1.2. LES ASSEMBLAGES DE POISSONS ESTUARIENS 25
1.2.1. Généralités..... 26
1.2.2. La diversité chez les poissons estuariens 26
1.2.3. La dépendance des poissons aux écosystèmes estuariens 29
1.2.4. Les poissons comme indicateur d'état écologique 30
1.2.4.1. Avantages et inconvénients..... 31
1.2.4.2. Les indicateurs poissons 32
1.2.4.3. Vers la détermination d'un référentiel..... 33
1.3. L'ETUDE DES ASSEMBLAGES BIOLOGIQUES A LARGE ECHELLE, GENERALITES ET CONCEPTS D'ECOLOGIE. 35
1.3.1. La caractérisation des assemblages biologiques..... 35
1.3.1.1. 'Guilde' *vs.* 'groupe fonctionnel'..... 36
1.3.1.2. Le paradigme de convergence 37
1.3.2. La macroécologie 38
1.3.2.1. Définition et méthodologie..... 38
1.3.2.2. Les principales théories appliquées en macroécologie 41
1.3.3. Synthèse des études des assemblages de poissons estuariens à large échelle 46
1.4. OBJECTIFS & PLAN DE LA THESE 48

CHAPITRE 2 - LA MÉTABASE *EUREFISH 1.0* 51

2.1. CARACTERISATION DE L'ENVIRONNEMENT ESTUARIEN, UNE APPROCHE ECOHYDROLOGIQUE 53
2.1.1. Le climat 55
2.1.2. Propriétés du bassin versant..... 58
2.1.3. Caractéristiques du littoral marin..... 58
2.1.4. Caractéristiques de l'estuaire 59
2.2. CARACTERISATION DES ASSEMBLAGES DE POISSONS ESTUARIENS..... 63
2.2.1. Acquisition des données de pêche DCE..... 63
2.2.2. Différences de protocoles d'échantillonnage et présélections des données 64
2.2.2.1. Les types d'engin de pêche 65
2.2.2.2. Les périodes d'échantillonnage..... 68
2.2.2.3. Les stratégies d'échantillonnage..... 69
2.3. CARACTERISATION FONCTIONNELLE DES ESPECES DE POISSONS 73
2.3.1. L'attribution des espèces à une catégorie fonctionnelle : les limites..... 74
2.3.2. Les groupes fonctionnels utilisés..... 75
2.3.2.1. L'utilisation écologique des milieux estuariens..... 76
2.3.2.2. Le régime trophique préférentiel 78
2.3.2.3. La stratégie de reproduction 80
2.3.3. Autres attributs 81

CHAPITRE 3 - RICHESSE SPÉCIFIQUE DES ASSEMBLAGES DE POISSONS.....83

3.1. COMPOSITION TAXINOMIQUE 85
3.1.1. Postulats à vérifier 85
3.1.2. Zonation biogéographique 87
3.2. STANDARDISATION DES DONNEES DE RICHESSE TAXINOMIQUE 92
3.2.1. Biais lié à l'identification taxinomique 92
3.2.2. Biais lié à l'effort d'échantillonnage 92
3.2.3. Biais lié aux engins de pêche utilisés 93
3.3. LIEN ENTRE LA RICHESSE SPECIFIQUE ET L'ENVIRONNEMENT ABIOTIQUE 94
3.4. SYNTHESE DU CHAPITRE 108

CHAPITRE 4 - ANALYSE FONCTIONNELLE DES ASSEMBLAGES DE POISSONS 109

4.1. RICHESSE SPECIFIQUE ET DIVERSITE FONCTIONNELLE 111
4.2. ROLE DES ESTUAIRES DANS LE CYCLE ECOLOGIQUE DES POISSONS 113
4.3. LES ESTUAIRES COMME SUPPORTS TROPHIQUES ET ZONE DE REPRODUCTION 125
4.3.1. Le point sur le régime trophique préférentiel des poissons estuariens 125
4.3.2. Le point sur la stratégie de reproduction des poissons estuariens 130
4.4. SYNTHESE DU CHAPITRE 132

CHAPITRE 5 - DÉPLACEMENTS LATITUDINAUX CHEZ LES ESPÈCES DE POISSONS ASSOCIÉES AUX ESTUAIRES 135

5.1. LE RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE, UNE REALITE 137
5.2. INFLUENCE DU RECHAUFFEMENT SUR L'AIRE DE DISTRIBUTION DES ESPECES 139
5.3. MISE EN EVIDENCE DE DEPLACEMENTS LATITUDINAUX CHEZ LES ESPECES DE POISSONS FREQUENTANT LES ESTUAIRES 141

CHAPITRE 6 - CONCLUSIONS GÉNÉRALES & PERSPECTIVES.....155

6.1. SYNTHESE ET DISCUSSION DES RESULTATS 157
6.1.1. Une approche originale à une échelle inédite 157
6.1.2. De la nécessité d'avoir des données homogènes 159
6.1.3. Retour sur la théorie des filtres environnementaux 160
6.2. PERSPECTIVES 165
6.2.1. Vers une meilleure compréhension de l'influence de l'environnement sur la structure de l'ichtyofaune 165
6.2.2. Un référentiel dans le contexte du changement global 167
6.2.3. Implications opérationnelles : réflexions sur le développement des indicateurs poissons 169
6.2.3.1. Les étapes de la construction d'un indicateur poisson multi-métrique 169
6.2.3.2. Remarques issues de mon approche à large échelle 171
6.2.3.3. Synthèse des implications opérationnelles 178
6.3. POUR CONCLURE… 179

ANNEXES 181
Annexe A – La classification taxinomique des espèces de poissons 183
Annexe B – La théorie neutre et ses controverses 185
Annexe C – Les outils statistiques utilisés 189
Annexe D – Descripteurs abiotiques des 135 estuaires tidaux européens 199
Annexe E – Analyse de la structure trophique des assemblages de poissons estuariens 205
Annexe F – Comparatif entre deux méthodes de construction de bioindicateurs multi-métriques 213

LISTE DES FIGURES 215
LISTE DES TABLEAUX 218
BIBLIOGRAPHIE 221

CHAPITRE 1 -

PRÉSENTATION GÉNÉRALE & CADRE THÉORIQUE

À l'interface entre continent et océan, les zones estuariennes figurent parmi les milieux les plus productifs au monde d'un point de vue biologique (Costanza *et al.*, 1997). Elles sont également à la convergence de toutes les pressions démographiques, économiques et écologiques et subissent, en plus, des impacts liés au changement global (Hénocque & Denis, 2001). Ainsi, face aux effets conjugués des activités humaines et du changement global, de nombreuses questions se posent sur la stabilité et la persistance de ces systèmes (Jackson, 2001 ; Dauvin, 2008a).

De manière générale, la gestion et la conservation des milieux requièrent une compréhension solide de leur fonctionnement naturel. Or, l'environnement des systèmes estuariens est marqué par une forte variabilité naturelle dont les effets peuvent largement se confondre avec les impacts liés au stress d'origine anthropique[1] (*Estuarine Quality Paradox* : Elliott & Quintino, 2007). Par conséquent, la détection des effets liés aux pressions anthropiques en estuaire est extrêmement délicate et nécessite de ce fait une caractérisation aussi précise que possible de l'effet de l'environnement naturel sur la structure des communautés biologiques.

Cette problématique est l'un des défis majeurs rencontrés par les programmes opérationnels actuels de construction de bioindicateurs visant à évaluer la qualité écologique des eaux estuariennes. En effet, la plupart de ces indicateurs se basent sur des métriques décrivant la structure des communautés biologiques et notamment, en estuaire, de l'ichtyofaune[2]. Il s'agit alors de mieux appréhender l'influence de la variabilité naturelle sur ces descripteurs afin de caractériser de façon pertinente leur réponse aux pressions d'origine anthropique.

Cette thèse se place en amont du développement de bioindicateurs et se propose, à travers une approche macroécologique et la création de la base de données *EurEFish 1.0*, de fournir des éléments de réponse sur les grands patrons de structuration de l'ichtyofaune estuarienne par les facteurs de l'environnement abiotique[3].

Afin de mieux comprendre l'enjeu et le défi que représente la préservation des écosystèmes estuariens, il est nécessaire de connaître les particularités de leur fonctionnement. Ces particularités physiques, hydrologiques, trophiques ou encore écologiques sont décrites dans la première partie de ce chapitre. La seconde partie introduit les caractéristiques générales des assemblages de poissons qui constituent la composante biologique analysée tout au long de ce manuscrit. La troisième partie présente les concepts théoriques qui cadrent mon travail de thèse et en particulier la méthodologie générale

[1] Qui se réfère à l'Homme.
[2] Ensemble des poissons.
[3] Relatif à l'environnement physico-chimique ; antonyme de 'biotique' qui se réfère à la biocénose, l'ensemble des organismes vivants.

développée. Finalement, à partir de cette synthèse bibliographique, les objectifs de cette thèse seront exposés.

1.1. L'ECOSYSTEME ESTUARIEN

En bref…

L'écosystème estuarien est un milieu à la croisée des eaux fluviales et marines, dont les biens et services apportés à la société sont cruciaux et largement exploités par l'Homme. Les estuaires ont un fonctionnement tellement complexe et dynamique qu'ils sont souvent qualifiés de naturellement stressés. On observe que, du fait de conditions environnementales hautement variables, leurs assemblages faunistiques sont structurés de manière similaire à ceux d'autres milieux fortement perturbés par l'Homme. La variabilité des écosystèmes estuariens due aux stress naturels se confond ainsi avec leur variabilité due aux pressions anthropiques (*the estuarine quality paradox*). Par conséquent, le diagnostic du niveau de dégradation de ces systèmes nécessite le développement de nouveaux outils appropriés. Dans ce but, en Europe, la directive-cadre sur l'eau a lancé un programme de développement de nouveaux indicateurs basés sur différents compartiments biotiques dont les poissons. Dans ce contexte, ce travail de thèse a pour objectif d'étudier l'influence de l'environnement estuarien 'naturel' sur la structure des assemblages de poissons dans les estuaires des régions tempérées de l'hémisphère Nord. Il s'appuie sur les données de pêche qui sont acquises dans le cadre de cette directive.

Le terme 'estuaire' est issu du latin *aestus*, 'la marée', et *aestuarium,* 'lieu où le flux de la mer pénètre'. D'un point de vue écologique, un estuaire est une zone de transition (ou écotone) entre les eaux fluviales et les eaux marines. La définition communément admise par les océanologues, pour les estuaires des régions tempérées de l'hémisphère Nord, est celle de Fairbridge (1980): '*un estuaire est un bras de mer pénétrant une vallée fluviale jusqu'à la limite amont de propagation de la marée'*. Dans d'autres régions du globe, par exemple dans le sud-ouest de l'Australie ou en Afrique du Sud, la définition d'un estuaire intègre également les notions de connexion temporaire avec le milieu marin et d'hyper-salinité (Potter *et al.*, 2010).

➔ *Dans ce travail de thèse, l'étude est centrée sur les estuaires européens des régions tempérées de l'hémisphère Nord qui sont influencés par la marée.*

1.1.1. L'estuaire, un environnement éphémère à la croisée des eaux fluviales et marines

Du point de vue des géologues, l'estuaire est un environnement clastique sédimentaire, qui agit comme un puits de particules sédimentaires à la fois d'origine continentale et marine (Harris & Heap, 2003). Cet environnement généralement peu profond

est géologiquement jeune (Ray, 2005) et éphémère, puisqu'à terme, si le taux d'accumulation sédimentaire et le niveau de la mer demeurent constants, il finit par se combler. L'estuaire devient alors delta ou trait de côte progradé selon que l'apport sédimentaire soit majoritairement fluvial ou délivré par les processus marins tels que la marée ou les vagues (Dalrymple *et al.*, 1992). Le faciès des estuaires est ainsi fortement influencé par trois énergies : le flux fluvial, la marée et les vagues (Fig. 1). Les estuaires peuvent notamment être classés en deux types géomorphologiques distincts : ceux qui sont dominés par l'énergie de la marée (énergie tidale) et ceux qui sont dominés par l'énergie des vagues (Fig. 1). Les estuaires à dominance tidale sont typiquement caractérisés par une large embouchure deltaïque ponctuée par des bancs de sédiments fins allongés et une turbidité de l'eau naturellement élevée (Dalrymple *et al.*, 1992 ; Harris & Heap, 2003 ; Ley, 2005). Au contraire, les estuaires dominés par les vagues ont une entrée étroite due à la présence d'une barrière de sable et ils exhibent des eaux naturellement claires (Dalrymple *et al.*, 1992 ; Harris & Heap, 2003 ; Ley, 2005). La morphologie des systèmes estuariens modernes dévie généralement de ces deux modèles théoriques notamment par une influence mixte de la marée et des vagues, des différences d'apports en sédiments par les processus fluviaux et/ou marins, la taille et la forme de la vallée inondée et le stade d'évolution de l'estuaire (Dalrymple *et al.*, 1992).

La plupart des systèmes estuariens européens résultent de l'inondation de vallées fluviales par l'augmentation post-glaciaire du niveau de la mer depuis la dernière ère glaciaire (10-15 000 dernières années, Elliott & McLusky, 2002). En majorité, ils sont clairement dominés par l'énergie tidale comme les estuaires du Severn (Royaume-Uni) et du Shannon (République d'Irlande), ou bien par l'influence mixte des énergies produites par la marée et par les vagues comme les estuaires de la Gironde (France) et du Humber (Royaume-Uni). Quelques petits estuaires tels que l'Etel, le Goyen et l'Authie (France) présentent la morphologie typique des estuaires dominés par l'énergie des vagues, mais aucun de taille significative comme c'est le cas pour l'estuaire de Mgeni en Afrique du Sud ou la baie de San Antonio aux Etats-Unis (Dalrymple *et al.*, 1992).

Fig. 1 : Diagramme triangulaire représentant les différents types d'environnements côtiers sédimentaires en fonction de l'énergie des deux processus marins, les vagues et la marée, et de l'énergie fluviale. Chacun de ces types d'environnement s'accompagne d'un modèle idéal, où le trait de côte originel est représenté en noir et les dépôts sédimentaires de l'Holocène en gris gradé. La ligne en pointillé symbolise un contour bathymétrique indicatif le long de la côte (d'après Dalrymple *et al.*, 1992 ; Harris & Heap, 2003).

1.1.2. L'estuaire, un système complexe en perpétuel mouvement

La rencontre des eaux fluviales et océaniques en milieu estuarien se traduit par une structure hydrologique particulièrement complexe et dynamique (McLusky, 1993). Les échanges entre les masses d'eau expliquent la présence de nombreux gradients abiotiques, qui fluctuent continuellement, à la fois dans l'espace et le temps, principalement au rythme des marées et des saisons (Day *et al.*, 1981 ; McLusky & Elliott, 2006).

1.1.2.1. Hydrodynamisme en milieu estuarien

Les principales forces structurantes de l'hydrodynamisme[1] des estuaires européens sont les énergies tidale et fluviale, ainsi que, plus épisodiquement, l'énergie éolienne.

[1] Ensemble des événements impliqués dans le déplacement des masses d'eau.

❑ *L'énergie tidale*

La marée est un mouvement oscillatoire des eaux marines causé par l'effet conjugué des forces de gravitation de la lune et du soleil. Ce mouvement oscillatoire est dit de transgression lors du flot ou de la marée montante, et de régression, lors du jusant ou de la marée descendante. Sur les côtes européennes de la région boréale-atlantique, la marée suit un cycle semi-diurne (Pihl *et al.*, 2002), c.-à-d. que deux basses mers et deux pleines mers ont lieu par jour. L'amplitude verticale de la marée, appelée 'marnage'**,** correspond à la différence de niveaux du plan d'eau à basse mer et à pleine mer. Les estuaires sont qualifiés de 'micro-', 'méso-', 'macro-' ou 'hypertidaux', selon l'amplitude moyenne de la marée, respectivement inférieure à 2 m, de 2 à 4 m, de 4 à 6 m ou supérieure à 6 m. En un point donné, le marnage varie également dans le temps en fonction du cycle lunaire. En France, un coefficient de marée est calculé pour permettre de caractériser l'évolution de l'amplitude de chaque marée. Ce coefficient varie entre 20, pour les marées de mortes eaux d'amplitude la plus faible et 120, pour les marées de vives eaux d'amplitude la plus élevée.

En tous points de l'estuaire, le marnage dépend également de l'éloignement par rapport à l'embouchure, du débit fluvial, de la topographie et des conditions météorologiques (c.-à-d. la pression atmosphérique ou la force et la direction des vents). L'onde de marée, confrontée à des frottements croissants dus au débit fluvial et à la diminution des profondeurs, se déforme, s'amortit et s'épuise jusqu'à disparaître en un point nodal où les variations du niveau de l'eau ne sont plus dictées que par la seule influence fluviale. Ainsi, l'onde de marée sinusoïdale à l'embouchure devient de plus en plus dissymétrique vers l'amont : la durée du jusant étant de plus en plus prépondérante par rapport à celle du flot. Cette configuration, très nette dans les grands estuaires macrotidaux comme celui de la Gironde ou hypertidaux comme ceux de la Seine et de la Loire (France), conduit à la création de courants puissants, alternativement vers l'amont et vers l'aval.

La limite amont de propagation dynamique des marées définit la limite amont des estuaires. Cette limite se situe en amont de l'introduction des eaux marines et fait référence à la limite tidale d'eau douce. L'introduction tidale dans un estuaire peut être limitée par la construction d'un barrage. Ainsi, la marée dans l'estuaire de la Vilaine (France) qui remontait autrefois jusque 60 km dans les terres, est actuellement stoppée à 12 km en amont de l'embouchure par le barrage d'Arzal, construit pour lutter contre les inondations de la vallée (Le Bris & Glémarec, 1996).

Le marnage se matérialise sur les côtes par une zone de balancement des marées appelé 'estran' ou encore 'zone intertidale'. Contrairement aux estuaires des mers Méditerranée et Baltique, les estuaires européens associés à la région boréale-atlantique

sont fortement influencés par la marée (Fig. 2) et présentent d'importantes zones intertidales. Ces estuaires sont dits 'tidaux'.

La marée induit ainsi une structuration latérale des habitats estuariens. On distingue les zones subtidales, toujours immergées et situées dans le chenal au centre de l'estuaire, des zones intertidales, immergées uniquement à marée haute et situées sur les rives. L'estran, ou vasière intertidale, est également structuré latéralement entre la slikke, qui est immergée à toutes les marées hautes, et le shorre, qui est la partie haute, immergée seulement lors des marées de vives eaux. La slikke est constituée essentiellement de sédiments fins (vase, sable), alors que le shorre se caractérise par une végétation répartie en étages selon le degré d'immersion. Dans les parties avales des estuaires qui sont influencées par les eaux marines, le shorre forme des marais ou prés salés d'espèces halophiles[1]. Dans les zones tropicales, les marais sont remplacés par les mangroves. Dans la partie amont des estuaires qui n'est pas influencée par les eaux marines, le shorre abrite des roselières (Pihl *et al.*, 2002).

Fig. 2 : Amplitudes moyennes de la marée le long des côtes Européennes, calculées pour des localisations situées entre 50 et 100km des côtes et espacées de 100km les unes des autres (issues de la base de données Eurosion, 2005). Cette carte montre le net contraste de marnage entre la mer du Nord et l'océan Atlantique, où il est très élevé, et les mers Baltique et Méditerranée, où il est quasiment nul.

❑ *L'énergie fluviale*

Le volume d'eau fluviale débouchant dans les estuaires dépend de nombreux facteurs associés à la surface drainée dite 'bassin versant'. Le climat du bassin versant, et notamment la quantité des précipitations, a une incidence directe sur l'apport d'eau douce dans l'estuaire (Poff *et al.*, 1996). La différence de débit fluvial annuel moyen observée à l'aval des bassins versants du Mira (3 $m^3.s^{-1}$, Portugal) et d'Exe (41 $m^3.s^{-1}$, Angleterre),

[1] Tolérante à la salinité.

pourtant de surface similaire (respectivement 1574 et 1507 km²), peut ainsi être reliée à leur différence de climat : méditerranéen pour le premier et tempéré pour le second (Olson *et al.*, 2001). Les compositions géologiques et la nature du recouvrement des sols du bassin versant doivent également être prises en compte puisqu'elles influencent le ruissellement, l'infiltration dans le sol et l'absorption par les végétaux des eaux de pluie. Le débit fluvial peut être diminué significativement par le pompage des eaux de rivière nécessaire aux activités anthropiques. Par exemple, concernant le fleuve de la Tamise, il a été estimé à 82% la proportion du débit moyen pompé pour les besoins domestiques et industriels, et à 89% la part de ces eaux qui sont traitées et retournées à l'estuaire (Mann, 1989 dans Power *et al.*, 1999). Le débit fluvial peut également être sous contrôle d'un ou plusieurs barrages.
Les variations de débit sont particulièrement marquées entre les saisons estivales, avec des débits faibles surtout en cas de sécheresse, et les saisons de pluie, avec des débits maximaux. De fortes précipitations accompagnées de marées de vives eaux peuvent entraîner des crues importantes.

- ***L'énergie éolienne et les vagues***

Le régime des vents et l'exposition à la houle du large peuvent avoir de fortes répercussions sur l'hydrodynamisme de l'estuaire. Les vagues, qui sont engendrées par le vent, accentuent le mélange vertical des masses d'eau et peuvent engendrer la remise en suspension de matières benthiques[1] dans la colonne d'eau, augmentant ainsi les concentrations en nutriments (Lawrence *et al.*, 2004). Elles peuvent également renforcer ou ralentir la vitesse des courants. Par ailleurs, des vents forts dans l'axe longitudinal de l'estuaire peuvent amplifier le marnage et le risque d'inondations en cas de marées de vives eaux.

1.1.2.2. Les principaux gradients physico-chimiques

L'hydrodynamisme particulier des estuaires entraîne la présence de nombreux gradients qui varient spatialement à différentes échelles de temps. Selon Mclusky (1993), les systèmes estuariens sont principalement caractérisés par des variations spatiales des gradients de salinité, de turbidité et de concentration en dioxygène dissous, ainsi que des variations temporelles du gradient de température. A ces gradients prédominants se juxtaposent d'autres gradients chimiques, comme les concentrations en nutriments, en chlorophylle, en gaz dissous ou en métaux lourds. Tous ces facteurs peuvent interagir et co-varier entre eux, ce qui rend la compréhension du fonctionnement des écosystèmes

[1] Qui est associé au fond marin, estuarien ou lacustre.

estuariens particulièrement complexe. Des schémas généraux sont néanmoins observés. Les quatre principales variables structurant les écosystèmes estuariens sont ici exposées :

❑ *La salinité*

A la jonction entre eaux douces et eaux marines, l'environnement estuarien est naturellement marqué par un fort gradient de salinité longitudinal. Classiquement l'estuaire est divisé en trois secteurs de l'amont vers l'aval selon le système de Venise (Anonymous, 1959) (Fig. 3a). :

- un secteur oligohalin, de salinité inférieure à 5, appelé 'estuaire fluvial' ;
- un secteur mésohalin, de salinité entre 5 et 18, appelé 'estuaire moyen' ;
- un secteur polyhalin et euhalin, de salinité supérieure à 18, appelé 'estuaire marin'.

La salinité varie également transversalement. Du fait de la force de Coriolis, l'écoulement du fleuve est décalé sur la rive droite dans l'hémisphère Nord y entrainant une diminution de salinité par rapport au même point sur la rive gauche (Fig. 3b).

Enfin, les eaux marines étant plus denses, elles pénètrent dans l'estuaire en profondeur tandis que les eaux douces restent en surface, ce qui résulte en un mélange graduel vertical de la salinité. Cette circulation verticale dite positive est typique des estuaires tempérés (Fig. 3c). Mais lorsque le volume total d'eau douce entrant devient très limité et/ou inférieur au volume d'eau dissipé par évaporation, la circulation s'inverse. Cette circulation dite négative est notamment observée dans les estuaires en zones tropicales. En cas d'équilibre entre apports d'eau douce et évaporation, il s'agit d'un estuaire neutre mais les cas sont rares (Pritchard, 1967 ; McLusky & Elliott, 2006).

Fig. 3 : Les trois gradients de salinité dans les estuaires tempérés de l'hémisphère Nord: (a) le gradient longitudinal; (b) le gradient transversal; (c) le gradient vertical. La salinité est exprimée en psu (*pratical salinity units*), (d'après McLusky & Elliott, 2006).

❑ *La turbidité*

Comme précédemment évoqué à la section 1.1.1., les sédiments accumulés dans les estuaires peuvent être d'origine fluviale ou marine. Dans l'estuaire du Tay (Ecosse), 70 % des particules sédimentées sont d'origine marine, alors que dans les estuaires de la Loire ou de la Gironde (France), les principales sources de sédiments sont les rivières qui apportent de grandes quantités de particules argileuses (McLusky & Elliott, 2006). La sédimentation des particules est contrôlée par la vitesse des courants, la taille et la concentration des particules. Quand les courants fluviaux et tidaux commencent à ralentir en pénétrant dans les parties amont et aval de l'estuaire, les particules grossières comme les graviers ou les sables sont les premières à sédimenter. Les particules les plus fines sédimentent seulement dans la partie centrale-amont de l'estuaire où les courants fluviaux et tidaux se rencontrent et plus particulièrement au moment de l'étale de haute mer où ces courants s'atténuent fortement (Dalrymple *et al.*, 1992 ; McLusky & Elliott, 2006). Les pélites (limons et argiles) décantant très lentement, les eaux estuariennes des parties centrale et amont présentent souvent une forte turbidité[1] qui s'accompagne d'une faible pénétration de la lumière. La floculation de ces particules fines est accrue au contact de la salinité. En effet, les cations des eaux marines (sodium, magnésium, calcium) entraînent l'agrégation des particules

[1] Charge en matières en suspension

argileuses chargées négativement, ce qui favorise la sédimentation en accélérant les vitesses de chute des particules. L'agrégation des particules est également facilitée par l'activité du microphytobenthos[1] qui excrète des substances polymériques extracellulaires rendant les particules plus cohésives.

Du fait de la circulation résiduelle résultant des différences de densité entre eaux marines et fluviales, les particules qui décantent sont remontées vers l'amont avec l'écoulement de fond des eaux marines jusqu'au point nodal de densité où le flux cesse. A ce point de stagnation les eaux marines avec leur charge sédimentaire remontent vers la surface pour se mélanger aux eaux douces. Cette circulation crée ainsi une zone de piégeage des particules en suspension que l'on appelle 'bouchon vaseux' ou 'zone de turbidité maximum' (Fig. 4). A l'étale, d'importantes quantités de particules du bouchon vaseux sédimentent sur le fond. Les courants de marée peuvent remettre en suspension ces sédiments de fond et entraîner la formation de lentilles d'eau extrêmement turbides que l'on appelle 'crème de vase'. Au sein du bouchon vaseux de l'estuaire de la Gironde, la concentration de particules en suspension peut ainsi varier de quelques grammes par litre en surface, à plus de 10 $g.l^{-1}$ en profondeur et jusqu'à 400 $g.l^{-1}$ dans la crème de vase (Lobry, 2004). La turbidité du bouchon vaseux varie avec le marnage, la longueur d'introduction tidale et le temps de résidence des particules. Uncles *et al.* (2002) démontre, en se basant sur l'étude de 44 estuaires européens et américains, que les estuaires longs et macrotidaux tendent à avoir des concentrations en matières en suspension beaucoup plus élevées que dans les plus petits systèmes ayant le même régime tidal et que dans les estuaires de taille quelconque mais microtidaux.

La position du bouchon vaseux varie en fonction du marnage et du débit fluvial. Ces variations sont notamment saisonnières avec une migration du bouchon vaseux en amont en période d'étiage[2] et une migration en aval en période de crue (Fig. 4, Marchand, 1993 ; Sottolichio & Castaing, 1999).

[1] Micro-organismes photosynthétiques vivant à la surface des sédiments fins.
[2] Période de sécheresse qui peut avoir lieu en saison estivale et qui entraîne une forte diminution du débit fluvial.

Fig. 4 : Déplacement longitudinal du bouchon vaseux en fonction de l'intensité du débit fluvial dans l'estuaire de la Gironde (Modifié de Allen *et al.*, 1980).

❑ *Le dioxygène dissous*

Le taux de saturation en dioxygène dissous dans un estuaire varie avec le mélange des masses d'eau (température, salinité). Inversement corrélé à la température, il suit généralement une variation saisonnière avec un minimum en été et un maximum en hiver. La teneur en dioxygène dissous est également fonction de la turbidité et de l'activité biologique. De larges quantités de dioxygène dissous sont introduites dans l'estuaire par les courants. Le dioxygène est aussi produit sur place par les producteurs primaires (c.-à-d. phytoplancton, microphytobenthos et macrophytes). Cependant, les nombreux organismes vivant dans l'estuaire et notamment ceux vivant sur les fonds, consomment le dioxygène très rapidement, induisant un gradient vertical du dioxygène dissous, plus élevé en surface qu'en profondeur. Cette forte consommation explique le caractère souvent anoxique des sédiments à l'exception d'une fine couche en surface. Au niveau du bouchon vaseux et notamment de la crème de vase, la production primaire est fortement limitée par la faible pénétration de la lumière (Irigoien & Castel, 1997). De plus, l'apport excessif de matières organiques peut y entraîner la concentration de microorganismes hétérotrophes qui ont une forte demande biologique en dioxygène (Uncles *et al.*, 1998). Par conséquent, en présence de fortes turbidités (Gonzàlez-Ortegòn *et al.*, 2010), d'importants déficits en dioxygène peuvent se produire dans la colonne d'eau et engendrer des phénomènes d'hypoxie voire d'anoxie qui peuvent avoir des conséquences marquées sur la macrofaune. Dans les estuaires de la

Vilaine et du Blavet (Bretagne, France), les conditions anoxiques générées dans le bouchon vaseux ont été mises en cause pour expliquer la présence de zones quasi-azoïques[1] en ce qui concerne le macrobenthos (Le Bris & Glémarec, 1996). Dans les estuaires de la Loire (France, Marchand, 1993), du Forth et du Tyne (Royaume-Uni, Pomfret *et al.*, 1991), les zones hypoxiques qui apparaissent surtout en été sont un facteur important conditionnant la distribution spatiale des poissons marins juvéniles. D'importantes mortalités de mulets *Liza ramada* ont même été périodiquement observées en fin d'été dans l'estuaire de la Loire (Marchand, 1993).

- ***La température***

Les estuaires étant peu profonds, la température de leurs eaux varient beaucoup plus rapidement que celle des eaux océaniques. Les variations de température sont surtout saisonnières : sur la côte Atlantique, les eaux fluviales sont généralement plus chaudes que les eaux marines l'été et plus froides l'hiver. Le mélange des eaux fluviales aux eaux marines induit un gradient longitudinal et un léger gradient vertical de la température.

1.1.3. L'estuaire, un système productif aux multiples fonctions

Les systèmes estuariens font partie des écosystèmes les plus productifs en termes de biens et services rendus à la société (Costanza *et al.*, 1997).

1.1.3.1. Productivité et réseau trophique

La chaîne alimentaire ou trophique d'un estuaire dépend de l'apport en énergie solaire et de l'apport en matières organiques (Fig. 5). Dans les estuaires tidaux tempérés, la production primaire est assurée par le phytoplancton et le microphytobenthos, tels que les diatomées ou les cyanobactéries, par les macrophytes aquatiques, comme les herbiers de zostères ou les ulves, et par les végétaux associés aux zones humides comme les marais intertidaux ou les roselières. Du fait de la faible pénétration de la lumière dans la colonne d'eau (induite par la forte turbidité), la productivité primaire mesurée y est souvent bien plus faible que la consommation totale. Ces écosystèmes sont dits hétérotrophes (Heip *et al.*, 1995) car leur chaîne trophique repose plus sur l'apport de matières organiques allochtones[2], importées en grande quantité des systèmes adjacents, que sur la production primaire autochtone. Cette dépendance aux connections externes est montrée à différents degrés pour les systèmes estuariens français de la baie de Somme (Rybarczyk *et al.*, 2003),

[1] Qui signifie qu'un milieu ne comporte aucune vie.
[2] Qui a été fabriqué en dehors du système ici estuarien.

de la Seine (Rybarczyk & Elkaim, 2003) et de la Gironde (Lobry *et al.*, 2008) et pour la baie irlandaise de Dublin (Wilson & Parkes, 1998). Les estuaires peuvent fonctionner à la fois comme puits de nutriments et comme source de nutriments pour les systèmes côtiers et fluviaux adjacents selon les fluctuations de l'hydrodynamisme (variations du volume tidal[1] et variations saisonnières du débit fluvial) et de la quantité des matières organiques importées (de Jonge *et al.*, 2002 ; Wilson, 2002). Dans les estuaires tidaux tempérés européens, le bilan observé est en général un import net de matières organiques essentiellement d'origine terrigène. Ce bilan peut cependant s'inverser en cas de coefficients de marée très élevés et d'évènements climatiques tels que de forts vents et/ou d'importantes précipitations qui entraînent l'exportation du bouchon vaseux (Wilson, 2002).

La forte productivité des estuaires dépend donc de leur capacité à assimiler les matières détritiques autochtones et surtout allochtones. La matière organique est essentiellement recyclée par les micro-organismes (processus de la boucle microbienne), par le zooplancton, tels que les copépodes détritivores calanoïdes du genre *Eurytemora*, par les invertébrés benthiques filtreurs ou suspensivores comme les crustacés - amphipodes, crevettes, décapodes, mysidacés - ou les mollusques - gastéropodes, bivalves - et par les poissons détritivores tels que les mulets. Les études de Wilson & Parkers (1998) et de Lobry *et al*. (2008) démontrent le rôle prépondérant des consommateurs primaires détritivores dans le fonctionnement des systèmes turbides de la baie de Dublin et de l'estuaire de la Gironde, respectivement. Néanmoins, dans les estuaires de la Seine, et notamment dans sa partie fluviale (Rybarczyk & Elkaim, 2003), et de l'Ems (Pays-Bas, Baird & Ulanowicz, 1993), la consommation des producteurs primaires est plus importante, comparée à celle des détritivores.

L'abondance des consommateurs primaires, en particulier des crustacés épi- ou hyperbenthiques - amphipodes, mysidacés, gammaridés -, attire de nombreux carnivores, les consommateurs secondaires. Ces consommateurs secondaires incluent des poissons et des invertébrés zooplanctivores ou invertivores. Ces derniers sont à leur tour consommés par les consommateurs tertiaires, *etc.* Mis à part l'Homme, les *top*-prédateurs sont les grands poissons et les oiseaux. En réalité, la plupart des espèces carnivores n'ont pas un régime alimentaire spécifique et tendent à se nourrir de manière opportuniste de proies variées de tous les niveaux trophiques qui leur sont inférieurs. Cet opportunisme induit une forte complexité des réseaux trophiques (Fig. 5). Il est probable que cette complexité joue un rôle important dans les capacités de résilience des écosystèmes estuariens (Lobry *et al.*, 2008).

Les estuaires n'en restent pas moins des environnements très productifs qui nourrissent une riche diversité de visiteurs saisonniers. Cette fonction de zone d'alimentation est un des rôles écologiques fondamentaux des écosystèmes estuariens.

[1] Volume d'eau entrant et sortant de l'estuaire à chaque marée

Fig. 5 : Exemple de réseau trophique d'un estuaire du type de la Gironde (d'après Lobry, 2004).

1.1.3.2. Fonctions écologiques

Les estuaires, en particulier leurs vasières intertidales et les marais salés, alimentent de nombreux oiseaux, échassiers, canards, oies, rapaces, *etc.*, et servent de zone d'hivernage pour certains oiseaux migrateurs (Fig. 6). Ces zones estuariennes ont également une fonction de nourricerie pour les juvéniles de nombreuses espèces de poissons (Fig. 6). Ces habitats sont ainsi essentiels au recrutement des populations adultes qui sont largement exploités par les pêches commerciales (Beck *et al.*, 2001 ; Costa *et al.*, 2002 ; Able, 2005 ; Vasconcelos *et al.*, 2007). Les estuaires servent de zones de

reproduction pour certaines espèces de poissons et de voie de passage obligatoire pour les poissons migrateurs amphihalins[1] (*cf.* § 1.2.).

Les écosystèmes estuariens participent plus globalement au fonctionnement général de la biosphère[2] en participant à la dynamique des échanges gazeux et en recyclant les nutriments, en particulier l'azote et le carbone, grâce à l'activité intensive des détritivores et de la boucle microbienne (Fig. 6), surtout au niveau du bouchon vaseux. Cette forte activité hétérotrophe entraîne des taux de respirations très élevés et la production d'importantes quantités de dioxyde de carbone dissous (CO_2). La sursaturation en CO_2 dissous entraîne un relargage de CO_2 dans l'atmosphère. Frankignoulle *et al.* (1998) ont calculé que le flux de carbone s'échappant dans l'atmosphère résulte pour deux tiers de l'activité hétérotrophique dans l'estuaire de l'Escaut et pour un tiers dans l'estuaire de la Gironde, le reste provenant de la ventilation hydrodynamique. Ces mêmes auteurs estiment l'émission de CO_2 dans l'atmosphère par les estuaires européens entre 30 et 60 millions de tonnes de carbone par an, ce qui représente 5 à 10% de l'émission anthropique de CO_2 pour l'Europe occidentale.

1.1.3.3. Autres biens et services rendus à la société

Historiquement, les Hommes se sont installés sur les berges des estuaires pour de multiples raisons : la facilité d'accès pour les bateaux depuis ou vers l'océan et l'intérieur des terres via les rivières, la disponibilité à proximité d'eau douce, la présence de grandes plaines alluviales et fertiles pour l'agriculture et la forte productivité de poissons et de coquillages (Fig. 6). Aujourd'hui ces atouts sont largement exploités. En drainant les marais intertidaux, les Hommes ont gagné du terrain sur l'estuaire, ce qui profite à l'exploitation du sel, à l'élevage, à l'agriculture, à l'aquaculture, à l'urbanisation et aux activités industrielles (Fig. 6). L'aquaculture et la conchyliculture dans les eaux saumâtres représente 7,9 % de la production globale (FAO, 2006). Les rives estuariennes sont des sites idéals pour l'installation de générateurs d'électricité basés sur la consommation d'énergies fossiles qui nécessitent le pompage d'importantes quantités d'eau. Par ailleurs, la puissance de l'énergie hydrodynamique au sein de l'estuaire peut être exploitée pour produire de l'électricité renouvelable, ce que permet l'usine marée-motrice construite sur l'estuaire de la Rance en 1972 (Bretagne, France). Hormis ces biens et services écologiques et économiques apportés à la société, les milieux estuariens représentent un patrimoine naturel d'intérêt esthétique, propice au tourisme et aux activités de loisirs (Fig. 6).

[1] Poisson qui effectue des migrations entre des milieux de salinité différente.
[2] Environnement du système terrestre où la vie se développe.

Fig. 6 : Illustration des biens et services fournis par l'écosystème estuarien à la société.

1.1.4. L'estuaire, un système naturellement stressé

1.1.4.1. Un environnement attractif fortement impacté

De par leur attractivité, les estuaires font face à une pression démographique très élevée (Fig. 7). Environ 60 % de la population mondiale vit sur les côtes (Ray, 2005). En France, les zones côtières, qui représentent 4 % du territoire métropolitain, supportent 5,8 millions de résidents permanents avec une densité 2,5 fois supérieure à la moyenne nationale (soit 272 habitants par km², d'après l'Observatoire du Littoral et l'Institut français de l'environnement (Ifen), 1999, http://www.littoral.ifen.fr). De plus, en période estivale, le littoral attire des millions de touristes. L'artificialisation des zones côtières ne cesse de croître ; selon l'Ifen, le littoral français est 2,7 fois plus artificialisé que l'ensemble du territoire.

L'endiguement des marais, ou poldérisation, entraîne une perte importante d'habitats essentiels et notamment des zones intertidales (Fig. 7, McLusky *et al.*, 1992). Sur l'estuaire de la Seine, 100 km² de zones intertidales ont disparu entre 1850 et aujourd'hui (Dauvin, 2008a). Au cours des deux derniers siècles, les estuaires britanniques ont perdu par

endiguement 25 à 50 % de leurs zones intertidales et la moitié de leurs schorres (Goeldner, 1999). En outre, afin de contrer les inondations des vallées, de constituer des réservoirs d'eau potable ou de créer des bases de loisirs, de nombreux barrages ont été érigés en amont de l'estuaire. En régulant les débits fluviaux et en limitant l'influence marine, ces barrages altèrent l'hydrodynamisme des estuaires et font obstacle au passage des poissons migrateurs amphihalins (Fig. 7).

Dans les grands estuaires, la présence de grands ports de commerce s'associe à un important trafic fluvial et à des activités de dragage pour la maintenance des chenaux de navigation (Fig. 7). Ces aménagements portuaires induisent de lourdes contraintes sur le fonctionnement biologique de l'estuaire et sont également responsables de la disparition de grandes surfaces de zones intertidales.

Le dragage en particulier induit une hausse de la turbidité avec remise en suspension de particules sédimentaires et organiques (Marchand, 1993). Il favorise ainsi l'apparition de déficits en dioxygène dissous et la libération de contaminants toxiques piégés dans les sédiments (Fig. 7). Les estuaires piègent en effet dans leurs sédiments une forte proportion des substances chimiques et pharmaceutiques produites par les activités anthropiques sur le bassin versant (Budzinski & Togola, 2006). Par exemple, l'estuaire de la Seine, qui est un des estuaires les plus pollués d'Europe est contaminé par des métaux comme le cadmium, l'argent et le mercure et des composés organiques comme les hydrocarbures aromatiques polycycliques (PAHs) et les polychlorobiphényles (PCBs, Dauvin, 2008a). Par ailleurs, les estuaires récupèrent toutes les eaux usées, domestiques et industrielles, ainsi que les fertilisants agricoles qui, malgré les efforts importants de traitements des eaux, enrichissent davantage les eaux estuariennes qu'elles ne le sont déjà naturellement (Fig. 7).

Lorsque les conditions hydrodynamiques sont calmes, ces apports organiques excessifs conduisent à l'eutrophisation du système. En particulier, l'enrichissement en nutriments favorise dans les milieux non turbides à circulation résiduelle faible la prolifération de macroalgues opportunistes du genre *Enteromorpha* et *Ulva*, qui forment des mattes denses intertidales associés à des taux élevés de dégradation de la matière organique et des déficits en dioxygène (de Jonge *et al.*, 2002). De plus, comme vu précédemment (*cf.* § Le dioxygène dissous), l'eutrophisation promeut l'activité des bactéries hétérotrophes qui provoque, dans les zones peu turbulentes, l'apparition de conditions hypoxiques voire anoxiques. Les problèmes d'eutrophisation concernent surtout des systèmes qui ont des échanges d'eau restreints comme les mers Baltique et Noire, les fjords ou les lagons. Au Royaume-Uni, très peu de systèmes comme l'estuaire de l'Ythan (Ecosse) et le port du Langstone (Angleterre) ont été confrontés à de sérieux soucis d'eutrophisation (Elliott & de Jonge, 2002). Néanmoins, toutes ces pollutions, qu'elles soient métalliques ou organiques,

peuvent avoir un effet significatif sur l'abondance et la structure des communautés estuariennes (Courrat *et al.*, 2009).

La pêche est une autre activité anthropique qui entraîne plus ou moins directement divers impacts sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes estuariens (Fig. 7). Elle impacte l'abondance et la structure en taille et en âge des populations ciblées, les organismes non ciblés, comme les poissons juvéniles ou certains grands invertébrés, qui peuvent être capturés et parfois remis à l'eau morts, voire la composition spécifique des communautés (Blaber *et al.*, 2000). Le chalutage modifie les fonds et, tout comme le dragage, engendre, par remise en suspension de matières organiques, une demande en oxygène accrue dans la colonne d'eau. Les impacts de la pêche se traduisent également au niveau de la structure trophique des communautés, car elle a tendance à induire une mortalité dirigée sur les grands invertébrés qui ont potentiellement les niveaux trophiques les plus élevés (Blaber *et al.*, 2000). En outre, un net déclin de l'activité de pêche au sein de nombreux estuaires est actuellement observé, reflétant le déclin des populations des espèces ciblées et en particulier des espèces de poissons migratrices amphihalines telles que les aloses ou les salmonidés (Beaulaton & Castelnaud, 2009 ; Kalikoski *et al.*, 2010).

En plus de l'ensemble des impacts anthropiques cités ci-dessus, les écosystèmes estuariens sont soumis au réchauffement climatique qui induit notamment une élévation du niveau des mers (Wood *et al.*, 2002). Celle-ci peut conduire à un déplacement latéral du schorre vers l'intérieur des terres, souvent bloqué par la présence de digues. A terme, ces conditions amènent à la perte toujours plus importante de zones intertidales.

Fig. 7 : Illustration des impacts anthropiques sur l'écosystème estuarien.

1.1.4.2. Le paradoxe de l'état écologique des systèmes estuariens

Les écosystèmes estuariens sont des milieux naturellement très complexes et dynamiques (*cf.* § 1.1.2.) qui subissent de fortes pressions liées aux activités anthropiques et au réchauffement climatique. Du fait des importantes fluctuations de l'environnement abiotique et de l'enrichissement naturel en matière organique, le fonctionnement écologique des estuaires apparaît naturellement contraint. Selon certains indicateurs, un estuaire peut être considéré comme un écosystème perturbé, 'stressé'. Ainsi, notamment dans les parties médiane et amont, la faune aquatique estuarienne présente de nombreuses similitudes avec celle des milieux artificiellement enrichis en matière organique par l'Homme (Elliott & Quintino, 2007). Comme en milieu pollué (Pearson & Rosenberg, 1978 ; Odum, 1985), les communautés biologiques estuariennes sont composées de quelques espèces très abondantes, qui tolèrent les conditions de stress, comme les variations de salinité, et qui ont une stratégie d'évolution de type r[1] (Elliott & Quintino, 2007). Les peuplements sont dominés par des organismes benthiques de petite taille comme les polychètes et des macrophytes

[1] La stratégie d'évolution de type r consiste à se reproduire rapidement en grand nombre. Les traits de vie associés à cette stratégie sont en général une petite taille, une reproduction précoce, un cycle de vie court durant lequel un seul acte de reproduction a lieu et la production d'une progéniture nombreuse et petite.

indicateurs d'enrichissement organique (Elliott & Quintino, 2007). Enfin, les chaînes trophiques, dominés par les détritivores, tendent à être courtes, mais elles peuvent en réalité être longues du fait de la nature opportuniste de nombreux prédateurs (Elliott & Quintino, 2007). Il est donc très difficile de détecter le signal de stress lié aux activités anthropiques dans un estuaire naturellement enrichi. Elliott & Quintino (2007) qualifient ce phénomène de « paradoxe de qualité estuarienne » ou, en anglais, « *the estuarine quality paradox* ».

Cependant, Elliott & Quintino (2007) suggèrent que les estuaires ne doivent pas être considérés comme des milieux en état de stress. La variabilité naturellement élevée procure en effet à ces systèmes une forte résilience[1] face aux stress qu'ils soient d'origine naturelle ou anthropique, autrement dit une certaine homéostasie[2] environnementale (Margalef, 1981). Ces systèmes ont la capacité de maintenir leur structure et leur fonctionnement dans le temps face aux stress externes, ce qui amènent à les considérer 'en bonne santé' d'après la définition de Costanza & Mageau (1999). Par conséquent, l'environnement estuarien est stressant pour les espèces qui ne peuvent pas le tolérer, mais il a en revanche un effet positif sur les espèces qui y sont adaptées. En effet, profitant de la quasi-absence de compétition interspécifique et de la forte productivité, celles-ci présentent en général de fortes densités.

1.1.5. L'estuaire, un environnement à préserver

Les estuaires assurent de nombreuses fonctions écologiques qui sont actuellement menacées par les très fortes pressions anthropiques. Afin d'assurer le bon fonctionnement de cet écosystème et la pérennité des biens et services qu'il rend à la société, des systèmes de gestion environnementale s'instaurent. En Europe, par exemple, dans le but de prévenir la détérioration des eaux souterraines, douces, côtières et de transition, et notamment d'améliorer la protection des systèmes aquatiques estuariens, la Directive-Cadre européenne sur l'Eau (DCE) a été adoptée en 2000. Cette directive fixe comme objectif le bon état écologique en 2015 de toutes les masses d'eau, et plus spécifiquement des eaux de transition que sont les lagons et les estuaires, tant du point de vue physico-chimique, hydromorphologique que biologique (European Council Directive, 2000). Cet objectif implique, pour tous les états membres, le développement d'une nouvelle approche écosystémique qui permet d'évaluer la qualité des milieux estuariens dans leur globalité (de Jonge *et al.*, 2006). Une telle approche se fonde sur une vision systémique : la viabilité d'un estuaire dépend de l'état écologique de chacun de ses compartiments, puisqu'ils sont interconnectés (McLusky & Elliott, 2006). La protection des habitats estuariens et de ses

[1] Capacité d'un système à retrouver, après avoir subi une perturbation, un fonctionnement similaire à l'état initial
[2] Capacité d'un niveau d'organisation biologique (i.e. cellule, individu, population, communauté ou écosystème) à résister à un stress.

espèces repose donc sur une bonne compréhension du fonctionnement et de la dynamique interne de l'écosystème (Ducrotoy & Elliott, 2006), mais également de ses interactions avec le système amont, le bassin versant, et le système aval, le littoral marin (Ray, 1997). Par ailleurs, le succès des initiatives de conservation dépend aussi de la pertinence des outils scientifiques développés pour évaluer la qualité et la santé des habitats.

1.1.5.1. L'évaluation écologique et la gestion d'un écosystème : l'approche DPSIR

L'approche DPSIR est une démarche dévolue à l'évaluation et à la gestion de la qualité environnementale d'un système (Borja *et al.*, 2006) qui se décompose en cinq étapes (Elliott, 2002) : (1) l'identification des besoins de l'Homme, sources de changement (*Driving forces*) ; (2) la détermination des pressions induites sur certains composants du système (*Pressures*) ; (3) la définition d'un état de référence du système (*Status*) ; (4) l'évaluation des *Impacts* sur le système dus aux pressions ; (5) l'évaluation des méthodes de gestion envisagées par l'Homme (*Responses*).

La clé pour évaluer la qualité d'un système réside dans la définition d'un état de référence par rapport auquel son état observé pourra être comparé et qualifié. En pratique, la définition d'un état de référence nécessite d'analyser les principaux processus de l'écosystème et notamment de déterminer la variabilité naturelle des facteurs écologiques. Par suite, les effets des stress connus ou potentiels sur l'écosystème sont formulés par des hypothèses qui seront testées à partir de mesures physiques, chimiques, biologiques et/ou socio-économiques particulières (Ward, 1998 ; Whitfield & Elliott, 2002 ; McLusky & Elliott, 2006). Lorsque les valeurs obtenues pour ces mesures sont au-delà des seuils préalablement définies, l'écosystème est signalé en état de stress. Ces mesures peuvent ainsi être considérées comme des indicateurs environnementaux qui permettent d'évaluer l'état écologique d'un système sans avoir à capter toute sa complexité. Une fois la perturbation à l'origine du stress identifiée, les impacts induits sur l'écosystème pourront être décrits et les changements potentiels prédits (McLusky & Elliott, 2006). Par suite, les problèmes écologiques pourront être réduits, résolus ou prévenus, par l'application de mesures de gestion et de conservation appropriées (McLusky & Elliott, 2006).

1.1.5.2. Evaluer la qualité des écosystèmes estuariens

Concernant les zones de transition, les programmes d'évaluation présentent plusieurs défis (Basset & Abbiati, 2004). Le tout premier est de chercher à définir ce qu'est un bon état

écologique estuarien. En effet, les systèmes estuariens à l'état *pristine*[1] ou peu impactés par l'Homme, qui pourraient permettre de définir ces conditions dites de référence, sont rares voire quasiment inexistants, notamment dans les régions tempérées et tropicales.

Par ailleurs, du fait du 'paradoxe de qualité estuarienne' (*cf.* § 1.1.4.2.), les stress anthropiques se confondent facilement avec les fluctuations naturelles du système. Alors que dans la plupart des écosystèmes terrestres et marins il est admis que la diversité spécifique confère au système un fonctionnement plus stable et prospère (Loreau, 2000), au contraire, le fonctionnement des estuaires est naturellement associé à une faible biodiversité (Elliott & Quintino, 2007). En outre, les espèces en présence sont capables de supporter de fortes fluctuations environnementales, même la présence de contaminants organiques et métalliques. Par exemple, l'estuaire de la Seine maintient une biomasse benthique élevée et demeure productif malgré un niveau de pollution élevé, avec des teneurs élevées en cadmium, mercure, argent, hydrocarbures aromatiques polycycliques et polychlorobipényles (Dauvin, 2008a ; Dauvin, 2008b). De même, l'estuaire de la Gironde, fortement pollué par le cadmium (Schäfer *et al.*, 2002), présente pourtant un riche cortège ichtyologique (Lobry *et al.*, 2003 ; Lobry, 2004).

Du fait de la particularité de ces écosystèmes, les outils d'évaluation utilisés dans les systèmes adjacents sont mal adaptés aux estuaires. De nouvelles méthodes permettant de détecter et de dissocier la part de variabilité due aux stress anthropiques de celle due aux processus naturels doivent donc être mises au point. Au vu de la complexité des estuaires, l'approche multicritère, fondée à la fois sur la structure et sur le fonctionnement de l'écosystème, est considérée (Hooper *et al.*, 2005 ; de Jonge *et al.*, 2006 ; Elliott & Quintino, 2007). Destinée à une application en routine, cette approche nécessite le développement d'indicateurs simples, faciles à utiliser et peu coûteux.

Les dernières années, les méthodes d'évaluation à partir d'indicateurs biologiques sont préférées à celles utilisant des indicateurs physico-chimiques. En effet, les indicateurs biologiques (et notamment les indices d'intégrité biotique, IBI) présentent l'avantage d'intégrer à plus ou moins long terme l'effet des perturbations. De nombreux indicateurs biologiques sont développés pour évaluer la qualité des milieux estuariens, basés sur différents compartiments : la végétation aquatique submergée (Dennison *et al.*, 1993), les diatomées (Bate *et al.*, 2004), le benthos (Weisberg *et al.*, 1997 ; Van Dolah *et al.*, 1999 ; Borja *et al.*, 2000 ; Llanso *et al.*, 2002 ; Simboura & Zenetos, 2002), les poissons (Deegan *et al.*, 1997 ; Whitfield & Elliott, 2002 ; Harrison & Whitfield, 2004 ; Breine *et al.*, 2007 ; Coates

[1] Mot anglais qui signifie en parfait état ou d'origine. Système qui n'a jamais été impacté directement ou indirectement par l'Homme.

et al., 2007) ou une combinaison de ces taxons (Cooper *et al.*, 1994 ; Fairweather, 1999 ; Borja *et al.*, 2004).

Toutefois, dans un programme d'évaluation national, il n'est pas envisageable d'être exhaustif. L'ichtyofaune est l'un des cinq compartiments biologiques que la DCE recommande d'utiliser pour évaluer la qualité des systèmes de transition. Ainsi, pour répondre aux exigences de la DCE, les états membres travaillent en particulier sur l'élaboration d'indicateurs basés sur les poissons (Borja *et al.*, 2004 ; Salas *et al.*, 2004 ; Breine *et al.*, 2007 ; Coates *et al.*, 2007 ; Brind'Amour & Lobry, 2009 ; Courrat *et al.*, 2009 ; Breine *et al.*, 2010 ; Delpech *et al.*, 2010).

➔ *Dans le cadre de la DCE, des campagnes de pêche sont réalisées depuis 2004 dans un grand nombre de systèmes de transition le long des côtes européennes. L'acquisition de ces données constitue la base de ce travail de thèse (cf. § 2.2).*

1.2. LES ASSEMBLAGES DE POISSONS ESTUARIENS

En bref…

Malgré le stress naturel d'un environnement estuarien, qui limite le nombre d'espèces capables d'y survivre, les assemblages de poissons estuariens présentent une grande diversité de formes, de styles de vie et d'origines (fluviale ou marine). Les espèces de poissons diffèrent également par leur degré de dépendance aux zones estuariennes. Les espèces résidentes qui effectuent l'ensemble de leur cycle de vie au sein des estuaires et les espèces migratrices amphihalines sont considérées comme strictement dépendantes des habitats estuariens. Au contraire, les espèces marines sont plutôt qualifiées d'opportunistes et la présence d'espèces fluviales d'accidentelle. Toute cette diversité amène à considérer les poissons estuariens en bonne position en tant qu'indicateur biotique pour évaluer le statut écologique des milieux estuariens. En amont du développement d'un indicateur basé sur les poissons et avant d'évaluer la réponse de cet indicateur à une pression anthropique, il est nécessaire de déterminer la part de variation chez les assemblages de poissons due aux paramètres de l'environnement 'naturel'.

Mon travail de thèse traite des assemblages de poissons estuariens. En écologie, les termes 'assemblage', 'peuplement' et 'communauté' font référence à une entité multi-spécifique qui occupent un milieu à un moment donné et dont la structure, par exemple la composition et la diversité spécifique, peut être décrite. Dans le document présent, la notion d'assemblage sera privilégiée. Elle est à rapprocher de la notion de peuplement, ensemble d'espèces qui sont observées au même endroit au même moment, et se distingue de la notion de communauté qui fait explicitement référence à la prise en compte des interactions entre espèces.

1.2.1. Généralités

Les systèmes côtiers, c.-à-d. les estuaires, les deltas, les lagons et le plateau continental, abritent 46 % des espèces de poissons (soit environ 11300 espèces) présentes sur la planète (Nelson, 1994) et fournit plus de 90 % des captures mondiales (Ray, 2005). Les espèces de poissons sont souvent moins nombreuses dans les estuaires que dans les systèmes adjacents, fluviaux ou marins, où les conditions environnementales sont plus stables, surtout en ce qui concerne les variations de salinité et la stabilité des sédiments. En lien avec la forte variabilité environnementale, la dynamique de l'ichtyofaune estuarienne dépend de plusieurs échelles, notamment diurne, tidale et saisonnière (Haedrich, 1983). En estuaire, bien que le nombre d'espèces de poisson soit peu élevé, la variété des morphologies, des modes de locomotion, des régimes trophiques et des styles de vie est notable.

1.2.2. La diversité chez les poissons estuariens

En plus d'une grande variété taxinomique (*cf.* annexe A), une grande diversité de formes, de particularités anatomiques et de comportements existent chez les poissons estuariens. On distingue en particulier les poissons pélagiques, qui vivent dans la colonne d'eau, des poissons benthiques, qui vivent sur le fond. Tandis que les poissons pélagiques ont une forme de corps fusiforme leur conférant une nage rapide et efficace, comme le chinchard ou le bar européen, les poissons benthiques sont au contraire caractérisés par un corps souvent plus massif, comme la raie ou la baudroie, voire aplati tel que la sole ou le flet, qui ont alors une bouche ventrale plutôt qu'antérieure et des yeux dorsaux plutôt que latéraux. Les poissons ont également des adaptations chromatiques leur permettant de passer plus facilement inaperçus des prédateurs : une coloration dans les tons bleu-gris, avec un contraste souvent plus clair sur la face ventrale que sur la face dorsale pour les poissons pélagiques ; des colorations qui miment les substrats chez les poissons benthiques. Enfin, alors que les poissons pélagiques se déplacent le plus souvent en bancs, les poissons benthiques ont des comportements plus solitaires. Les poissons estuariens adultes peuvent être de taille extrêmement différente, par exemple d'une dizaine de centimètre pour un hippocampe à presqu'un mètre pour la raie bouclée.

La forme du corps et le mode de locomotion sont très liés à l'écologie du poisson et en particulier au type de proies qu'il recherche (Webb, 1984 ; Wootton, 1998). Ces adaptations sont dites *écomorphologiques* : la forme qui contraint à l'utilisation de certaines ressources a été sélectionnée par ces mêmes ressources dont la disponibilité a maximisé la survie et la reproduction de l'espèce à travers les générations. Par exemple, Webb (1984)

identifie trois mécanismes de locomotion fonctionnelle qui entraîne un mode d'alimentation spécifique (Fig. 8) :

- la propulsion périodique par ondulation du corps terminé par la nageoire caudale qui entraîne une spécialisation des poissons dans le sprint ou la vitesse de croisière et dans l'exploitation de proies dispersées nécessitant le brassage de grands volumes d'eau (p. ex. le maquereau qui est planctivore) ;
- la propulsion par intermittence, toujours par ondulation du corps terminé par la nageoire caudale, qui rend les poissons capables de grandes accélérations et de puissants virages pour attraper des proies localement abondantes (p. ex. le brochet qui est piscivore) ;
- la propulsion par l'oscillation de nageoires paires et médianes qui procure une vitesse lente mais une grande manœuvrabilité permettant de capturer des proies peu mobiles dans un habitat structurellement complexe (p. ex. le baliste qui se nourrit d'invertébrés benthiques).

Néanmoins, la plupart des espèces de poissons ont un mode de locomotion plus généraliste, qui combinent plusieurs modes de propulsion, et ils se nourrissent de proies plus variées et souvent plus petites que celles des poissons ayant un mode de locomotion plus spécialisé. De même que le mode de propulsion, des adaptations de la morphologie de la bouche, des dents, du système de branchies et du tube digestif influent le régime trophique des poissons (Wootton, 1998). De par ces adaptations, ces derniers sont capables d'exploiter de manière préférentielle des proies très différentes : des détritus, des invertébrés benthiques, du microphytobenthos, du phytoplancton, du zooplancton ou bien des petits poissons.

Par conséquent, les poissons, présentant une large diversité de capacités trophiques mais également la mobilité la plus élevée, sont bien placés pour exploiter la forte productivité des estuaires (Haedrich, 1983).

Fig. 8 : Diagramme triangulaire montrant le lien entre la morphologie du corps et le mode de locomotion. Aux sommets du triangle sont représentés des exemples de poissons les plus spécialistes en estuaire et vers le centre les poissons plus généralistes. Schéma adapté aux espèces présentes dans les estuaires européens à partir de Wootton (1998).

Enfin, les poissons présents dans les écosystèmes estuariens présentent une grande diversité de cycles de vie. Dans les parties amont oligohalines, les poissons sont plutôt d'origine fluviale, alors qu'aux embouchures, les poissons sont marins. Les poissons d'origine fluviale ou marine séjournent en milieu estuarien le temps d'un stade de vie, d'une saison ou encore s'y aventurent de manière impromptue. D'autres y résident durant la totalité de leur cycle de vie : ce sont les poissons résidents. Une dernière catégorie de poissons sont les migrateurs amphihalins qui empruntent les estuaires pour passer des rivières aux océans, ou inversement. On distingue les poissons anadromes, ou potamotoques, qui effectuent leur croissance essentiellement en milieu marin et se reproduisent en eau douce, comme le saumon *Salmo salar*, des poissons catadromes, ou thalassotoques, qui, au contraire, croissent en eau douce et se reproduisent en milieu marin, telle que l'anguille *Anguilla anguilla*. Compte tenu de la diversité des cycles écologiques chez les poissons estuariens, il est préférable de parler d'*assemblage* de poissons plutôt que de communauté. Pour certains, le terme de *cortège* serait même plus approprié pour évoquer la succession des populations de poissons tout au long de l'année (Lobry, 2004).

1.2.3. La dépendance des poissons aux écosystèmes estuariens

Les écosystèmes estuariens ont des fonctions écologiques cruciales dans la dynamique de population de nombreux poissons. D'après une étude de Pihl *et al.* (2002) basée sur 26 estuaires européens, 38,6 % des espèces de poissons commercialisées utilisent les milieux estuariens à un moment donné de leur cycle de vie. Les espèces de poissons qui ont absolument besoin d'utiliser les estuaires pour accomplir leur cycle de vie sont qualifiées de dépendantes.

Les poissons migrateurs amphihalins sont clairement dépendants des estuaires, traversant obligatoirement les eaux saumâtres pour aller se reproduire (McDowall, 1988). Ray (2005) démontre la dépendance des espèces anadromes des familles Clupéidés et Salmonidés aux estuaires de la côte Est des États-Unis et de la mer de Béring, en soulignant leurs adaptations. Ces adaptations se positionnent à diverses échelles et incluent un cycle de vie complexe, une structure de métapopulation, une capacité d'osmorégulation très développée et une grande mobilité. Toutefois, tandis que certaines espèces amphihalines telles que le saumon ou la grande alose utilisent l'estuaire simplement comme un corridor, d'autres tels que l'alose feinte, l'anguille, le flet et le mulet porc peuvent séjourner à plus ou moins long terme en estuaire (Kottelat & Freyhof, 2007).

Les estuaires sont également des habitats essentiels pour les espèces résidentes comme le syngnathe aiguille *Syngnathus acus* et le gobie noir *Gobius niger*. Occasionnellement, les estuaires servent également d'aires de ponte pour des espèces d'eau douce, des espèces anadromes comme l'éperlan *Osmerus eperlanus* ou des espèces marines comme l'anchois *Engraulis encrasicolus* et le hareng atlantique *Clupea harengus harengus*. Cependant, contrairement aux espèces résidentes, ces dernières espèces ne sont pas *sensu stricto* dépendantes des estuaires.

Les systèmes estuariens servent temporairement de zones de nourricerie et d'alimentation pour de nombreuses espèces marines. On distingue les fonctions de nourricerie et d'alimentation dans le sens où la première est attribuée à la maturation des stades larvaires et juvéniles, leur alimentation et leur croissance, tandis que la deuxième est liée à l'alimentation des adultes seulement (Pihl *et al.*, 2002). Par exemple, certaines espèces marines comme la sole *Solea solea* et le bar *Dicentrarchus labrax* se reproduisent dans des frayères sur le plateau continental. Leurs larves migrent dans un premier temps passivement, entraînées par les courants océaniques et estuariens. Puis, leur déplacement est actif, en sélectionnant les courants de marée jusqu'aux zones de nourricerie estuariennes où les larves devenues juvéniles passent les premières années de leur vie (la fonction de nourricerie). Une fois matures, les nouveaux recrutés rejoignent le stock adulte

du plateau continental. Les poissons marins devenus adultes peuvent revenir s'alimenter en milieu estuarien le temps d'un cycle de marée, d'une journée ou d'une saison (la fonction d'alimentation). La distinction entre fonction de nourricerie et d'alimentation fait donc référence à un degré différent de dépendance de l'espèce vis-à-vis de l'habitat. La fonction d'alimentation s'apparente clairement à de l'opportunisme, les poissons adultes venant profiter de la forte productivité estuarienne de manière soit impromptue soit saisonnière. La fonction de nourricerie est par contre essentielle, car ayant un rôle critique dans la réalisation complète du cycle de vie d'une espèce marine donnée.

Néanmoins, plusieurs études (e.g. Haedrich, 1983 ; Claridge *et al.*, 1986 ; Lenanton & Potter, 1987 ; Potter *et al.*, 1990) mettent en évidence que très peu, voire aucune espèce marine utilise exclusivement les habitats estuariens pendant leur maturation. Les juvéniles se montrent en effet capable d'utiliser des habitats côtiers alternatifs tels que des baies ou criques marines plus ou moins abritées. De plus, d'après Hedgpeth (1982), le fait que les estuaires soient géologiquement éphémères induit que les espèces marines ne peuvent pas être strictement dépendantes de ces milieux pour leur survie dans les environnements côtiers à très long terme. De ce fait, Hedgpeth (1982) et Lenanton & Potter (1987) concluent que les espèces marines exploitant de préférence les nourriceries des estuaires devraient être qualifiées d'opportunistes plutôt que de dépendantes. Toutefois, la question de dépendance de ces espèces vis-à-vis des habitats estuariens reste non résolue (Ray, 2005). En effet, Potter *et al.* (1990) rapportent les résultats d'une série d'études réalisées dans les estuaires subtropicaux et tempérés d'Afrique du Sud : pour 128 espèces marines, les juvéniles étaient aussi bien présents dans les milieux estuariens que marins, pour 19, prédominants dans les estuaires, et pour 22, confinés aux estuaires. Ces 22 espèces devraient par conséquent être considérées dépendantes aux estuaires. De plus, bien souvent, le taux de croissance des juvéniles s'avère plus élevé en milieu estuarien que dans les habitats marins alternatifs (Lenanton & Potter, 1987). Selon Ray (1997), une espèce devrait être qualifiée de dépendante aux estuaires à partir de l'analyse de ses traits d'histoire de vie naturelle et de son risque de réduction, voire d'extinction, locale ou régionale en cas de disparition des estuaires. Dans ce contexte, il estime donc qu'un quart des espèces de poisson des provinces de Virginie et de Caroline (Etats-Unis) sont dépendantes aux estuaires.

1.2.4. Les poissons comme indicateur d'état écologique

Réagissant physiologiquement, biologiquement et écologiquement aux contraintes de leur environnement, les poissons intègrent l'effet d'un ou de multiples changements de

l'écosystème (Whitfield & Elliott, 2002 ; Harrison & Whitfield, 2004). Par exemple, l'éperlan et les salmonidés sont des espèces anadromes qui ont une forte demande en dioxygène et dont la disparition peut indiquer une détérioration de la qualité des eaux (Coates *et al.*, 2007). Aux Etats-Unis dans la baie de Cheesapeake, des modifications structurelles et fonctionnelles dans les communautés de poissons ont fait suite à des changements fondamentaux dans les régimes hydrologiques et sédimentaires de l'écosystème causés par la réduction massive des parcs à huîtres, qui constituaient à la fois d'importants filtreurs d'eau et un substrat dur (Ray, 1997). Par conséquent, l'état des populations de poissons peut refléter l'état de stress d'un système. Dès lors, en prenant en compte certains descripteurs des peuplements de poissons, il est possible de mettre en évidence des détériorations de la qualité des milieux. Les poissons sont ainsi considérés comme des éléments intégratifs et sont utilisés pour évaluer le statut écologique des écosystèmes estuariens (Whitfield & Elliott, 2002).

1.2.4.1. Avantages et inconvénients

Etudier la composante ichtyologique des écosystèmes présente de nombreux avantages (Whitfield & Elliott, 2002). Avant tout, les poissons sont relativement faciles à identifier et leur échantillonnage peut être non destructeur. Leur espérance de vie, relativement longue comparée aux autres groupes taxinomiques, leur permet d'intégrer des informations sur l'environnement plus longtemps (Whitfield & Elliott, 2002). De plus, les poissons présentent une grande diversité de types morphologiques, régimes alimentaires, cycles de vie, distributions verticales et comportements qui permettent de couvrir l'ensemble de la composante spatiale aquatique des estuaires susceptibles d'être impacté par les pressions anthropiques (Whitfield & Elliott, 2002). Les poissons sont fortement impliqués dans le lien entre les réseaux trophiques benthiques et pélagiques (Gibson *et al.*, 2000). Leur distribution spatiale et leurs attributs fonctionnels sont des témoins de l'état fonctionnel du système. Par exemple, la présence et l'abondance des poissons piscivores, prédateurs supérieurs dans les estuaires, sont des indicateurs de la stabilité du réseau trophique (Coates *et al.*, 2007). Par ailleurs, en tant que prédateurs supérieurs et de par les mécanismes de bioamplification le long des chaînes trophiques, les poissons intègrent plus de contaminants persistants que les niveaux trophiques inférieurs (Elliott *et al.*, 1988). Les poissons peuvent ainsi présenter des pathologies anatomiques externes évidentes dues à des polluants chimiques (Gibson *et al.*, 2000). De plus, des analyses en laboratoire permettent d'identifier les stress que subissent les poissons et les contaminants toxiques qui sont accumulés dans la chaîne trophique (Whitfield & Elliott, 2002). Enfin, les poissons ont

une forte valeur économique et emblématique auprès du public, ce qui peut faciliter la communication et aider au financement des programmes de conservation.

Néanmoins il existe quelques inconvénients relatifs à l'utilisation de ce type d'indicateur, notamment concernant leur échantillonnage. Chaque type d'engin de pêche cible de manière plus ou moins spécifique certains compartiments de la composante ichthyologique. Avant d'utiliser un indicateur poisson en routine, il est donc primordial de définir un protocole d'échantillonnage rigoureux et standardisé (Whitfield & Elliott, 2002). L'échantillonnage peut également être biaisé du fait de la mobilité des poissons et de leur temps de résidence en estuaire très variable (Gibson *et al.*, 2000). La caractérisation des assemblages nécessite donc un effort de pêche relativement important. Par ailleurs, les poissons ne sont pas toujours les meilleurs indicateurs d'une pollution, étant capable de la fuir en nageant ou ayant un seuil de tolérance plus élevé que d'autres formes de vie (Whitfield & Elliott, 2002). Des organismes de plus faible niveau trophique tel que le benthos sont susceptibles de signaler plus rapidement des problèmes de qualité des eaux (Gibson *et al.*, 2000). Toutefois, ces aspects négatifs sont le plus souvent valables pour tout autre programme de suivi biologique. Par conséquent, les désavantages que peut représenter un indicateur poisson sont largement dépassés par leurs avantages (Whitfield & Elliott, 2002). En outre, l'idée de la DCE est de développer une panoplie d'indicateurs pour évaluer l'état écologique : le diagnostic obtenu à partir des indicateurs poissons devra être confronté aux diagnostics obtenus à partir des autres compartiments biotiques.

1.2.4.2. Les indicateurs poissons

Les assemblages de poisson peuvent être décrits par un large panel d'attributs biologiques qualitatifs ou quantitatifs, qui sont également appelés métriques[1]. Certaines métriques peuvent s'avérer utile à un diagnostic environnemental dès lors qu'elles sont sensibles à un ou plusieurs stress environnementaux (Gibson *et al.*, 2000). Dans ce cas, une métrique peut alors être considérée comme un indicateur (Gibson *et al.*, 2000). Sa validation en tant que tel nécessite notamment la mise au point d'une grille d'interprétation qui permet d'appréhender l'effet qu'elle est supposée indiquer et d'un protocole qui détermine sa précision et sa justesse (Gibson *et al.*, 2000).

Généralement, un seul indicateur ne permet pas de refléter l'état global d'un système. En revanche, la combinaison de plusieurs indicateurs de manière pertinente en un indicateur dit multi-métrique, apparaît plus approprié (Brind'Amour & Lobry, 2009). Du fait du 'paradoxe de qualité estuarienne' (*cf.* § 1.1.4.2), plusieurs auteurs considèrent que les indices multi-métriques les plus robustes sont ceux qui combinent à la fois des indices structurels comme

[1] Un facteur mesurable qui représente un aspect structurel, fonctionnel ou autre des assemblages biologiques (Gibson *et al.*, 2000).

la composition taxonomique des communautés, l'équitabilité, les spectres de taille et d'âge, et des indices fonctionnels relatifs à, par exemple, la distribution d'abondance et de biomasse parmi des groupes fonctionnels, la diversité des fonctions écologiques, la complexité du réseau trophique (Harrison & Whitfield, 2004 ; Hooper *et al.*, 2005 ; Mouillot *et al.*, 2005 ; de Jonge *et al.*, 2006 ; Mouillot *et al.*, 2006 ; Elliott & Quintino, 2007).

De nombreux indicateurs d'état écologique basés sur les poissons ont déjà été développés. Whitfield & Elliott (2002) en répertorient certains qui évaluent le degré de dégradation d'un estuaire en comparant l'état des communautés observées à un état de référence : un indice de dégradation des communautés estuariennes (Ramm, 1988), un indice de l'état biologique des estuaires (Cooper *et al.*, 1994), un indice d'intégrité biotique estuarien (Deegan *et al.*, 1997), un indice de recrutement des poissons estuariens (Quinn *et al.*, 1999). Plus récemment, ont été élaborés, entre autres, un indice des communautés estuariennes de poissons (Harrison & Whitfield, 2004), un indice trophodynamique (Cury *et al.*, 2005), un indice de classification des poissons des milieux de transition (Coates *et al.*, 2007), un indice biotique estuarien basé sur les poissons (Breine *et al.*, 2007), un indice de la fonction de nourricerie des estuaires basé sur les espèces migratrices marines (Courrat *et al.*, 2009), un indice multi-métrique basé sur les poissons (Delpech *et al.*, 2010) et un indice biotique basé sur une sélection de métriques de poissons par zone haline (Breine *et al.*, 2010).

En général, et spécifiquement dans le cadre de la DCE, la mise en place de ces indicateurs nécessite une bonne connaissance des communautés de poissons dans un système de référence le moins dégradé possible.

1.2.4.3. Vers la détermination d'un référentiel

Au sens de la DCE, un référentiel décrit le statut des communautés biologiques en l'absence de pressions anthropiques en se basant normalement sur le statut de plusieurs sites de référence afin de prendre en compte la variabilité naturelle et l'incertitude stochastique (Gibson *et al.*, 2000). De même que les structures biologiques et les conditions environnementales, les conditions de référence peuvent être variables, notamment dans l'espace. C'est pourquoi, afin d'établir les conditions de référence dans les zones de transition des Etats-Unis, Gibson *et al.* (2000) suggèrent de classer dans un premier temps les systèmes estuariens en différents groupes par zones biogéographiques et selon leurs caractéristiques abiotiques les moins affectées par l'Homme. Suite à cette classification, des conditions de référence sont définies pour chacun des groupes d'estuaires en se basant sur l'état des communautés des sites les moins altérés par l'Homme. Ce type de typologie a déjà

été réalisé en Australie (Pease, 1999 ; Harris *et al.*, 2002), en Afrique du Sud (Harrison & Whitfield, 2006b) et aux Etats-Unis (Engle *et al.*, 2007).

Dans l'optique de la détermination d'un état de référence des assemblages de poissons, il apparaît indispensable de chercher à identifier et quantifier la part de variabilité dans ces assemblages due aux facteurs naturels. Mais, du fait du 'paradoxe de qualité estuarienne' (*cf.* § 1.1.4.2), la distinction entre stress naturels et stress anthropiques est délicate. Il existe cependant au moins deux méthodes pour tenter de définir cette part de variabilité naturelle, l'une utilisant de longues séries de données temporelles et la seconde, une série géographique, qui comprend un nombre important de sites à une échelle au moins régionale (Brind'Amour & Lobry, 2009). Cette seconde méthode est l'approche macroécologique.

En Europe, de nombreuses études ont déjà montré l'influence de facteurs locaux tels que la température (Marshall & Elliott, 1998 ; Araújo *et al.*, 1999 ; Power *et al.*, 2000b, 2002 ; Thiel *et al.*, 2003 ; Attrill & Power, 2004 ; Pombo *et al.*, 2005), la salinité (Marchand, 1993 ; Gibson, 1994 ; Maes *et al.*, 1998b ; Marshall & Elliott, 1998 ; Araújo *et al.*, 1999 ; Thiel & Potter, 2001 ; Power *et al.*, 2002 ; Thiel *et al.*, 2003 ; Hampel *et al.*, 2005 ; Pombo *et al.*, 2005), le dioxygène dissous (Maes *et al.*, 1998b ; Marshall & Elliott, 1998 ; Araújo *et al.*, 1999 ; Power *et al.*, 2000a) et la turbidité (Blaber & Blaber, 1980 ; Marchand, 1993 ; Maes *et al.*, 1998a ; Gonzàlez-Ortegòn *et al.*, 2010) sur la structure de l'ichtyofaune estuarienne. Toutefois, la plupart de ces études s'intéressent le plus souvent à une zone estuarienne restreinte (Martino & Able, 2003) ou à un seul ou deux (Thiel *et al.*, 2003) estuaires.

➔ *Cette thèse constitue à ma connaissance le premier travail sur l'influence des facteurs environnementaux sur les assemblages de poissons qui se situe à l'échelle européenne. Une échelle aussi large permet d'appréhender l'influence de facteurs régionaux qui ne peuvent pas être mis en évidence par les études plus locales. En ceci, elle complète les travaux déjà réalisés et offre une perspective de changement d'échelle.*

1.3. L'ETUDE DES ASSEMBLAGES BIOLOGIQUES A LARGE ECHELLE, GENERALITES ET CONCEPTS D'ECOLOGIE.

En bref…

En se plaçant à de larges échelles, l'approche macroécologique compare des attributs biologiques entre un nombre important de sites, afin de mettre en évidence des patrons de distributions. Ces patrons émergeants peuvent être expliqués par de multiples processus à diverses échelles. Parmi les théories appliquées en macroécologie, on trouve le concept de niche écologique, la théorie neutre et la théorie des filtres environnementaux. Cette dernière théorie formalise la composition d'un assemblage biologique comme le résultat d'un filtrage environnemental hiérarchisé, qui sélectionne uniquement les espèces possédant les traits biologiques et écologiques spécifiquement adaptés aux contraintes environnementales du milieu. En se basant sur ce concept, l'effet de différentes variables environnementales sur la distribution de certains attributs des assemblages de poissons estuariens sera testé dans ce travail de thèse à une échelle européenne.

La macroécologie est avant tout une comparaison écologique à une large échelle géographique. Avant de décrire plus en détails en quoi consiste l'approche macroécologique, voyons comment il est possible de caractériser les assemblages biologiques à une macro-échelle, c'est-à-dire à une large échelle.

1.3.1. La caractérisation des assemblages biologiques

La caractérisation des assemblages biologiques a pour objectif de déterminer l'organisation des peuplements[1], et plus particulièrement d'identifier et de quantifier les facteurs ou forces qui structurent un peuplement. Cette caractérisation est basée sur la description des communautés à l'aide d'attributs qui permettent de capter à différents degrés leur structure et leur fonctionnement. Il existe plusieurs types d'attributs, qualitatifs ou quantitatifs, qui sont basés (Elliott *et al.*, 2007) :

- soit sur l'identification et le comptage des entités taxinomiques (c.-à-d. familles, genres, espèces, *etc.*) présentes dans un milieu donné ;
- soit sur le spectre de taille, et donc d'âge, ou de biomasse des individus récoltés (Mouillot *et al.*, 2006) ;

[1] Ensemble des populations des espèces occupant le même habitat.

- soit sur des attributs fonctionnels, c.-à-d. traits morphologiques importants pour l'acquisition des ressources, guilde trophique, *etc.*, associés aux organismes répertoriés.

Le choix des attributs dépend en partie de l'échelle de l'étude. Par exemple, la comparaison des compositions spécifiques de deux communautés reste valable tant que ces communautés font partie d'une même région biogéographique et d'un même type d'habitat (Simberloff & Dayan, 1991). En revanche, à une plus large échelle, l'utilisation des attributs fonctionnels apparaît plus appropriée, car elle permet la mise en évidence de traits de fonctionnement similaires entre deux communautés qui ne sont pas constituées des mêmes espèces. Les attributs fonctionnels, plutôt que les attributs taxinomiques, présentent également l'avantage d'être plus informatifs sur la structure interne et hiérarchique des communautés et de réduire significativement le degré de complexité des écosystèmes tout en explicitant le sens écologique (Garrison & Link, 2000).

1.3.1.1. 'Guilde' *vs.* 'groupe fonctionnel'

Le terme de 'guilde', suggéré par Root (1967), désigne un groupe d'espèces permanent ou temporaire qui exploitent une même ressource de la même manière. Une guilde regroupe donc des espèces compétitives sympatriques[1] qui sont censés interagir plus fortement que des membres appartenant à différentes guildes. Les espèces sont classées dans des guildes selon certains attributs fonctionnels qui ne tiennent théoriquement pas compte des relations taxinomiques. Néanmoins, les guildes sont souvent composées d'espèces étroitement apparentées, celles-ci ayant fréquemment en commun des traits d'histoire de vie et des adaptations à des ressources similaires (Blondel, 2003).
Le terme de 'groupe fonctionnel', utilisé en premier par Cummins (1974), définit l'ensemble des espèces, dites écologiquement équivalentes, qui jouent un rôle similaire ou comparable dans une communauté.

Les deux termes, 'guilde' et 'groupe fonctionnel', sont souvent employés en tant que synonymes (Simberloff & Dayan, 1991), bien qu'ils soient nuancés (Blondel, 2003). En effet, la 'guilde' fait référence aux mécanismes par lesquels les espèces partagent une ressource (c.-à-d. nourriture ou habitat) dans un contexte compétitif (Blondel, 2003). La guilde est ainsi un descripteur structurel des communautés qui permet de mieux appréhender dans un contexte évolutif les mécanismes de coexistence. En revanche, le 'groupe fonctionnel' traite la manière dont une ressource ou une autre composante écologique est utilisée par différentes espèces pour fournir un service ou une fonction d'écosystème spécifique (p. ex. cycles biogéochimiques, acquisition et stockage de ressources, bioturbation, structuration et

[1] Non isolées géographiquement.

perturbation d'écosystèmes, *etc.*). Le 'groupe fonctionnel' concerne donc les processus à l'échelle de l'écosystème et permet de souligner des redondances entre espèces impliquées dans les mêmes processus (Blondel, 2003). Autrement dit, lorsque la diminution de certaines espèces est compensée par l'augmentation d'autres partageant les mêmes attributs fonctionnels, aucune altération n'apparaît dans les fonctions écologiques du système (Ray, 1997). Finalement, un même groupe d'espèces peut être considéré comme une 'guilde' ou un 'groupe fonctionnel' selon la question posée. Par exemple, des poissons qui se nourrissent de détritus font partie de la même guilde des détritivores, mais font également partie du même groupe fonctionnel en participant au processus de recyclage de la matière organique.

1.3.1.2. Le paradigme de convergence

Le paradigme de convergence postule que les guildes et les groupes fonctionnels se retrouvent dans les habitats similaires mais non connectés, dans différentes régions et à différentes échelles temporelles, quelle que soit la phylogénie des espèces en présence (Cody & Mooney, 1978 ; Blondel, 2003). Cette théorie est basée sur la mise en évidence de structures parallèles dans des communautés allopatriques[1] avec des réponses phénotypiques similaires pour des conditions environnementales similaires. Par exemple, Ibañez *et al.* (2009) montrent des convergences dans les patrons de richesse spécifique et de structure trophique des assemblages de poissons le long des rivières sur quatre continents différents (Europe, Amérique du Nord, Afrique et Amérique du Sud) et dans deux zones climatiques différentes (tempérée et tropicale). De la tête de rivière vers l'aval, la richesse spécifique et la proportion des omnivores augmentent alors que la proportion des invertivores décroît. De telles convergences évoquent l'importance de l'environnement en tant que force de sélection naturelle, les contraintes phylogénétiques et le nombre limité de solutions adaptives pour des conditions environnementales données (Cody & Mooney, 1978).

➔ *Dans cette thèse, l'utilisation d'attributs fonctionnels pour caractériser les espèces de poissons identifiées nous permettra d'observer s'il existe des similitudes dans la structure d'assemblages de poissons estuariens biogéographiquement disjoints.*

[1] Isolées géographiquement.

1.3.2. La macroécologie

« Each place on earth is […] distinctive and is inhabited by a particular assemblage of species. On the other hand, quantitative approaches have […] revealed tantalizingly general patterns that appear to reflect the operation of natural laws that govern the organization of the ecological world.»

Brown & Maurer, 1989.

1.3.2.1. Définition et méthodologie

La macroécologie vise à mieux comprendre les relations entre les organismes vivants et leur environnement, avec la particularité de se placer à de larges échelles spatiales et/ou temporelles. La macroécologie connaît, depuis une vingtaine d'années, un essor lié notamment aux problématiques de biologie de la conservation (Gaston & Blackburn, 1999). En effet, les activités anthropiques sont aujourd'hui reconnues comme ayant des impacts sans précédent sur l'histoire de la vie sur Terre et comme constituant une menace pour la survie d'un grand nombre d'espèces (Brown, 1995 ; Tilman, 2000). Selon certains auteurs, nous serions en train de vivre la sixième extinction massive des espèces connue sous le nom d'extinction de l'Holocène (Leakey & Lewin, 1996). Les impacts anthropiques à large échelle notamment engendrés par l'accroissement de la population humaine et par le changement climatique global se traduisent principalement par la contraction de l'aire de répartition de certaines espèces, par le déclin de leurs populations voire leur extinction et par l'invasion de nouvelles espèces et des épidémies (Brown, 1995). Ces problèmes environnementaux nécessitent le développement de stratégies de conservation et de gestion durable des écosystèmes à large échelle (Brown, 1995 ; Gaston & Blackburn, 1999). Dans ce contexte, l'approche macroécologique constitue un outil précieux pour identifier, par exemple, les espèces en danger critique d'extinction à protéger en priorité, les habitats essentiels à la réalisation complète de leur cycle biologique ou encore les zones à très haute biodiversité à préserver.

L'approche macroécologique intègre des éléments de différentes disciplines scientifiques comme l'écologie, la biogéographie, la paléobiologie, la macroévolution et les sciences de la Terre (Brown & Maurer, 1989 ; Kent, 2005). Contrairement à la plupart des recherches en écologie, qui se fondent en général sur l'observation et la réplication de manipulations expérimentales à micro-échelles, l'approche macroécologique utilise une méthodologie statistique comparative non-expérimentale (Brown, 1995). En revanche, la macroécologie se rapproche de la biogéographie, de la paléobiologie et de la macroévolution en étudiant à de très larges échelles les processus de spéciation[1], d'extinction, d'expansion et de contraction d'aire de distribution des espèces (Brown, 1995).

[1] Processus évolutif, dirigé par la sélection naturelle et la dérive génétique, engendrant l'apparition de nouvelles espèces à partir d'une espèce d'origine, le plus souvent facilité par l'isolement géographique.

La macroécologie et les études écologiques à micro-échelles sont complémentaires pour comprendre la complexité des écosystèmes, laquelle dépend de processus multi-scalaires aussi bien microscopiques que macroscopiques (Brown, 1995 ; Gaston & Blackburn, 1999 ; Blackburn, 2004). Selon ces auteurs, l'approche microscopique, ou réductionniste, consiste à réduire la complexité d'un système en le décomposant en éléments distinctifs (c.-à-d. habitats, espèces, individus, *etc.*), qui sont ensuite étudiés un par un. Cependant, connaissant la nature et les interactions des éléments, il n'est pas toujours possible de reconstituer les propriétés émergentes du système (Gaston & Blackburn, 1999). Par conséquent, les résultats de ces études réductionnistes ne peuvent pas toujours être extrapolés valablement à plus grande échelle, régionale ou globale. A l'opposé, l'approche macroécologique, ou holistique, s'intéresse à la composition, la structure et la dynamique de systèmes écologiques dans leur ensemble. Cette démarche est qualifiée de « top-down » (Gaston & Blackburn, 1999), cherchant à caractériser les systèmes à partir d'un large point de vue et à se focaliser sur les propriétés émergentes, sans tenir compte des processus à plus petite échelle (Brown, 1995). Plus concrètement, la macroécologie est basée sur l'analyse des distributions statistiques de variables parmi un nombre élevé d'entités écologiques analogues (Brown, 1995). Ces entités écologiques peuvent être assimilées, par exemple, aux individus d'une population spécifique ou aux espèces d'une communauté locale ou de régions plus larges. Les variables associées aux entités peuvent être représentées par des attributs relatifs au nombre d'espèces ou à l'abondance des individus, par des traits morphologiques, tels que la longueur totale, par des traits d'histoire de vie, tels que l'âge à maturité ou l'espérance de vie, et par des traits fonctionnels, tels que le régime trophique.

L'approche macroécologique se déroule en deux étapes principales:

a) Identification du patron émergeant

Une première étape revient à caractériser la forme et les limites de la courbe qui s'ajuste le mieux aux données observées et ainsi à identifier un modèle ou patron de variation émergent. Par exemple, on peut tester si la distribution en abondance des espèces de poissons en fonction de la latitude suit une loi normale (*cf.* chapitre 6). D'un point de vue statistique, plus le nombre d'entités est élevé, plus le patron identifié est robuste. Selon Brown (1995), il est recommandé de disposer d'échantillons de cent à mille entités. Ces analyses nécessitent donc un large échantillonnage et par conséquent de larges échelles de travail : spatialement, de la région à la biosphère et temporellement, de la décennie au millénaire (Brown & Maurer, 1989).

Comme dans toutes les disciplines scientifiques, la qualité des données est requise en macroécologie. Cependant, lorsque la zone d'étude couvre une surface géographique

importante (par exemple, un gradient latitudinal de plus de 20° dans notre étude), cela implique généralement de travailler sur des métadonnées collectées au travers de multiples sources : des bases de données nationales ou internationales, la bibliographie scientifique, des rapports de recensement archivés, des communications personnelles, *etc.* Cette diversité de sources signifie l'intervention de multiples observateurs, et par conséquent, une grande variabilité dans la qualité des données, dans leur contenu et dans les protocoles d'échantillonnage mis en œuvre (Blackburn & Gaston, 1998 ; Blackburn, 2004 ; Kent, 2005). Toutefois, plusieurs études soulignent que l'approche reste robuste. Par exemple, en comparant différentes sources de données, Mathias *et al.* (2004) montrent que les modèles macroécologiques construits pour des perroquets vivant en Amérique du Sud sont relativement peu affectés par l'hétérogénéité dans la qualité des données.

Le terme '*macroécologie*' est relativement récent, employé pour la première fois en 1989 par Brown & Maurer. Néanmoins, des modèles macroécologiques maintenant largement diffusés auprès de la communauté scientifique ont été découverts bien avant, par exemple :

- la relation aire-espèces d'Arrhenius (1921) $S=cA^z$, où S représente le nombre d'espèces, A, la surface et c et z, des constantes à ajuster. Cette équation peut être assimilée à une courbe de type logarithmique qui évoque l'augmentation du nombre d'espèces avec l'accroissement de la surface, jusqu'à une valeur maximale du nombre d'espèces observée pour l'ensemble de la biosphère ;
- la distribution de type log-normale de la surface de répartition géographique d'un ensemble d'espèces (Willis, 1922) : la plupart des espèces ont une distribution spatiale relativement restreinte et seulement quelques unes sont largement distribuées ;
- la distribution de type log-normale de l'abondance des espèces (Fisher *et al.*, 1943 ; Preston, 1948 ; MacArthur, 1957, 1960 ; Preston, 1962), qui traduit le fait que, le plus souvent, une communauté se compose d'une forte proportion d'espèces rares (c.-à-d. espèces représentées par très peu d'individus dans un échantillon) et de quelques espèces à l'inverse très abondantes ;

b) Détermination des mécanismes sous-jacents au patron

Dans un deuxième temps, la macroécologie cherche à comprendre et à déterminer le ou les mécanismes qui pourraient être à l'origine des patrons émergeants, c.-à-d. des variations observées d'abondance, de taille, de distribution ou de diversité des organismes. Gaston & Blackburn (1999) suggèrent que les modèles macroécologiques ne résultent probablement pas d'une seule explication générale, mais plutôt de l'interaction de divers mécanismes. L'enjeu n'est donc pas seulement d'identifier quels mécanismes contribuent

significativement au modèle observé, mais également de déterminer leur importance relative les uns par rapport aux autres (Gaston & Blackburn, 1999). Les mécanismes peuvent être de différentes natures : stochastiques, énergétiques ou phylogéniques faisant intervenir les processus de spéciation et d'extinction, la dynamique de population et les contraintes liées aux niches écologiques (*cf.* ci-après 1.3.2.2., Gaston & Blackburn, 1999).

Une des critiques de l'approche macroécologique est qu'elle ne permet pas de valider les mécanismes mis en jeu à partir de manipulations expérimentales répétées (Gaston & Blackburn, 1999). Cependant, les manipulations expérimentales ne sont pas le seul moyen de trancher entre plusieurs hypothèses. Les expériences 'grandeur nature' (Blackburn, 2004 ; McGill *et al.*, 2007) offrent l'opportunité de tester les conséquences de certaines modifications sur les systèmes (Blackburn, 2004). Ces expériences font référence à des changements dans les systèmes dus à des perturbations naturelles, tels que les sécheresses, les éruptions volcaniques ou les colonisations naturelles, ou à des activités anthropiques, comme la pollution d'une rivière, l'introduction de nouvelles espèces ou les changements dans la composition atmosphérique. La distinction entre plusieurs hypothèses alternatives peut également bénéficier de modèles mathématiques explicatifs qui génèrent des tests d'hypothèses (Brown, 1995 ; McGill *et al.*, 2006). Chacune des hypothèses macroécologiques est testée contre une hypothèse nulle clairement formulée, afin de conclure si elle constitue un meilleur prédicteur du modèle que, dans la plupart des cas, le hasard (Blackburn, 2004 ; McGill *et al.*, 2006). Les hypothèses retenues sont ensuite comparées et testées deux à deux dans le but de sélectionner la ou les théories les plus tangibles (McGill *et al.*, 2006).

Une des principales difficultés auxquelles sont confrontés les macroécologistes réside dans les artefacts, qui peuvent être liés, par exemple, à la fenêtre d'échantillonnage, à des différences dans la densité des échantillons ou à des contraintes extrinsèques aux systèmes écologiques, telles qu'une barrière limitant à certaines espèces l'accès à un habitat favorable (Blackburn & Gaston, 1998).

1.3.2.2. Les principales théories appliquées en macroécologie

La composition des assemblages d'espèces varient dans l'espace et dans le temps, à la fois à macro- et à micro-échelle. Les théories présentées ci-dessous constituent les principaux axes dans la recherche des lois qui régissent l'évolution de la composition de ces assemblages. La théorie neutre, présentée en annexe B, fait partie de ces principaux axes mais n'a pas été directement considérée dans ce travail de thèse.

❑ *Le concept de niche écologique*

A l'origine, le concept de niche a été défini sous deux angles distincts, mais complémentaires selon Leibold (1995) : le premier décrivant les besoins environnementaux d'une espèce (la niche-habitat, Grinnell, 1917 ; Hutchinson, 1957), et le second, s'intéressant aux impacts qu'une espèce a sur son environnement (la niche-fonction, Elton, 1927 ; MacArthur & Levins, 1967). Tout d'abord, Grinnell (1917) introduit la notion de niche-habitat, en insistant sur la dépendance d'une espèce vis-à-vis d'une multitude de conditions environnementales, entraînant une délimitation de ses zones d'habitat et plus avant de sa distribution géographique. Cette définition rejoint le concept de niche fondamentale d'Hutchinson (1957), où la niche est assimilée à un 'hypervolume' multidimensionnel décrivant l'ensemble des variables abiotiques et biotiques nécessaires à la survie et à la reproduction d'un individu et ainsi au maintien d'une population. De son côté, Elton (1927), suivi de MacArthur & Levins (1967), introduit la notion de niche-fonction, en considérant les effets à court terme qu'une espèce a sur son environnement, en tant que consommatrice de ressources et en tant que ressource elle-même pour les niveaux trophiques supérieurs. Pour Grinnell (1917) et Elton (1927), la niche constitue un cadre environnemental que plusieurs espèces, ayant des besoins similaires, peuvent partager. Pour Hutchinson (1957), au contraire, ce concept s'attribue à l'espèce elle-même : chaque espèce possède ses propres caractéristiques écologiques et, en soi, sa propre niche.

Le concept de niche d'Hutchinson (1957) souligne implicitement deux principes de biologie des populations (Brown, 1995). Le premier est que la croissance des populations est limitée en nombre et dans l'espace par les conditions abiotiques, les interactions avec les autres espèces ou les effets de densité-dépendance intra-spécifique. Le second est fondé sur le principe d'exclusion compétitive (Gause, 1934) ; il souligne que seules les espèces ayant des besoins différents pourront coexister dans un même environnement (MacArthur, 1984). En définitive, une espèce n'occupera pas la totalité de l'espace où les conditions environnementales lui sont favorables, c.-à-d. sa niche fondamentale (Fig. 9A), mais seulement les portions où elle est compétitive : sa niche réalisée (Fig. 9B).

La délimitation de la niche réalisée est en réalité sensiblement plus complexe. Elle ne s'explique pas seulement par la compétition interspécifique mais également par l'hétérogénéité des habitats et la dispersion des individus. Ces deux composantes intègrent deux concepts associés aux métapopulations[1]: les dynamiques source-puits et la limitation par dispersion (Pulliam, 1988, 2000). Contrairement aux habitats *'source'*, les habitats *'puits'*

[1]Ensemble de populations d'une même espèce réparties dans l'espace, entre lesquelles il existe des échanges plus ou moins réguliers et importants d'individus.

ne disposent pas, par définition, des conditions favorables à la réalisation complète du cycle de vie d'une espèce. Néanmoins, les individus d'une espèce peuvent y être présents en abondance du fait d'un taux d'immigration constant à partir des habitats sources à proximité (Fig. 9C, Pulliam, 1988). Ainsi, la distribution d'une espèce ne se borne pas forcément à la zone réunissant les conditions pour lesquelles le taux de natalité équivaut ou excède le taux de mortalité (Pulliam, 2000). Par ailleurs, la théorie des métapopulations stipule que des populations disparaissent fréquemment localement, si bien que seule une portion des habitats favorables est réellement occupée. En cas de limitation par dispersion, les individus ne parviennent pas toujours à atteindre, et donc à coloniser, ces habitats favorables où ils demeurent par conséquent absents (Fig. 9D, Pulliam, 2000).

Fig. 9 : Quatre conceptions de la relation entre niche et distribution des espèces. Dans chaque schéma, l'ellipse en trait plein désigne la niche fondamentale d'Hutchinson, c'est-à-dire la combinaison des facteurs abiotiques *e1* et *e2* favorable à la survie et à la reproduction d'une espèce donnée. Les croix indiquent la présence de l'espèce dans l'habitat caractérisé par des valeurs particulières de *e1* et *e2*, tandis que les ronds, similairement, indiquent leur absence. (A) Selon Grinnell (1917), une espèce sera présente partout et seulement là où les conditions environnementales lui sont favorables. (B) Hutchinson postule qu'une espèce sera absente des portions de sa niche fondamentale qui sont utilisées par un compétiteur dominant (ellipse en pointillés). (C) D'après la théorie source-puits, une espèce peut être présente dans une zone puits. (D) Les dynamiques des métapopulations et la limite par dispersion postulent qu'une espèce sera fréquemment absente d'un habitat favorable à cause des phénomènes d'extinction locale et du temps nécessaire à la recolonisation de ces endroits favorables (d'après Pulliam, 2000).

❑ *Implications du concept de niche en biogéographie*

Partant du point de vue d'Hutchinson (1957), selon lequel la niche est un attribut de l'espèce, la niche est un concept dynamique qui varie dans le temps et l'espace en même temps que les conditions environnementales changent et que l'espèce évolue (Brown, 1995).

Chacune des variables associées à la niche représente un agent de sélection naturelle. Chaque changement héréditaire qui favorise la survie et la reproduction de l'espèce engendrera une proportion grandissante du génotype 'avantageux' dans les générations suivantes. Le concept de niche permet ainsi de formaliser la relation entre les agents environnementaux de sélection et les microévolutions adaptatives. Par suite, Brown (1995) montre que ce concept permet de mieux appréhender le rôle des processus écologiques à plus long terme, notamment en biogéographie.

La distribution géographique d'une espèce est limitée dans l'espace par des 'barrières', c.-à-d. des conditions écologiques non favorables à la dispersion des individus. L'absence d'une espèce dans des habitats *a priori* favorables témoigne donc de la présence, ancienne ou actuelle, d'une barrière de nature géologique, climatique ou océanique. De la même manière, la présence d'une richesse spécifique élevée dans de petites zones locales indique à la fois que les conditions présentes satisfont les besoins différents de multiples espèces et que les conditions passées ont permis l'accumulation de ces espèces de par une succession de colonisations et de spéciations. Dans les deux cas, les limites de distribution et les patrons géographiques de diversité reflètent les variations de l'environnement abiotique. Les interactions biotiques comme la compétition ou la prédation sont des facteurs limitants à l'échelle locale, mais ce sont les variables abiotiques, par exemple, relatives à la géologie, au climat ou aux courants océaniques, qui sont majoritairement déterminantes pour expliquer la distribution actuelle de la vie sur Terre (Brown, 1995).

❑ *Les règles d'assemblage et la théorie des filtres environnementaux*

Fondées sur le concept de niche écologique, les règles d'assemblage (*assembly rules*) formalisées par Diamond (1975) postulent que la présence et l'abondance d'un taxon sont déterminées par la disponibilité des ressources et par la présence et l'abondance d'un ou plusieurs autres taxons avec lesquels il interagit et notamment ceux avec lesquels il est en compétition pour une ressource limitée. Par conséquent, les communautés tendent à être caractérisées par des attributs taxinomiques[1] ou écologiques non aléatoires, du fait de restrictions généralisées à la coexistence inter-espèces (Brown, 1995 ; Diaz *et al.*, 1998).

Plus que les interactions entre les organismes, Keddy (1992) insiste sur l'influence de l'environnement dans sa globalité comme force de sélection. Selon lui, les règles d'assemblage s'assimilent à un processus de filtrage environnemental qui entraîne la sélection d'un groupe particulier d'espèces à partir du pool d'espèces régional ; c'est la théorie des filtres environnementaux. Les espèces ainsi sélectionnées possèdent les traits biologiques et écologiques spécifiques qui leur permettent de persister lorsqu'elles sont

[1] Qui a trait à la classification des organismes vivants. En référence au Petit Robert, le terme 'taxinomie' est utilisé dans ce manuscrit, mais son synonyme 'taxonomie' s'emploie également.

soumises aux contraintes environnementales d'un milieu donné. Les filtres environnementaux sont très divers - p. ex. les conditions climatiques, les régimes de perturbations ou les interactions biotiques - et ils sont hiérarchisés. Par exemple, seules les espèces (ou plus spécifiquement leurs traits fonctionnels) viables sous les conditions environnementales prédominantes, puis sous le régime de perturbations dominant, seront ensuite soumises à la sélection par les interactions avec les autres organismes (Poff, 1997 ; Diaz *et al.*, 1998). En soit, les règles d'assemblage cherchent d'abord à définir quels sont les facteurs sélectifs et sur quels traits ils agissent, puis à prédire la présence et l'abondance de traits fonctionnels, et au mieux, d'une espèce, dans un habitat donné (Keddy, 1992).

➔ *Le concept central retenu dans notre étude est celui des règles d'assemblages et plus précisément la théorie des filtres environnementaux de Keddy (1992). La figure ci-dessous résume l'ensemble des facteurs abiotiques ou biotiques susceptibles d'expliquer la composition en espèces de poissons qui résident dans les estuaires tidaux. L'influence de ces 'filtres' sur la structure des assemblages de poissons constitue l'objectif principal de cette thèse.*

Fig. 10 : Modèle conceptuel des facteurs susceptibles d'influencer la mise en place et le maintien des assemblages de poissons qui résident dans les estuaires tidaux en termes de diversité et d'abondance. Ce modèle illustre les effets des filtres environnementaux (listés à droite) sur la structure des

communautés à différentes échelles spatio-temporelles. *Il convient de noter que les caractéristiques hydromorphologiques de l'estuaire dépendent, en amont, des caractéristiques du bassin versant et, en aval, de l'influence marine (cf. § 2.1., inspiré de Tonn *et al.*, 1990 ; Barbault, 1993).

1.3.3. Synthèse des études des assemblages de poissons estuariens à large échelle

Une analyse approfondie de la bibliographie présentée Tableau 1 montre que, depuis les années 1990, des études sur la structuration des assemblages de poissons associés à des systèmes de type estuarien sont réalisées à de larges échelles en Australie, aux Etats-Unis, en Europe, en Afrique du Sud, au Brésil et en Méditerranée. En comparant un nombre important de sites, ces analyses suggèrent ou mettent en évidence des relations entre l'environnement abiotique naturel et des attributs des assemblages de poissons. Ces études soulignent en particularité l'importance de la configuration de l'embouchure, de la taille du système, du gradient de salinité et de la zone biogéographique pour expliquer la structure des assemblages de poissons. En identifiant une part de la variabilité naturelle associée aux assemblages de poissons, ces études constituent une première étape dans la mise en place de méthodologies pour évaluer la qualité des milieux estuariens (Edgar *et al.*, 2000 ; Harrison & Whitfield, 2006a).

➔ *En Europe, avant cette thèse, les assemblages de poissons estuariens de la façade Atlantique n'avaient pas encore été analysés à la fois en termes de présence-absence, de densité, d'un point de vue global et par groupe fonctionnel, à une échelle spatiale aussi large. De plus, les relations mises en évidence entre les facteurs environnementaux et les attributs de l'ichtyofaune étaient jusqu'alors restés au stade d'hypothèses (Elliott & Dewailly, 1995). En proposant d'étudier de manière quantitative les relations entre facteurs abiotiques et structure des assemblages, cette étude complète les observations recensées à des échelles différentes par Pihl et al. (2002) et Elliott & Dewailly (1995) de manière qualitative. En outre, par rapport à ces deux travaux, l'analyse se base sur un ensemble de données plus homogène issu de campagnes scientifiques.*

Tableau 1 : Liste d'études des assemblages de poissons estuariens réalisées à large échelle dans le monde et mettant en évidence des influences de l'environnement naturel sur la structure de ces assemblages.

Référence	Région	Nombre d'estuaires	Typologie des estuaires	Climat	Type des données de pêche	Attribut des assemblages de poisson	Variable(s) naturelle(s) explicative(s)
Potter *et al.* (1990)	Ouest de l'Australie et Afrique du Sud	37	Estuaires ouverts en permanence ou saisonnièrement, lagons	Tempéré	Données quantitatives et semi-quantitatives à partir de la bibliographie, senne de plage et filet maillant,	Composition taxinomique, richesse spécifique et fonctionnelle	Hypothèses : permanence de la connexion avec l'environnement marin, hydrodynamisme
Monaco *et al.* (1992)	Côte Ouest des Etats-Unis	28	Estuaires, estuaires de rivières, estuaires marins et fjords	Tempéré	Données de présence-absence à partir de la bibliographie et d'avis d'experts	Nombre d'espèces de poisson	La profondeur à l'embouchure et la surface en eaux polyhalines
Elliott & Dewailly (1995)	Côte Atlantique Européenne	17	Estuaires	Tempéré	Données de présence-absence et semi-quantitatives à partir de la bibliographie	Richesses spécifique et fonctionnelle	Hypothèses: taille du système et régions biogéographiques
Pease (1999)	Sud-Est de l'Australie	53	Lagons, estuaires barrés, vallées immergées	Subtropical à tempéré	Données commerciales, multi-engins, 1991-1995	Captures par taxon et richesse de taxons de poisson	Intensité d'échantillonnage, permanence de la connexion avec l'environnement marin, taille de l'estuaire, latitude
Edgar *et al.* (1999)	Tasmanie	65	Vallées immergées, estuaires de rivière, estuaires ouverts en permanence ou saisonnièrement, lagons, traits de côte progradé	Tempéré	Données scientifiques, senne de plage, 1977-1979	Composition taxinomique et nombre d'espèces	Salinité, présence d'herbiers, présence d'une barre à l'embouchure, latitude
Araùjo & Costa de Azevedo (2001)	Sud-Est du Brésil	24	Baies, lagons, estuaires, zones côtières	Tropical à subtropical	Données de présence-absence à partir de la bibliographie	Nombre d'espèces de poisson	Surface de la zone échantillonnée
Pihl *et al. (2002)*	Europe	26	Estuaires	Boréal, tempéré, méditerranéen	Données hétérogènes d'origine scientifique, commerciale, de la littérature grise et d'experts locaux	Richesse spécifique et fonctionnelle par type d'habitat estuarien	Classement des types d'habitats : substrats subtidaux mous > herbiers > substrats subtidaux rocheux > substrats intertidaux mous.
Ley, (2005)	Nord-Est de l'Australie	11	Estuaires dominés par la marée ou par les vagues	Tropical	Données scientifiques, filet maillant, saisons sèche et humide, février et juin 1996, mars et juillet 1998 et 1999	Diversité en familles Captures par unité de surface (CPUE) par famille	Largeur à l'embouchure, substrat et couverture en mangroves Précipitations annuelles, salinité, élévation autour de l'embouchure, couverture en mangroves, statut écologique, surface du bassin versant
Harrison & Whitfield, (2006b ; 2006c)	Afrique du Sud	190	Estuaires le plus souvent ouverts, lagons	Subtropical à tempéré	Données scientifiques, senne de plage et filet maillant, saisons printemps et été, 1993-1999	Composition taxinomique et nombres d'espèces	Permanence de la connexion avec l'environnement marin, salinité et température
Franco *et al.* (2008b)	Méditerranée	19	Lagons	Méditerranéen	Données de présence-absence à partir de la bibliographie	Richesses spécifique et fonctionnelle	Surface du lagon, hétérogénéité des habitats, salinité, latitude

1.4. OBJECTIFS & PLAN DE LA THESE

Cette thèse vise à déterminer la part de variabilité dans l'ichtyofaune estuarienne liée à des gradients abiotiques à partir d'une approche macroécologique. Ce travail se focalise sur les systèmes estuariens de la côte Atlantique européenne, du Portugal à l'Ecosse (Fig. 11). Ces estuaires ont pour principales caractéristiques d'être d'anciennes vallées inondées, ouverts en permanence et influencés par la marée (Elliott & McLusky, 2002). Ce travail se distingue, par ailleurs, des études à large échelle précédemment évoquées (Tableau 1) de par la source de ses données de pêche, qui sont collectées auprès de différents partenaires européens dans le cadre de la DCE. La compilation de ces données scientifiques fournit une riche base de travail (*cf.* chapitre 2) pour étudier la structure des assemblages de poissons estuariens sous différents angles qualitatifs (*cf.* chapitre 3), quantitatifs et fonctionnels (*cf.* chapitre 4).

Fig. 11 : Localisation (représentée par des pastilles) des estuaires européens de la région boréale-atlantique (Elliott & Hemingway, 2002) étudiés dans ce travail de thèse, projetés sur une vue satellite de l'Europe (ESRI). Le dégradé de bleus, du clair au foncé, indique la bathymétrie croissante des fonds marins (GEBCO, 2003).

Ce travail de thèse s'inscrit donc dans la vaste problématique suivante : l'environnement estuarien a-t-il une influence sur la structure de l'ichtyofaune qui fréquente ces milieux ? L'éclaircissement d'une telle interrogation nécessite auparavant de résoudre plusieurs questions méthodologiques et techniques :

1) A quelle(s) échelle(s) place-t-on cette étude ?
2) Comment caractériser l'environnement des estuaires tidaux ? Quelles sont les variables descriptives disponibles et pertinentes d'un point de vue écologique ?
3) Comment caractériser la structure de l'ichtyofaune estuarienne à partir de campagnes de pêche scientifique ? Les données collectées sont-elles homogènes ? Quelle méthode appliquer afin de standardiser des données issues de différents protocoles d'échantillonnage ? Quels attributs des espèces de poissons choisir afin de décrire des fonctions écologiques liées à l'estuaire ?
4) Quelle(s) méthode(s) statistique(s) utiliser pour établir des relations significatives entre une ou plusieurs variables environnementales et un attribut des assemblages de poissons ?

Les trois premières questions sont abordées dans le chapitre 2, qui présente l'ensemble des données acquises afin de caractériser l'environnement estuarien et l'ichtyofaune estuarienne. Toutes ces données sont compilées dans la métabase de données *EurEFish 1.0* à partir de laquelle les analyses (chapitres 3, 4 et 5) sont ensuite effectuées (Fig. 12).

Le chapitre 2 décrit en premier lieu l'approche écohydrologique choisie pour décrire l'environnement de chaque estuaire. La nature des données de pêche collectées dans le cadre de la DCE est ensuite présentée en insistant, en particulier, sur leur hétérogénéité qui pose problème pour les exploitations statistiques. Les limites de la classification des espèces en groupes fonctionnels ainsi que le choix des groupes fonctionnels utilisés font l'objet de la dernière partie de ce chapitre.

Dans les chapitres 3 et 4, une approche combinant des analyses factorielles et de classifications ainsi que des modèles linéaires généralisés est développée afin de mettre en évidence des relations statistiques entre variables environnementales et attributs des assemblages de poissons. Le chapitre 3 se focalise sur la composition taxinomique des assemblages de poissons estuariens et s'intéresse à l'influence de l'environnement sur un indice de richesse spécifique. Dans le chapitre 4, un jeu de données plus restreint mais plus homogène que dans le chapitre 3 est utilisé. L'analyse porte alors sur la composition fonctionnelle des assemblages de poissons en termes de nombre d'espèces et de densité.

Le chapitre 5 s'intéresse à l'effet du réchauffement climatique sur l'aire de distribution des espèces de poissons fréquentant les estuaires. En comparant les distributions de densité récentes avec les distributions cartographiques historiques (Hureau & Monod, 1973 ; Wheeler, 1978), cette étude cherche à mettre en évidence d'éventuels déplacements latitudinaux en une trentaine d'années, qui pourraient être liés au réchauffement des eaux.

Enfin, le chapitre 6 clôt ce manuscrit en synthétisant les résultats et en évoquant les avancées et les perspectives de ce travail de thèse, notamment sur le plan opérationnel avec le développement de bioindicateurs.

Fig. 12 : Plan schématique du manuscrit de thèse.

CHAPITRE 2 -

LA MÉTABASE *EUREFISH 1.0*

Ce travail de thèse a nécessité la collection d'une quantité importante de données. Ces données, de différents types relatifs à l'environnement estuarien ou aux assemblages de poissons, issues de diverses sources (littérature, bases de données en ligne, agences de l'environnement, organismes de recherches, *etc.*) et de plusieurs pays européens, sont compilées dans une base que j'ai élaborée à cet effet : la métabase *EurEFish 1.0*, *European Estuaries & Fish*.

Ce chapitre 2 fait le bilan de l'ensemble des données qui ont été acquises dans la base *EuroFish 1.0*. Est également présenté le travail de réflexion qui a abouti à une sélection de variables pour décrire l'environnement estuarien ainsi qu'une liste d'attributs pour caractériser les peuplements de poissons estuariens. La métabase *EurEFish 1.0* combine essentiellement trois bases de données : la première décrit l'environnement de 135 estuaires européens, la seconde rassemble les données de pêche issues des campagnes DCE de 110 estuaires européens et la troisième caractérise 189 espèces de poissons d'un point de vue fonctionnel.

2.1. CARACTERISATION DE L'ENVIRONNEMENT ESTUARIEN, UNE APPROCHE ECOHYDROLOGIQUE

Les conditions environnementales des estuaires sont le produit de processus à différentes échelles dont certains peuvent se décliner à des échelles très larges (Ricklefs, 1987 ; Tonn *et al.*, 1990 ; Poff, 1997), par exemple la position géographique ou la tectonique des plaques (Elliott, *comm. pers.*).

La position géographique, et en particulier la latitude, a notamment de fortes répercussions sur le régime hydrologique de l'estuaire. En effet, elle détermine le type de climat et la force de Coriolis auxquels le système est soumis. Tandis que le régime des vents influence le régime des vagues, le régime des précipitations agit directement sur l'apport en eau douce dans l'estuaire. Cet apport en eau douce contrôle en grande partie la pénétration des eaux marines dans l'estuaire. Associé à la salinité, le régime des températures gouverne la densité et le mélange des masses d'eau, ainsi que leur concentration en dioxygène dissous. Quant à la force de Coriolis, elle influence en particulier le marnage mais également le régime des vagues.

La tectonique détermine la géomorphologie et la composition minérale du bassin versant. Elle explique ainsi l'origine et la nature du substrat présent dans un estuaire. Les caractéristiques géologiques du bassin versant ont une incidence directe sur l'apport en sédiments qui, combiné avec le régime des vagues et la force du flux fluvial, détermine la profondeur et la largeur de l'embouchure de l'estuaire. La géomorphologie de l'estuaire

conditionne, en son sein, la force du courant qui agit sur les phénomènes d'érosion et de déposition du substrat. Ces phénomènes ont une incidence sur la turbidité de l'eau, qui, elle-même, a un effet sur la pénétration de la lumière, l'acidité de l'eau et la concentration en nutriments.

Toutes ces interactions entre facteurs sont loin d'être ici complètement détaillées, mais il est évident qu'une multitude de paramètres, à diverses échelles et pour la plupart interconnectés, interviennent dans la détermination des conditions environnementales d'un estuaire. Ces conditions prédéfinissent les propriétés des habitats susceptibles d'influencer la structure des assemblages de poissons (Ricklefs, 1987 ; Tonn *et al.*, 1990 ; Poff, 1997).

Afin de caractériser l'environnement des 135 estuaires européens inclus dans notre étude (cf. 3.3., Nicolas *et al.*, 2010b), j'ai choisi une approche écohydrologique (Wolanski, 2007) : chaque estuaire est décrit par ses propres caractéristiques et, également, par les caractéristiques du bassin versant et du littoral marin qui l'influencent respectivement de l'amont et de l'aval (Fig. 13 et Tableau 2). A partir de recherches bibliographiques et en se fondant sur l'avis de différents experts, une première liste d'une quarantaine de descripteurs a été élaborée, comprenant à la fois des facteurs abiotiques et biotiques. Néanmoins, de nombreux descripteurs n'ont finalement pas été retenus dans mes analyses, étant non renseignés pour de multiples systèmes estuariens. La sélection finale des descripteurs environnementaux analysés est en effet fortement déterminée par la disponibilité des données. Contrairement aux grands estuaires européens comme la Tamise, le Severn, l'Escaut, la Seine, la Gironde et le Tage, qui sont maintenant sérieusement suivis depuis au moins une quinzaine d'années, la plupart des petits estuaires sont méconnus et en particulier la qualité physico-chimique de leurs eaux. Dans la liste finale, une quinzaine de descripteurs, uniquement abiotiques, est retenue (Fig. 13 et Tableau 2). Dans un milieu stressant tel que les estuaires, les variables abiotiques sont *a priori* les facteurs les plus déterminants de la structure des assemblages de poissons (Zalewski & Naiman, 1985).

Fig. 13 : Les descripteurs sélectionnés pour caractériser les systèmes estuariens selon une approche écohydrologique, susceptibles d'affecter la structure et le fonctionnement des assemblages de poissons estuariens.

2.1.1. Le climat

Afin de caractériser au mieux le climat, il est pertinent d'utiliser au moins des données de température et de précipitation. Dans le cas présent, il aurait été intéressant de considérer des séries temporelles de température des eaux et des séries temporelles de température de l'air et de quantité de précipitations moyennées à l'échelle du bassin versant, correspondant aux années des campagnes de pêche acquises, c'est-à-dire 2004-2007 (*cf.* § 2.2.). De telles séries sont publiquement accessibles pour certaines villes européennes sur le site internet *European Climate Assessment & Dataset* (ECA, http://eca.knmi.nl/, visité en juin 2008). Ainsi, afin de couvrir l'ensemble de la zone d'étude, il est par exemple possible de télécharger des tables de données de température et de quantité de précipitations journalières pour une vingtaine de villes côtières. Cependant ces tables présentent souvent des données manquantes et la compilation de toutes ces tables en une même base demanderait un long travail de correction et d'homogénéisation. En outre, associer un bassin versant aux données climatiques d'une seule ville n'est pas satisfaisant, n'étant pas représentatif de l'ensemble de sa surface, surtout pour les très grands estuaires, comme le bassin versant de la Loire qui couvre environ 118 000 km².

Par ailleurs, le centre Tyndall de l'unité de recherche sur le climat (Université de l'East Anglia, Norwich, Royaume-Uni, www.cru.uea.ac.uk/~timm/grid/TYN_SC_2_0.html)

fournit un quadrillage spatial TYN SC 2.01 de haute résolution (0.5 x 0.5 degrés décimaux) prédisant mensuellement plusieurs variables climatiques pour les années 2001-2100 à partir des données observées entre 1900 et 2002 et selon différents modèles climatiques et scénarios de production de gaz à effet de serre (Mitchell *et al.*, 2004 ; Mitchell & Jones, 2005). Des valeurs de température et de quantités de précipitations minimales, maximales et moyennes obtenues par pays sont représentées ici pour l'année 2006 (Fig. 14). Ces données quantifient le gradient entre les pays sud tels que le Portugal et l'Espagne, qui ont tendance à être plus chauds et secs, et les pays Nord tels que le Royaume-Uni et l'Irlande. Toutefois, le fait que ces données soient prédites reste non satisfaisant puisqu'elles ne permettent pas de rendre compte des évènements de sécheresse ou de crue qui ont pu réellement se produire. Elles reflètent néanmoins une tendance climatique qui est également traduite par les provinces terrestres publiées par Olson *et al.* (2001).

Fig. 14 : Valeurs minimales, maximales et moyennes de températures en °C (a) et de précipitations en mm (b) prédites pour l'année 2006 par pays par la base de données TYN SC 2.01, en utilisant le modèle climatique GCM qui caractérise en particulier le lien entre l'océan et le climat et le scénario A2 qui correspond actuellement le mieux aux données observées (Mitchell *et al.*, 2004 ; Mitchell & Jones, 2005).

Les écorégions terrestres sont de larges unités continentales qui contiennent des assemblages d'espèces distinctifs. Ces écorégions sont classées en provinces et ces dernières en domaines. Concernant notre zone d'étude, les écorégions appartiennent au domaine paléarctique et sont divisées en trois provinces, l'une caractérisée par une végétation méditerranéenne et les deux autres par une végétation tempérée (Fig. 15 et Tableau 2, Olson *et al.*, 2001). Cette classification biogéographique met clairement en évidence un contraste entre les bassins versants portugais caractérisés par un climat méditerranéen et les bassins versants plus au nord caractérisés par un climat tempéré. En conséquence, sur la zone d'étude, le climat évolue selon un gradient latitudinal. Ainsi, la latitude à l'embouchure de chaque estuaire peut être utilisée comme proxy de la température.

Fig. 15 : Les trois provinces biogéographiques terrestres associées à la zone d'étude. Chaque polygone correspond à une écorégion (Olson *et al.*, 2001).

En 2010, le site de l'ECA met à disposition, dans le cadre du projet ENSEMBLES (www.ensembles-eu.org) un quadrillage spatial E-OBS 2.0 de données de températures et de précipitations par jour obtenu par interpolation des valeurs observées dans le réseau de stations météorologiques (Haylock *et al.*, 2009). On peut signaler qu'à l'avenir ces données climatiques pourront être facilement moyennées à l'échelle du bassin versant et fournir des informations plus précises pour étudier l'influence du climat sur les assemblages faunistiques.

2.1.2. Propriétés du bassin versant

La dimension de chaque bassin versant est caractérisée par sa surface totale. Lorsqu'elle n'est pas disponible dans la littérature, elle est calculée à l'aide du logiciel ArcGis 9.2 (© 2004 ESRI), un système d'information géographique (SIG), en utilisant la base de données 'rivières et bassins versants' (Catchment Characterisation and Modelling, CCM 2.1, Vogt *et al.*, 2007).

L'élévation à la source, collectée à partir de la littérature et de cartes de relief, est retenue comme descripteur de la tête du bassin versant (Ley, 2005). Les plus hautes altitudes peuvent indiquer un potentiel de réserves d'eau, sous la forme de neige ou de glace, et des conditions de précipitations accentuées induites par un effet orographique[1].

A partir de la longueur du cours d'eau et de son altitude à la source, est calculée une pente moyenne du bassin versant. Néanmoins ce descripteur s'avère peu probant, car les petits bassins versants ayant une altitude élevée à la source se retrouvent avec une forte pente, alors que les grands bassins versants ayant également leur source à haute altitude ont une pente très faible. Le calcul de pente revient donc à distinguer les grands des petits bassins, sans apporter plus d'information que l'altitude à la source.

La géologie du bassin versant et sa couverture végétale, qui influencent le ruissellement de l'eau et son infiltration dans le sol, auraient pu être caractérisées. Néanmoins, la composition minérale et la diversité végétale sur l'ensemble d'un bassin versant peuvent être très variées et donc compliquées à déterminer.

En revanche, le débit fluvial, mesuré à l'entrée de l'estuaire, intègre le volume d'eau drainée par le bassin versant et décrit directement l'apport en eau douce dans l'estuaire. Les valeurs de débit fluvial moyen annuel sont collectées à travers la littérature, les sites internet dédiés à certaines rivières ou à partir de bases de données mises à disposition par les agences européennes de l'eau (Tableau 2). Autant que possible, le débit fluvial moyen annuel est moyenné sur dix années (1996-2006).

2.1.3. Caractéristiques du littoral marin

Les estuaires servent de nourricerie pour de nombreuses espèces de poissons marins, qui se reproduisent sur des frayères du plateau continental (Beck *et al.*, 2001 ; Able, 2005). Les caractéristiques du littoral sont donc susceptibles d'influencer la diversité des frayères disponibles, et par conséquent, le nombre d'espèces marines susceptibles d'entrer en estuaire. Le littoral est donc décrit par la largeur du plateau continental, une variable

[1] La présence d'un relief contraint la masse d'air à se soulever, ce qui entraîne son refroidissement et la précipitation de l'eau qu'elle contient. Cet effet dépend également des flux de vent.

continue, ainsi que la nature principale de son substrat, un facteur en classe. La largeur du plateau continental est définie par la distance minimale entre l'embouchure de chaque estuaire et la courbe de niveau des 150 m de profondeur ; elle est mesurée sur SIG. La nature principale du substrat du littoral est identifiée à partir de cartes marines côtières sédimentaires.

La présence de fronts d'upwelling qui modifient les régimes de production (p. ex. Mann & Lazier, 1991 ; Bakun, 1996) aurait également pu être prise en compte. Sur notre zone d'étude, un front d'upwelling est notamment connu le long des côtes portugaises. Ce descripteur amènerait donc à distinguer les systèmes portugais des systèmes plus au Nord, reflétant ainsi encore une fois un effet très corrélé à la latitude. Par conséquent, ce descripteur n'est pas sélectionné mais il sera pris en compte ultérieurement dans l'interprétation de certains résultats.

La température et l'orientation des courants marins dominants à proximité des estuaires auraient également pu représenter des informations intéressantes quant à la potentialité d'apports en nutriments, l'influence de panaches fluviaux proches ou l'origine des espèces marines présentes en estuaire. Faute de données suffisamment pertinentes, accessibles et disponibles, ces facteurs ont dû être écartés.

2.1.4. Caractéristiques de l'estuaire

La géomorphologie de l'estuaire est avant tout décrite par sa surface totale laquelle est considérée rendre compte de la diversité des habitats présents (Monaco *et al.*, 1992 ; Roy *et al.*, 2001). La surface totale d'un estuaire comprend à la fois les zones subtidales, intertidales et inondables depuis le trait de côte jusqu'à la limite amont de propagation des marées (Fig. 16). Les zones inondables correspondent le plus souvent aux zones de marais. Dans le cadre de la DCE, chaque pays a déterminé les limites amont et aval de ses systèmes estuariens et a dessiné leurs polygones sur une couche SIG. L'ensemble de ces polygones sont récupérés et combinés dans une même couche[1].

La zone intertidale est spécialement reconnue pour sa fonction de nourricerie (Elliott & Taylor, 1989b ; Elliott & Taylor, 1989a ; McLusky, 1989 ; van der Veer *et al.*, 2001 ; Gibson *et al.*, 2002). Sa surface est prise en compte sous forme de pourcentage rapporté à la surface totale de l'estuaire, afin d'éviter toute redondance avec la variable de surface totale. Dans la plupart des cas, les superficies des zones intertidales sont calculées sur SIG à partir des scans touristiques de l'IGN (Institut Géographique National, 1/25 000) pour la France et estimées à partir des cartes marines fournies par le logiciel de navigation SeaPro (www.navicarte.fr) pour la République d'Irlande et le Royaume-Uni.

[1] Cette couche a été nommée TW_Europe_ETRS89_LAEA_v5

L'embouchure de l'estuaire est caractérisée par sa largeur et sa profondeur, qui traduisent la connectivité du système avec l'environnement marin ainsi que l'accès à l'estuaire pour les espèces marines et migratrices amphihalines. La largeur est mesurée sur SIG et la profondeur collectée à partir de la bibliographie, de cartes marines côtières du SHOM (Service Hydrologique et Océanologique de la Marine) pour la France et des cartes marines du logiciel SeaPro pour la République d'Irlande et le Royaume-Uni.

L'estuaire est également décrit par son degré d'exposition aux vagues, qui donne une indication sur la fonction d'abri de l'estuaire pour les poissons (Hyndes *et al.*, 1996 ; Lowry & Suthers, 2004). Enfin chaque estuaire est classé en fonction de la nature principale de son substrat, obtenue à travers la bibliographie. Néanmoins cette donnée est manquante pour de nombreux estuaires (Tableau 2).

Fig. 16 : L'estuaire de la Seudre et sa zonation en différents degrés d'immersion. Les polygones ont été dessinés sur Arcview 9.2 à partir des scans touristiques 1/25 000 de l'IGN.

L'hydrodynamisme de l'estuaire est déterminé d'une part par l'arrivée d'eau douce de l'amont, qui est caractérisée par le débit fluvial annuel moyen (*cf.* § 2.1.2.), et d'autre part par la pénétration des eaux marines de l'aval. L'influence marine est caractérisée par le marnage maximal et la longueur d'introduction maximale des eaux marines dans l'estuaire, qui est également calculée en pourcentage par rapport à la longueur totale de l'estuaire. De plus, l'estuaire est catégorisé en fonction de la vitesse moyenne de ses courants, de son degré de stratification habituel, du temps moyen de résidence des particules d'eau et de sa turbidité moyenne. Néanmoins, à l'exception du débit fluvial et du marnage, les autres variables utilisées pour qualifier l'hydrodynamisme présentent de nombreuses données manquantes (Tableau 2).

Tableau 2 : Liste des attributs environnementaux utilisés pour décrire les 135 systèmes estuariens.

Attributs	Unités ou Classes	Sources	Données manquantes (%)
Climat			
Latitude	Degrés décimaux	Google Earth	0
Provinces terrestres	1 : Forêt et bois méditerranéens ; 2 : Forêt tempérée d'arbres feuillus ; 3 : Forêt tempérée de conifères	(Olson *et al.*, 2001)	0
Echelle du bassin versant			
Altitude à la source	Mètres	Bibliographie	0
Surface du bassin versant	Kilomètres carrés	Bibliographie ; ArcGis 9.2	0
Débit fluvial annuel moyen	Mètres cubes par seconde	Bibliographie ; sites internets de rivères ; bases de données mises à disposition par les agences de l'eau européennes : l'agence de la protection environnementale pour la république d'Irlande (EPA, http : //www.epa.ie/), la base de données Estuaires 2003 pour le Royaume-Uni (http : //www.bodc.ac.uk/), la base de données sur l'hydrologie, banque HYDRO, pour la France (http : //www.hydro.eaufrance.fr/), les agences de l'eau françaises (http : //www.lesagencesdeleau.fr/)	0
Echelle de l'estuaire			
Surface de l'estuaire	Kilomètres carrés	Bibliographie ; ArcGis 9.2	0
Largeur à l'embouchure	Kilomètres	Google Earth	0
Profondeur à l'embouchure	Mètres	Bibliographie, cartes marines côtières du SHOM (Service Hydrologique et Océanologique de la Marine) pour la France, cartes marines disponibles sur le logiciel de navigation SeaPro (www.navicarte.fr) pour la République d'Irlande et le Royaume-Uni	0

Surface de zone intertidale	Pourcentage de la surface estuarienne totale 1 : 0-20% ; 2 : 20-40% ; 3 : 40-60% ; 4 : 60-80% ; 5 : 80-100%	Bibliographie ; ArcGis 9.2 ; scans touristiques de l'IGN (1/25 000) pour la France ; cartes marines disponibles sur le logiciel SeaPro pour la République d'Irlande et le Royaume-Uni.	0
Nature principal du substrat de l'estuaire	1 : vase ; 2 : vase/sable ; 3 : mélange (vase/sable/ graviers)	Bibliographie ; avis d'experts	21,5
Marnage	Mètres	Bibliographie	0
Exposition aux vagues	1 : extrêmement exposé ; 2 : modéremment exposé ; 3 : abrité	Bibliographie ; avis d'experts	0
Longueur d'introduction maximale des eaux marines	Pourcentage de la longueur totale de l'estuaire	Bibliographie ; avis d'experts ; ArcGis 9.2	37,8
Vélocité du courant	1 : < 1 mètre par seconde; 2 : 1 à 3; 3 : > 3	Bibliographie ; avis d'experts	40
Temps de résidence des eaux	1 : de l'ordre de quelques jours ; 2 : quelques semaines ; 3 : de quelques mois à quelques années	Bibliographie ; avis d'experts	40,7
Stratification des eaux	1 : bien mélangé en permanence ; 2 : partiellement stratifié ; 3 : stratifié en permanence	Bibliographie ; avis d'experts	2,2
Turbidité	1 : faible, < 200 NTU (*nephelemetric turbidity unit*) ; 2 : modérée, 200-800 ; 3 : élevée, > 800	Bibliographie ; avis d'experts	39,3
Echelle du littoral			
Largeur du plateau continental	Kilomètres	ArcGis 9.2	0
Nature principale du substrat du littoral	1 : vase ; 2 : vase/sable ; 3 : sable ; 4 : sable/gravier ; 5 : roche	Cartes sédimentaires (Borja *et al.*, 2000 ; Quéro & Vayne, 2005)	0

2.2. CARACTERISATION DES ASSEMBLAGES DE POISSONS ESTUARIENS

2.2.1. Acquisition des données de pêche DCE

Dans le cadre de la DCE, des campagnes de pêche scientifiques sont réalisées à partir de l'année 2000 dans de nombreux estuaires européens dans le but de développer des indicateurs basés sur les communautés de poissons pour évaluer l'état écologique des milieux estuariens (*cf.* § 1.1.5.2.). Pour la première fois, une grande base de données commune sur les poissons dans les estuaires de la côte occidentale de l'Europe est constituée. Toutefois, les données étant recueillies par chaque pays selon son propre protocole d'échantillonnage, il en résulte une certaine hétérogénéité dans le jeu de données.

En France, le Cemagref s'est proposé dans un premier temps pour réaliser des inventaires de poissons dans les estuaires, afin de pallier au manque de connaissances général sur les peuplements de poissons estuariens, ainsi que pour préparer les suivis de surveillance ultérieurs (Lepage & Girardin, 2006 ; Lobry *et al.*, 2006). Le Cemagref est ainsi chargé, depuis 2002 par le Ministère en charge de l'Environnement, puis depuis fin 2006 par l'intermédiaire de l'ONEMA (Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques), de la mise au point d'un protocole standardisé à l'échelon national, de la coordination des campagnes de pêche DCE et de la bancarisation des données collectées sur l'ensemble du territoire (Tableau 3).

Afin d'intercalibrer les diagnostics de l'état écologique des estuaires entre les différents pays européens, le Cemagref travaille en partenariat avec les autres organismes de recherche européens ayant la même mission. Un groupe informel d'experts européens sur les poissons dans les eaux de transition a été constitué fin 2002, à l'initiative des scientifiques du Royaume-Uni (*Experts on Fish in Transitional waters*). Dans un premier temps, ce groupe était constitué de chercheurs britanniques, irlandais, belges et français. Puis, à partir de 2005, la DCE a instauré le groupe d'intercalibration GIG-NEA (Groupe d'Intercalibration Géographique – Nord-Est Atlantique) dans lequel des chercheurs allemands, espagnols et portugais ont rejoint les chercheurs déjà cités. Grâce à ces collaborations, il a été possible de réunir pour ce travail de thèse, outre les données françaises, les données de pêche DCE du Royaume-Uni, de la République d'Irlande, de l'Allemagne, de la Belgique, du Pays Basque Espagnol et du Portugal pour un total de 110 estuaires (Tableau 3).

Tableau 3 : Informations relatives à l'acquisition des données DCE auprès des partenaires européens dans la base EurEFish 1.0. Les abréviations utilisées pour les noms de pays font référence au code à 3 lettres de l'Organisation Internationale de Normalisation (ISO-3166).

Pays ou Région	Nombre d'estuaires	Date d'acquisition	Fournisseur(s)
Royaume-Uni (GBR)	48	A partir de l'été 2007*	Steve Coates et Adam Waugh de l'Agence de l'Environnement (Londres, données pour l'Angleterre et le Pays de Galle) ; Alexis Pearce de l'Agence de la Protection de l'Environnement Ecossaise (Edinburgh, données écossaises) ; Peter Moorehead du Groupe d'évaluation et de gestion Marine / Service d'héritage et d'environnement (Lisburn, données de l'Irlande du Nord)
République d'Irlande (IRL)	24	A partir de l'été 2007*	Jimmy King du Conseil Central des Pêcheries (Dublin)
Allemagne (DEU)	2	Décembre 2007	Jörg Scholle du BioConsult (Bremen, données professionnelles)
Pays-Bas (NLD) / Belgique (BEL)	1 (Escaut)	Décembre 2007	Jan Breine de l'Institut de Recherche Flamand pour la Nature et la Forêt (Groenendaal)
France (FRA)	18	A partir de mai 2007**	Mario Lepage et Michel Girardin du Cemagref (Cestas)
Pays Basque Espagnol (ESP)	12	Juin 2008	Ainhize Uriarte et Angel Borja de l'AZTI – Division de Recherche Marine/Technique (Pasaia).
Portugal (PRT)	5	Avril 2008	Henrique Cabral et Maria José Costa de l'Institut d'Océanographie (Lisbonne)
Total	110		

* Les données britanniques et irlandaises, en particulier, présentaient des synonymies entre estuaires et d'autres anomalies dans les jeux de données reçus imposant plusieurs échanges avec nos correspondants et entraînant parfois des délais de réponse assez longs.

** Les données issues des campagnes françaises du printemps 2007 ont été disponibles en novembre 2007.

2.2.2. Différences de protocoles d'échantillonnage et présélections des données

Initialement, la DCE a recommandé aux Etats Membres d'élaborer un protocole d'échantillonnage garantissant une bonne représentativité des assemblages de poissons estuariens, en laissant néanmoins un certain degré de liberté dans les choix de méthodologie. L'Allemagne, les Pays-Bas, la Belgique et le Pays Basque Espagnol, qui avaient déjà mis en place un suivi national ou régional, ont poursuivi leurs campagnes de pêche sans modification. En revanche, les autres pays ont développé un protocole s'inspirant des méthodes déjà utilisées par d'autres équipes européennes ou de celles

destinées au suivi de leurs grands estuaires nationaux tels que la Tamise en Angleterre, la Gironde en France ou le Tage au Portugal.

Par conséquent les protocoles d'échantillonnage varient beaucoup d'un pays à l'autre. Ainsi, alors que certains ont opté pour un échantillonnage multi-engins, d'autres ont au contraire choisi d'utiliser un seul type d'engin de pêche.

En outre, la définition des estuaires, ou masses d'eau de transition estuariennes, diffère également selon les pays et les estuaires. Par exemple, en Allemagne, contrairement à la majorité des pays, les zones tidales oligohalines ne sont pas considérées comme partie intégrante de la masse d'eau de transition. De plus, les limites amont et aval varient selon qu'elles sont définies par rapport au gradient de salinité, au trait de côte ou à cause de réglementations administratives liées en particulier à l'activité portuaire. Ainsi, l'échantillonnage lié à la DCE prospecte, dans certains systèmes, l'ensemble du gradient de salinité incluant la zone fluviale tidale en eau douce, tandis que dans d'autres la couverture spatiale est beaucoup plus restreinte. Par ailleurs, dans la recherche d'un échantillonnage pertinent qui soit le plus simple et le moins coûteux possible en vue d'une utilisation en routine (suivi de surveillance DCE), les protocoles ont été et sont encore amenés à évoluer. Par exemple, en France, l'échantillonnage des zones amont avec des verveux a été abandonné après quelques années d'essais insuffisamment satisfaisants. Ces modifications ne sont pas toujours signalées dans des rapports scientifiques publiés, ce qui complique singulièrement l'accès aux informations concernant le développement des différents protocoles. Néanmoins, après avoir interrogé nos différents partenaires et exploré l'ensemble des données acquises, je considère en avoir une idée raisonnablement précise. Finalement, entre les pays, les protocoles d'échantillonnage diffèrent notamment par la nature et le nombre d'engins de pêche utilisés, la période d'échantillonnage et enfin la stratégie d'échantillonnage. Afin de réduire au maximum cette hétérogénéité avant tout traitement statistique, plusieurs présélections des données sont effectuées.

2.2.2.1. Les types d'engin de pêche

Au sein de la base de données, onze types d'engin de pêche différents, ayant des capacités d'échantillonnage très différentes, sont identifiés (Tableau 4).

Tableau 4 : Les différents types d'engin de pêche rencontrés dans la base de données, par pays, avec leur nombre de prélèvements et leur surface d'échantillonnage moyenne associés. *nc* = non connue.

Pays	Type d'engin	Nombre de prélèvements	Surface moyenne d'échantillonnage (m² ± intervalle de confiance)
GRB	Chalut à perche	1282	447 ± 0.4
GBR	Chalut à panneaux	468	8 000 ± 0
GBR	Chalut Agassiz	134	2466 ± 0
GBR	Chalut pélagique	111	22 200 ± 0
GBR	Senne de plage / Senne danoise	889	588 ± 0
GBR	Verveux	88	*nc*
IRL	Chalut à perche	46	360 ± 0
IRL	Seine de plage	244	400 ± 0
IRL	Verveux	93	*nc*
IRL	Filet dérivant	1	*nc*
IRL	Filet de côte	2	150 ± 0
IRL	Filet maillant	4	120 ± 0
DEU	Pêche au mouillage	112	93 ± 0.1
BEL/NLD	Verveux	592	*nc*
FRA	Chalut à perche	729	2313 ± 4.3
ESP	Chalut à perche	111	694 ± 0
PRT	Chalut à perche	569	1000 ± 0
Total		5475	

Les méthodes de pêche, et donc les captures qui en résultent, sont très différentes selon les engins :

- les chaluts à perche, à panneaux, Agassiz et pélagiques sont activement tirés contre le courant dans les parties suffisamment profondes des estuaires permettant le passage des bateaux. Contrairement au chalut pélagique qui échantillonne la colonne d'eau, les autres chaluts sont destinés à capturer en particulier les poissons des compartiments benthique et démersal, même si durant la manœuvre ils peuvent capturer des poissons pélagiques ;
- la pêche au mouillage est une pêche passive qui capture, à l'aide d'haveneaux placés face au courant, les poissons sur presque toute la colonne d'eau ;
- le filet maillant est un filet vertical suspendu par une corde munie de flotteurs, généralement mouillé pendant une nuit et pouvant être placé à différentes profondeurs. Le filet de côte est un filet maillant mouillé près des côtes à la perpendiculaire, tandis que le filet dérivant est un filet maillant, installé dans le courant de marée au moment où les courants sont faibles (deux heures avant l'étale), laissé à la dérive, puis récupéré. Ce dernier peut également être placé à différentes profondeurs mais il se trouve généralement en surface ;
- le verveux est une autre technique de pêche passive qui consiste en un piège formé de nasses aux deux extrémités d'une paradière ; il est souvent utilisé en tandem, voire triplé sur une filière. Le verveux est mouillé dans des zones peu profondes à faible courant, au niveau de la laisse de basse mer, pendant un cycle de marée (12h) ou une journée (24h) ;

- la senne de plage et la senne danoise, qui contrairement à la senne de plage possède une poche centrale comme un chalut, sont tirées à la main par les pêcheurs en bordure de plage et échantillonnent l'ensemble de la colonne d'eau peu profonde (environ 2 m de hauteur).

Dans un premier temps sont sélectionnés uniquement les échantillons ayant été réalisés au chalut à perche ou à la senne de plage (Fig. 17). Cette présélection prend en compte une large partie des données disponibles (71%), mais elle écarte néanmoins l'ensemble des données allemandes (estuaires de l'Elbe et de la Weser) et l'ensemble des données belges/hollandaises (estuaire de l'Escaut). Toutefois, comme mentionné ci-avant, le chalut à perche et la senne de plage ont des propriétés très différentes puisqu'ils n'échantillonnent pas les mêmes habitats de l'estuaire. Ces différences doivent être prises en compte dans les analyses statistiques.

En outre, des différences de longueur de filet, de poids et de maillage sont observées par type d'engin entre les pays (Tableau 5). Afin de limiter les différences liées à la taille des engins et, pour le chalut, à la longueur des traits et à la vitesse de chalutage, les données sont standardisées par la surface échantillonnée.

Fig. 17 : Photographies, à gauche, d'un petit chalut à perche de 1,5 m de largeur (prise pendant la campagne GIG-NEA d'octobre 2006 dans l'estuaire irlandais du Gweebarra, ©Michel Girardin) et, à droite, d'une senne de plage (prise dans l'estuaire de la Gironde dans le secteur de l'Ile Nouvelle en Juillet 2009, ©Alain Lechêne).

Tableau 5 : Caractéristiques des chaluts à perche et des sennes de plage utilisés par les différents partenaires Européens.

Chaluts à perche	Largeur (cm)	Hauteur (cm)	Poids (kg)	Taille de maille étirée (mm)
Angleterre, Pays de Galles & Ecosse	150	40	23	8
Irlande du Nord	150	40	50	8
République d'Irlande	180	60	65	8
France 1	150	50	27	10
France 2	300	50	100	20
Pays Basque Espagnol	150	40	25	8
Portugal	200	50	27	8

Sennes de plage	Longueur (m)	Hauteur (m)	Poids (kg)	Taille de maille (mm)
Royaume-Uni	43	3	40	6
République d'Irlande	30	3	60	10

2.2.2.2. Les périodes d'échantillonnage

Une fois la présélection des types d'engins effectuée (voir ci-dessus, chalut à perche et senne de plage), la variabilité des périodes annuelles d'échantillonnage entre les pays reste élevée (Fig. 18). Le protocole DCE a été mis en place à partir de l'année 2000 dans certains systèmes britanniques, à partir de 2004 dans la plupart des autres systèmes.

Afin de réaliser une analyse comparative des estuaires qui puisse notamment évaluer l'influence de la latitude sur les assemblages de poissons, il est nécessaire de prendre en compte un maximum de systèmes le long du gradient de latitude de la zone d'étude. Néanmoins, compte-tenu de l'importante variabilité inter-annuelle des conditions environnementales en estuaire, il n'apparaît pas pertinent de comparer des données de pêche provenant d'années très différentes. Au final, l'attention est centrée sur les années 2004-2007, où des campagnes de pêche sont effectuées dans l'ensemble des pays présélectionnés, de l'Ecosse au Portugal. Conformément à la demande de la DCE, la plupart des campagnes se sont déroulées au printemps (avril-mai) et à l'automne (septembre-octobre). Ces deux saisons, et en particulier l'automne, sont des périodes de production intensive en estuaire (Lobry *et al.*, 2006). Généralement, après une période hivernale très peu productive, la production primaire s'active au printemps et attire quelques espèces marines. Suite à une période estivale très productive en consommateurs secondaires (copépodes, invertébrés benthiques), l'estuaire abrite à l'automne les juvéniles de nombreuses espèces de poissons et sert de support trophique pour de nombreux poissons adultes marins qui profitent des eaux estuariennes, plus chaudes que le milieu marin et abondantes en proies (Lobry, 2004). Seules les campagnes de printemps et automne entre 2004 et 2007 sont donc finalement analysées.

Fig. 18 : Graphique représentant le nombre de campagnes (1 système x 1 année x 1 saison) réalisées au chalut à perche et/ou à la senne de plage par les différents pays au cours du temps. A = automne ; H = hivers ; P = printemps ; E = été. Les données portugaises obtenues pour les années 2001-2002 ne sont pas des données au « standard DCE ». Les abréviations des pays sont indiquées dans le tableau 3.

2.2.2.3. Les stratégies d'échantillonnage

Les stratégies d'échantillonnage se distinguent notamment entre celles des pays du Nord : la République d'Irlande et le Royaume-Uni, et celles des pays du Sud : le Portugal, le Pays Basque Espagnol et la France. Au nord, les pays utilisent au moins deux engins, le chalut à perche et la senne de plage, alors qu'au sud, c'est uniquement le chalut à perche qui est employé. Voici quelques précisions concernant les différentes options de stratégie d'échantillonnage choisies :

- Visiblement, concernant les deux engins de pêche sélectionnés, la plupart des britanniques et irlandais réalisent des prélèvements à la senne de plage en bordure de l'estuaire en différents points choisis. Puis, à partir de ces mêmes points, ils

effectuent un trait de petit chalut à perche (1,5 m de largeur) sur 200 m pour échantillonner les zones plus profondes.

- En France, depuis 2005, il est convenu de réaliser entre 20 et 30 traits de chalut à perche par campagne dans chaque estuaire et au moins 12 traits de petit chalut dans les petits estuaires (Lepage & Girardin, 2006 ; Lobry *et al.*, 2006). L'engin privilégié est le petit chalut à perche de 1,5 m de largeur mais les grands estuaires tels que ceux de la Seine, de la Gironde et de la Loire, sont échantillonnés à l'aide d'un grand chalut à perche de 3 m de largeur. Tous les traits de chalut doivent avoir une durée de 15 minutes, avec une vitesse de remorquage entre 1,5 et 2,5 nœuds pour le petit chalut et entre 2 et 3,5 nœuds pour le grand chalut. Les pêches sont réalisées de jour, contre le courant et réparties de manière équivalente entre le flot et le jusant.

  Ce protocole français a néanmoins été récemment mis à jour, suite aux premiers travaux sur l'élaboration des indicateurs poisson. Dorénavant il est prévu de stratifier l'échantillonnage en réalisant 8 traits de chalut par zone haline.

- Dans les petits systèmes basques espagnols, 9 à 15 traits de petit chalut (1,5 m de largeur) sont effectués par campagne. Néanmoins, dans les données récupérées, il n'y a souvent qu'un ou deux échantillons par estuaire et par année qui regroupent plusieurs traits de chalut. Ce protocole a été mis en place en 2004, mais il est fortement inspiré d'un précédent pratiqué depuis 1994.

- Au Portugal, un protocole DCE, basé sur celui du Pays Basque espagnol avec l'utilisation d'un petit chalut à perche, a été instauré en 2006. Davantage de traits sont réalisés par masse d'eau de transition, de jour mais également de nuit pour certains estuaires.

Vu les différences entre ces protocoles, il apparaît évident que l'effort d'échantillonnage n'est pas homogène d'un pays à un autre et, au sein d'un même pays, d'un estuaire à un autre. Un minimum de surface totale d'échantillonnage sera donc déterminé (cf. 3.3., Nicolas *et al.*, 2010b), afin de limiter les disparités et de considérer uniquement des campagnes de pêche représentatives du milieu.

Que ce soit pour les pays du Nord ou du Sud, la DCE recommande d'échantillonner l'ensemble du gradient amont-aval de l'estuaire, étant attendu que les peuplements de poissons estuariens sont en particulier structurés par la salinité. Afin de vérifier la bonne stratification des prélèvements, leurs coordonnées spatiales, lorsque disponibles, sont reportées sur des cartes sur SIG (Fig. 19). Cependant, ces données sont disponibles seulement pour des prélèvements réalisés au chalut à perche en France, au Portugal et en Ecosse (Tableau 6).

Fig. 19 : Exemple de localisation des traits de chalut réalisés dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise pendant la campagne de mai 2007, tracée à partir des coordonnées spatiales (latitude et longitude) de départ et d'arrivée, à l'aide du logiciel Arcview 9.2.

Toutefois, l'effet de la salinité peut être étudié, car les prélèvements sont généralement attribués à une classe de salinité : 1 (oligohaline), 2 (mésohaline) ou 3 (poly- et euhaline, Fig. 16 et Tableau 6). Malheureusement, la spécification de ces classes de salinité n'est pas toujours rigoureuse, notamment au Royaume-Uni et dans la République d'Irlande. Dans la Tamise, par exemple, l'allocation des prélèvements à une classe de salinité est basée sur un réseau de bouées qui mesurent en continu la qualité des eaux. Or, ces bouées peuvent se trouver très éloignées des prélèvements, par conséquent Adam Waugh, notre partenaire anglais, nous a vivement déconseillé de faire confiance à leurs allocations. En revanche, pour les autres pays, la salinité est mesurée en même temps que la plupart des prélèvements (Tableau 6), ce qui permet de vérifier et corriger éventuellement ces mêmes allocations.

Quelques paramètres environnementaux locaux, la profondeur, la température, la concentration en dioxygène dissous et la turbidité, sont en plus parfois mesurés à l'aide de sondes multi-paramètres en même temps que les prélèvements de poissons (Tableau 6).

Tableau 6 : Résumé statistique relatif (1) au nombre de campagnes (1 système x 1 année x 1 saison) réalisées par pays et (2), en moyenne (± intervalle de confiance) par campagne, au nombre d'échantillons, au pourcentage de classes de salinité spécifiées par prélèvement et aux pourcentages de mesures connues de profondeur et de la qualité de l'eau (salinité, température, dioxygène dissous, turbidité) par prélèvement au chalut à perche et à la senne de plage.

Pays	ESP	FRA	GBR	IRL	PRT	
Nombre de campagnes	8	33	151	20	5	*Total 217*
Nombre moyen d'échantillons par campagne	9±0	22,1±4,9	6,5±0,6	8,3±1,7	30±11,5	
% Coordonnées spatiales connues	0	99,7±0,5	6,6±4	0	99±1,9	
% Allocation à une classe de salinité	95,8±8,2	100±0	96,7±2,9	100±0	98,3±3,3	
% Mesures de salinité connues	66,7±21,4	98,2±3,5	1,6±1,7	0	98,3±3,3	
% Mesures de profondeur connues	0	97,2±2,9	1,6±1,7	0	94,2±5,8	
% Mesures de température connues	66,7±21,4	72,5±14,4	1,7±1,7	0	98,3±3,3	
% Mesures de concentration en dioxygène dissous connues	66,7±21,4	68,1±13,3	0,8±1	0	97,8±3,2	
% Mesures de turbidité connues	0	0	1,2±1,4	0	0	

➔ *Au final, sont traitées dans ce travail de thèse toutes les données de pêche acquises par échantillonnage au chalut à perche ou à la senne de plage au printemps et/ou à l'automne entre 2004 et 2007. Afin de limiter l'hétérogénéité dans les données, des standardisations sont réalisées, notamment en rapport avec la surface échantillonnée. Selon les objectifs posés, différents jeux de données sont analysés :*

N°1 :	*Tous les traits de chalut à perche et tous les traits de senne de plage (2088 prélèvements au total) ;*	⇨ *Chapitre 3*
N°2 :	*Tous les traits de chalut à perche (1325 traits) ;*	⇨ *Chapitres 3 et 5*
N°3 :	*Uniquement les traits de chalut à perche pour lesquels une classe de salinité est spécifiée et validée par une mesure de salinité (906 traits)*	⇨ *Chapitre 4*

2.3. CARACTERISATION FONCTIONNELLE DES ESPECES DE POISSONS

La description des communautés par des attributs fonctionnels constitue la méthode la mieux appropriée pour comparer des assemblages appartenant à différentes aires biogéographiques (*cf.* § 1.3.1.). Les poissons estuariens peuvent être caractérisés par différentes guildes ou groupes fonctionnels qui décrivent leur manière d'exploiter les ressources de l'estuaire. Nous utiliserons de préférence le terme de 'groupe fonctionnel' plutôt que celui de 'guilde', centrant l'attention sur les fonctions assurées par les estuaires (cf. 1.3.1.1., Blondel, 2003 ; Mouillot *et al.*, 2006).

Le choix des groupes fonctionnels est important, puisqu'il va déterminer la pertinence des changements observés dans les assemblages de poissons et la fenêtre des processus fonctionnels du système qui sera étudiée (Austen *et al.*, 1994). Les espèces de poissons ont déjà été décrites selon leur cycle de vie (Claridge *et al.*, 1986 ; Potter *et al.*, 1990 ; Potter & Hyndes, 1999), leurs utilisations écologiques spatiales et temporelles des habitats (Lenanton & Potter, 1987 ; Elliott & Dewailly, 1995 ; Mathieson *et al.*, 2000 ; Nagelkerken & van der Velde, 2004 ; Ray, 2005 ; Elliott *et al.*, 2007 ; Franco *et al.*, 2008a), leurs traits morphologiques (Gatz, 1979 ; Dumay *et al.*, 2004), leur distribution verticale (Elliott & Dewailly, 1995 ; Mathieson *et al.*, 2000), leur régime trophique préférentiel (de Sylva, 1975 ; Elliott & Dewailly, 1995 ; Mathieson *et al.*, 2000 ; Nagelkerken & van der Velde, 2004 ; Elliott *et al.*, 2007 ; Franco *et al.*, 2008a), leur substrat préférentiel (Elliott & Dewailly, 1995 ; Mathieson *et al.*, 2000), leurs périodes d'activité (nocturne ou dirune, Nagelkerken & van der Velde, 2004) et leurs stratégies de reproduction (Elliott & Dewailly, 1995 ; Franco *et al.*, 2008a). Elliott *et al.* (2007) recommandent d'utiliser au moins trois groupes fonctionnels pour décrire les assemblages de poissons estuariens : l'utilisation écologique des estuaires, le régime trophique préférentiel et la stratégie de reproduction. Dans l'analyse fonctionnelle des assemblages de poissons que je présente au chapitre 4, j'ai choisi d'étudier surtout les groupes fonctionnels relatifs à l'utilisation écologique de l'estuaire et je propose un rapide point sur le régime trophique préférentiel et sur la stratégie de reproduction. Dans un souci d'homogénéisation entre les études réalisées à large échelle, le choix des modalités est fondé sur les classifications décrites par Franco *et al.* (2008a) qui sont adaptées de celles d'Elliott *et al*. (2007) au contexte européen.

Les espèces sont réparties dans les différents groupes fonctionnels à partir des informations trouvées dans la littérature, sur *Fishbase* (Froese & Pauly, 2009) et des avis d'experts. Cette répartition présente plusieurs limites.

2.3.1. L'attribution des espèces à une catégorie fonctionnelle : les limites

La classification des espèces en groupes fonctionnels est intéressante dans le sens où la détection d'un groupe fonctionnel dans un milieu donne une indication sur la capacité d'accueil de cet habitat pour les espèces de ce groupe (Austen *et al.*, 1994). Néanmoins, une telle catégorisation implique que les espèces au sein d'un même groupe soient fonctionnellement proches et que toutes les paires d'espèces issues de groupes fonctionnels différents soient différentes de la même manière (Petchey *et al.*, 2004). Or, deux espèces sont peu susceptibles d'avoir exactement la même utilisation d'une ressource (Austen *et al.*, 1994). Par ailleurs, sachant que les espèces ayant les mêmes attributs fonctionnels et donc partageant les mêmes ressources sont en intense compétition, ces espèces ne devraient que rarement avoir une réponse similaire face à un changement de l'environnement (Dìaz & Cabido, 2001 ; Hooper *et al.*, 2005). Par conséquent, la classification des espèces en différents groupes fonctionnels nécessite des définitions qui soient suffisamment souples pour s'adapter aux différents milieux et taxons pris en compte, mais également suffisamment précises pour distinguer des fonctionnalités particulières du système. Finalement, la richesse des groupes fonctionnels repose sur un choix arbitraire du niveau à partir duquel les différences entre espèces sont estimées fonctionnellement significatives (Simberloff & Dayan, 1991 ; Petchey *et al.*, 2004).

L'attribution d'une espèce à un groupe fonctionnel peut être compliquée lorsque la classification ne prend pas en compte les changements que peuvent subir les espèces au cours de leur cycle de vie (Simberloff & Dayan, 1991). Par exemple, la taille de certaines espèces de poissons est susceptible d'être multipliée par quatre, entraînant des changements ontogéniques dans leur régime trophique (c.-à.-d. types et tailles des proies) et l'utilisation des habitats (Werner & Gilliam, 1984 ; Garrison & Link, 2000). Les changements de régime sont ainsi liés à un changement de morphologie, mais ils peuvent également survenir suite à un changement d'habitat durant l'histoire de vie d'un individu d'une même espèce. La croissance du corps s'accompagne par conséquent de changements dans les interactions entre les individus et entre les espèces, surtout concernant la compétition et le risque de prédation (Werner & Gilliam, 1984). Dès lors, la niche écologique d'une espèce varie au cours du cycle de vie et celle-ci pourra être classée dans différentes guildes selon sa taille. Elliott *et al.* (2007) citent l'exemple de la morue de l'Atlantique (*Gadus morhua*, Gadidés) qui est planctivore au stade larvaire, benthivore au stade juvénile, puis hyperbenthivore et devient finalement piscivore à maturité.

Par ailleurs, certaines espèces de poissons ont des traits de vie différents d'une région biogéographique à une autre. C'est le cas du mulet à grosse tête, (*Mugil cephalus*, Mugilidés), qui peut être une espèce catadrome, estuarienne migratrice ou bien marine selon la région (Elliott *et al.*, 2007). Une classification par zone serait donc davantage appropriée pour caractériser les espèces. Néanmoins une telle classification nécessite d'avoir une bonne connaissance de la biologie de l'espèce selon les régions, ce qui n'est pas le cas pour toutes les espèces.

En effet, le plus grand problème dans la classification des espèces n'est pas tant la définition des guildes mais le manque d'information permettant d'assigner une espèce à une catégorie, notamment pour les espèces qui ne sont pas d'intérêt halieutique. Lorsque les informations ne sont pas connues, particulièrement dans le cas des espèces rares, les espèces sont classées au mieux à partir d'avis d'experts ou de données non publiées, ou alors placées dans une catégorie 'inconnue'. Le manque d'information et les différentiations par région biogéographique créent également des désaccords entre les auteurs. Par exemple, le flet *Platichthys flesus* est classé à la fois comme catadrome (Lobry *et al.*, 2003 ; Kottelat & Freyhof, 2007), migrateur marin (Thiel *et al.*, 2003 ; Franco *et al.*, 2008a) et résident estuarien (Elliott & Dewailly, 1995 ; Selleslagh *et al.*, 2009). Le mulet porc *Liza ramada* est classé à la fois comme catadrome (Elliott & Dewailly, 1995 ; Franco *et al.*, 2008a ; Selleslagh *et al.*, 2009) et migrateur marin (Potter & Hyndes, 1999).

Les analyses fonctionnelles d'assemblages de poissons gagneraient beaucoup à disposer d'une base de données associant les espèces par stade de vie et par zone biogéographique à des groupes fonctionnels. Une telle base, mise à disposition sur *Fishbase* par exemple, permettrait de standardiser les attributions fonctionnelles. Cependant sa constitution nécessiterait des recherches supplémentaires sur la biologie des espèces les moins connues.

2.3.2. Les groupes fonctionnels utilisés

Au cours des analyses réalisées dans le chapitre 4, trois grandes classifications fonctionnelles sont utilisées : l'utilisation écologique des zones estuariennes, le régime trophique préférentiel et la stratégie de reproduction.

2.3.2.1. L'utilisation écologique des milieux estuariens

Le groupe fonctionnel *'utilisation écologique des estuaires'* illustre la place occupée par les estuaires dans le cycle de vie des poissons et reflète en particulier les tolérances ou préférences de salinité des poissons, leur comportement de migration et leur utilisation saisonnière des estuaires (Elliott *et al.*, 2007 ; Franco *et al.*, 2008a). Cette classification a été originellement proposée par McHugh (1967) puis développée ensuite par Elliott & Taylor (1989b) ou Elliott *et al.* (2007). Ma classification correspond à celle décrite par Franco *et al.* (2008a). Contrairement à la classification proposée par Elliott *et al.* (2007) adaptée au contexte mondial, les catégories semi-anadrome, semi-catadrome, amphidrome et poisson d'eau douce migrateur ne figurent pas dans ma classification. De telles espèces sont en effet absentes de nos estuaires européens ou alors en nombre insuffisant pour constituer une catégorie à elles seules et leur comportement est souvent incertain par manque d'informations. Les catégories retenues sont définies et illustrées par quelques exemples dans la Tableau 7. Le flet *P. flesus* et le mulet porc *L. ramada* peuvent séjourner une longue partie de leur vie à l'intérieur des estuaires (Potter & Hyndes, 1999 ; Elliott *et al.*, 2007). Cependant, puisqu'elles sont observées se reproduire en mer et être capable d'entrer en eau douce (Kottelat & Freyhof, 2007), elles sont classées dans ce travail dans la catégorie catadrome.

Tableau 7 : Définitions et illustrations des différentes catégories du groupe fonctionnel 'Utilisation écologique des estuaires', adapté d'Elliott *et al.* (2007) et de Franco *et al.* (2008a).

Terme utilisé	Définition	Exemples
Espèces estuariennes: **ES** (pour *Estuarine species* en anglais)	Espèces estuariennes résidentes capables de réaliser la totalité de leur cycle biologique dans l'environnement estuarien. Certaines, dites migrantes, ont un stade larvaire à l'extérieur de l'estuaire et peuvent également être représentées par des populations marines discrètes.	Hippocampe à museau court (*Hippocampus hippocampus*, Syngnathidés), Syngnathe aiguille (*Syngnathus acus*, Syngnathidés), Gobie céphalote (*Gobius cobitis*, Gobiidés), Gobie buhotte (*Pomatoschistus minutus*, Gobiidés).
Marines occasionnelles: **MS** (pour *Marine Stragglers*)	Espèces marines qui se reproduisent en mer et entrent typiquement dans l'estuaire en nombre restreint et sont le plus fréquemment présentes dans les parties aval euryhalines.	Sar commun (*Diplodus sargus*, Sparidés), Raie bouclé (*Raja clavata*, Rajidés)

Migratrices Marines : **MM**	Espèces qui se reproduisent en mer et entrent souvent dans les estuaires en nombre important, plus particulièrement au stade juvénile. Certaines de ces espèces sont très euryhalines et peuvent être présentes sur toute la longueur de l'estuaire. Parmi ces espèces migratrices marines, certaines sont dépendantes pendant leur stade juvénile des habitats abrités tels que les estuaires, tandis que d'autres utilisent les estuaires de manière opportuniste.	Bar européen (*Dicentrarchus labrax*, Moronidés), Hareng (*Clupea harengus harengus*, Clupéidés), Sole commune (*Solea solea*, Soléidés), Sprat (*Sprattus sprattus*, Clupéidés), Chinchard d'Europe (*Trachurus trachurus*, Carangidés).
Tableau 6 (suite) Lacustres occasionnelles: **FS** (pour *Freshwater Stragglers*)	Espèces d'eau douce trouvées en faible nombre dans les estuaires et dont la distribution est limitée aux parties amont oligohalines.	Sandre (*Sander lucioperca*, Percidés), Perche européenne (*Perca fluviatilis*, Percidés), Brème d'eau douce (*Abramis brama*, Cyprinidés), Barbeau fluviatile (*Barbus barbus*, Cyprinidés).
Anadromes: **AN**	Espèces croissant en mer et migrant, avant d'atteindre leur maturité, dans les rivières où elles se reproduisent.	Alose vraie (*Alosa alosa*, Clupéidés), Saumon de l'Atlantique (*Salmo salar*, Salmonidés), Eperlan européen (*Osmerus eperlanus*, Osmeridés), Lamproie marine (*Petromyzon.marinus*, Petromyzontidés).
Catadromes: **CA**	Espèces qui passent la totalité de leur vie trophique en eau douce et qui migrent ensuite en mer pour se reproduire.	Anguille d'Europe (*Anguilla anguilla*, Anguillidés), Mulet porc (*Liza ramada*, Mugilidés), Flet d'Europe (*Platichthys.flesus*, Pleuronectidés).

Quelques remarques :

Les catégories d'espèces marines ou lacustres dites 'occasionnelles' font référence à des espèces qui sont en général physiologiquement non adaptées à la nature stressante des estuaires. Leur tolérance sténohaline (c.-à-d. très faible face aux variations de salinité) fait que la présence de ces espèces en milieu estuarien est le plus souvent accidentelle, limitée aux extrémités oligohaline et polyhaline de l'estuaire et relativement brève dans le temps (Elliott *et al.*, 2007). Les espèces lacustres entrent en zone estuarienne quelques fois suite à un fort débit fluvial ou à un phénomène de crue (Franco *et al.*, 2008a). Au contraire, les espèces euryèces (c.-à-d. ayant une grande tolérance écologique face à divers facteurs environnementaux), avec en particulier des caractéristiques euryhalines, telles que les espèces résidentes estuariennes ou migratrices marines, sont adaptées à la vie en estuaire (Elliott *et al.*, 2007).

Le terme 'migratrice' de la catégorie 'migratrice marine' sous-entend que l'espèce réside temporairement, souvent saisonnièrement, dans l'estuaire et qu'à partir d'un certain stade de vie elle retournera dans son habitat marin d'origine (Elliott *et al.*, 2007). Plusieurs degrés de dépendance aux habitats estuariens sont discernés parmi les espèces migratrices marines. Elliott *et al.* (2007) subdivisent ainsi cette catégorie entre les espèces marines opportunistes, qui peuvent utiliser aussi bien les habitats estuariens que d'autres habitats marins côtiers, et les espèces marines qui sont dépendantes des estuaires pendant leur stade juvénile. Tout comme Franco *et al.* (2008a), nous avons décidé de conserver dans le même groupe ces deux types d'espèces, puisque la plupart des espèces dites opportunistes sont surtout représentées par des stades juvéniles dans les captures DCE, et leur caractère de dépendance stricte aux estuaires est souvent remis en question (Haedrich, 1983 ; Claridge *et al.*, 1986 ; Lenanton & Potter, 1987 ; Potter *et al.*, 1990).

2.3.2.2. Le régime trophique préférentiel

Ce groupe fonctionnel regroupe les espèces se nourrissant préférentiellement du même type de ressources, en prenant en compte les adaptations écomorphologiques qui permettent d'exploiter spécifiquement certaines proies (Wootton, 1998, *cf.* 1.3.2.2., Tableau 8). Le régime trophique préférentiel permet de mieux appréhender les relations proie-prédateur au sein des estuaires, d'identifier les ressources qui sont majoritairement disponibles et exploitées, et de déterminer la stabilité du réseau trophique avec, notamment, la présence d'espèces piscivores de haut niveau trophique (Coates *et al.*, 2007 ; Elliott *et al.*, 2007 ; Franco *et al.*, 2008a). La manière dont se nourrissent les poissons en estuaire permet ainsi d'avoir une première appréciation de la capacité trophique des estuaires (Elliott *et al.*, 2007).

Toutefois, les poissons ont une grande tendance à être opportunistes, se nourrissant de n'importe quel type de proie du moment qu'ils ont atteint une taille suffisante permettant leur exploitation. Par conséquent, il apparaît souvent difficile d'assigner une espèce à un groupe en particulier. Par ailleurs, une espèce peut appartenir à différentes guildes à cause des changements ontogéniques, des changements temporels nycthéméraux et des changements d'habitats au cours de leur cycle de vie. Comme mentionné précédemment (*cf.* § 2.3.1), une allocation des espèces flexible selon leur taille n'est pas envisageable en raison du manque d'information. Par conséquent, j'ai attribué aux espèces la catégorie qui correspond à leur classe de taille prédominante lorsqu'elles sont présentes en estuaire, c'est-à-dire bien souvent au stade juvénile pour les espèces marines.

Tableau 8 : Définitions et illustrations des différentes catégories du groupe fonctionnel 'Régime trophique préférentiel', adapté d'Elliott *et al.* (2007) et de Franco *et al.* (2008a).

Terme utilisé	Définition	Exemples
Zoobenthivores: **Bv**	Se nourrissent principalement d'invertébrés associés au substrat : dans le sédiment (faune endogée) et sur le sédiment (épifaune).	Plie d'Europe (*Pleuronectes platessa*, Pleuronectidés), Crénilabre melops (*Symphodus melops*, Labridés), Gobie noir (*Gobius niger*, Gobiidés).
Hyperbenthivores - Zooplanctivores: **HZ**	Se nourrissent principalement d'invertébrés vivant juste au-dessus du sédiment (hyperbenthos, p. ex. les crustacés mysidacés) et de zooplancton.	Epinoche de mer (*Spinachia spinachia*, Gasterostéidés), Siphonostome (*Syngnathus typhle*, Syngnathidés), Gobie rouillé (*Pomatoschistus lozanoi*, Gobiidés).
Hyperbenthivores – Piscivores: **HP**	Se nourrissent principalement d'invertébrés se déplaçant sur ou juste au-dessus du sédiment (hyperbenthos), de zooplancton et de petits poissons.	Lieu noir (*Pollachius virens*, Gadidés), Morue de l'Atlantique (*Gadus morhua*, Gadidae), Bar européen (*Dicentrarchus labrax*, Moronidés).
Zooplanctivores: **Pl**	Se nourrissent principalement de zooplancton mais également de phytoplancton.	Sprat (*Sprattus sprattus*, Clupéidés), Alose vraie (*Alosa alosa*, Clupéidés), Sardine commune (*Sardina pilchardus*, Clupéidés), Equille (*Ammodytes tobianus*, Ammodytidés).
Piscivores: **Pv**	Se nourrissent principalement de poissons pélagiques.	Eperlan européen (*Osmerus eperlanus*, Osmeridés), Silure glane (*Silurus glanis,* Siluridés), Sandre (*Sander lucioperca*, Percidés).
Détritivores: **Dv**	Se nourrissent principalement de détritus organiques et de microphytobenthos.	Mulet lippu (*Chelon labrosus*, Mugilidés), Mulet porc (*Liza ramado*, Mugilidés).
Herbivores: **Hv**	Broutent principalement les macrophytes.	Saupe (*Sarpa salpa*, Sparidés), Bouvière (*Rhodeus sericeus*, Cyprinidés), Blennie cabot (*Parablennius gattorugine*, Blenniidés).
Omnivores: **Om**	Se nourrissent aussi bien d'invertébrés benthiques, de macrophytes et de périphytons.	Sar commun (*Diplodus sargus*, Sparidés), Anguille d'Europe (*Anguilla anguilla*, Anguillidés), Meunier noir (*Catostomus commersonii*, Catostomidés).

Quelques remarques :

Les détritivores se nourrissent de matière organique d'origine végétale ou animale qui est dégradée par l'activité de bactéries et de champignons (Elliott *et al.*, 2007 ; Franco *et al.*, 2008a). Les détritivores, tels que les mulets, ingèrent le sédiment et se nourrissent des détritus, du microphytobenthos et des petits invertébrés benthiques qui y sont associés.

Parmi les herbivores, certains se nourrissent spécifiquement de phytoplancton, tandis que d'autres sont spécialisés dans les macrophytes. Les espèces qui se nourrissent abondamment de macrophytes, mais visant en fait le périphyton et l'épifaune associés, sont considérées comme omnivores. Les omnivores ont ainsi un régime mixte composé à la fois de matière végétale et d'animale (Elliott *et al.*, 2007). Les zooplanctivores se nourrissent de petits crustacés qui se trouvent dans la colonne d'eau, mais également des œufs et des larves de poissons pélagiques et du phytoplancton. Les zoobenthivores et les hyperbenthivores sont distingués car les premiers se nourrissent d'organismes vivants dans ou sur le sédiment, souvent en fouillant dans le sol, alors que les seconds exploitent les organismes mobiles juste au-dessus du sédiment et présentent des techniques d'alimentation différentes. Les piscivores sont des carnivores se nourrissant principalement d'autres poissons, mais peuvent également exploiter d'autres proies.

2.3.2.3. La stratégie de reproduction

La stratégie de reproduction reflète l'importance des estuaires comme zone de reproduction, et plus particulièrement leur régime hydrodynamique de par les stratégies adoptées par les poissons pour retenir leur progéniture à l'intérieur des estuaires face aux courants de marée et au débit fluvial (Potter *et al.*, 1993 ; Elliott *et al.*, 2007, Table 9). Ce groupe fonctionnel ne concerne que les espèces se reproduisant au sein de l'estuaire, c'est-à-dire les espèces résidentes et les espèces semi-catadromes. Le flet et le mulet porc sont considérés avoir un cycle de vie semi-catadrome, puisqu'ils se reproduisent souvent aux embouchures des estuaires.

Tableau 9 : Définitions et illustrations des différentes catégories du groupe fonctionnel 'Stratégie de reproduction', adapté d'Elliott *et al*. (2007) et de Franco *et al.* (2008a).

Terme utilisé		Définition	Exemples
Ovipares: **O**		L'espèce produit des œufs qui sont libérés dans l'environnement aquatique.	
	Op	Les œufs sont pélagiques.	Flet d'Europe (*Platichthys flesus*, Pleuronectidés).
	Ob	Les œufs colonisent le substrat, ils restent sur le fond.	Mulet porc (*Liza ramada*, Mugilidés), Motelle à cinq barbillons (*Ciliata mustela*, Gadidés).
	Ov	Les œufs sont adhésifs et restent attachés au substrat ou à la végétation	Joêl (*Atherina boyeri*, Atherinidés), Gobie noir (*Gobius niger*, Gobiidés), Gobie buhotte (*Pomatoschistus minutus*, Gobiidés), Limace de mer (*Liparis liparis*, Cycloptéridés).
	Og	Les œufs sont gardés extérieurement par un parent, par exemple dans un nid.	Epinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus aculeatus*, Gasterostéidés), Gobie marbré (*Pomatoschistus marmoratus*, Gobiidés), Gobie tacheté (*Pomatoschistus microps*, Gobiidés).
	Os	Les œufs restent protégés dans une partie du corps d'un parent, par exemple dans une poche ou la bouche, jusqu'à ce qu'ils deviennent des post-larves ou des juvéniles.	Syngnathe aiguille (*Syngnathus acus*, Syngnathidés), Syngnathe de Duméril (*Syngnathus rostellatus*, Syngnathidés).
Ovovivipares: **W**		L'embryon se développe dans un œuf.	Hippocampe à museau court (*Hippocampus hippocampus*, Syngnathidés), Cheval marin (*Hippocampus guttulatus*, Syngnathidés).
Vivipares: **V**		La femelle produit des larves déjà formées.	Loquette d'Europe (*Zoarces viviparus*, Zoarcidés).

2.3.3. Autres attributs

D'autres attributs sont également recherchés pour chacune des espèces identifiées :

- la distribution verticale : benthique (B), démersal (D) ou pélagique (P, utilisée dans le chapitre 4) ;
- les limites de distribution latitudinale passées (Wheeler, 1978) et récentes (*Fishbase*, utilisées dans le chapitre 5) ;
- la classe de taille usuelle au stade adulte, la taille et l'âge à maturité, la longévité, le substrat préférentiel et la profondeur favorite.

Il est également mentionné si l'espèce est introduite et, dans le cas positif, la région d'origine.

Cependant, certaines données sont encore manquantes malgré une recherche bibliographique approfondie. Par conséquent toutes ces informations ne sont pas utilisées ici, mais pourront être exploitées ultérieurement. Pour compléter cette base, davantage de

recherches bibliographiques, voire de recherches sur la biologie de certaines espèces, seraient nécessaires.

➔ *Le recueil et la compilation des données caractérisant l'environnement des écosystèmes estuariens et leurs assemblages de poissons dans la métabase EurEFish 1.0 a représenté une part importante de ce travail de thèse. Cette base réunit l'ensemble des données qui sont exploitées dans les trois chapitres suivants. Elle pourrait également servir de base de travail pour de futures recherches sur les estuaires tidaux européens.*

CHAPITRE 3 -

RICHESSE SPÉCIFIQUE DES ASSEMBLAGES DE POISSONS

Avant d'étudier les relations entre la richesse spécifique des assemblages de poissons et l'environnement abiotique des estuaires, une analyse préliminaire de la composition taxinomique des assemblages de poissons dans les estuaires tidaux européens est présentée. Cette première analyse constitue avant tout un travail exploratoire de l'ensemble des données de pêche recueillies et compilées dans la base *EurEFish 1.0*.

L'ensemble des outils statistiques utilisés dans ce chapitre 3 et le chapitre 4 sont décrits en annexe C.

3.1. COMPOSITION TAXINOMIQUE

Au cours des 216 campagnes DCE réalisées au chalut à perche et à la senne de plage entre 2004 et 2007 (jeu de données n°1, *cf.* § 2.2.2.), 9 113 poissons sont capturés parmi lesquels 54 familles, 110 genres et 143 espèces sont identifiés. A partir de l'analyse des courbes de raréfaction (*cf.* § 3.2.2.), sont sélectionnées uniquement les campagnes ayant échantillonné une surface minimum totale de 2 500 m², afin de considérer un effort d'échantillonnage suffisamment intensif pour estimer que les données obtenues sont représentatives du peuplement du milieu. En appliquant ce seuil minimal de surface d'échantillonnage, il reste 150 campagnes pour lesquelles 7 745 poissons sont capturés appartenant à 51 familles, 105 genres et 137 espèces.

3.1.1. Postulats à vérifier

À partir d'une première exploration sommaire des données présélectionnées, est-il possible de vérifier quatre généralités énoncées par Haedrich (1983) sur l'ichtyofaune des estuaires en termes de fréquence d'occurrence ?

1) *« Le nombre de familles contribuant majoritairement à l'ichthyofaune des estuaires est restreint »*

En effet, les familles rencontrées dans plus de 50 % des 150 campagnes DCE sélectionnées sont seulement au nombre de 5, soit 9 % du nombre total de familles identifiées (Tableau 10).

Tableau 10 : Les familles représentées dans plus de 50 % des 150 campagnes DCE sélectionnées.

Famille	Occurrence (%)
Gobiidae	94
Pleuronectidae	88
Clupeidae	76
Moronidae	58
Syngnathidae	55

2) *« Le degré de dominance par quelques espèces de poissons est élevé dans l'estuaire. »*

De même que pour les familles, seulement cinq espèces sont présentes dans plus de 50 % des 150 campagnes de pêche, soit 3,5 % du nombre total d'espèces identifiées (Tableau 11).

Tableau 11 : Espèces occurrentes dans plus de 50 % des 150 campagnes de pêche DCE sélectionnées

Espèces	Famille	Occurrence (%)
Platichthys flesus	Pleuronectidae	85
Pomatoschistus minutus	Gobiidae	71
Sprattus sprattus	Clupeidae	64
Dicentrarchus labrax	Moronidae	58
Pleuronectes platessa	Pleuronectidae	57

3) *« L'ichthyofaune estuarienne est dérivée de la mer. »*

L'ensemble des familles et des espèces les plus fréquentes (Tableau 10 et Tableau 11) sont d'affinité marine, ce qui donne une première indication de l'importance des espèces marines dans les estuaires.

4) *« Le nombre total d'espèces signalées dans un estuaire n'est jamais très élevé »*

En première approximation, 65 % des 75 estuaires retenus ont un nombre total d'espèces échantillonnées inférieur à 20, toutes campagnes confondues (Tableau 12). Le nombre d'espèces le plus élevé est obtenu dans l'estuaire de la Tamise avec un total de 45 espèces (Tableau 13).

Tableau 12 : Nombre d'estuaires par rapport au nombre total d'espèces identifiées sans standardisation de l'effort d'échantillonnage

Nombre total d'espèces	Nombre d'estuaires
> 30	8
> 20 et ≤ 30	18
> 10 et ≤ 20	29
≤ 10	20

Tableau 13 : Les huit estuaires dans lesquels plus de 30 espèces ont été identifiées sans standardisation de l'effort d'échantillonnage

Estuaire	Nombre total d'espèces
Tamise (GBR)	45
Seine (FRA)	38
Baie du Mont Saint Michel (FRA)	34
Tyne (GBR)	33
Loire (FRA)	32
Dart (GBR)	32
Gironde (GBR)	31
Sado (PRT)	31

En moyenne, 18 ±2 espèces sont identifiées par estuaire. Les assemblages ichtyofaunistiques estuariens regroupent des espèces d'origines marine ou fluviale, parmi lesquelles de nombreuses peuvent être présentes en estuaire de manière accidentelle. Finalement, cette moyenne de richesse spécifique totale est-elle vraiment faible ? Une comparaison de ce total estuarien avec des totaux obtenus dans les milieux adjacents, en rivière ou en mer, permettrait d'étudier plus précisément l'écart en richesse spécifique. Néanmoins, une telle comparaison reste difficile sachant que la plupart des inventaires européens effectués en rivière (p. ex. Lelek, 1987 ; Arrignon, 1988 ; Boët *et al.*, 1999) ou en mer (Louisy, 2005) se déroulent à des échelles spatiales et/ou temporelles beaucoup plus vastes.

Il est néanmoins possible de noter, de façon plus rigoureuse, que le nombre total d'espèces d'eau douce est beaucoup plus faible que le nombre total d'espèces marines. À l'échelle de l'Europe occidentale, Lelek (1987) a répertorié 193 espèces d'eau douce, alors que sur le continent nord américain, Moyle & Leidy (1992) ont recensé un total de 950 espèces d'eau douce. Même si la comparaison brute de ces valeurs est biaisée par le fait qu'il s'agit d'informations disparates issues de différentes formes d'inventaires, basés sur des protocoles différents, sur des continents différents, l'écart reste important. Cette nette disparité trouve vraisemblablement une partie de son origine au début du quaternaire (il y a 1,8 millions d'années) lors des épisodes glaciaires du Pléistocène (Mahon, 1984 ; Tonn *et al.*, 1990 ; Oberdorff *et al.*, 1997). En Europe, le retrait des espèces vers le sud a été fortement limité par la présence de barrières montagneuses ou de bras de mer, entraînant une disparition massive des espèces les plus thermophiles (Mahon, 1984 ; Moyle & Herbold, 1987). Alors qu'en Amérique du Nord, la survie des espèces a été favorisée par l'orientation nord-sud du réseau hydrographique, *via* le bassin du Mississippi, qui a permis le déplacement des populations (Mahon, 1984 ; Burr & Page, 1986).

3.1.2. Zonation biogéographique

Les estuaires étudiés sont compris dans une zone d'étude qui s'intègre dans deux provinces marines selon des études d'assemblages faunistiques marins (Elliott & Dewailly, 1995 ; Spalding *et al.*, 2007) : au sud, la province Lusitanienne (L) qui englobe les côtes du Portugal et le Golfe de Gascogne, et au nord, la province des Mers Européennes Nordiques (*North European Seas*, NES) qui comprend la Mer du nord, la Manche et la Mer Celtique. Le contraste entre les provinces du sud et du nord s'observe dans la composition en espèces des estuaires : ainsi, sur les 150 campagnes de pêche DCE, 44 espèces sont identifiées uniquement dans la province lusitanienne ; 46 uniquement dans la province des mers du Nord. En revanche, 47 espèces sont communes dans les deux provinces. Dans la province

lusitanienne, l'espèce la plus fréquente est la sole commune, *Solea solea,* tandis que dans la province des mers du Nord, c'est le flet d'Europe, *Platichthys flesus* (Tableau 14).

Tableau 14 : Espèces occurrentes dans plus de 50 % des 150 campagnes de pêche DCE par province marine

Province marine	Espèce	Famille	Occurrence (%)
Lusitanienne (30 campagnes)	*Solea solea*	Soleidae	90
	Pomatoschistus minutus	Gobiidae	63
	Gobius niger	Gobiidae	60
	Platichthys flesus	Pleuronectidae	57
	Pomatoschistus microps	Gobiidae	53
	Anguilla anguilla	Anguillidae	53
	Dicentrarchus labrax	Moronidae	53
Mers Européennes nordiques (120 campagnes)	*Platichthys flesus*	Pleuronectidae	92
	Pomatoschistus minutus	Gobiidae	73
	Sprattus sprattus	Clupeidae	73
	Pleuronectes platessa	Pleuronectidae	67
	Dicentrarchus labrax	Moronidae	60

Une première analyse brute des données de pêche associées aux 150 campagnes DCE montre les similarités entre estuaires en utilisant la distance de Bray-Curtis calculée à partir des fréquences des espèces dans les données (Fig. 20, *cf.* annexe C pour plus de détails sur la méthodologie). Trois grands groupes d'estuaires se distinguent à partir du dendrogramme et sont reportés sur le premier plan factoriel d'une analyse en coordonnées principales (Fig. 20). L'organisation des estuaires associés aux groupes B et C selon un gradient nord-sud souligne une structuration latitudinale dans la composition des assemblages de poissons. En effet, sur cette figure 20, se regroupent d'abord les estuaires associés à la Mer du nord (en bleu), aux Mers Celtiques (en vert), à la Manche (en violet), au Golfe du Gascogne (en rouge) et enfin aux côtes portugaises (en orange).

Le groupe A, très distinct des deux groupes précédents, regroupe l'ensemble des sept estuaires basques espagnols. Ces estuaires ont en commun une richesse spécifique peu élevée (entre 1 et 9 taxons seulement) et assez similaire (I_{BC}= 0,4 ±0,04 en moyenne) avec notamment la présence du sar commun *Diplodus sargus*, du gobie noir *Gobius niger*, de la sole commune, du syngnathe aiguille *Syngnathus acus* et du flet d'Europe. Par ailleurs, ce qui rassemble davantage ces estuaires est le fait qu'ils présentent tous une forte occurrence de gobies *Pomatoschistus* spp. (présents dans 78-100 % des échantillons). Au cours des campagnes DCE au Pays Basque Espagnol, les individus du genre *Pomatoschistus* ne sont jamais identifiés jusqu'à l'espèce contrairement à ce qui est fait dans les autres pays européens. Or les gobies *Pomatoschistus* sont très répandus dans tous les estuaires européens et il en existe jusqu'à cinq espèces différentes : *P. microps, P. minutus, P. lozanoi, P. marmoratus*, et *P. pictus*. En conséquence, ce biais dans l'identification introduit un biais dans l'analyse, qui se traduit par la forte dissimilarité des systèmes basques espagnols avec tous les autres.

Cette approche exploratoire préliminaire des données donne un premier aperçu de la composition taxinomique des assemblages de poissons estuariens européens. Néanmoins, une telle analyse est limitée notamment du fait de l'hétérogénéité des données induite par la disparité des protocoles d'échantillonnage. Une exploitation plus approfondie exige par conséquent l'application d'une méthode de standardisation.

C'est l'objet de la suite de ce chapitre. Il se focalise sur la richesse spécifique totale des assemblages de poissons estuariens. Afin de comparer la richesse spécifique totale entre différents estuaires européens, plusieurs techniques de standardisation, décrites ci-dessous, ont été utilisées.

Fig. 20 (ci-contre) : (a) Classification ascendante hiérarchique des 75 estuaires selon la fréquence des taxons identifiés au cours des 150 campagnes DCE, basée sur la matrice de similarité de Bray-Curtis et représentée sous forme de dendrogramme. (b) Projection des estuaires sur le premier plan factoriel de l'analyse en coordonnées principales (PCoA) à partir de la même matrice de similarité. Les 3 principaux groupes identifiés en (a) et les distances estuaires-centre y sont projetés. Les estuaires en orange sont associés aux côtes Portugaises, en rouge au Golfe de Gascogne, en violet à la Manche, en vert aux Mers Celtiques et en bleu à la Mer du Nord.

a)
Hauteur
0.0
0.5
1.0
1.5
2.0
2.5
3.0
3.5
A
B
C
70 - Urola
71 - Urumea
46 - Nervion
49 - Oria
4 - Aribai
8 - Barbadun
13 - Butroe
17 - Conwy
30 - Glaslyn
25 - Dovey
41 - Mawddach
47 - Newport_bay
33 - Gweebarra
59 - Sruwaddacon_bay
26 - Dundalk_bay
60 - Suir
75 - Wyre
66 - Tullaghan_bay
12 - Boyne
36 - Lagan
34 - Humber
52 - Ribble
35 - Kent
40 - Lune
69 - Tywi
61 - Tay
22 - Dee
28 - Forth
39 - Loughor
67 - Tweed
6 - Bann
45 - Moy
37 - Liffey
53 - Rogerstown
48 - Newry
14 - Wear
62 - Tees
68 - Tyne
18 - Clomarty
23 - Cromoch
43 - Moray
42 - Mira
32 - Guadiana
54 - Sado
9 - Bidasoa
65 - Trieux
1 - Adour
63 - Tejo
44 - Morlaix
31 - Goyen
56 - Seudre
7 - Bann
72 - Veys
11 - BMSM
50 - Orne
55 - Seine
38 - Loire
64 - Thames
24 - Douro
57 - Sevre_niortaise
2 - Adur
20 - Cuckmere
29 - Gironde
15 - Charente
73 - Vilaine
58 - Somme
5 - Authie
14 - Canche
21 - Dart
16 - Cleddau
27 - Fal
19 - Crouch
10 - Blackwater_coln
3 - Alde_Ore
51 - Orwell
b)
PCoA 2 (7.8% de l'inertie totale)
PCoA 1 (12.5% de l'inertie totale)
0.3
0.2
0.1
0.0
-0.1
-0.2
-0.3
-0.4
-0.4
-0.2
0.0
0.2

3.2. STANDARDISATION DES DONNEES DE RICHESSE TAXINOMIQUE

L'estimation de la richesse spécifique peut être fortement biaisée par la stratégie d'échantillonnage, en particulier, le type d'engins de pêche utilisé, l'intensité de l'échantillonnage et l'identification taxinomique des individus récoltés. Or, la comparaison de la richesse spécifique entre différents sites nécessite des données standardisées. Afin de limiter au mieux le biais dans l'analyse des données de richesse spécifique réalisée (*cf.* § 3.3.), plusieurs manipulations préalables sont donc effectuées.

3.2.1. Biais lié à l'identification taxinomique

Une première source d'erreur ou biais peut être liée à la détermination taxinomique des espèces qui n'est pas toujours rigoureuse ou ne peut être faite selon le même niveau pour chacune. La richesse spécifique totale d'un estuaire correspond ici au nombre total d'espèces observées en moyenne par campagne (estuaire x année x saison). Les individus étant identifiés jusqu'au genre (p. ex. *Trisopterus sp*) ou jusque la famille (Clupéidés) sont également inclus dans le calcul de la richesse spécifique[1], en stipulant que ces taxons sont différents des espèces déjà identifiées dans chaque site. Par contre, en ce qui concerne les individus appartenant à la famille des Gobiidés, souvent mal déterminés et présents dans l'ensemble des estuaires, il est postulé qu'ils ne sont pas une composante discriminante des assemblages de poissons estuariens et ils sont éliminés des analyses.

3.2.2. Biais lié à l'effort d'échantillonnage

Afin de s'affranchir du biais lié à l'intensité d'échantillonnage, la richesse spécifique est standardisée par la surface totale échantillonnée au cours d'une campagne.

Sur une courbe de raréfaction classique, la richesse spécifique est liée à l'effort d'échantillonnage par une relation logarithmique (Fig. 21). L'effort d'échantillonnage est alors considéré suffisamment intensif quand la courbe de raréfaction atteint un plateau, ce dernier étant assimilé à la richesse spécifique du site en question. Dans notre cas, les prélèvements se distinguant notamment de par leur surface, l'effort d'échantillonnage est considéré mieux représenté par la surface échantillonnée que par le nombre de prélèvements comme il est le plus souvent utilisé. L'analyse préliminaire des courbes de raréfaction représentant la richesse spécifique en fonction de la surface échantillonnée permet ainsi de sélectionner un seuil minimal de surface totale d'échantillonnage de 2 500 m² par campagne. A l'inverse, les

[1] En toute rigueur, le terme de richesse spécifique n'est pas approprié car le calcul inclut quelques genres et quelques familles. Toutefois, pour plus de clarté, c'est ce terme qui sera privilégié dans la suite du manuscrit.

campagnes au cours desquelles une surface totale inférieure à 2 500 m² est échantillonnée ne permettent pas d'atteindre le plateau de raréfaction et par conséquent d'observer une richesse spécifique représentative du milieu.

Cette présélection des données ne permet pas toutefois de s'affranchir du biais d'échantillonnage lié à la surface totale des estuaires échantillonnés. Les grands estuaires sont en effet beaucoup plus échantillonnés que les petits estuaires. Par conséquent, pour pallier à ce biais, la richesse spécifique obtenue par campagne est également divisée par la surface totale échantillonnée log-transformée. Cette log-transformation permet de linéariser la relation entre la richesse spécifique et la surface échantillonnée (Fig. 21b) et d'appliquer des GLMs gaussiens (*cf.* § 3.3.).

Fig. 21 : (a) Courbe de raréfaction montrant le nombre d'espèces cumulé en fonction de la surface échantillonnée. (b) Linéarisation de la courbe de raréfaction à l'aide de la log-transformation appliquée à la surface échantillonnée. Exemple à partir des données de pêche de l'estuaire de la Vilaine (France).

3.2.3. Biais lié aux engins de pêche utilisés

Les problèmes liés aux différences entre les engins de pêche ont conduit à ne traiter que les prélèvements au chalut à perche et à la senne de plage (*cf.* § 2.2.2.). Logiquement, l'intensité d'échantillonnage est plus élevée lorsque différents types d'engins de pêche sont utilisés : différents compartiments du système sont en effet échantillonnés, ce qui permet d'optimiser l'estimation de la richesse spécifique du milieu. Or, certains estuaires sont échantillonnés avec deux types d'engin de pêche, le chalut à perche et la senne de plage, tandis que d'autres sont uniquement échantillonnés avec un seul engin. Dans l'article présenté ci-après, je présente comment prendre en compte ce biais en intégrant dans les modèles linéaires généralisés (GLMs) une variable catégorielle qui qualifie le nombre de types d'engins utilisés (1 ou 2). Cette technique se révèle pertinente et efficace. Néanmoins, afin de confirmer les résultats obtenus à partir des données issues des deux types d'engins de pêche, les analyses sont reconduites une deuxième fois en considérant uniquement les données issues d'un seul engin de pêche, le chalut à perche.

3.3. LIEN ENTRE LA RICHESSE SPECIFIQUE ET L'ENVIRONNEMENT ABIOTIQUE

Cette étude met en évidence des relations entre l'environnement estuarien abiotique et un attribut caractérisant la richesse spécifique des assemblages de poissons. Elle est fondée sur les deux premiers jeux de données sélectionnés (*cf.* § 2.2) et est publiée dans la revue *Estuarine, Coastal and Shelf Science.*

L'objectif de ce premier article est de présenter la nouvelle base de données confectionnée, *EurEFish 1.0*, et d'introduire l'approche méthodologique appliquée pour identifier des relations entre les caractéristiques décrivant l'environnement estuarien abiotique et des attributs des assemblages de poissons.

La première annexe qui accompagne cet article (*appendix A1*) est reportée en annexe D. Cette annexe présente les valeurs des descripteurs abiotiques associées aux 135 estuaires étudiés.

- ***Le titre en français :***

« Les poissons sous influence : une analyse macroécologique des relations entre le nombre d'espèces de poissons et les gradients abiotiques parmi les estuaires tidaux européens. »

- ***Le résumé en français :***

« Les assemblages de poissons estuariens sont soumis à une forte variabilité environnementale qui dépend largement des influences à la fois fluviale en amont et marine en aval. À partir de cette approche éco-hydraulique, notre étude introduit une méthode macroécologique qui vise à identifier les principaux facteurs environnementaux qui structurent les assemblages de poissons au sein des estuaires tidaux européens. Cet article est centré sur l'influence des gradients environnementaux à large échelle sur la richesse spécifique des poissons en estuaire. L'environnement de 135 estuaires du nord-est de l'Atlantique, du Portugal à l'Ecosse, est caractérisé par divers descripteurs liés notamment à l'hydromorphologie. Les principaux gradients environnementaux parmi les estuaires sont mis en évidence par l'analyse des données abiotiques à l'aide d'analyses multivariées et de classifications. En particulier, une variable intégrative de la taille du système estuarien est dérivée d'une analyse en composantes principales. À partir de modèles linéaires généralisés, des facteurs expliquant les variations de richesse spécifique aux différentes échelles, de l'habitat local aux caractéristiques plus régionales, sont identifiés. La taille du système estuarien, plus particulièrement la largeur à l'embouchure, et par ailleurs la largeur du plateau continental apparaissent comme les meilleures variables explicatives de la

richesse spécifique de poisson en estuaire à une large échelle. Cette approche constitue une première étape dans l'évaluation du statut écologique estuarien et dans l'étude des effets induits par d'autres facteurs tels que les perturbations anthropiques. »

- ***L'article sous sa forme parue :***

Estuarine, Coastal and Shelf Science 86 (2010) 137–147

Contents lists available at ScienceDirect

Estuarine, Coastal and Shelf Science

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

Fish under influence: A macroecological analysis of relations between fish species richness and environmental gradients among European tidal estuaries

Delphine Nicolas [a,*], Jérémy Lobry [a,b], Mario Lepage [a], Benoît Sautour [c], Olivier Le Pape [d], Henrique Cabral [e], Ainhize Uriarte [f], Philippe Boët [a]

[a] Cemagref, UR EPBX, 50 av. de Verdun, F-33612 Cestas, France
[b] GIP Loire Estuaire, Nantes, France
[c] Arcachon Marine station, University of Bordeaux1, France
[d] Université Européenne de Bretagne, UMR 985 Agrocampus Ouest, Inra "Ecologie & Santé des Ecosystèmes", Ecologie halieutique, Agrocampus Rennes, France
[e] Department of Animal Biology, Institute of Oceanography, University of Lisbon, Portugal
[f] AZTI – Tecnalia, Marine Research Division, Pasaia, Spain

ARTICLE INFO

Article history:
Received 31 July 2009
Accepted 9 November 2009
Available online 12 November 2009

Keywords:
fish assemblages
tidal estuaries
species richness
large-scale
hydromorphology

ABSTRACT

Estuarine fish assemblages are subject to a great environmental variability that largely depends on both upstream fluvial and downstream marine influences. From this ecohydrological view, our study introduces a macroecological approach aiming to identify the main environmental factors that structure fish assemblages among European tidal estuaries. The present paper focuses on the influence of large-scale environmental gradients on estuarine fish species richness. The environment of 135 North-eastern Atlantic estuaries from Portugal to Scotland was characterised by various descriptors especially related to hydromorphology. Major environmental trends among estuaries were underlined using multivariate techniques and cluster analyses applied to abiotic data. In particular, an integrative system size covariate was derived from a principal component analysis. Factors explaining patterns of species richness at different scales from local habitat to regional features were highlighted. Based on generalised linear models, the estuarine system size, and more particularly the entrance width, and also the continental shelf width were identified as the best explanatory variables of estuarine fish species richness at a large-scale. Our approach provides a standardized method to estimate the relationship between fish assemblages and environmental factors. This constitutes a first step in assessing estuarine ecological status and studying the effects of additional factors such as anthropogenic disturbances.

© 2009 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Estuaries are transition areas between freshwater and marine habitats that provide many crucial goods and services for human societies (Costanza et al., 1997). Because of high salinity variations, low depths, muddy grounds, high turbidity, various and rich habitats and high food availability, estuaries are also essential for many fish species (Blaber and Blaber, 1980; Elliott and Dewailly, 1995; Beck et al., 2001; Peterson, 2003). These attractive ecosystems are strongly affected by numerous anthropogenic activities (e.g. agriculture, dredging, fishing, harbor activities, industrial pumping, waste water loading), but the degree of human-induced alterations on their ecological functions remains largely unknown (Edgar et al., 2000). Submitted to a highly variable environment, estuarine fish communities vary greatly at different spatial and temporal scales (Maes et al., 2004). Moreover, because estuarine biological communities are well-adapted to cope with high stress, it is difficult to quantify the effects of anthropogenic stress; this is called the estuarine quality paradox (Elliott and Quintino, 2007). It is thus particularly important to characterize key natural ecological patterns before analysing the effects of anthropogenic impacts.

Key natural ecological processes affect estuarine fish communities at different spatial scales. At the local scale, this includes small-scale biotic processes, such as foraging, competition and predation avoidance. Large-scale but still intra-estuarine ecological patterns result from responses to dominant environmental gradients such as salinity, temperature or turbidity (Blaber and Blaber, 1980; Thiel et al., 1995; Akin et al., 2005). At the global scale of an estuary, ecological features are primarily shaped by three processes: tide, wave and fluvial energies (Dalrymple et al., 1992). Due to a high efficiency in trapping sediment, estuaries tend to accumulate particles (Harris and Heap, 2003). Thus, for example,

* Corresponding author.
E-mail address: delphine.nicolas@cemagref.fr (D. Nicolas).

0272-7714/$ – see front matter © 2009 Elsevier Ltd. All rights reserved.
doi:10.1016/j.ecss.2009.11.006

estuary resilience to pollution is greatly determined by hydrodynamic forces (e.g. residence time) that influence rates of sediment flushing (Engle et al., 2007). Estuarine hydrodynamics are under large-scale control, mainly estuary geomorphology, climate (e.g. temperature, rainfall, wind regime) and catchment properties (e.g. substrate, cover, surface, source elevation, dams) (Poff et al., 1996; Peterson, 2003). At this large-scale, estuarine fish communities are related to environmental conditions (river flow and temperature) but also to biogeographic species distribution. Main features of estuaries thus strongly influence fish habitats and communities at different scales (Roy et al., 2001; Saintilan, 2004; Harrison and Whitfield, 2006). Consequently, taking into account the large-scale driving factors (Keddy, 1992), macroscopic studies of the relationships between environment and fish assemblage structure may help, first, to understand the functioning of estuarine ecosystems, and then, to assess their ecological status so that appropriate management decisions can be taken (Brown, 1995; Peterson, 2003; Engle et al., 2007).

Identifying and quantifying the links between environmental variables and biota can be carried out through the statistical analyses of long time series data (e.g. Power et al., 2000; Daufresne et al., 2003) or from spatial comparisons of a number of different sites (e.g. Ley, 2005; Harrison and Whitfield, 2006). Previous very large-scale American, South African and Australian studies have found estuary mouth configuration (Monaco et al., 1992; Edgar et al., 2000; Ley, 2005; Harrison and Whitfield, 2006), estuarine water area (Monaco et al., 1992; Pease, 1999; Harrison and Whitfield, 2006), latitude (Edgar et al., 1999; Pease, 1999; Harrison and Whitfield, 2006) and catchment area hydrology (Ley, 2005) to be the main abiotic determinants of species richness. Such a large-scale investigation has never been carried out on European tidal estuaries fish assemblages. Elliott and Dewailly (1995) compared fish assemblage structure among 17 well-studied European estuaries and underlined a positive influence of estuary area size on fish species number. However, this study was based on heterogeneous fish data, collected by different sampling methods during irregular survey periods, thus preventing a quantitative comparison (Elliott and Dewailly, 1995). The present study considers a significantly higher number of estuarine systems, and more especially, uses fishing data collected within the context of the European Water Framework Directive (WFD, European Council Directive, 2000). These WFD fishing surveys, designed to develop fish indicator species to assess the ecological status of transitional waters, and estuaries in particular (Coates et al., 2007), made it possible to create a relatively homogenous European fish dataset. Contrary to the previous large-scale analyses, especially in South Africa (Harrison and Whitfield, 2006) and Australia (Edgar et al., 1999), where a wide diversity of transitional systems were used (e.g. coastal lagoon, river estuary, permanently or seasonally open estuary, delta), we here focus only on tidal estuaries.

We introduce a macroecological approach that aims, first, at identifying the main features among European tidal estuaries, and secondly, at determining which of these environmental factors influence patterns of fish species richness. The environment of tidal estuaries was described from an ecohydrological view (Wolanski, 2007) by taking into account both upstream and downstream descriptors that may be involved in shaping fish assemblages.

2. Materials & methods

Two different data matrices were computed in a metabase called EurEFish 1.0 (European Estuaries & Fish). The first one contained abiotic data collected for 135 estuaries along a latitudinal gradient from Portugal (Guadiana estuary, 37°10′N, 7°23′W) to Scotland (Donorch estuary, 57°51′N, 4°00′W) (Fig. 1). The second compiled fish data collected within the WFD monitoring programmes for 81 of the estuaries described.

2.1. Construction of the abiotic data matrix

European tidal estuaries were characterised from their main environmental features (Table 1, see Appendix A1 for details on the variables). All these estuaries are river valleys drowned by post-glacial sea level rises 10,000–15,000 years before present (Elliott and McLusky, 2002). To describe fish estuarine environment from an ecohydrological view, estuary characterisation was completed with some descriptors of (upstream) watershed properties and (downstream) marine influence:

2.1.1. Descriptors of climate and geographic position

Latitude was included in the database as a proxy for temperature. The selected estuaries belong to the Boreal/Atlantic region (Elliott and Hemingway, 2002). Their watershed is subject to a temperate climate, except the south Portuguese estuaries that support a Mediterranean climate (Olson et al., 2001).

2.1.2. Descriptors of watershed properties and coastal characteristics

From the European watershed polygons obtained from River and Catchment database (Catchment Characterisation and Modelling – CCM – version 2.1, Vogt et al., 2007) it was possible to calculate some catchment areas not found in literature using ArcGis software. Source elevation, collected from literature and relief maps, was used as descriptor of the head of the watershed and information of the susceptible water pool (e.g. glacier, snow) or rainfall conditions (through orographic effect) especially for high elevations (i.e. mountain conditions) (Ley, 2005).

Estuaries provide nursery grounds for many marine species that spawn on the continental shelf (Beck et al., 2001; Able, 2005). Continental shelf width and littoral substrate may thus influence the number of marine species able to enter estuaries, and consequently estuarine fish species richness. The minimal distance to the 150 m depth limit (Fig. 1) of the continental shelf was measured with Arcgis software, while the main features of littoral substrate were collected from marine coastal sediment charts.

2.1.3. Descriptors of estuary geomorphology and hydrological dynamics

Estuarine morphology was described by estuarine surface area, which is known to enhance habitat diversity (Monaco et al., 1992), and by width and depth at river mouth, which reflect access to the estuary for marine and diadromous migrant species. The wave exposure factor provided an indication of the shelter effect provided by these estuaries (Hyndes et al., 1996; Lowry and Suthers, 2004). Areas of intertidal flats, especially recognized for their nursery function (Mclusky, 1989; Van Der Veer et al., 2001; Gibson et al., 2002), were taken into account as a percentage of the total estuarine area, so as not to be redundant with the estuary area variable. Estuary hydrodynamics were characterised by maximal tidal range and mean annual river discharge. Mean annual river discharges were averaged up to the last ten years of data collected through literature or water agency databases (Table 1).

Contrary to the largest well-studied estuarine systems (e.g. Tagus – Portugal, Gironde, Seine – France, Scheldt – Belgium/Germany, Thames – England), many of the other estuaries studied were relatively small systems for which very few or even no data exist. Consequently, some factors, especially those relating to hydrodynamics, such as tidal prism, water quality and turbidity or to biotic information such as chlorophyll concentration, were not

1: Guadiana	24: Vie	47: Léguer	69: Wear	92: Cleddau	115: Munster Blackwater
2: Mira	25: Loire	48: Jaudy	70: Tees	93: Dovey	116: Cork habour
3: Sado	26: Vilaine	49: Trieux	71: Humber	94: Mawddach	117: Bandon
4: Tejo	27: Penerf	50: Rance	72: Wash	95: Glaslyn	118: Inner Kenmare river
5: Douro	28: Noyalo	51: Mont Saint	73: Great Ouse	96: Conwy	119: Castlemaine harbour
6: Barbadun	29: Vannes	Michel bay	74: Alde & Ore	97: Dee	120: Tralee bay
7: Nervion	30: Auray	52: Veys bay	75: Orwell	98: Mersey	121: Shannon
8: Butroe	31: Crac'h	53: Orne	76: Blackwater_Coln	99: Ribble	122: Dunbulcaun bay
9: Oka	32: Etel	54: Seine	77: Crouch	100: Wyre	123: Camus bay
10: Lea	33: Blavet_Scorff	55:Somme	78: Thames	101: Lune	124: Westport bay
11: Artibai	34: Laïta	56: Authie	79: Medway	102: Kent	125: Newport bay
12: Deba	35: Belon	57: Canche	80: Swale	103: Leven	126: Tullaghan bay
13: Urola	36: Aven	58: Scheldt	81: Cuckmere	104: Lagan	127: Sruwaddacon bay
14: Oria	37: Odet	59: Weser	82: Adur	105: Quoile	128: Moy
15: Urumea	38: Pont l'Abbé	60: Elbe	83: Arun	106: Newry	129: Ballysadare bay
16: Oiartzun	39: Goyen	61: Dornoch	84: Test	107: Dundalk bay	130: Sligo bay
17: Bidasoa	40: Aulne	62: Cromarty	85: Exe	108: Boyne	131: Gweebarra
18: Adour	41:Daoulas	63: Moray_Beauly	86: Dart	109: Rogerstown	132: Swilly
19: Gironde	42: Elorn	64: Tay	87: Tamar	110: Broadmeadow	133: Faughan
20: Seudre	43: Aber Benoît	65: Forth	88: Fal	111: Liffey	134: Roe
21: Charente	44: Aber Wrac'h	66: Tweed	89: Severn	112: Slaney	135: Bann
22: Sèvre Niortaise	45: Penzé	67: Blyth	90: Loughor	113: Suir	
23: Lay	46: Morlaix	68: Tyne	91: Tywi	114: Colligan	

Fig. 1. Map of the 135 European estuaries covered in the study and their catchment areas. The 150 m deep limit of the continental shelf is represented (continuous fine black line off the coast). Symbols correspond to the seven estuary clusters obtained by Ward clustering method on the two main components of PCA (Fig. 2).

Table 1
Quantitative and semi-quantitative environmental attributes used in the estuarine typology and statistical analyses. Collected data per estuary are shown in Appendix A1.

Attributes	Units or classes	Source
Geographic position Latitude	Decimal degrees	Google Earth
Watershed scale		
Source elevation	Metres	Literature
Catchment area	Square kilometres	Literature; ArcGis software
Mean annual river discharge	Metres cube per second	Literature; river website; water agencies' databases (ROI Environmental Protection Agency (EPA): http://www.epa.ie/, UK Estuaries Database 2003: http://www.bodc.ac.uk/, French hydrology database: http://www.hydro.eaufrance.fr/, French water agencies: http://www.lesagencesdeleau.fr/)
Estuary scale		
Estuary area	Square kilometres	Literature; ArcGis software
Entrance width	Kilometres	Google Earth
Entrance depth	Metres	Marine charts
Intertidal area type	Percentage of total estuary area:1:0–20%; 2:20–40%; 3:40–60%; 4:60–80%; 5:80–100%	Literature; ArcGis software; Marine charts available on Navicarte seaPro software
Tidal range	Metres	Literature
Wave exposure	1:Extremely exposed; 2:Moderately exposed; 3:Sheltered	Literature; expert communications
Coastal scale		
Continental shelf width (minimal distance to the limit of 150 m deep, Fig. 1)	Kilometres	ArcGis software
Littoral substrate	1:Mud; 2:Mud/Sand; 3:Sand; 4:Sand/gravel; 5:Rock	Marine sediment maps (Borja et al., 2000; Quéro and Vayne, 2005)

available. For the same reasons, some descriptors (e.g. percentage of intertidal area, wave exposure) were not known precisely but could be estimated qualitatively and expressed as class factors (Table 1). Not all selected abiotic descriptors could be directly linked to fish species distribution; nonetheless these could be viewed as surrogates of more proximal processes. Although the present descriptors did not allow the identification of the underlying processes causing fish species distribution (Austin, 2002), they have the advantage of being easily accessible and allowed patterns of species richness to be studied at a broad scale.

2.2. Acquisition and preliminary selection of fish data

Fish data were collected from Portuguese, Spanish, French, Belgian, German, English, Welsh, Scottish and Irish WFD partners. In the WFD context, a large and relatively homogenous fish dataset collected on European estuaries was available. Unfortunately, each country has adopted its own sampling strategy leading to intercalibration problems. In particular, beam trawl was the only fishing gear used in Southern Europe (i.e. France, Spain and Portugal), whereas Northern European countries used a range of tools: for instance, anchor net in the Elbe and Weser, fyke nets in the Scheldt, beach seines, otter trawl and beam trawl in the United Kingdom. For this study, only beam trawls and beach seines were selected as (1) they represented a large proportion of samples within the database (71%), (2) with these gear types, sampling effort can be standardized by their sampled surface.

Within each selected gear type (beam trawl or beach seine), there were differences in mesh size between surveys (see Appendix A2). Sampling times could also differ and, for beam trawl, the towing speed. Hence, sampling design and fishing efficiency varied greatly between and among gear types (Steele et al., 2006). Assuming that abundance was more biased by differences in sampling protocols and fishing gears than presence/absence, only presence data were taken into account. Though most of the data were not geographically referenced, that prevented to examine intra-estuary spatial patterns, each estuary was assumed to be sampled along the totality of its upstream–downstream gradient, as specified in WFD sampling protocols. Only fishing surveys that occurred in spring and autumn between 2004 and 2007 were selected. Species richness was chosen to characterize estuarine fish assemblages (see Appendix B for further details).

2.3. Statistical analyses

2.3.1. Estuaries classification based on abiotic descriptors

Estuaries were classified into groups in relation to similarities in physical characteristics based on eight continuous variables: six were geomorphological variables (catchment area, source elevation, estuarine water area, estuary mouth depth and width and continental shelf width) and two hydrological (tidal range and mean river annual discharge). Underlying patterns were identified using principal component analysis (PCA) and clustering with R software (R Development Core Team, 2005). Preliminary studies showed that latitude was partially correlated to the continental shelf width (Table 2). Thus it was eliminated from the multivariate and classification analyses to allow the resulting patterns to be based on hydromorphologic features (Clarke and Ainsworth, 1993; Ley, 2005). The quantitative variables catchment area, source elevation, estuarine water area, estuary mouth width were log-transformed $\ln(x+1)$ to weaken the influence of the few strongest outliers. A normed PCA was computed in order to synthesize the data describing the environmental conditions of estuaries. Estuary clusters were obtained through a Hierarchical Clustering procedure using Ward agglomerative method (Lebart et al., 1984) based on the matrix of Euclidean distance between pairs of sites calculated from their coordinates in the PCA. Correlation between each pair of quantitative variables was calculated with the Pearson correlation coefficient (Table 2).

2.3.2. Species richness standardization

The number of species collected during a survey depends on sampling effort (Krebs, 1999). To limit bias due to sampling design, species richness was standardized with relation to the sampled surface. After examination of the shape of species–accumulation curves, only fishing surveys with a total sampled surface of at least 2500 m^2 (per year and per season) were selected. Species richness was then divided by the log-transformed total sampled surface

Table 2
Correlation matrix between quantitative environmental attributes. The variables related to system size: catchment area, mean annual river discharge, estuary area and mouth width, are log-transformed. Stars indicate significant values at a 5% level.

	Catchment area	Mean river annual discharge	Estuary area	Mouth width	Mouth depth	Tidal range	Continental shelf width	Source elevation	Latitude
Catchment area	1								
Mean river annual discharge	0.894*	1							
Estuary area	0.647*	0.554*	1						
Mouth width	0.564*	0.494*	0.764*	1					
Mouth depth	0.217	0.226*	0.369*	0.153	1				
Tidal range	0.019	−0.034	0.171	0.228	−0.061	1			
Continental shelf width	0.192	0.098	0.244	0.360*	−0.051	0.347*	1		
Source elevation	0.454*	0.540*	0.163	0.134	0.068	−0.180	−0.165	1	
Latitude	−0.026	0.025	0.172	0.180	0.075	0.063	0.571*	−0.263	1

realized during a survey (Krebs, 1999). Through this transformation, the relationship between species richness and sampled surface became linear (Fig. 2). Consequently, species richness refers to $SR/\ln(S)$, where SR corresponds to species richness and S to total sampled surface (m^2) to standardize SR with regard to sampling effort (see Appendix B1 for $SR/\ln(S)$ values per sampled estuary).

2.3.3. Identification and quantification of main abiotic factors structuring fish species richness

Generalised linear models (GLMs) were constructed to identify those abiotic descriptors (Table 1) which best explained species richness. The two selected gear types could not give homogenous data due to their different sampling properties: beach seine was used on shallow banks, catching species from the entire water column, while beam trawls were designed to catch both demersal and benthic species, within areas deep enough to allow the passage of the boat. As a consequence, two types of models were produced, the first containing both beach seine and beam trawl data and the second only beam trawls (Table 3). The latter considered only 45 estuaries, but with relatively homogenous data over the entire latitudinal gradient studied: estuaries from Guadiana (Portugal) to Cromarty (Scotland). Preliminary graphic tests on data distribution showed that a GLM based on a Gaussian law was most suitable for modelling fish species richness index. Within the models, we introduced factors related to sampling procedure, when significant, in order to account for possible bias. These factors corresponded to between-years and between-seasons variability of species richness for a given estuarine system. When these two factors were tested non-significant, species richness data were pooled per estuary (instead of per estuary, per year and per season). In the first type of models, the number of fishing gear types used (i.e. one: beam trawl or beach seine; or two: beam trawl and beach seine) was also tested, assuming that when various fishing techniques are used, species richness is greater. We next tested the preselected and uncorrelated abiotic environmental trends in the models. The GLM models can then be written as follows:

$SR/\ln(S) \sim \text{Year} + \text{Season} + \text{Number of gear types} + X_1 \ldots + X_i \ldots + X_n$, family = Gaussian(link = 'identity'), where X_i represents the abiotic descriptors of estuaries (continuous covariates or class factors).

To choose environmental descriptor(s) X_i to introduce within models, we tested each variable separately. Variables were then ordered from the most significant to the least significant and a forward stepwise procedure was carried out to determine the best explicative descriptor(s). According to analyses of variance (Chi-square test at 5% level), Akaike Information Criterion (AIC) (Sakamoto et al., 1986), ecological relevance and graphical analysis of the residuals, the best final combination of variables was selected. The statistical significance of each descriptor was tested with both a Chi-square test and a Wald test at 5% level using type-I and type-III ANOVA respectively on R software. The nature of the effect of the descriptors (i.e. positive or negative) on species richness was determined from the sign of the corresponding coefficient(s). A complete graphical analysis of the residuals was carried out for each GLM in order to check that the underlying hypotheses (homogeneity, independence and normality of the residuals) were confirmed. Moreover, further tests of non-linear relationships (function poly on R software) were conducted to estimate this linear approach as appropriate.

Fig. 2. Linearization of species-accumulation curve. Example from results of the Vilaine estuary (France).

3. Results

3.1. Analysis of abiotic attributes and estuaries classification

Estuaries were clustered into seven groups based on the coordinates associated with the two first main components of the PCA that explained 62.5% of the total variance in the abiotic dataset (Fig. 3). The first component explained 41.7% of the total inertia and was highly correlated with four variables related to the size of the estuarine systems: catchment area, mean annual river discharge, estuary area and mouth width (Fig. 3b). The second component (20.8%) was most correlated with three different variables: tidal range, continental shelf width and source elevation (Fig. 3b). Mouth depth, the last variable, was associated with the third component (12.7%). Estuary clusters were mainly discriminated by system size, tidal range and continental shelf width (Figs. 3a and 4). Clusters A and B contained the largest European estuaries (e.g. Gironde, Elbe, Severn), while F and G brought together the smallest systems that represented most of the estuaries studied. The four descriptors related to system size were significantly well correlated (Table 2) and highly associated with the first PCA main component (Fig. 3b). Thus estuary coordinates associated with this first component were considered as a 'size effect' covariate, tested in GLMs.

Table 3
Analysis of deviances for the generalised linear models computed on two-gear-types (beach seines and beam trawls) dataset (a) and only on beam trawls dataset (b). Selected variables were introduced into models in the following order: 1) Sampling effort factor, 2) abiotic attributes. The italicized lines correspond to variables that were introduced in the model instead of the just above variable. Df: residual degree of freedom; Resid. Dev: Residual deviance in percentage; Sig.: significance, *: when p-value <5%, **: <1%, ***: <0.1%; Slope: slope sign.

Introduced variables	Df	Resid. Dev.	Sig.	Slope
(a) Two-gear-types models				
SR/Ln(S) ~ number of gear types + size effect + continental shelf width (or source elevation)				
Null		80	100	
+ Number of gear types	79	88.2	***	+
+ Size effect (- PCA Component 1)	78	78.9	**	+
+ Continental shelf width	77	74.4	*	+
or + Source elevation	*77*	*71.7*	**	–
(b) Beam trawl models				
SR/ln(*S*) ~ size effect + continental shelf width (or source elevation) + mouth depth				
Null		44	100	
+ Size effect (-PCA Component 1)	43	80.1	***	+
+ Continental shelf width	42	63.6	***	+
or + Source elevation	*42*	*69.4*	*	–
+ Mouth depth	37	57.3	**	–

3.2. GLM results

For each type of model, i.e. two-gear-types and beam trawls only, the best ones are presented (Table 3). These models explained a maximum of 28.3% and 42.7% respectively of the total deviance of corresponding datasets (Tables 3a and 3b, respectively 81 and 45 sampled estuaries).

3.2.1. Sampling influence

Season and year were non-significant in explaining fish species richness variability. Consequently, species richness was pooled per system. The 'number of gear types used' variable, tested only in the first type of model, was highly significant, with a positive slope coefficient (Table 3a).

3.2.2. System size effect

In both models, the size effect described by the first PCA main component was a highly significant explanatory variable (Table 3). Size effect was positive, meaning that the largest estuarine systems had the greatest fish species richness. Estuaries in clusters A and B had on average a greater species richness index ($SR/\ln(S) = 1.87$; SD = 0.9) compared to estuaries in clusters F and G (1.26; SD = 0.7). Among the four size effect variables, entrance width was the most significant explanatory variable when tested alone in the models. Mouth depth improved the beam trawl model (Table 3) and was negatively linked to species richness.

3.2.3. Downstream and upstream variables

Species richness was linked to two large-scale descriptors: continental shelf width and source elevation (Table 3). North Sea estuaries were characterised by the greatest minimal distance to the 150 m deep continental shelf (212.2 km; SD = 49 km on average), while the Southern estuaries had the smallest (7.6 km; SD = 4 km on average for Portuguese and Spanish systems). Conversely, source elevation was greater for the Southern systems, especially due to the presence of the Pyrenees Mountains (Fig. 1). These two descriptors appeared to reflect a similar structure pattern in species richness distribution. Species richness index was on average greater in the eleven North Sea estuaries ($SR/\ln(S) = 2.25$; SD = 1.1) compared to the nine English Channel ones (1.53; SD = 0.7), the five Celtic Sea ones (1.57; SD = 0.6), the fifteen Bay of Biscay ones (1.25; SD = 0.7) and the five Portuguese ones (1.59; SD = 0.6). The high level of species richness observed in the North Sea estuaries was mainly due to values obtained for the four English estuaries located in the South–East Bay of England (3.43; SD = 0.4 on average for Blackwater-Coln, Crouch, Thames and Swale), and for the Tees and Wear estuaries (respectively 2.37 and 2.12).

Lastly, the tidal range, the percentage of intertidal areas and the wave exposure did not provide any additional information to describe fish species richness.

4. Discussion

4.1. Relevance of the large-scale analysis

Standardizing species richness in relation to sampled surface allowed us to take into account the sampling effort to produce richness estimates (Krebs, 1999) and provided reliable inter-estuary comparisons. By taking into account both beach seine and beam trawl data, a large proportion of fish data from the European WFD sampling surveys (81 out of 116) was included in the analysis. These considerations about discrepancies linked in particular to sampling gear lead us to recommend standardization in future sampling efforts, so that data can be more readily compared among European estuaries. However, in the present study, a covariate that qualified the number of gear types used during a survey was introduced into GLMs and accounted for the variability due to sampling protocol. The best explicative abiotic variables of species richness identified with these two-gear-type models, system size and continental shelf width (or source elevation), were corroborated by a second type of model based solely on beam trawl. This led us to conclude that including different types of sampling gear in a survey in order to better explore fish species richness was relevant, as long as the associated bias was taken into account in the statistical model.

Beach seine was only used in the Republic of Ireland (IRL) and the United Kingdom (GBR), i.e. Northern Europe, so our sampling effort factor could actually reflect a latitudinal effect. Nonetheless, latitude was tested in the GLMs as an explanatory covariate and found to be non-significant. Furthermore, a student test, carried out for the IRL and GBR estuaries for which species richness values were retained into the two datasets (i.e. both gear types and beam trawl only, see appendix B1), showed that species richness was significantly higher when taking into account both gear types rather than only one (p-value <5%). As a result, the difference among observed species richness was attributed to a better sampling of estuarine fish assemblage.

The best models explained a maximum of 28.3% of total deviance for the two-gear-types and 42.7% for the beam trawl. The beam trawl models explained more deviance than the two-gear-

Fig. 3. (a) Plot of 135 studied estuaries projected on the two main components of PCA (62.5% of total inertia). The seven clusters were obtained by Ward clustering method. Capital letters represent their inertia centroid. For better readability, clusters per estuary are mentioned in Appendix A1. (b) Correlation circle of active abiotic variables with screenplot in the top right corner. The length of the vectors associated to each variable corresponded to their absolute contributions to the determination of the two main PCA components. RD: mean annual river discharge; WA: catchment area; EA: estuary area; EW: entrance width; ED: entrance depth; TR: tidal range; CSW: continental shelf width; SE: source elevation.

type models, as they were based on a more homogenous and smaller dataset. These results were convincing, since only large-scale abiotic descriptors that encompassed variability from different sources at smaller scales were considered here.

Though not available for all of the estuaries studied, additional descriptors could improve analysis of the relationship between environmental variability and the fish species richness pattern. For instance, annual or seasonal temperature and rainfall data could represent useful information on the influence of climatic conditions upon a catchment area (Pease, 1999; Ley, 2005; Engle et al., 2007). Biological production (Willig et al., 2003) within an estuary and on the adjacent coast and shelf, and for instance the presence of upwelling fronts known to modulate the production and distribution regimes of marine species (e.g. Mann and Lazier, 1991; Bakun, 1996) could also be useful descriptors. The tidal prism volume and mixing could improve the description of hydrological dynamics within estuaries (Poff, 1997; Engle et al., 2007) even if the tidal range and proportion of intertidal areas did not provide any additional information in the present models. Similarly, the diversity of habitats (e.g. nature of bottom substrates, presence of salt marshes) within an estuary was important missing descriptors (Roy et al., 2001; Saintilan, 2004). In spite of these limitations due to data availability, our results still appeared relevant from a macro-scale point of view and identify significant effects from easily accessible descriptors. Nonetheless, as it was collected during only one or two seasons for one or a few years, data did not allow us to truly account for temporal variability. Consequently, longer time series data should be used to confirm our results on a longer temporal scale and take better account of natural variability. Although estuarine fish assemblages are known to vary through time and especially between-seasons (Elliott and Hemingway, 2002), both seasonal and inter-annual variability of fish species richness index were found to be statistically non-significant. This result may also be explained by the large-scale of our analysis: at this scale slight changes in species numbers between-years or seasons were encompassed by stronger effects such as system size and features.

Fig. 4. Boxplots per estuary cluster of abiotic variables. The central mark represents the median of the distribution; the edges of the box are the 25th and 75th percentiles.

4.2. Influence of estuarine features on fish species richness

4.2.1. System size effect

Fish species richness was shown to depend on system size, which clearly implies estuary surface area. Estuarine area has already been highlighted as a significant predictor of taxonomic richness in studies of US (Monaco et al., 1992), Australian (Pease, 1999) and South African estuaries (Harrison and Whitfield, 2006) and underlined as a highly probable structuring effect for European estuarine fish assemblages (Elliott and Dewailly, 1995). This result supports the well-studied assumption of species–area relationship which states that species number increases with area. The underlying explanations of this theory include effect of sampling effort (Connor and McCoy, 1979), here previously standardized, and greater habitat diversity (e.g. Roy et al., 2001). Within European temperate estuaries, nine habitats are recognized as being of importance for estuarine fish: tidal freshwater, reed beds, saltmarsh, intertidal soft, intertidal hard, subtidal soft and hard substrates, subtidal sea grass beds and biogenic reefs (Elliott and Hemingway, 2002). In tropical estuaries, saltmarsh areas are replaced by mangrove vegetation which is of similar ecological importance for fish (Ley, 2005). Due to semi-diurnal tides, European tidal estuaries tend to display a greater diversity of habitats compared to European estuaries in both the (almost non-tidal) Baltic and Mediterranean regions (Elliott and Hemingway, 2002). The present focus on tidal estuaries hinders analysis of the effect of the tidal range, which was non-significant in the studied dataset. A large European tidal estuary is more likely to contain more diverse habitats than a smaller one, and moreover offers larger habitat area, thus higher carrying capacity. Furthermore, when they are not barred by dams, large estuaries present a complete salinity gradient from tidal freshwater to euryhaline area. By contrast, small estuaries with a low river input tend to fill with marine water only during high tide, without a real mixing zone of brackish water. This supports the assumption that larger estuaries shelter more diverse habitats and species than small ones.

Among size effect descriptors, mouth width was the best predictor of species richness. Indeed, wider estuary mouths optimize access to the estuary for marine transient and diadromous species (Pease, 1999; Roy et al., 2001). Moreover a larger entrance enhances further penetration of seawater. Yet areas under high marine influence are usually richer in species than both mesohaline and freshwater areas (Thiel et al., 1995). Furthermore, marine species were reported worldwide to contribute highly to the total number of species: more than 50% in the Tagus and Elbe estuaries (Thiel et al., 2003), 50% on average in estuaries along the European Atlantic seaboard (Elliott and Dewailly, 1995), approximately 70% in estuaries in south-western Australia and temperate southern Africa (Potter et al., 1990) and 57% on average in the present study. The extension of downstream marine influence thus promotes species

diversity (Pease, 1999). Ley (2005) found that Australian tidal-dominated systems, with their wide deltaic mouth, had a greater richness of fish families compared to the wave-dominated systems that presented a constricted mouth. The strong influence of the connectivity with the sea on species richness was also highlighted by both South African and Tasmanian studies (Edgar et al., 1999; Harrison and Whitfield, 2006), within which temporally closed estuaries exhibited lower numbers of fish species than permanently open systems. In European systems, mouth width and mouth depth were found uncorrelated and with opposite effects on species number, contrary to what was found by Pease (1999) in Australia and Monaco et al. (1992) in the US. In contrast to the US and Australian areas, large European estuaries with higher species richness were shallower at the mouth (e.g. Guadiana – 3.1 m, Seine – 6 m, Loire – 7.5 m) than the smaller, species poorer estuaries with deeper entrances (e.g. Cromarty – 33 m, Nervion – 30 m, Trieux – 17 m). Besides, shallow and high salinity estuarine habitats are the most attractive to marine species, especially to juveniles, due to high food concentration and refuge from predation (Mclusky, 1989; Gibson, 1994). This can hide the influence of wave exposure, found here to be non-significant for species richness.

4.2.2. Large-scale effects: latitude versus continental shelf width

Theoretically, species richness decreases with increasing latitude. This concept has been verified in many studies for marine (Poore and Wilson, 1993), estuarine (Pease, 1999; Harrison and Whitfield, 2006) and freshwater fish (Oberdorff et al., 1995). Here, latitude was not statistically significant in explaining estuarine fish species richness. This corroborated the results described by Elliott and Dewailly (1995). This may be due to the temperate Northern Atlantic context (Spalding et al., 2007). Most of the estuaries included in this analysis are situated in the Palearctic area, except for the five Portuguese estuaries which are characterised by a warmer Mediterranean climate (Olson et al., 2001). By taking into account more subarctic and subtropical estuaries such as, respectively, Norwegian or North African systems, latitude may become significant (Attrill et al., 2001). Conversely, due to the relationship with the higher continental shelf width in the Northern part of the European study area, North Sea estuaries were shown to be richer in fish species than South European Atlantic ones.

To our knowledge, this is the first time a correlation between European estuarine fish diversity and the continental shelf width has been pointed out. Though the nature of this link may be indirect and, like source elevation, may rather reflect a structural effect of species richness pattern, the following explanations can be considered: first, a wider continental shelf may shelter a greater surface and variety of spawning grounds for different fish species that are likely to enter estuaries as juveniles (Beck et al., 2001; Able, 2005). Moreover, fish species richness decreases with increasing depth (Smith and Brown, 2002; Kendall and Haedrich, 2006), so that a wider continental shelf may promote a greater occurrence of different marine species. This could explain why South–East England estuaries were found to be especially rich in species richness.

Portuguese estuaries were slightly richer than those in the Bay of Biscay. This could be explained by size effect, as four of the five estuaries are amongst the largest in the area studied (cluster A, Fig. 3). Nonetheless the smallest of these, Mira estuary (cluster F), was also richer. Portuguese coasts are known to be influenced by seasonal upwelling regimes from spring to autumn (Santos et al., 2005), that produce highly productive areas and attract fish (Pauly and Christensen, 1995). South Portuguese estuaries are influenced by surface currents of subtropical origin (Fiuza et al., 1998) that may bring marine species not present in the Bay of Biscay. In the present dataset, two subtropical fish species, *Diplodus bellottii* (Sparidae, Steindachner, 1882) and *Monochirus hispidus* (Soleidae, Rafinesque, 1814), a Mediterranean species, *Symphodus cinereus* (Labridae, Bonnaterre, 1788) and ten other species were caught only in Portuguese estuaries. Climate and hydrodynamic features could explain the species richness in this area. With global change and rising water temperatures, tropical fish species may migrate northwards and changes in species spatial distribution are likely to occur (Perry et al., 2005; Désaunay et al., 2006; Hermant et al., in press) and to change the present patterns.

5. Conclusions

This is the first time such a large-scale analysis of estuarine fish and abiotic environment relationships has been carried out in Europe. Based on relatively homogenous fish data, this study corroborates the hypothesis that in European tidal estuaries fish species richness increases with estuary size and mouth width, which increases connectivity to the marine environment. Species richness was also found to decrease with mouth depth, underlying the essential nursery role of shallow estuarine areas. The present study especially highlights the effect of the continental shelf width on structuring estuarine fish species richness. Analyses on a much more local scale, taking into account additional descriptors related to more proximal and stochastic processes (Austin, 2007), will help in understanding constraints and causal processes involved in shaping species richness pattern(s). Applying the present approach to functional and quantitative descriptors of fish assemblages will allow a deeper understanding of fish assemblage structure (Franco et al., 2008). The present approach provides a standardized method to compare estuarine systems and estimate the variability in fish species richness due to environmental features. By taking this standardization into account, studying the effects of additional factors such as anthropogenic disturbances will lead to the selection of relevant fish assemblage indicators that will make it possible to assess the ecological status of estuaries (Courrat et al., 2009).

Acknowledgments

This project was supported by the French Region 'Aquitaine' and by Cemagref Institute. We are very grateful to all our European partners for sharing their WFD fish data and answering any further requests so kindly: Steve Coates, Adam Waugh from Environmental Agency (London, England and Wales data), Jimmy King from Central Fisheries Board of Ireland (Dublin, Republic of Ireland data), Peter Moorehead from Marine Monitoring and Assessment Group/Environment and Heritage Service (Lisburn, Northern Ireland data), Alexis Pearce from Scottish Environment Protection Agency (Edinburgh, Scotland data), Jan Breine from the Flemish Research Institute for Nature and Forest (Groenendaal, Scheldt data).

Angel Borja from AZTI – Tecnalia/Marine Research Division (Pasaia, Spain Basque data), Maria José Costa from Institute of Oceanography (Lisbon, Portugal data), Rachid Amara and Jonathan Selleslagh from University of Opale littoral coast (Wimereux, French Authie and Canche estuaries data). A great thank you to Samuel Toucanne and Vincent Hanquiez for SIG data related to continental shelf width and Jean-Marie Jouanneau for his geomorphological view on estuaries (Department of Geology and Oceanography, University of Bordeaux1, France). Special thanks to Maud Cottet for her considerable help in collecting abiotic data, and to Anaïs Just and Aymeric Guibert for SIG assistance (Cemagref, Bordeaux, France). The authors would also like to thank the reviewers for their fruitful comments.

Appendix. Supporting information

Supplementary data associated with this article can be found in the online version at doi: 10.1016/j.ecss.2009.11.006

References

Able, K.W., 2005. A re-examination of fish estuarine dependance: evidence for connectivity between estuarine and ocean habitats. Estuarine, Coastal and Shelf Science 64, 5–17.

Akin, S., Buhan, E., Winemiller, K.O., Yilmaz, H., 2005. Fish assemblage structure of Koycegiz Lagoon-Estuary, Turkey: spatial and temporal distribution patterns in relation to environmental variation. Estuarine, Coastal and Shelf Science 64, 671–684.

Attrill, M.J., Stafford, R., Rowden, A.A., 2001. Latitudinal diversity patterns in estuarine tidal fiats: indications of a global cline. Ecography 24, 318–324.

Austin, M., 2007. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. Ecological Modelling 200, 1–19.

Austin, M.P., 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. Ecological Modelling 157, 101–118.

Bakun, A., 1996. Patterns in the Ocean. Ocean Processes and Marine Population Dynamics. NOAA. California Sea Grant College System, La Jolla, CA.

Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P.F., Weinstein, M.R., 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. Bioscience 51, 633–641.

Blaber, S.J.M., Blaber, T.G., 1980. Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. Journal of Fish Biology 17, 143–162.

Borja, A., Franco, J., Perez, V., 2000. A marine Biotic Index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within European estuarine and coastal environments. Marine Pollution Bulletin 40, 1100–1114.

Brown, J.H., 1995. Macroecology. The University of Chicago Press, London, 269 pp.

Clarke, K.R., Ainsworth, M., 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. Marine Ecology Progress Series 92, 205–219.

Coates, S., Waugh, A., Anwar, A., Robson, M., 2007. Efficacy of a multi-metric fish index as an analysis tool for the transitional fish component of the water framework directive. Marine Pollution Bulletin 55, 225–240.

Connor, E.F., Mccoy, E.D., 1979. The statistics and biology of the species–area relationship. American Naturalist 113, 791–833.

Costanza, R., D'arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., Van Den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature 387, 253–260.

Courrat, A., Lobry, J., Nicolas, D., Laffargue, P., Amara, R., Lepage, M., Girardin, M., Le Pape, O., 2009. Anthropogenic disturbance on nursery function of estuarine areas for marine species. Estuarine, Coastal and Shelf Science 81, 179–190.

Dalrymple, R.W., Zaitlin, B.A., Boyd, R., 1992. Estuarine facies models: conceptual basis and stratigraphic implications. Journal of Sedimentary Petrology 62, 1130–1146.

Daufresne, M., Roger, M.C., Capra, H., Lamouroux, N., 2003. Long-term changes within the invertebrate and fish communities of the Upper Rhône river: effects of climatic factors. Global Change Biology 10, 124–140.

Désaunay, Y., Guérault, D., Le Pape, O., Poulard, J.C., 2006. Changes in occurrence and abundance of northern/southern flatfishes over a 20-year period in a coastal nursery area (Bay of Vilaine) and on the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. Scienta Marina 70, 193–200.

Edgar, G.J., Barrett, N.S., Graddon, D.J., Last, P.R., 2000. The conservation significance of estuaries: a classification of Tasmanian estuaries using ecological, physical and demographic attributes as a case study. Biological Conservation 92, 383–397.

Edgar, G.J., Barrett, N.S., Last, P.R., 1999. The distribution of macroinvertebrates and fishes in Tasmanian estuaries. Journal of Biogeography 26, 1169–1189.

Elliott, M., Dewailly, F., 1995. The structure and components of European estuarine fish assemblages. Netherlands Journal of Aquatic Ecology 29, 397–417.

Elliott, M., Hemingway, K. (Eds.), 2002. Fishes in Estuaries. Blackwell Science, Oxford.

Elliott, M., McLusky, D.S., 2002. The need for definitions in understanding estuaries. Estuarine, Coastal and Shelf Science 55, 815–827.

Elliott, M., Quintino, V., 2007. The estuarine quality paradox, environmental homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. Marine Pollution Bulletin 54, 640–645.

Engle, V.D., Kurtz, J.C., Smith, L.M., Chancy, C., Bourgeois, P., 2007. A classification of U.S. estuaries based on physical and hydrologic attributes. Environmental Monitoring and Assessment 129, 397–412.

European Council Directive, 2000. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for community action in the field of water policy. Official Journal of the European Communities 43, 75.

Fiuza, A.F.G., Hamann, M., Ambar, I., Del Rio, G.D., Gonzalez, N., Cabanas, J.M., 1998. Water masses and their circulation off western Iberia during May 1993. Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 45, 1127–1160.

Franco, A., Elliott, M., Franzoi, P., Torricelli, P., 2008. Life strategies of fishes in European estuaries: the functional guild approach. Marine Ecology Progress Series 354, 219–228.

Gibson, R.N., 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of Juvenile flatfishes. Netherlands Journal of Sea Research 32, 191–206.

Gibson, R.N., Robb, L., Wennhage, H., Burrows, M.T., 2002. Ontogenetic changes in depth distribution of juvenile flatfishes in relation to predation risk and temperature on a shallow-water nursery ground. Marine Ecology Progress Series 229, 233–244.

Harris, P.T., Heap, A.D., 2003. Environmental management of clastic coastal depositional environments: inferences from an Australian geomorphic database. Ocean & Coastal Management 46, 457–478.

Harrison, T.D., Whitfield, A.K., 2006. Estuarine typology and the structuring of fish communities in South Africa. Environmental Biology of Fishes 75, 269–293.

Hermant, M., Lobry, J., Poulard, J.C., Désaunay, Y., Bonhommeau, S, Le Pape, O. Impact of warming on abundance and occurrence of flatfish populations in the Bay of Biscay (France). Journal of Sea Research, in press, doi:10.1016/j.seares.2009.07.001.

Hyndes, G.A., Potter, I.C., Lenanton, R.C.J., 1996. Habitat partitioning by whiting species (Sillaginidae) in coastal waters. Environmental Biology of Fishes 45, 21–40.

Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science 3, 157–164.

Kendall, V.J., Haedrich, R.L., 2006. Species richness in Atlantic deep-sea fishes assessed in terms of the mid-domain effect and Rapoport's rule. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 53, 506–515.

Krebs, C.J., 1999. Ecological Methodology. Addison Wesley, California, USA, 654 pp.

Lebart, L., Morineau, A., Warwick, K., 1984. Multivariate Descriptive Statistical Analysis. Correspondence Analysis and Related Techniques for Large Matrices. Wiley, New York.

Ley, J.A., 2005. Linking fish assemblages and attributes of mangrove estuaries in tropical Australia: criteria for regional marine reserves. Marine Ecology Progress Series 305, 41–57.

Lowry, M., Suthers, L., 2004. Population structure of aggregations, and response to spear fishing, of a large temperate reef fish *Cheilodactylus fuscus*. Marine Ecology Progress Series 273, 199–210.

Maes, J., Van Damme, S., Meire, P., Ollevier, F., 2004. Statistical modeling of seasonal and environmental influences on the population dynamics of an estuarine fish community. Marine Biology 145, 1033–1042.

Mann, K.H., Lazier, J.R.N., 1991. Dynamics of Marine Ecosystems. Biological–Physical Interactions in the Oceans. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

McLuscky, D.J., 1989. The Estuarine Ecosystem. Blackie, Glasgow, London, 215 pp.

Monaco, M.E., Lowery, T.A., Emmett, R.L., 1992. Assemblages of U.S. west coast estuaries based on the distribution of fishes. Journal of Biogeography 19, 251–267.

Oberdorff, T., Guégan, J.-F., Hugueny, B., 1995. Global scale patterns of species richness in rivers. Ecography 18, 345–352.

Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P., Kassem, K.R., 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on earth. Bioscience 51, 933–938.

Pauly, D., Christensen, V., 1995. Primary production required to sustain global fisheries. Nature 374, 255–257.

Pease, B.C., 1999. A spatially oriented analysis of estuaries and their associated commercial fisheries in New South Wales, Australia. Fisheries Research 42, 67–86.

Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R., Reynolds, J.D., 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. Science 308, 1912–1915.

Peterson, M.S., 2003. A conceptual view of environment-habitat-production linkages in tidal river estuaries. Reviews in Fisheries Science 11, 291–313.

Poff, N.L., 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. Journal of the North American Benthological Society 16, 391–409.

Poff, N.L., Tokar, S., Johnson, P., 1996. Stream hydrological and ecological responses to climate change assessed with an artificial neural network. Limnology and Oceanography 41, 857–863.

Poore, G.C.B., Wilson, G.D.F., 1993. Marine species richness. Nature 361, 597–598.

Potter, I.C., Beckley, L.E., Whitfield, A.K., Lenanton, R.C.J., 1990. Comparisons between the roles played by estuaries in the life cycles of fishes in temperate Western Australia and Southern Africa. Environmental Biology of Fishes 28, 143–178.

Power, M., Attrill, M.J., Thomas, R.M., 2000. Environmental factors and interactions affecting the temporal abundance of juvenile flatfish in the Thames Estuary. Journal of Sea Research 43, 135–149.

Quéro, J.C., Vayne, J.J., 2005. Les poissons de mer des pêches françaises. Le régne animal, Paris, 304 pp.

R Development Core Team, 2005. R: a Language and Environment for Statistical 609 Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Roy, P.S., Williams, R.J., Jones, A.R., Yassini, I., Gibbs, P.J., Coates, B., West, R.J., Scanes, P.R., Hudson, J.P., Nichol, S., 2001. Structure and function of south-east Australian estuaries. Estuarine, Coastal and Shelf Science 53, 351–384.

Saintilan, N., 2004. Relationships between estuarine geomorphology, wetland extent and fish landings in New South Wales estuaries. Estuarine, Coastal and Shelf Science 61, 591–601.

Sakamoto, Y., Ishiguro, M., Kitagawa, G., 1986. Akaike Information Criterion Statistics. D. Reidel Publishing Company, 290 pp.

Santos, A.M.P., Kazmin, A.S., Peliz, A., 2005. Decadal changes in the canary upwelling system as revealed by satellite observations: their impact on productivity. Journal of Marine Research 63, 359–379.

Smith, K.F., Brown, J.H., 2002. Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along a gradient of depth. Global Ecology & Biogeography 11, 313–322.

Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., Mcmanus, E., Molnar, J., Recchia, C.A., Robertson, J., 2007. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. Bioscience 57, 573–583.

Steele, M.A., Schroeter, S.C., Page, H.M., 2006. Experimental evaluation of biases associated with sampling estuarine fishes with seines. Estuaries and Coasts 29, 1172–1184.

Thiel, R., Cabral, H., Costa, M.J., 2003. Composition, temporal changes and ecological guild classification of the ichthyofaunas of large European estuaries – a comparison between the Tagus (Portugal) and the Elbe (Germany). Journal of Applied Ichthyology 19, 330–342.

Thiel, R., Sepulveda, A., Kafemann, R., Nellen, W., 1995. Environmental factors as forces structuring the fish community of the Elbe Estuary. Journal of Fish Biology 46, 47–69.

Van Der Veer, H.W., Dapper, R., Witte, J.I.J., 2001. The nursery function of the intertidal areas in the western Wadden Sea for 0-group sole *Solea solea* (L.). Journal of Sea Research 45, 271–279.

Vogt, J.V., Soille, P., De Jager, A., Rimaviciute, E., Mehl, W., Foisneau, S., Bodis, K., Dusart, J., Paracchini, M.L., Haastrup, P., Bamps, C., 2007. A Pan-European River and Catchment Database (Report EUR 22920 EN). EC-JRC, Luxembourg.

Willig, M.R., Kaufman, D.M., Stevens, R.D., 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: patterns, process, scale and synthesis. Annual Review of Ecology and Systematics 34, 273–309.

Wolanski, E., 2007. Estuarine Ecohydrology. Elsevier, Amsterdam, 157 pp.

3.4. SYNTHÈSE DU CHAPITRE

- Typiquement, les assemblages de poissons estuariens sont dominés par quelques familles et quelques espèces, majoritairement d'affinité marine.
- Une structuration biogéographique Sud-Nord s'observe dans la composition spécifique des assemblages de poissons étudiés et reflète en partie le partage de notre zone d'étude entre les provinces marines Lusitanienne et Mers Européennes Nordiques.
- Afin de comparer la richesse spécifique entre différents sites, il est primordial de traiter des données homogènes et standardisées. En divisant la richesse spécifique par la surface totale échantillonnée log-transformée, nous avons obtenu un indice de richesse spécifique standardisé et gaussien.
- L'introduction d'une variable catégorielle qualifiant le nombre d'engins de pêche utilisés dans le modèle linéaire généralisé permet d'intégrer dans les analyses des données de pêche provenant de deux engins de pêche différents, la senne de plage et le chalut à perche. Toutefois, afin de confirmer les résultats, les analyses sont reconduites à partir des données issues exclusivement des prélèvements au chalut à perche.
- La richesse spécifique des assemblages de poissons estuariens augmente avec la taille de l'estuaire et en particulier la largeur de son embouchure, qui favorise la pénétration des eaux marines. De plus, la richesse spécifique apparaît plus élevée dans les estuaires associés à un large plateau continental, en particulier les estuaires de la Manche-Est, que dans les estuaires associés à un étroit plateau tels que les estuaires portugais et basques espagnols.

CHAPITRE 4 -

ANALYSE FONCTIONNELLE DES ASSEMBLAGES DE POISSONS

4.1. RICHESSE SPECIFIQUE ET DIVERSITE FONCTIONNELLE

Le chapitre précédent s'est centré sur un descripteur de la diversité spécifique des assemblages ichtyofaunistiques : l'indice de richesse spécifique totale (SR/ln(S)). D'après Tilman (1999, 2000), la richesse spécifique correspond à la fois à une mesure de la probabilité d'avoir certaines espèces présentes dans un système (effet de l'échantillonnage) et une mesure de la variation des traits des espèces dans un écosystème (effet de différentiation de niche). La richesse spécifique peut ainsi être considérée comme un proxy de la diversité fonctionnelle d'un écosystème (Tilman, 1999). Néanmoins, selon Petchey & Gaston (2002), la richesse spécifique est liée à la diversité fonctionnelle seulement si les traits fonctionnels des espèces sont différents et complémentaires. La relation entre richesse spécifique et diversité fonctionnelle est linéaire si toutes les nouvelles espèces ont des traits fonctionnels ou appartiennent à des groupes fonctionnels différents (Fig. 22, Dìaz & Cabido, 2001 ; Dumay *et al.*, 2004). Une telle relation ne peut être vérifiée que par la caractérisation fonctionnelle des espèces. De plus, supposant implicitement que toutes les espèces sont différentes de manière équivalente, la richesse spécifique ne rend pas compte de certains processus particuliers d'un écosystème (Petchey *et al.*, 2004). Au contraire, la diversité fonctionnelle qui décrit les différentes composantes fonctionnelles au sein d'un assemblage apparaît donc plus adaptée pour appréhender le fonctionnement d'un écosystème (Hulot *et al.*, 2000 ; Dìaz & Cabido, 2001), et encore plus particulièrement dans le cas d'un écosystème estuarien lequel est, par nature, associé à une faible diversité spécifique (Elliott & Quintino, 2007).

Fig. 22 : Relation entre la diversité fonctionnelle et la richesse spécifique dans les assemblages de poissons estuariens. Dans l'assemblage A, la richesse spécifique est élevée et toutes les espèces présentes ont des traits fonctionnels différents. Dans l'assemblage B, la richesse spécifique est faible et les espèces présentes ont des traits fonctionnels identiques (d'après Dumay *et al.*, 2004).

Par ailleurs, la relation entre la richesse spécifique et une perturbation ou un stress de l'écosystème n'est ni simple ni universelle, pouvant avoir la forme d'une fonction monotone positive, monotone négative ou uni-modale (Mackey & Currie, 2001 ; Zalewski & Welcomme, 2001). Dans le cas d'une relation uni-modale, une faible richesse spécifique peut à la fois indiquer une situation de stress élevée, où seulement quelques espèces sont capables de survivre aux conditions, ou une situation de faible stress, où seulement les meilleurs compétiteurs persistent (Connell, 1978 ; Huston, 1979). Par conséquent, la seule richesse spécifique n'est pas adaptée pour indiquer l'état de perturbation d'un écosystème. En revanche, le développement d'indicateurs basés sur la distribution d'abondance entre différents groupes fonctionnels semble plus intéressant pour évaluer l'état de certains processus de l'écosystème (Mouillot *et al.*, 2006). La diversité fonctionnelle qui combine des mesures de la distribution des espèces et de l'abondance d'une communauté dans l'espace des attributs fonctionnels (Mason *et al.*, 2005) doit théoriquement diminuer lorsque les contraintes environnementales augmentent (Fig. 23, Mouillot *et al.*, 2006). Une contrainte environnementale agit comme un filtre écologique qui, en s'intensifiant, augmente la probabilité de trouver dans un milieu donné des espèces partageant les mêmes traits fonctionnels, ce qui augmente donc la redondance fonctionnelle (Statzner *et al.*, 2004 ; Mouillot *et al.*, 2006). Par conséquent, la diversité fonctionnelle doit, en théorie, décroître plus rapidement que la richesse spécifique quand une perturbation s'accentue (Fig. 23).

Fig. 23 : Relations théoriques entre la diversité fonctionnelle, la richesse spécifique et les contraintes environnementales dans les assemblages de poissons (Mouillot *et al.*, 2006). Lorsqu'une contrainte s'accentue, la diversité fonctionnelle diminue plus rapidement (coefficient de pente plus élevé) que la richesse spécifique.

Dans ce chapitre, les estuaires sont comparés en fonction de la diversité fonctionnelle, et plus exactement le nombre d'espèces et la répartition des densités par groupes fonctionnels, c.-à -d. la richesse et l'équitabilité fonctionnelle (Mouillot *et al.*, 2005), et nous cherchons à expliquer les variations observées par des facteurs abiotiques naturels. En premier lieu, l'utilisation écologique des estuaires est analysée. Puis, un point sur le régime trophique préférentiel et la stratégie de reproduction des espèces de poissons estuariennes est effectué.

4.2. ROLE DES ESTUAIRES DANS LE CYCLE ECOLOGIQUE DES POISSONS

S'inscrivant dans la continuité du premier article publié dans *Estuaries, Coastal and Shelf Science* (*cf.* § 3.3., Nicolas *et al*., 2010a), l'article ci-après est publié dans la même revue. Cette analyse se fonde sur le jeu de données de pêche n° 3 (*cf.* § 2.2.).

- ***Le titre en français :***

« La diversité fonctionnelle dans les estuaires européens : relation entre la structure des assemblages de poissons et leur environnement abiotique. »

- ***Le résumé en français :***

« À partir d'un grand jeu de données standardisées, cette étude propose une méta-analyse pour décrire les '*patterns*' généraux de la relation entre la diversité fonctionnelle des assemblages de poissons estuariens et les principaux facteurs abiotiques le long de la côte atlantique européenne, à la fois en termes de nombre d'espèces et de densité. Les espèces de poissons, collectées dans 31 estuaires entre le Portugal et l'Ecosse, sont assignées à des groupes fonctionnels qui décrivent leur utilisation écologique des estuaires. Une classification est effectuée afin de mettre en évidence des structures fonctionnelles de l'ichtyofaune estuarienne à partir des compositions relatives de poissons. Des modèles linéaires généralisés sont construits pour identifier des relations entre des descripteurs abiotiques à échelle régionale et locale et des attributs fonctionnels des assemblages de poissons estuariens. Le nombre total d'espèces, et plus spécifiquement d'espèces marines, est plus élevé dans les grands estuaires ayant une large embouchure, et localement, dans les eaux polyhalines. La densité totale est principalement liée à la proportion en zones intertidales et, localement, plus importante dans les eaux mésohalines. En termes de densité relative, les estuaires du nord sont dominés par les espèces marines et catadromes, tandis que les espèces résidentes sont plus répandues dans les systèmes du sud. »

- ***L'article sous sa forme parue :***

Author's personal copy

Estuarine, Coastal and Shelf Science 88 (2010) 329–338

Contents lists available at ScienceDirect

Estuarine, Coastal and Shelf Science

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

Functional diversity in European estuaries: Relating the composition of fish assemblages to the abiotic environment

D. Nicolas [a,*], J. Lobry [a], O. Le Pape [b], P. Boët [a]

[a] Cemagref, UR EPBX, 50 av. de Verdun, F-33612 Cestas, France
[b] Université Européenne de Bretagne, UMR 985 Agrocampus Ouest, Inra "Ecologie & Santé des Ecosystèmes", Ecologie halieutique, Agrocampus Ouest, 65 rue de St Brieuc, CS 84215, 35042 Rennes, France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 22 December 2009
Accepted 19 April 2010
Available online 27 April 2010

Keywords:
functional diversity
fish assemblage
European Atlantic coast
estuaries
habitat

ABSTRACT

Based on a large standardised data set, the present study proposed a meta-analysis to describe general patterns in the functional diversity of estuarine fish assemblage in terms of both number of species and density along the European Atlantic coast. Fish species collected from 31 European estuaries from Portugal to Scotland were allocated to functional groups according to their ecological utilization of estuaries. A clustering analysis was performed to compare the overall functional structure of estuaries based on fish composition. Generalised linear models were computed to identify relationships between large-scale abiotic and intra-estuarine descriptors and functional attributes of estuarine fish assemblages. The total number of species, and more especially of marine species, was higher in larger estuaries with a wide entrance and, locally, in polyhaline waters. The total density was mainly related to the proportion of intertidal mudflats and, locally, was greater in mesohaline waters. In terms of relative density, northern systems were dominated by marine and catadromous species, while estuarine species were prevalent in the southern ones.

© 2010 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Estuaries constitute essential habitats for many fish species to complete their life cycle. While it is recognised that both diadromous and estuarine resident fish species truly depend on estuaries (Ray, 2005), most species originating from the marine environment (McLusky and Elliott, 2006) exploit these areas in a more opportunistic manner (Lenanton and Potter, 1987). Estuaries act temporarily as nursery and feeding areas, especially for marine juveniles, offering a highly nutrient rich environment and shallow turbid refuges suitable to their development (Blaber and Blaber, 1980; Potter et al., 1990). Man uses estuarine goods and services intensively, enhancing trophic resource depletion and habitat degradation, e.g. through fishing, embankments and organic and metal contaminations (Le Pape et al., 2007; Dauvin, 2008). As estuarine environments are naturally characterised by enrichment in organic matter and high variability of abiotic conditions, anthropogenic stresses are difficult to distinguish from natural ones (Elliott and Quintino, 2007). The sustainability of estuarine ecosystem functions relies on a good understanding of ecological processes and the choice of adequate and efficient management measures. Fish species present a wide diversity of biological cycles and ecological compartments, making them relevant integrated indicators to reflect estuarine conditions at multiple spatial and temporal scales (Whitfield and Elliott, 2002). Their life strategies related to their ecological use of estuarine habitats supposedly reflect the functioning of estuaries (Elliott et al., 2007). Relating the functional diversity in fish assemblages to the natural abiotic variability may constitute a starting point for identifying estuarine fish assemblage reference conditions, in order to analyse subsequently the human-induced impacts and to assess the ecological status of estuarine ecosystems (Coates et al., 2007; Courrat et al., 2009; Delpech et al., in press).

Functional attributes have been widely used to describe estuarine fish assemblages (e.g. Claridge et al., 1986; Potter et al., 1990; Elliott and Dewailly, 1995; Elliott et al., 2007; Franco et al., 2008). In such a classification, fish species that have similar features in resource exploitation are assigned to the same functional group (Blondel, 2003). This functional approach allows us to reduce the complexity of fish assemblages and to focus on the use made by fish of estuarine environments and, thus, on the ecological functions of estuaries (Garrison and Link, 2000). In addition, categorisation based on functionality rather than taxonomic attributes, allows the comparison of fish assemblages belonging to different biogeographical areas (Elliott et al., 2007). In the present study, functional

* Corresponding author.
E-mail address: delphine.nicolas@cemagref.fr (D. Nicolas).

0272-7714/$ – see front matter © 2010 Elsevier Ltd. All rights reserved.
doi:10.1016/j.ecss.2010.04.010

Author's personal copy

groups related to fish ecological use of estuaries and reflecting salinity preference and migration behaviour (Elliott et al., 2007; Franco et al., 2008) were used to analyse the functional diversity of fish assemblages in 31 European tidal estuaries. From the ichtyofauna analysis of 17 European estuaries of the eastern Atlantic seaboard, Elliott and Dewailly (1995) concluded that estuarine fish assemblages typically consist of "a majority equally of estuarine resident, marine adventitious and marine juveniles (25% each), with a small number of marine seasonal migrant, diadromous and freshwater adventitious species". Based on readjusted estuarine use categories, Franco et al. (2008) found a similar pattern for 38 estuaries from the Mediterranean to the Baltic regions. On the contrary, Selleslagh et al. (2009) used a homogenous fish data set that allowed a quantitative analysis of 15 Atlantic French estuaries and found that estuarine (54%) and marine migrant (33%) fish dominated assemblages in autumn in terms of relative number of individuals. Based on a larger standardised data set, the aim of the present paper was to check whether estuarine fish assemblages along the European Atlantic coast fit with a functional pattern both in terms of number of species and fish density per guild of estuarine use. The second objective was to identify the degree of variation in the functional composition of fish communities in relation to large-scale abiotic descriptors of the estuarine environment and to salinity gradients. In particular, the following questions are addressed: Do larger estuaries shelter higher species diversity (number of species and/or fish densities per functional group) compared to smaller estuaries, and are species richness and density patterns according to salinity estuarine zones similar for different systems?

2. Materials and methods

2.1. Acquisition and analyses of abiotic data

A total of 31 European tidal estuaries from Portugal to Scotland (Fig. 1) were described by large-scale abiotic descriptors using an ecohydrology approach (Nicolas et al., 2010). Estuaries were characterised by several types of descriptors (Table 1): latitude; five continuous geomorphological quantitative variables (watershed area, estuarine water area, estuary mouth width and depth and continental shelf width); three geomorphological class factors (intertidal area type, main nature of littoral substrate and wave exposure), and two hydrological continuous variables (tidal range and mean annual river discharge).

A normed principal component analysis (PCA) combined with a hierarchical clustering procedure was performed on all of these abiotic descriptors (Nicolas et al., 2010). Annual river discharge, watershed area and estuary area were log-transformed to lessen the influence of the few higher values on the many lower ones. The aim of this analysis was to highlight groups of estuaries with similar physical characteristics and select synthetic and uncorrelated variable(s) to describe fish communities.

2.2. Fish data

2.2.1. Collection, classification and selection of fish data

As specified by Nicolas et al. (2010), a large fish data set based on sampling surveys in the scope of the European Water Framework Directive (WFD, European Council Directive, 2000) was stored in a database. The present study only focuses on beam trawl surveys (i.e. 1 estuary × 1 year × 1 season) carried out in spring and autumn between 2005 and 2007, during which salinity was measured and a total area of at least 2500 m^2 (Nicolas et al., 2010) was sampled. A total of 878 trawls from 48 surveys were selected. These samples were categorised into three salinity classes (SC): oligohaline (salinity <5), mesohaline (salinity between 5 and 18) and polyhaline (salinity >18), as simplified from the Venice classification system (Courrat et al., 2009).

Each fish caught was identified at species level. In Spanish Basque systems, Gobiidae species from *Pomatoschistus* genera were not determined and could correspond to different species. To counteract this bias, all *Pomatoschistus* were considered to represent one unique estuarine resident species. Each of the other species was assigned to a category related to their estuarine use. Elliott et al. (2007) emphasised the need for a standardisation of functional typologies and proposed an estuarine use functional group that may be applied to any parts of the world. Our functional classification corresponded to the one adapted by Franco et al. (2008) from Elliott et al. (2007) to the European estuarine waters. The different categories were: estuarine species (ES); marine migrants (MM); marine stragglers (MS); anadromous species (AN); catadromous species (CA) and freshwater species (FS). The allocation of a species to one specific category was based on both previously mentioned sources and local expert knowledge (Table 2). Some allocations were not straightforward, especially for the European flounder *Platichthys flesus* and the thin lip grey mullet *Liza ramada*. While *P. flesus* was classified either as catadromous (Lobry et al., 2003; Kottelat and Freyhof, 2007), marine migrant (Thiel et al., 2003; Franco et al., 2008) or estuarine resident (Elliott and Dewailly, 1995; Selleslagh et al., 2009), *L. ramada* was either catadromous (Elliott and Dewailly, 1995; Franco et al., 2008; Selleslagh et al., 2009) or marine migrant (Potter and Hyndes, 1999). These species can spend a long lifetime within estuaries (Potter and Hyndes, 1999; Elliott et al., 2007). However, since they were observed to spawn at sea and to be able to enter freshwater (Kottelat and Freyhof, 2007), they were grouped in the catadromous category together with the European eel *Anguilla anguilla* (Tsukamoto et al., 2002).

2.2.2. Calculation of fish assemblage descriptors

Abundances were divided by the corresponding trawl sampled surface. These resulting densities of individuals (ind. 1000 m^{-2}) were summed per functional group and per trawl sample then, taking into account their underlying lognormal distribution, log-transformed to reduce the influence of exceptionally high densities. These log-transformed densities $ln(Dens + 1)$ per functional group were averaged per survey then per estuary (pool of seasons and years) to compare the overall functional structure among estuaries. In a second approach analysing intra-estuarine processes, these indices were averaged at the salinity class scale (three classes per survey quite systematically, per season and estuary). Similarly, the total number of species (SR for species richness) was calculated per functional group and per survey and the same operation was carried out at the scale of the salinity class. Next, the number of species was divided by the log-transformed total sampled surface (m^2) carried out during a survey (S) or per salinity class (S_{sc}) to standardise species richness in relation to sampling effort (Nicolas et al., 2010). Consequently, indices based on species richness were referred to as $SR/ln(S)$ or $SR/ln(S_{sc})$. To compare standardised values of species richness between estuaries, the number of species is expressed for a theoretical 1000 m^2 trawl haul.

2.2.3. Clustering analyses of estuaries based on fish assemblage descriptors

Analyses were carried out in terms of both number of species and density of individuals per functional group per estuary (pool of seasons and years). Groups of estuaries displaying similar functional composition were highlighted through a hierarchical clustering analysis using the Ward agglomerative method based on square-root-transformed Bray–Curtis similarity matrices (Faith

Author's personal copy

Fig. 1. Location of the 31 European tidal estuaries studied. The continuous line off the coast corresponds to the 150 m deep limit of the continental shelf.

et al., 1987; Legendre and Andersson, 1999). The groups and distances to centroids were plotted on the first axes of a principal coordinate analysis (PCoA), using the function *betadisper[vegan]* on the R software (R Development Core Team, 2005). For each identified cluster of estuaries, the relative functional composition in density and species richness were analysed.

2.3. Statistical analyses of the link between abiotic descriptors and fish functional groups

Patterns in the standardised estimates of species richness and fish densities, globally and per functional group, averaged per season and by estuary and then per salinity class, were analysed to identify the degree of variation in the functional composition of a fish assemblage related to large-scale abiotic descriptors of the estuarine environment and to salinity gradients. The identification of best explanatory descriptors was based on generalised linear models. Preliminary graphic tests on data distribution showed that the Gaussian law was the most suitable to model both $SR/ln(S_{sc})$ and $ln(Dens + 1)$ indices. To reduce the presence of zero-values while still keeping an ecological relevance, marine migrant and marine straggler species were pooled together as marine species (M) and catadromous and anadromous species as diadromous species (Dia). Freshwater species, rarely present and in low densities, were not modelled.

Within models, we introduced factors related to the sampling procedure, when significant, in order to account for possible bias; these factors correspond to between-seasons and between-salinity-types variability. The between-years effect was not considered because most estuaries were sampled in one year only. This is the reason why, when an estuary was sampled over two years, data were averaged per season then per salinity class. Thereafter, abiotic descriptors (X_i) were added to the models, so that the GLM could be written as follows:

$$\text{Indices} = \text{Season} + \text{SC} + X_1 \ldots + X_i \ldots + X_n$$

Author's personal copy

Table 1
List of the abiotic attributes used to describe the estuarine environment, with their abbreviation and their ranges (minimum–maximum) and their units for quantitative variables or their classes for class factors.

Abbreviations	Abiotic attributes	Ranges and units or classes
Continuous explaining variables		
LAT	Latitude	37.2–56.5 decimal degrees
CSW	Continental shelf width	4–284 km
TR	Tidal range	2.9–11.8 m
RD	Mean annual river discharge	2–960 $m^3 s^{-1}$
WA	Watershed area	105–117 955 km^2
EA	Estuary area	0.5–533 km^2
EW	Entrance width	0.2–16 km
ED	Entrance depth	0.5–29 m
Categorical explaining factors		
LS	Main Littoral substrate	1: Mud; 2: Mud/Sand; 3: Sand; 4: Sand/Gravel; 5: Rock
IA	Intertidal area type	1: 0–20%; 2: 20–40%; 3: 40–60%; 4: 60–80%; 5: 80–100%
WE	Wave exposure	1: extremely exposed; 2: moderately exposed; 3: sheltered
SC	Salinity class	1: oligohaline; 2: mesohaline; 3: polyhaline
S_{sc}	Sampled surface per salinity class	1 000–174 155 km^2

The method used to select the best combination of abiotic descriptors was similar to Nicolas et al. (2010). Each pre-selected descriptor was first tested separately in models. To select the best explicative variables from among the significant ones, a stepwise procedure was used. The best final combination of descriptors was determined according to analyses of variance (Chi-square test at 5% level), Akaike Information Criterion (Sakamoto et al., 1986), ecological relevance and graphical analysis of residuals. The nature of the effect of the continuous explicative variables (i.e. positive or negative) on fish indices was identified from the sign of the corresponding coefficient(s). For the class factors, modalities were ordered according to their corresponding coefficient and the difference between two adjoining modalities was checked with a student test (at 5% level).

3. Results

3.1. Abiotic contrasts among estuaries and preselection of potentially explanatory descriptors

The PCA plot based on abiotic data (60.2% of total inertia for the first two main components, Fig. 2) discriminated five distinct clusters of estuaries (hereafter referred as 'clusters'). Cluster A consisted of the smallest estuaries with a very narrow continental shelf, including the seven Spanish estuaries, the Goyen and Seudre (France), and the Mira (Portugal). Localised within the English Channel, estuaries from cluster B were characterised by low depth at the river mouth, high proportion of intertidal area and a very wide continental shelf. Cluster C pooled estuaries of intermediate size: three French estuaries in the Bay of Biscay and the two Scottish systems (the Forth and Tay). Cluster D consisted of the largest southern systems, characterised by mesotidal estuaries of moderate size associated with a huge watershed and a warm, dry climate. Last, the three widest French systems (cluster E) presented the highest river discharge.

The correlation circle (Fig. 2) highlighted the strong positive correlations between mean annual river discharge, watershed area and estuary area ($0.68 < r < 0.92$, p-value < 0.0001) and between estuary area and entrance width ($r = 0.69$, p-value < 0.0001). Mean annual river discharge, which reflected the overall system size, was

Table 2
List of fish species caught during the 48 selected European surveys with the estuarine use functional group they were allocated in, their occurrence in percentage and their mean density value (±confidence interval) in number of individuals per 1000 m^2.

Species	Functional group	Occurrence (% among the 48 surveys)	Mean density
Abramis brama	FS	13	5.9 ± 3.1
Agonus cataphractus	MS	8	2.6 ± 2.2
Alburnus alburnus	FS	2	172.9 ± 643
Alosa alosa	AN	4	0.6 ± 0.2
Alosa fallax	AN	4	0.3 ± 0.1
Ameiurus melas	FS	13	0.9 ± 0.6
Ammodytes tobianus	MS	19	1.5 ± 0.4
Anguilla anguilla	CA	56	2.1 ± 0.4
Aphia minuta	MS	27	4.2 ± 1.0
Argyrosomus regius	MS	6	2.6 ± 0.5
Arnoglossus imperialis	MS	2	1.1 ± 0.0
Atherina boyeri	ES	2	1.0 ± 0.0
Atherina presbyter	MM	17	1.2 ± 0.3
Barbus barbus	FS	6	1.3 ± 0.9
Blicca bjoerkna	FS	10	11.1 ± 13.9
Buglossidium luteum	MS	6	5.3 ± 6.5
Callionymus lyra	MS	29	1.7 ± 0.7
Callionymus maculatus	MS	2	3.4 ± 0.0
Carassius carassius	FS	2	1.8 ± 2.3
Chelidonichthys lucernus	MM	10	0.9 ± 0.4
Chelon labrosus	MM	2	0.3 ± 0.0
Ciliata mustela	ES	13	1.0 ± 0.3
Clupea harengus harengus	MM	15	20.0 ± 16.5
Conger conger	MS	2	1.2 ± 0.1
Crystallogobius linearis	MS	2	0.3 ± 0.0
Cyprinus carpio carpio	FS	2	0.9 ± 0.0
Dicentrarchus labrax	MM	65	4.4 ± 0.8
Dicentrarchus punctatus	MM	13	0.6 ± 0.2
Dicologlossa cuneata	MM	4	0.3 ± 0.0
Diplodus annularis	MS	2	3.3 ± 1.8
Diplodus bellottii	MM	4	1.6 ± 0.5
Diplodus cervinus cervinus	MM	2	0.8 ± 0.0
Diplodus sargus	MS	19	3.8 ± 1.7
Diplodus vulgaris	MS	13	4.9 ± 1.7
Echiichthys vipera	MS	29	1.8 ± 0.7
Engraulis encrasicolus	MM	38	4.2 ± 1.3
Entelurus aequoreus	MS	4	0.9 ± 0.0
Eutrigla gurnardus	MM	2	1.4 ± 0.0
Gadus morhua	MM	2	1.1 ± 0.0
Gaidropsarus vulgaris	MS	2	0.5 ± 0.4
Gasterosteus aculeatus aculeatus	ES	15	0.8 ± 0.3
Gobio gobio gobio	FS	2	5.2 ± 7.3
Gobius niger	ES	40	6.0 ± 2.1
Gobiusculus flavescens	MS	2	6.5 ± 5.0
Gymnocephalus cernuus	FS	6	1.2 ± 0.8
Halobatrachus didactylus	MS	8	5.5 ± 1.7
Hippocampus guttulatus	ES	6	0.9 ± 0.7
Hippocampus hippocampus	ES	15	1.2 ± 0.4
Hyperoplus immaculatus	MM	2	3.7 ± 0.0
Hyperoplus lanceolatus	MS	4	1.1 ± 1.3
Labrus bergylta	MS	2	1.8 ± 0.0
Lampetra fluviatilis	AN	8	1.1 ± 0.7
Lepadogaster lepadogaster	MS	2	0.7 ± 0.0
Lepomis gibbosus	FS	2	1.6 ± 0.0
Lesueurigobius friesii	MS	4	2.1 ± 2.0
Leuciscus leuciscus	FS	2	6.6 ± 0.0
Limanda limanda	MM	4	2.8 ± 2.3
Lithognathus mormyrus	MS	4	1.1 ± 0.7
Liza aurata	MM	13	1.4 ± 0.7
Liza ramada	CA	31	3.0 ± 1.1
Merlangius merlangus	MM	15	2.3 ± 0.7
Merluccius merluccius	MS	6	0.4 ± 0.1
Monochirus hispidus	MS	2	4.0 ± 1.9
Mullus barbatus barbatus	MM	2	0.3 ± 0.0
Mullus surmuletus	MM	8	3.1 ± 3.3
Myoxocephalus scorpius	MM	2	2.2 ± 0.0
Osmerus eperlanus	AN	13	5.2 ± 1.7
Pagrus pagrus	MS	4	1.9 ± 1.1
Parablennius gattorugine	MS	4	0.9 ± 0.3

Author's personal copy

Table 2 (*continued*)

Species	Functional group	Occurrence (% among the 48 surveys)	Mean density
Pegusa lascaris	MS	4	2.8 ± 4.0
Perca fluviatilis	FS	4	8.3 ± 14.4
Petromyzon marinus	AN	2	0.2 ± 0.0
Platichthys flesus	CA	69	10.6 ± 2.5
Pleuronectes platessa	MM	44	6.8 ± 1.9
Pomatoschistus spp	ES	94	27.1 ± 6.6
Psetta maxima	MM	4	1.0 ± 0.7
Raja clavata	MS	13	0.7 ± 0.4
Raja undulata	MS	2	1.2 ± 0.2
Rajella fyllae	MS	2	0.3 ± 0.0
Rutilus rutilus	FS	13	5.8 ± 6.0
Salmo trutta trutta	AN	2	0.7 ± 0.0
Sander lucioperca	FS	6	2.3 ± 1.2
Sardina pilchardus	MM	6	0.7 ± 0.5
Sardinella aurita	MS	2	1.5 ± 0.0
Sarpa salpa	MM	2	1.2 ± 0.0
Scophthalmus rhombus	MM	10	1.2 ± 0.4
Scorpaena notata	MS	4	1.2 ± 0.0
Silurus glanis	FS	2	0.4 ± 0.0
Solea senegalensis	MM	27	2.3 ± 0.6
Solea solea	MM	73	6.3 ± 1.1
Sparus aurata	MM	2	1.0 ± 0.4
Spinachia spinachia	ES	4	0.9 ± 0.2
Spondyliosoma cantharus	MM	4	1.8 ± 0.9
Sprattus sprattus sprattus	MM	44	15.9 ± 6.4
Squalius cephalus	FS	4	7.2 ± 6.6
Symphodus bailloni	MS	8	2.3 ± 1.7
Symphodus cinereus	ES	2	7.3 ± 0.0
Symphodus melops	MS	2	4.6 ± 0.1
Symphodus roissali	MM	4	0.8 ± 1.0
Syngnathus acus	ES	38	2.0 ± 0.4
Syngnathus rostellatus	ES	25	1.6 ± 0.3
Syngnathus typhle	ES	4	1.5 ± 0.5
Torpedo torpedo	MS	4	1.6 ± 0.7
Trachurus trachurus	MM	8	0.7 ± 0.4
Trigla lyra	MM	2	0.2 ± 0.0
Trisopterus luscus	MM	21	4.7 ± 1.3
Trisopterus minutus	MS	6	7.9 ± 14.2
Umbrina canariensis	MS	4	1.0 ± 1.2
Zoarces viviparus	ES	2	1.1 ± 0.0

selected for further tests of the effect of system size on fish assemblage attributes. Entrance width, which informed on the connectivity of the estuary with the marine environment, was used as an indicator of marine influence. Latitude, continental shelf width and tidal range were also positively correlated ($0.61 < r < 0.76$, p-value < 0.0001): continental shelf width and tidal range increased from the southern Portuguese coast towards the northern English Channel (Fig. 1). Continental shelf width was selected for further analyses of fish assemblages. The semi-quantitative intertidal class factor, which was negatively related to the entrance depth variable, ($r = -0.4$, p-value < 0.05), was the last selected descriptor. As most estuaries (58%) were well protected against waves, the wave exposure factor did not discriminate estuaries. Finally, the littoral substrate class factor was redundant with the continental shelf width effect.

3.2. Relative functional composition of estuarine fish assemblages

Over the entire study area, a total of 109 species from 42 different families were identified: among them 35% were marine straggler, 30% marine migrant, 15% freshwater, 12% estuarine, 5.5% anadromous and 3% catadromous species (Table 2).

Regarding the functional composition in terms of number of species, estuaries were categorised into three clusters (hereafter referred as 'groups', Fig. 3). Group I, which comprised most of the largest systems classed in clusters D and E (except the Douro estuary, Fig. 2), had the greatest number of species (with an average ± confidence interval of 13 ± 1 for a 1000 m^2 trawl haul), while the group III, comprising five small systems from clusters A and B, had the lowest species diversity (SR = 5 ± 2 species). On average, estuarine fish assemblages in both groups I and II included all functional modalities and were largely dominated by marine species (i.e. MM and MS, on average 60.4% in relative proportion), and more particularly by marine migrant species (38.6 ± 2.4% of the total number of species). On the contrary, group III was characterised by the absence of species with a freshwater origin, i.e. anadromous and freshwater species, and was rather mainly occupied by estuarine species (60.6 ± 20%).

In terms of density, two groups were distinguished among the estuaries (Fig. 4). All functional attributes were represented in the estuaries of the first group, while in the second, species with a freshwater origin (FS and AN) were lacking. In group I (Fig. 4), individuals from marine migrant species and catadromous species were the major contributors to total density with a relative proportion of 31.7 ± 3.7% and 21.7 ± 4.1%, respectively. By contrast, estuaries categorised in group II were largely dominated by the density of estuarine species (45.8 ± 9.5%). Group II consisted of ten of the smallest systems (clusters A and B, Fig. 2) and the three largest southernmost systems (cluster D).

Anadromous species were present in half of the studied estuaries and were best represented in terms of density in the northernmost Tay (24%) and Forth (32.2%) estuaries. Freshwater species were found in eleven French systems, where they were low both in number (on average SR = 1.4 ± 0.7 freshwater species per 1000 m^2) and in density of individuals (14.6 ± 5.4% of total catch).

3.3. Links between the functional composition of fish assemblage and the abiotic estuarine environment

Salinity class significantly influenced total species richness in estuaries (Table 3a). The polyhaline area displayed on average the highest total number of species (SR = 80 ± 11 for a 1000 m^2 trawl haul) compared to the oligo and mesohaline areas (50 ± 8 species). Contrary to marine and estuarine species, the diadromous species were more numerous in oligo and mesohaline areas (SR = 14 ± 3 species) than in the salty downstream (10 ± 3 species, Table 3a). Most of the freshwater individuals (84%) were caught in the oligohaline area. The annual mean river discharge further explained the total number of species and the number of marine species with a positive effect (Table 3a). The three largest systems categorised in cluster E of Fig. 2 had a much higher total number of species (SR = 15 ± 3 species) than the small estuaries grouped in cluster A (6 ± 2 species). In addition, entrance width was positively related to the total number of species and to the number of diadromous species (Table 3a).

Fish density in the mesohaline area (64 ± 42 ind. 1000 m^{-2}) was significantly higher, particularly for marine species, than in the oligohaline (36 ± 22) and polyhaline areas (22 ± 7, Table 3b). Density of diadromous fish was higher both in oligo and mesohaline areas (16.5 ± 9.5 ind. 1000 m^{-2}) than in polyhaline areas (3.7 ± 1.3 ind. 1000 m^{-2}, Table 3b). The relative intertidal area also explained a statistically significant part of variability in the total fish density and more especially the density of marine and estuarine species (Table 3b). Estuaries with the greatest proportion of intertidal mudflats (80–100% of total estuary area) had the highest densities (61 ± 31 ind. 1000 m^{-2}), in particular with comparison to estuaries with less than 20% of intertidal mudflats

Author's personal copy

Fig. 2. Projection of the 31 estuaries on the first two main components of the PCA performed on abiotic variables (see Table 1 and Fig. 1 for abbreviations). The correlation circle of active abiotic variables was inserted in the bottom right part. The six clusters were obtained by clustering method using Ward criteria based on the matrix of Euclidean distance between pairs of sites.

(20 ± 15 ind. 1000 m^{-2}). Entrance width had a further positive effect on the total density, the density of marine species and the density of diadromous species (Table 3b). Finally, continental shelf width also had a positive effect on diadromous species density (Table 3b), which was four times higher in the eastern Channel estuaries (25.7 ± 23.8 ind. 1000 m^{-2}) than elsewhere (6.2 ± 2.2 ind. 1000 m^{-2}).

4. Discussion

4.1. Prerequisites for a large-scale comparison of estuarine fish assemblages

A relevant and consistent comparison of estuarine fish assemblages on a large-scale requires standardised fish data in relation to

Fig. 3. Relative presence of estuarine use categories among estuaries in terms of species richness. **a**/Ordination diagram for the principal coordinates analysis (PCoA) based on Bray–Curtis similarity matrices performed on the number of species per estuarine use categories, averaged per estuary. **b**/Bar plot representing in the upper part the relative percentage of estuarine use categories in number of species and in the lower part the total number of species per cluster.

Author's personal copy

Fig. 4. Relative densities of estuarine use categories among estuaries. **a**/Ordination diagram for the principal coordinates analysis (PCoA) based on Bray–Curtis similarity matrices performed on the log-transformed densities of individuals per estuarine use categories, averaged per estuary. **b**/Bar plot representing in the upper part the relative percentage of estuarine use categories in densities and in the lower part the total mean of log-transformed densities per cluster.

the type of fishing gear used, the sampling effort and the sampling period. Compared to the previous large-scale qualitative analyses of European estuarine fish assemblages (Elliott and Dewailly, 1995; Franco et al., 2008), the present data set, based solely on beam trawl samples, was more homogenous. Differences in the dimensions of the net, mesh size and weight however exist between the beam trawls used for different surveys, according to the country and the size of estuaries (Nicolas et al., 2010). Trawl samples could also differ due to haul duration and speed. Thus, this absence of a standardised sampling protocol within the WFD framework still enhances heterogeneity problems for statistical analyses and dampens accuracy of the analysis. Nonetheless, by applying a transformation to both species richness (Nicolas et al., 2010) and abundance data based on the sampled surface, these differences were partly taken into account and our data were estimated sufficiently standardised to compare fish assemblages in both qualitative and quantitative terms.

Latitudinal variability in fish reproduction and recruitment peaks together with seasonal patterns in migratory activities was expected to influence results (Potter and Hyndes, 1999; Selleslagh et al., 2009). Nevertheless, among the 31 studied estuaries, the between-season variability was never found significant in the models. Pooling spring and autumn in the present comparative analyses appeared relevant and enabled us to consider a large data set, since only 42% of the estuaries were sampled at both seasons.

Regarding the functional description of fish species, such large-scale comparison requires clear definitions of the chosen functional groups and standardised allocations for each species (Elliott et al., 2007). Nonetheless, as detailed for *Platichthys flesus* and *Liza ramada* species in materials and methods section, the allocation of some species to a specific functional group can differ greatly from an author to another. Moreover, because of local fish behavioural adaptations, Franco et al. (2008) recommended the use of flexible allocations for one species to account for its associated geographical variability. For most of the identified fish species, especially when they are of no fisheries interest, further research on their biology is required at local level to allocate species to guilds according to region. As a consequence, these inconsistencies in functional attributions may have a marked influence on the results. For instance, Selleslagh et al. (2009), found for the three French Eastern English Channel Canche, Authie and Somme estuaries, a mean relative proportion of estuarine individuals of 43%. But, when allocating *P. flesus* as catadromous and not as estuarine species as done Selleslagh et al. (2009), this proportion was reduced by 10%. Nevertheless, even if these problems of allocation generate uncertainty, general patterns can be inferred from the present study.

4.2. The functional diversity of European estuarine ichtyofauna: general patterns

Like the composition of fish assemblages found by Elliott and Dewailly (1995), the present estuarine fish assemblages were composed of a small number of diadromous and freshwater species and a majority of marine migrant, marine straggler and estuarine species. The large proportion of marine, and more precisely marine migrant species, and especially their juvenile stage, emphasised the great importance of estuaries as fish nursery grounds (e.g. Elliott and Dewailly, 1995; Potter and Hyndes, 1999; Laffaille et al., 2000; Franco et al., 2008; Courrat et al., 2009) and their role in maintaining coastal stocks (Rochette et al., in press). Nonetheless, contrary to Elliott and Dewailly's (1995) study, these marine and estuarine species were not present in equal proportions in all estuaries. Although Elliott and Dewailly (1995) advanced 'common patterns of estuarine usage irrespective of the differences between the estuaries', the present analyses highlighted different patterns among estuaries in terms of both number of species and density. Large-scale abiotic gradients were shown to significantly influence the functional diversity of fish assemblages.

4.2.1. The effect of system size and entrance width on species richness

In terms of number of species, the clustering analysis emphasised that larger systems presented a higher functional diversity and a higher total number of species. This relationship between species richness and system size was confirmed by the GLM analyses and has already been reported in other worldwide studies (Monaco et al.,

Author's personal copy

Table 3
Analysis of deviances for the generalised linear models computed on both (a) number of species (SR) and (b) densities (Dens) of each functional group category used as response variables with regards to selected descriptors (Intro. Var.) of abiotic attributes of estuaries. Df: degrees of freedom; Expl. Dev.: explained deviance in percentage per introduced descriptor. Sig.: significance (Chi-square test), *: when *p*-value <5%, **: <1%, ***: <0.1%. Slope: slope sign when the explicative descriptor was a quantitative variable; for the class factors, all modalities were presented in decreasing order according to their effect. When the difference between two adjoining modalities was significant (student test), the symbol ">" was applied. Abbreviations of descriptors are detailed in Table 1.

Intro. Var.	Df	Expl. Dev.	Sign.	Slope
(a) Models of species richness indices				
Total SR/ln(S_{sc}) ~ SC + log(RD) + EW				
SC	2	16.4	***	SC3 > SC2, SC1
+log(RD)	1	16.8	***	+
+EW	1	6.1	**	+
Residuals	90	60.7		
SR_M/ln(S_{sc}) ~ SC + log(RD)				
SC	2	36.7	***	SC3 > SC2 > SC1
+log(RD)	1	9.7	***	+
Residuals	91	53.6		
SR_ES/ln(S_{sc}) ~ SC				
SC	2	17.9	***	SC3 > SC2 > SC1
Residuals	92	82.1		
SR_DIA/ln(S_{sc}) ~ SC + EW				
SC	2	9.1	**	SC1, SC2, SC3
+EW	1	26.8	***	+
Residuals	91	64.1		
(b) Models of density indices				
Total ln(Dens + 1) ~ SC + IA + EW				
SC	2	7.9	**	SC2 > SC1, SC3 > 0
+IA	4	23.3	***	IA5, IA4, IA2, IA3 > IA1
+EW	1	7.9	**	+
Residuals	87	60.9		
ln(Dens_M + 1) ~ SC + IA + EW				
SC	2	7.1	*	SC2 > SC3, SC1
+IA	4	17.4	***	IA5, IA4, IA3, IA2, IA1
+EW	1	8.3	**	+
Residuals	87	67.2		
ln(Dens_ES + 1) ~ IA				
IA	4	17.9	***	IA5, IA3, IA4, IA2, IA1
Residuals	90	82.1		
ln(Dens_Dia + 1) ~ SC + CSW + EW				
SC	2	14.4	***	SC1, SC2 > SC3
+CSW	1	17.3	***	+
+EW	1	4.7	*	+
Residuals	90	63.6		

1992; Pease, 1999; Harrison and Whitfield, 2006; Nicolas et al., 2010). Nevertheless, while system size slightly influenced the number of marine species, it did not explain the number of estuarine or diadromous species. The increase in the total number of species according to the size of the estuarine system is often related to a diversity of habitats (Monaco et al., 1992; Wootton, 1998; Nicolas et al., 2010). However, this hypothesis requires further tests to determine whether the heterogeneity of estuarine habitats influences the total number of species (Pihl et al., 2002). Here, the width at the mouth further promoted total species richness, which tends to confirm that the enhancement of high-salinity habitats favoured the exploitation of the estuary by more different species (Nicolas et al., 2010). Furthermore, the positive influence of entrance width on the density of marine species suggests that further seawater penetration raises the migration and concentration of some marine individuals into estuaries. The entrance width also promoted diadromous migrant species both in terms of number of species and of density, probably due to the attraction of diadromous species for large fluvial plumes (Boehlert and Mundy, 1988; Tosi et al., 1990; Tosi and Sola, 1993). Nonetheless, as confirmed from the present analysis, the distribution of diadromous species, and more especially of anadromous species, are also related to biogeographical aspects, including homing and population decline (McDowall, 1988).

4.2.2. The contrast between northern and southern estuaries in terms of density

In terms of relative density, the clustering analysis revealed that northern systems sheltered fish of all estuarine use categories and were dominated by marine and catadromous species (group I, Fig. 4), while southern systems were dominated by estuarine species (group II, Fig. 4). The GLM analyses also revealed higher densities of diadromous species in northern estuaries and more particularly in the eastern English Channel compared to southern systems. However, these analyses did not demonstrate a latitudinal contrast in the density of estuarine species. Models showed that estuaries in the English Channel, which generally display a high percentage of intertidal area, exhibited among the highest densities in both marine and estuarine species. Thus, although southern estuaries were dominated by estuarine species, the density of these species appeared nonetheless higher in northern English Channel systems.

Claridge et al. (1986) found that estuarine species represented only 0.6% of the total catch in the inner Severn estuary. Potter and Hyndes (1999) presumed the situation was similar in all macrotidal holoarctic estuaries and explained this low representation of estuarine species as a result of their strong hydrodynamics that prevent the eggs and larvae being able to remain inside the estuary. However, the present data set showed that even in the widest mega-tidal Loire and Seine estuaries, estuarine species were well represented, with 11 and 14.5% respectively of the total catch, moreover for high total densities in these systems. Moreover, southern systems (group II, Fig. 4) were clearly dominated by estuarine species which represented on average 45% of total species richness (from 31% in the Mira estuary to 100% in the Urumea estuary). In contrast to the northern systems, these southern systems were characterised by a reduced freshwater influence due to a warmer and drier climate and by small tidal exchanges. This higher hydrological steadiness associated with high-salinity values appears to provide a more favourable environment for the recruitment of resident species (Potter and Hyndes, 1999). This may explain the high representation of estuarine individuals in southern estuaries and the low number of species with freshwater affinities, i.e. anadromous and freshwater species. Accordingly, comparing sampling surveys carried out in the Tejo estuary between 1979 and 2002, Costa et al. (2007) showed that the density of estuarine species and marine species was higher in dry years than in wet ones. Martinho et al. (2007) reported that a severe drought occurred between summer 2003 and June 2006 in Portugal and observed subsequently an increase in marine stragglers in the Mondego estuary. Consequently, higher temperatures appeared to promote species with marine affinities (i.e. marine and estuarine species, Potter and Hyndes, 1999; Costa et al., 2007). In future analyses, it would be interesting to test the effect of both water temperature and river discharges on a more simultaneous temporal scale.

4.2.3. The effect of intertidal area on density

The intertidal area type was the factor that accounted for the greatest deviance in total density, and more especially in density of marine and estuarine species. Elliott and Taylor (1989a,b) found in

Author's personal copy

the Forth estuary that the biomass and the production of macrofauna per unit area were higher in the intertidal mudflats than in the subtidal area. Most fish in estuaries have been shown to feed on benthic invertebrates (de Sylva, 1975; Elliott and Taylor, 1989b; Costa and Elliott, 1991); the intertidal areas constitute the dominant feeding area for the estuarine fish populations (Costa and Elliott, 1991) and promote fish density. Both estuarine and marine species, and more particularly juveniles, preferred shallow systems with extensive intertidal mudflats, generally turbid, where they can find great food availability and reduced predation pressure (Blaber and Blaber, 1980). This also underlined the fact that small estuaries with a high proportion of intertidal flats could be as important as larger systems for their nursery function, displaying on average higher fish density per unit area (e.g. 44.9 ± 15.1 ind. 1000 m^{-2} in the Authie estuary *vs.* 4.5 ± 1.2 ind. 1000 m^{-2} in the Gironde estuary). The loss of intertidal area through channelization or land reclamation in these estuaries might thus have a heavy impact on fish production, as demonstrated in the Forth (McLusky et al., 1992) and the Seine (Rochette et al., in press) estuaries.

4.3. Intra-estuarine organisation of fish assemblages: the effect of the salinity gradient

The present study highlighted the intra-estuarine structure of the fish assemblages in terms of both number of species and density. While the upper low-salinity estuary areas were dominated by freshwater and diadromous species, the lower high-salinity parts contained a majority of marine and estuarine species. As expected, and highlighted in other studies (Potter et al., 1990; Thiel et al., 1995; Pease, 1999), a high-salinity area promoted species richness. This result further emphasises that large estuaries, which often present the entire range of haline habitats, may exhibit greater total species richness (Nicolas et al., 2010).

On the other hand, the total maximum fish density was observed in the middle mesohaline parts of estuaries, where intertidal mudflats that display a high carrying capacity (Elliott and Taylor, 1989b; Costa and Elliott, 1991) might predominate. Indeed, in estuarine mesohaline areas, where the environmental conditions are especially harsh (i.e. high variability in hydrodynamics, salinity, turbidity and sediment erosion/deposition), few species are physiologically able to colonize, inducing a low biological competition but high abundances (McLusky and Elliott, 2006). Furthermore, this reduced salinity area is often associated with the presence of fine sediment particles (Harris and Heap, 2003; McLusky and Elliott, 2006) with a high content of organic matter, which are particularly suitable for the development of benthic invertebrates (Moore, 1978; Elliott and Taylor, 1989b; Eisma and Cadee, 1990). These great abundances of benthic preys may be the origin of the observed location of the high fish density (Nicolas et al., 2007). The high density of marine species in the same mesohaline parts may also be partly related to a reduction in osmoregulation energy cost for lower salinities (Potter et al., 1990). In contrast, the density of estuarine species, which are by definition well-adapted to the high variability of the estuarine environment, appeared not to be influenced by salinity, as found in other single-site studies (Henderson and Holmes, 1991; Power et al., 2000). The density of diadromous species, able to osmoregulate, was higher in both meso and oligohaline estuary areas, while, as expected (Franco et al., 2008), the freshwater species were restricted to the oligohaline areas.

5. Conclusions

This study highlighted four main trends in the functional diversity of fish assemblages: (1) system size and entrance width, which facilitate seawater penetration, promoted functional diversity and the total number of species by enhancing density and number of marine species; (2) northern estuaries were dominated by marine and catadromous species, while estuarine resident species were prevalent in southern estuaries, potentially due to more stable hydrology and higher temperature; (3) estuaries consisting for the most part of intertidal mudflats were further highlighted as having a crucial role of nursery and trophic support for juvenile fish; (4) fish assemblages were structured by the salinity gradient: high-salinity habitats concentrated maximum species richness, consisting mainly of marine and estuarine species, mesohaline habitats exhibited the greatest total density and especially the greatest density of marine species; low-salinity habitats had the greatest density of diadromous species and could also present some freshwater species.

Despite the highly variable and complex functioning of estuaries that tends to hide anthropogenic impacts (the estuarine quality paradox, Elliott and Quintino, 2007), general patterns in fish assemblages reflecting natural variability can be distinguished. As a result, when developing fish indicators to assess the level of anthropogenic pressures in estuaries (Courrat et al., 2009; Delpech et al., in press), considering significant natural explanatory descriptors such as system size, entrance width and salinity would greatly improve pressure-impact models and the precision of fish-based indicators. Moreover, these descriptors are, for most of them, easily available. Nonetheless, to improve the understanding of the relationship between fish and their environment, more precise investigations at a smaller habitat scale should be carried out.

Acknowledgements

This project was supported by the Cemagref Institute and the French Aquitaine region. We are very grateful to all our European partners for sharing their WFD fish data: Steve Coates, Adam Waugh from Environmental Agency (London, England and Wales data), Alexis Pearce from Scottish Environment Protection Agency (Edinburgh, Scotland data), Angel Borja from AZTI – Tecnalia/Marine Research Division (Pasaia, Spain Basque data), Maria José Costa from Institute of Oceanography (Lisbon, Portugal data), Rachid Amara and Jonathan Selleslagh from University of Opale littoral coast (Wimereux, French Authie and Canche estuaries data) and Mario Lepage, Michel Girardin and Jacques Massé from Cemagref institute (Cestas, French data). Special thanks to Hilaire Drouineau for sharing his statistical knowledge.

References

Blaber, S.J.M., Blaber, T.G., 1980. Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. Journal of Fish Biology 17, 143–162.
Blondel, J., 2003. Guilds or functional groups: does it matter? Oikos 100, 223–231.
Boehlert, G.W., Mundy, B.C., 1988. Roles of behavioural and physical factors in larval and juvenile fish recruitment to estuarine nursery areas. American Fisheries Society Symposium 3, 51–67.
Claridge, P.N., Potter, I.C., Hardisty, M.W., 1986. Seasonal changes in movements, abundance, size composition and diversity of the fish fauna of the Severn estuary. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 66, 229–258.
Coates, S., Waugh, A., Anwar, A., Robson, M., 2007. Efficacy of a multi-metric fish index as an analysis tool for the transitional fish component of the water framework directive. Marine Pollution Bulletin 55, 225–240.
Costa, M.J., Elliott, M., 1991. Fish usage and feeding in two industrialised estuaries – the Tagus, Portugal, and the Forth, Scotland. In: Elliott, M., Ducrotoy, J.P. (Eds.), Estuaries and Coasts: Spatial and Temporal Inter Comparisons. Olsen and Olsen, Fredensborg, Denmark, pp. 289–297.
Costa, M.J., Vasconcelos, R., Costa, J.L., Cabral, H.N., 2007. River flow influence on the fish community of the Tagus estuary (Portugal). Hydrobiologia 587, 113–123.
Courrat, A., Lobry, J., Nicolas, D., Laffargue, P., Amara, R., Lepage, M., Girardin, M., Le Pape, O., 2009. Anthropogenic disturbance on nursery function of estuarine areas for marine species. Estuarine, Coastal and Shelf Science 81, 179–190.
Dauvin, J.-C., 2008. The main characteristics, problems and prospects for western European coastal seas. Marine Pollution Bulletin 57, 22–40.

Author's personal copy

de Sylva, D.P., 1975. Nektonic food webs in estuaries. In: Cronin, L.E. (Ed.), Estuarine Research: Chemistry, Biology and the Estuarine System. Academic Press, New York, pp. 420–447.

Delpech, C., Courrat, A., Pasquaud, S., Lobry, J., Le Pape, O., Nicolas, D., Boët, B., Girardin, M., Lepage, M. Development of a fish-based index to assess the ecological quality of transitional waters: the case of French estuaries. Marine Pollution Bulletin, in press.

Eisma, D., Cadee, G.C., 1990. Particulate matter processes in estuaries. Biogeochemistry of Major World Rivers, pp. 283–296.

Elliott, M., Dewailly, F., 1995. The structure and components of European estuarine fish assemblages. Netherlands Journal of Aquatic Ecology 29, 397–417.

Elliott, M., Quintino, V., 2007. The estuarine quality paradox, environmental homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. Marine Pollution Bulletin 54, 640–645.

Elliott, M., Taylor, C.J.L., 1989a. The production ecology of the subtidal benthos of the Forth Estuary, Scotland. Scientia Marina 53, 531–541.

Elliott, M., Taylor, C.J.L., 1989b. The structure and functioning of an estuarine/marine fish community in the Forth estuary, Scotland. In: Klekowski, R.Z., Styczynska, E., Falkowski, L. (Eds.), Proceedings of the 21st European Marine Biology Symposium. Polish Academy of Sciences, Gdansk, pp. 227–240.

Elliott, M., Whitfield, A.K., Potter, I.C., Blaber, S.J.M., Cyrus, D.P., Nordlie, F.G., Harrison, T.D., 2007. The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: a global review. Fish and Fisheries 8, 241–268.

European Council Directive, 2000. Directive 2000/60/EC of the European parliament and of the council of 23 October 2000 establishing a framework for community action in the field of water policy. Official Journal of the European Communities 43, 75.

Faith, D.P., Minchin, P.R., Belbin, L., 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. Vegetatio 69, 57–68.

Franco, A., Elliott, M., Franzoi, P., Torricelli, P., 2008. Life strategies of fishes in European estuaries: the functional guild approach. Marine Ecology Progress Series 354, 219–228.

Garrison, L.P., Link, J.S., 2000. Dietary guild structure of the fish community in the northeast United States continental shelf ecosystem. Marine Ecology Progress Series 202, 231–240.

Harris, P.T., Heap, A.D., 2003. Environmental management of clastic coastal depositional environments: inferences from an Australian geomorphic database. Ocean and Coastal Management 46, 457–478.

Harrison, T.D., Whitfield, A.K., 2006. Estuarine typology and the structuring of fish communities in South Africa. Environmental Biology of Fishes 75, 269–293.

Henderson, P.A., Holmes, R.H.A., 1991. On the population dynamics of dab, sole and flounder within Bridgwater Bay in the lower Severn Estuary, England. Netherlands Journal of Sea Research 27, 337–344.

Kottelat, M., Freyhof, J., 2007. Handbook of European Freshwater Fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland, Freyhof, Berlin, Germany, 646 pp.

Laffaille, P., Feunteun, E., Lefeuvre, J.C., 2000. Composition of fish communities in a European macrotidal salt marsh (the Mont Saint-Michel Bay, France). Estuarine, Coastal and Shelf Science 51, 429–438.

Le Pape, O., Gilliers, C., Riou, P., Morin, J., Amara, R., Désaunay, Y., 2007. Convergent signs of degradation in both the capacity and the quality of an essential fish habitat: state of the Seine estuary (France) flatfish nurseries. Hydrobiologia 588, 225–229.

Legendre, P., Andersson, M.J., 1999. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. Ecological Monographs 69, 1–24.

Lenanton, R.C.J., Potter, I.C., 1987. Contribution of estuaries to commercial fisheries in temperate western Australia and the concept of estuarine dependence. Estuaries 10, 28–35.

Lobry, J., Mourand, L., Rochard, E., Elie, P., 2003. Structure of the Gironde estuarine fish assemblages: a European estuaries comparison perspective. Aquatic Living Resources 16, 47–58.

Martinho, F., Leitao, R., Viegas, I., Dolbeth, M., Neto, J.M., Cabral, H.N., Pardal, M.A., 2007. The influence of an extreme drought event in the fish community of a southern Europe temperate estuary. Estuarine, Coastal and Shelf Science 75, 537–546.

McDowall, R.M., 1988. Diadromy in Fishes – Migrations between Freshwater and Marine Environments. Croom Helm, London, UK, 308 pp.

McLusky, D.S., Bryant, D.M., Elliott, M., 1992. The impact of land-claim on the invertebrates, fish and birds of the Forth estuary. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 2, 211–222.

McLusky, D.S., Elliott, M., 2006. The Estuarine Ecosystem – Ecology, Threats and Management, 214 pp.

Monaco, M.E., Lowery, T.A., Emmett, R.L., 1992. Assemblages of U.S. west coast estuaries based on the distribution of fishes. Journal of Biogeography 19, 251–267.

Moore, D.M., 1978. Seasonal changes in distribution of intertidal macrofauna in the lower Mersey Estuary, U.K. Estuarine and Coastal Marine Science 7, 117–125.

Nicolas, D., Le Loc'h, F., Désaunay, Y., Hamon, D., Blanchet, A., Le Pape, O., 2007. Relationships between benthic macrofauna and habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Vilaine estuary (Bay of Biscay, France) nursery ground. Estuarine, Coastal and Shelf Science 73, 639–650.

Nicolas, D., Lobry, J., Lepage, M., Sautour, B., Le Pape, O., Cabral, H., Uriarte, A., Boët, P., 2010. Fish under influence: a macroecological analysis of relations between fish species richness and environmental gradients among European tidal estuaries. Estuarine, Coastal and Shelf Science 86, 137–147.

Pease, B.C., 1999. A spatially oriented analysis of estuaries and their associated commercial fisheries in New South Wales, Australia. Fisheries Research 42, 67–86.

Pihl, L., Cattrijsse, A., Codling, I., Mathieson, S., McLusky, D.S., Roberts, C., 2002. Habitat use by fishes in estuaries and other brackish areas. In: Elliott, M., Hemingway, K.L. (Eds.), Fishes in Estuary. Blackwell Science Ltd, London, pp. 54–123.

Potter, I.C., Beckley, L.E., Whitfield, A.K., Lenanton, R.C.J., 1990. Comparisons between the roles played by estuaries in the life cycles of fishes in temperate Western Australia and Southern Africa. Environmental Biology of Fishes 28, 143–178.

Potter, I.C., Hyndes, G.A., 1999. Characteristics of the ichthyofaunas of southwestern Australian estuaries, including comparisons with Holarctic estuaries and estuaries elsewhere in temperate Australia: a review. Australian Journal of Ecology 24, 395–421.

Power, M., Attrill, M.J., Thomas, R.M., 2000. Environmental factors and interactions affecting the temporal abundance of juvenile flatfish in the Thames Estuary. Journal of Sea Research 43, 135–149.

R Development Core Team, 2005. R: A Language and Environment for Statistical 609 Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Ray, G.C., 2005. Connectivities of estuarine fishes to the coastal realm. Estuarine, Coastal and Shelf Science 64, 18–32.

Rochette, S., Rivot, E., Morin, J., Mackinson, S., Riou, P., Le Pape, O. Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: application to *Solea solea* in the eastern channel (Western Europe). Journal of Sea Research, in press.

Sakamoto, Y., Ishiguro, M., Kitagawa, G., 1986. Akaike Information Criterion Statistics. D. Reidel Publishing Company, 290 pp.

Selleslagh, J., Amara, R., Laffargue, P., Lesourd, S., Lepage, M., Girardin, M., 2009. Fish composition and assemblage structure in three Eastern English Channel macrotidal estuaries: a comparison with other French estuaries. Estuarine, Coastal and Shelf Science 81, 149–159.

Thiel, R., Cabral, H., Costa, M.J., 2003. Composition, temporal changes and ecological guild classification of the ichthyofaunas of large European estuaries – a comparison between the Tagus (Portugal) and the Elbe (Germany). Journal of Applied Ichthyology 19, 330–342.

Thiel, R., Sepulveda, A., Kafemann, R., Nellen, W., 1995. Environmental factors as forces structuring the fish community of the Elbe Estuary. Journal of Fish Biology 46, 47–69.

Tosi, L., Sola, C., 1993. Role of geosmin, a typical inland water odor, in guiding glass eel *Anguilla anguilla* (L) migration. Ethology 95, 177–185.

Tosi, L., Spampanato, A., Sola, C., Tongiorgi, P., 1990. Relation of water odour, salinity and temperature to ascent of glass-eels, *Anguilla anguilla* (L.): a laboratory study. Journal of Fish Biology 36, 327–340.

Tsukamoto, K., Aoyama, J., Miller, M.J., 2002. Migration, speciation and the evolution of diadromy in anguillid eels. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 59, 1989–1998.

Whitfield, A.K., Elliott, M., 2002. Fishes as indicators of environmental and ecological changes within estuaries: a review of progress and some suggestions for the future. Journal of Fish Biology 61, 229–250.

Wootton, R.J., 1998. Ecology of Teleost Fishes. In: Fish and Fisheries Series, No. 24. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht/Boston/London, the Netherlands, 386 pp.

4.3. LES ESTUAIRES COMME SUPPORTS TROPHIQUES ET ZONE DE REPRODUCTION

Cette partie s'intéresse aux groupes fonctionnels du régime trophique préférentiel et de la stratégie de reproduction des poissons (*cf.* § 2.3.2.2. et § 2.3.2.3.).

4.3.1. Le point sur le régime trophique préférentiel des poissons estuariens

L'analyse fonctionnelle sur les régimes trophiques reprend la même méthodologie qu'utilisée dans l'étude de l'utilisation écologique des estuaires précédemment exposée (*cf.* § 4.2., (Nicolas *et al.*, 2010a)). Afin de ne pas alourdir la lecture, les résultats de cette analyse sont reportés en annexe E.

Elliott *et al.* (2007) préconisent d'utiliser le groupe fonctionnel du régime trophique uniquement pour les espèces qui se nourrissent majoritairement dans les estuaires, telles que les espèces résidentes ou les espèces de migrateurs marins. Considérant que les espèces marines occasionnelles ou d'eau douce sont rares et présentes dans les estuaires de manière plus ou moins aléatoire, elles ne sont donc pas incluses dans l'analyse. De même, le régime trophique des espèces anadromes, qui migrent rapidement à travers l'estuaire en se nourrissant peu ou pas du tout, n'est pas considéré. En revanche, les trois espèces catadromes (le flet *Platichthys flesus*, le mulet porc *Liza ramada* et l'anguille *Anguilla anguilla*) sont prises en compte, car elles sont reconnues pouvoir séjourner une longue partie de leur vie dans les estuaires et s'y alimenter (Potter & Hyndes, 1999 ; Tsukamoto *et al.*, 2002 ; Elliott *et al.*, 2007). Les espèces résidentes, migratices marines et catadromes sont donc classées selon différentes modalités relatives à leur régime trophique préférentiel (Tableau 15) comme présenté dans le chapitre 2 (*cf.* § 2.3.2.2., Tableau .2.7). Finalement, un total de 48 espèces de poissons plus les espèces de *Pomatoschistus* spp. sont retenues dans cette analyse (Tableau 15).

Tableau 15 : Liste des espèces sélectionnées avec leurs groupes fonctionnels associés : 'utilisation écologique de l'estuaire', 'distribution verticale' et 'régime trophique préférentiel'. Pour la distribution vertical : B = benthique ; D = démersal et P = pélagique. Les autres abréviations utilisées sont explicitées dans la partie 2.3.

Nom scientifique	Nom vernaculaire français	Nom vernaculaire anglais	Utilisation estuarienne	Distribution verticale	Régime trophique
Anguilla anguilla	Anguille d'Europe	European eel	CA	B	Om
Atherina boyeri	Joêl	Big-scale sand smelt	ES	P	HZ
Atherina presbyter	Prêtre	Sand smelt	MM	P	Pl
Chelidonichthys lucernus	Grondin perlon	Tub gurnard	MM	B	HP
Chelon labrosus	Mulet lippu	Thicklip grey mullet	MM	P	Dv
Ciliata mustela	Motelle à cinq barbillons	Fivebeard rockling	ES	B	B
Clupea harengus	Hareng	Atlantic herring	MM	P	Pl
Dicentrarchus labrax	Bar européen	European seabass	MM	P	HP
Dicentrarchus punctatus	Bar tacheté	Spotted seabass	MM	P	HP
Dicologlossa cuneata	Cèteau	Wedge sole	MM	B	B
Diplodus bellottii	Sparaillon africain	Senegal seabream	MM	D	B
Diplodus cervinus cervinus	Sar à grosses lèvres	Zebra seabream	MM	D	Om
Engraulis encrasicolus	Anchois	European anchovy	MM	P	Pl
Eutrigla gurnardus	Grondin gris	Grey gurnard	MM	B	HP
Gadus morhua	Morue de l'Atlantique	Atlantic cod	MM	D	HP
Gasterosteus aculeatus aculeatus	Epinoche à trois épines	Three-spined stickleback	ES	D	Pl
Gobius niger	Gobie noir	Black goby	ES	B	B
Hippocampus guttulatus	Cheval marin	Long-snouted seahorse	ES	B	B
Hippocampus hippocampus	Hippocampe à museau court	Short-snouted seahorse	ES	B	B
Hyperoplus immaculatus	Lançon	Great sand eel	MM	D	Pl
Limanda limanda	Limande	Common dab	MM	B	B
Liza aurata	Mulet doré	Golden grey mullet	MM	P	Dv
Liza ramada	Mulet porc	Thin-lipped grey mullet	CA	P	Dv
Merlangius merlangus	Merlan	Whiting	MM	D	HP
Mullus barbatus barbatus	Rouget de vase	Striped mullet	MM	B	B
Mullus surmuletus	Rouget de roche	Red mullet	MM	B	B
Myoxocephalus scorpius	Chaboisseau à épines courtes	Father Lasher	MM	B	HP
Platichthys flesus	Flet d'Europe	European flounder	CA	B	B
Pleuronectes platessa	Plie d'Europe	European plaice	MM	B	B
Pomatoschistus spp	Gobies Pomatoschistus	Gobies Pomatoschistus	ES	B	B
Psetta maxima	Turbot	European turbot	MM	B	HP
Sardina pilchardus	Sardine commune	Pilchard	MM	P	Pl
Sarpa salpa	Saupe	Salema	MM	D	Hv
Scophthalmus rhombus	Barbue	Brill	MM	B	HP
Solea senegalensis	Sole sénégalaise	Senegalese sole	MM	B	B
Solea solea	Sole	Common sole	MM	B	B
Sparus aurata	Dorade royale	Gilt-head bream	MM	D	B
Spinachia spinachia	Epinoche de mer	Fifteen-spined stickleback	ES	D	HZ
Spondyliosoma cantharus	Griset	Black seabream	MM	D	Om
Sprattus sprattus sprattus	Sprat	European sprat	MM	P	Pl
Symphodus cinereus	Crénilabre balafré	Grey wrasse	ES	D	B
Symphodus roissali	Crénilabre langaneu	Five-spotted wrasse	MM	D	B
Syngnathus acus	Syngnathe aiguille	Greater pipefish	ES	B	B
Syngnathus rostellatus	Syngnathe de Duméril	Lesser pipefish	ES	B	HZ
Syngnathus typhle	Siphonostome	Deepnosed pipefish	ES	B	HZ
Trachurus trachurus	Chinchard d'Europe	Horse mackerel	MM	P	HP
Trigla lyra	Grondin lyre	Piper gurnard	MM	B	HP
Trisopterus luscus	Tacaud commun	Pouting	MM	D	HP
Zoarces viviparus	Loquette d'Europe	Viviparous blenny	ES	B	B

Initialement, dans ce travail, la classification des espèces de poissons en guildes trophiques avait pour but d'étudier la fonction de nourricerie et d'alimentation des estuaires, soit un angle différent et complémentaire par rapport à l'étude précédemment réalisée sur l'utilisation écologique des estuaires (*cf.* § 4.2.). Cependant, il s'avère que les modalités trophiques sont la plupart du temps redondantes avec les modalités écologiques (Tableau 16 et Fig. 24) ce qui n'apporte finalement pas un éclairage très nouveau sur la structure des assemblages de poissons estuariens (*cf.* résultats en annexe E).

En effet, d'après les matrices de corrélation (Tableau 16), trois groupes de modalités fonctionnelles sont fortement corrélés : (1) les espèces résidentes estuariennes qui apparaissent majoritairement associées au compartiment benthique et à un régime benthivore ; (2) les régimes trophiques planctivores et hyperbenthivores qui sont essentiellement représentés par des espèces migratrices marines qui vivent dans le compartiment pélagique ; (3) les espèces migratrices amphihalines dont le régime est principalement détritivore et omnivore. Ainsi, en accord avec ces corrélations, des similitudes entre les modèles réalisés sur les groupes trophiques et sur les guildes d'utilisation estuarienne sont observées : en particulier, entre la richesse spécifique et les densités des benthivores et des résidents estuariens, des détritivores-omnivores et des migrateurs amphihalins, ainsi qu'entre la richesse spécifique des hyperbenthivores-piscivores et des migrateurs marins (*cf.* Table 3 de l'article § 4.2. et Tableau 4 en annexe E). De plus, les pourcentages de déviances totales expliquées dans les modèles trophiques sont du même ordre de grandeur que dans les modèles d'utilisation estuarienne (entre 9 et 40%, annexe E). Finalement, ces modèles construits à partir des modalités trophiques rendent compte à nouveau des deux grandes structurations précédemment établies (*cf.* § 4.2.): une structuration biogéographique Nord-Sud et une structuration intra-estuaire le long du gradient de salinité. Par conséquent, dans l'optique du développement de bioindicateurs basés sur l'ichtyofaune, notamment dans le cadre de la DCE, il ne semble pas pertinent d'exploiter l'ensemble des modalités fonctionnelles existantes, mais au contraire, un choix judicieux des métriques qui évite les redondances est à effectuer.

Tableau 16 : Matrices de corrélation entre modalités d'utilisation écologique de l'estuaire et de distribution verticale, et modalités trophiques, calculées à partir du coefficient de corrélation de Pearson, en termes (a) de richesse spécifique et (b) de densités. * : significatif au seuil de 1 %

a/	Bv	Dv	HP	HZ	Om	Pl
CA	0,05	0,65*	0,13	-0,06	0,79*	0
ES	0,68*	-0,2	0,19	0,26*	-0,16	0,17
MM	0,63*	0,13	0,77*	0,42*	0,12	0,62*
B	0,88*	0,10	0,56*	0,28*	0,33*	0,23
D	0,44*	0,01	0,42*	0,32*	0,22	0,40*
P	0,22	0,51*	0,60*	0,30*	0,19	0,69*
b/						
CA	0,44*	0,44*	0,2	-0,12	0,46*	-0,08
ES	0,50*	-0,26	-0,13	-0,01	-0,26	0,18
MM	0,44*	0,04	0,46*	0,19	0,05	0,60*
B	0,98*	0,05	0,24	-0,03	0,15	0,05
D	0,10	-0,03	0,29	0,11	0,23	0,08
P	0,13	0,24	0,43*	0,16	-0,01	0,76*

Fig. 24 : Cercles de corrélation issus de deux analyses en composantes principales normées obtenus pour leurs premiers axes factoriels, la première (a) considére les indices de richesse spécifique SR/ln(Ssc) et la deuxième (b) les indices de densité par mode fonctionnel et par campagne (estuaire x saison x classe de salinité). En noir sont projetées les variables actives, les modes alimentaires et les modes d'utilisation écologique de l'estuaire. En gris sont projetées des variables illustratives : les variables abiotiques présélectionnées (*cf.* § 4.2).

L'analyse des régimes trophiques permet toutefois d'observer la prépondérance des espèces benthivores au sein de l'ensemble des estuaires étudiés (plus de 50 %, annexe E), ce qui avait déjà été mis en évidence dans l'étude d'Elliott & Dewailly (1995) pour laquelle les assemblages de poissons de 17 estuaires européens étaient composés, en moyenne, de 27 % d'espèces invertivores stricts et 42 % d'espèces invertivores/piscivores. Cette prédominance des benthivores appuie l'hypothèse que les chaînes trophiques des estuaires

tidaux européens sont essentiellement dérivées du compartiment détritique lié au recyclage de la matière organique (de Sylva, 1975) et met en relief le rôle clé des invertébrés benthiques (Elliott & Dewailly, 1995). Comme introduit dans le chapitre 1 (*cf.* § 1.1.3.1.), ce résultat fait de plus transparaître le fonctionnement à dominante hétérotrophe des écosystèmes estuariens (Heip *et al.*, 1995 ; Wilson, 2002).

Cependant, il est à noter que cette forte représentation des benthivores dans l'ensemble des estuaires peut être liée à un biais issu de la méthode d'échantillonnage. En effet, l'engin de pêche utilisé, le chalut à perche, échantillonne surtout la composante benthique et démersale des peuplements de poissons et il est ainsi susceptible de sous-estimer la composante pélagique. Néanmoins, d'après Elliott & Dewailly (1995) et du fait de la faible profondeur de la plupart des milieux estuariens, cette méthode de pêche permet de capturer une fraction caractéristique du peuplement pélagique en termes de nombre d'espèces et de densité d'individus. Par ailleurs, le même engin de pêche ayant été utilisé dans l'ensemble des estuaires étudiés, la comparaison entre estuaires n'est pas biaisée et des contrastes entre les assemblages de poissons de différents estuaires peuvent donc être mis en évidence. En particulier, en termes de densité, dans les estuaires de la Manche-Est, la dominance des benthivores (32 % en moyenne) est moindre avec également une représentation des planctivores loin d'être négligeable (26 %).

Enfin, parmi les données de pêche analysées, l'absence de la modalité trophique piscivore stricte est à noter. Cette absence s'explique par une composition des peuplements de poissons estuariens principalement basée sur des petits poissons et des poissons juvéniles. Cette dominance des juvéniles appuie d'ailleurs une nouvelle fois le rôle prépondérant des estuaires comme zone de nourricerie (*cf.* § 4.2.).

Pour aller plus loin, une étude plus détaillée du fonctionnement des réseaux trophiques estuariens à partir des données ichtyofaunistiques pourrait être réalisée par la prise en compte des niveaux trophiques, de certains traits éco-morphologiques et de la durée et de la période de résidence en estuaire. En parallèle, la capacité d'accueil des estuaires pourrait être plus directement jugée par l'exploitation de données de production des niveaux trophiques les plus faibles, par exemple la concentration en chlorophylle, la densité en zooplancton et la biomasse en benthos (Elliott & Taylor, 1989a ; Costa & Elliott, 1991 ; Willig *et al.*, 2003).

4.3.2. Le point sur la stratégie de reproduction des poissons estuariens

Dans les données de pêche utilisées pour les deux analyses fonctionnelles précédentes (*cf.* § 4.2. et § 4.3.), 18 espèces sont estuariennes résidentes ou semi-catadromes (le flet et le mulet porc) et sont ici considérées pour leur stratégie de reproduction (§ 2.3.2.3.). Parmi ces 18 espèces, seules 13 ont une stratégie de reproduction ayant pu être renseignée, et sur lesquelles porte l'analyse (Tableau 17).

Face à l'importance de l'hydrodynamisme en estuaire, les espèces estuariennes résidentes ont développé des stratégies de reproduction qui visent à maintenir au mieux leur progéniture à l'intérieur des estuaires (Haedrich, 1983 ; Elliott & Dewailly, 1995). Les stratégies adoptées sont pour la plupart liées à la rétention des œufs avec différents degrés de protection des jeunes stades. Les œufs les moins protégés sont ceux simplement déposés sur le fond (Ob), comme pour la motelle à cinq barbillons *Ciliata mustela* ou le mulet porc. Deux espèces résidentes produisent des œufs adhésifs qui restent attachés au substrat (Ov) tandis que trois, des œufs gardés par un parent dans un nid extérieur (Og). L'ensemble des œufs associés au compartiment benthique des estuaires sont ainsi moins susceptibles d'être expulsés des estuaires (Potter *et al.*, 1990). Quatre espèces sont ovovivipares (W) et une est vivipare (V) ; ces deux dernières stratégies sont les plus protectionnistes.

Seul le flet, semi-catadrome, a une stratégie dispersive, en produisant des œufs pélagiques (Op). Néanmoins, les œufs des flets sont le plus souvent produits aux embouchures des estuaires et, comme chez de nombreuses espèces migratrices marines, les stades larvaires ou post-larvaires sont capables de remonter dans les zones estuariennes en sélectionnant passivement ou activement les courants de marée.

A partir d'une analyse des assemblages ichtyologique de 38 estuaires européens, Franco *et al.* (2008a) montrent que les espèces marines migratrices ont majoritairement des stratégies ovipares où les œufs sont pélagiques (Op) ou démersaux (Ob). Les espèces estuariennes résidentes sont elles avant tout dominés par les ovipares qui gardent leurs œufs exterieurement (Og), puis par ceux qui protègent leurs oeufs dans une partie de leur corps (Os) et enfin par les ovipares qui laissent leurs œufs attachés au substrat (Ov). L'étude ichtyologique sur 17 estuaires européens d'Elliott & Dewailly (1995) montre les mêmes tendances de stratégie reproductive chez les espèces marines migratrices et les espèces estuariennes résidentes et également que les espèces d'eau douce sont dominés par les ovipares dont les œufs s'attachent au substrat (Ov). Finalement, la stratégie de reproduction semble bien refléter l'hydrodynamisme du milieu, avec des stratégies plutôt de rétention

dans les zones saumâtres et d'eau douce plus variables, et des stratégies dispersives dans les milieux marins plus stables.

Ces données relatives à la stratégie de reproduction ne permettent pas d'observer de contraste net entre les estuaires (Tableau 17). On peut néanmoins noter que les espèces résidentes dans les deux estuaires écossais (GBR) ont développé les deux stratégies les plus protectionnistes (W et V), alors qu'au Portugal, les stratégies sont plus variées et certaines sont les moins protectionnistes (Ob, Ov). Ceci peut être une nouvelle fois lié à un hydrodynamisme plus faible dans les estuaires situés au sud de la zone d'étude que dans ceux du nord, comme déjà mentionné précédemment (*cf.* § 4.2. et § 4.3.).

Tableau 17 : Les espèces résidentes estuariennes pour lesquelles la stratégie de reproduction est connue (72 % des espèces résidentes identifiées) avec leurs abondances log-transformées (± intervalle de confiance) par pays. Dans l'analyse, le Royaume-Uni (GBR) est représenté seulement par les deux estuaires écossais du Forth et du Tay. Les abréviations sont explicitées au chapitre 2 (*cf.* § 2.2.1. pour les pays et § 2.3.2.3. pour la stratégie de reproduction).

Espèces	Stratégie de reproduction	Pays			
		GBR	FRA	ESP	PRT
Atherina boyeri	Ov	0	0,7	0	0
Ciliata mustela	Ob	0	0,9 ± 0,8	0	0
Gasterosteus aculeatus aculeatus	Og	0	0,6 ± 0,2	0	0
Gobius niger	Ov	0	0,8 ± 0,4	1,3 ± 0,2	1,4 ± 0,7
Hippocampus guttulatus	W	0	0,6 ± 0,3	0	0
Hippocampus hippocampus	W	0	0,7 ± 0,3	0,8	0
Liza ramada	Ob	0	1,2 ± 0,5	0	1 ± 0,6
Platichthys flesus	Op	1,9 ± 0,4	1,4 ± 0,4	0,8 ± 0,1	2,4
Pomatoschistus marmoratus	Og	0	0,3	0	0
Pomatoschistus microps	Og	0	1,9 ± 0,4	1	2,6 ± 0,8
Syngnathus acus	W ou Os	0	0,7 ± 0,3	1 ± 0,1	0,7 ± 0,5
Syngnathus rostellatus	W ou Os	1 ± 0,7	0,8 ± 0,3	0	0
Zoarces viviparus	V	0,7	0	0	0

4.4. SYNTHÈSE DU CHAPITRE

- La diversité fonctionnelle, à travers l'analyse de la structure des assemblages de poissons selon différents attributs fonctionnels, permet d'appréhender différentes fonctionnalités des écosystèmes estuariens. Elle complète ainsi l'étude de la seule diversité taxinomique.
- Toutefois, l'analyse de différents groupes fonctionnels est pertinente uniquement si les modalités fonctionnelles choisies ne sont pas redondantes entres elles. Or, les modalités d'utilisation écologique des estuaires sont fortement corrélées avec les modalités trophiques, regroupant les espèces résidentes estuariennes avec le régime benthivore, les espèces migratrices marines avec les régimes trophiques planctivores et hyperbenthivores-piscivores, et les espèces migratrices amphihalines avec les régimes détritivore et omnivore.
- Globalement, les assemblages de poissons sont dominés par des espèces résidentes estuariennes dans les petits estuaires et les estuaires portugais. Les autres estuaires et en particulier ceux associés à la Manche-Est sont dominés par les espèces migratrices marines et les espèces catadromes.
- Les plus fortes densités totales, et en particulier celles des espèces résidentes estuariennes et des espèces migratrices marines, sont associées aux estuaires présentant une proportion élevée de zones intertidales, c'est-à-dire en majorité les estuaires de la Manche-Est. Les zones intertidales sont des habitats très productifs en invertébrés benthiques qui jouent un rôle crucial dans la fonction de nourricerie et d'alimentation des estuaires, en particulier pour les poissons juvéniles.
- Les assemblages de poissons estuariens sont fortement structurés par le gradient de salinité comme il a été synthétisé dans la figure ci-dessous. La richesse spécifique totale, et en particulier celle des espèces migratrices marines et des espèces résidentes, est plus élevée dans les eaux polyhalines que dans les eaux méso- et oligohalines. Les densités totales, et en particulier celle des espèces migratrices marines, sont plus fortes dans les eaux mésohalines que dans les eaux oligo- et polyhalines. Au contraire, les espèces migratrices amphihalines sont plus nombreuses et plus denses dans les eaux oligohalines.
- Pour maintenir leur progéniture au sein d'un milieu très hydrodynamique tel que l'estuaire, les espèces résidentes estuariennes ont adopté majoritairement des stratégies de reproduction de rétention.

Fig. 25 : Schéma représentant la structuration générale des assemblages de poissons le long du gradient de salinité d'un estuaire tempéré européen en termes (a) de nombre d'espèces et (b) de densité d'individus par modalités fonctionnelles.

CHAPITRE 5 -

DÉPLACEMENTS LATITUDINAUX CHEZ LES ESPÈCES DE POISSONS ASSOCIÉES AUX ESTUAIRES

5.1. Le réchauffement climatique, une réalité

Le climat de notre planète Terre est sujet à des variations naturelles qui suivent des cycles saisonniers, des cycles interannuels tels que l'oscillation australe (*El Niño Southern Oscillation, ENSO*), des cycles inter-décennaux tels que les oscillations décennales Pacifique et Nord-Atlantique et des changements à l'échelle des millénaires avec l'alternance entre périodes glaciaires et interglaciaires. Cette variabilité naturelle se répercute dans les adaptations évolutives des espèces et dans leurs distributions spatiales à large échelle (Harley *et al.*, 2006a).

Au cours des cent dernières années (1906 - 2005), la température de l'air de surface sur l'ensemble du globe s'est élevée en moyenne de 0,74 ± 0,18 °C (IPCC, 2007). Du fait de l'industrialisation massive qui a suivi la seconde guerre mondiale, ce réchauffement s'est considérablement accéléré avec une élévation moyenne de 1,77 ± 0,52 °C entre 1981 et 2005 (Fig. 26, IPCC, 2007). Cette accélération a été mise en lien direct, depuis 1975, avec l'augmentation des émissions anthropiques de gaz à effet de serre et principalement celles du dioxyde de carbone CO_2 (77 % des émissions anthropiques totales, IPCC, 2007). D'après les modèles climatiques globaux, ce réchauffement sans précédent devrait encore s'accentuer au cours du siècle à venir. Il est donc primordial de comprendre les impacts de ce changement climatique sur les écosystèmes afin de mettre en place une exploitation plus durable de leurs ressources.

Plus prononcé sur les continents que dans les océans et plus marqué aux hautes latitudes de l'hémisphère Nord, le réchauffement entraîne des changements dans les circulations atmosphérique et océanique. Le réchauffement induit, entre autres, une élévation du niveau de la mer, une diminution de la couverture neigeuse, une fonte des glaciers, un changement des régimes de vent et de précipitation et une occurrence accrue d'évènements climatiques extrêmes (p. ex. sécheresse, cyclones, inondations, *etc.*, IPCC, 2007). De plus, l'absorption accrue du CO_2 par les océans pourrait entraîner leur acidification telle qu'elle n'a jamais été encore observée dans les enregistrements fossiles sur les 200 à 300 derniers millions d'années (Caldeira & Wickett, 2003 ; Feely *et al.*, 2004). L'augmentation de la concentration en CO_2 de l'atmosphère est également susceptible de réduire la couche d'ozone, ce qui aurait pour conséquence principale d'accroître les radiations ultraviolets à la surface de la Terre (Austin *et al.*, 1992 ; Harley *et al.*, 2006a).

Ce chapitre est le fruit d'une collaboration avec Aurélie Chaalali que j'ai encadrée pendant six mois pour son stage Master 2 « Sciences de l'Univers, Environnement, Ecologie », spécialité « Océanographie et Environnements marins » à l'Université Pierre & Marie Curie, Paris VI. Son mémoire, soutenu en Juin 2009, s'est intitulé « Changement global et évolution à large échelle de la répartition des poissons estuariens ».

Ces changements globaux se traduisent dans la structure et la dynamique des écosystèmes par des réponses en chaîne. Plus ou moins directement, le réchauffement climatique a des répercussions sur (Hughes, 2000 ; Walther *et al.*, 2002 ; Harley *et al.*, 2006a) :

- la performance des individus à divers stades de leur cycle de vie en affectant leur physiologie, leur morphologie et leur comportement ;
- les populations, en modifiant les modalités de transport qui influencent la dispersion et le recrutement ;
- la phénologie[1] des espèces ;
- les communautés, en générant de nouvelles compositions d'espèces et de nouvelles interactions intra et/ou interspécifiques.

La combinaison de ces effets « immédiats » conduit à l'émergence de patrons écologiques tels que des processus micro-évolutionnaires, des altérations de la biodiversité, de la production globale des systèmes et des modifications des aires de distribution des espèces (Harley *et al.*, 2006a). L'attention a été portée dans ce travail sur les effets du réchauffement climatique en terme de biogéographie.

Fig. 26 : Observations de la température de l'air de surface moyenne globale. Les cercles représentent les valeurs annuelles, tandis que la courbe noire de lissage indique les valeurs moyennes décennales. La zone en bleu représente les intervalles de confiance (de 5 à 95%) autour des valeurs moyennes décennales, qui ont été estimées à partir de l'analyse des incertitudes connues (IPCC, 2007).

[1] Calendrier des activités saisonnières des organismes telles que la floraison, la migration ou encore l'hibernation, *etc.*

5.2. Influence du réchauffement sur l'aire de distribution des espèces

L'aire de répartition ou de distribution d'une espèce délimite l'ensemble des zones géographiques où se trouvent toutes les populations d'une espèce (Lomolino *et al.*, 2006). Ces zones géographiques réunissent toutes les conditions physiques et biologiques favorables et nécessaires à la survie et à la reproduction de l'espèce. Lorsqu'une de ces conditions environnementales est modifiée, l'espèce doit s'adapter pour conserver sa *fitness*, par exemple en ajustant sa distribution spatiale. Dans le contexte du réchauffement climatique, de nombreuses espèces végétales ou animales appartenant à divers groupes taxinomiques (p. ex. insectes, reptiles, mammifères) se sont déjà déplacées dans la même direction que leurs enveloppes bioclimatiques: le long d'un gradient altitudinal, d'un gradient vertical au sein de la colonne d'eau ou d'un gradient latitudinal (Thomas & Lennon, 1999 ; Parmesan & Yohe, 2003 ; Perry *et al.*, 2005 ; Parmesan, 2006). À partir d'une méta-analyse d'études réalisées sur 99 espèces d'oiseaux, de papillons et de plantes alpines dans diverses régions du globe, Parmesan & Yohe (2003) ont montré un déplacement des populations d'en moyenne 6,1 ± 2,4 km par décennie en direction des pôles. Par suite, en particulier lorsque les capacités de dispersion sont limitées ou lorsque les habitats appropriés ne sont pas ou plus disponibles, le réchauffement climatique accentue, localement voire globalement, le risque d'extinction des espèces (Thomas *et al.*, 2004 ; Edgar *et al.*, 2005 ; Schwartz *et al.*, 2006 ; Brook *et al.*, 2008 ; Cheung *et al.*, 2009).

Etant moins contraintes dans leurs déplacements du fait d'un environnement physique plus continu, les espèces marines semblent changer de distribution plus rapidement que les espèces terrestres (Pease, 1999 ; Parmesan & Yohe, 2003). Par exemple, au cours des quatre dernières décennies, les limites biogéographiques d'espèces zooplanctoniques telles que les copépodes Calanoïdes se sont déplacées de 10° de latitude (~ 1 100 km) vers le Nord dans l'Atlantique Nord (Beaugrand *et al.*, 2002). Dans la mer du Nord, Perry *et al.* (2005) ont estimé à 2,2 km par an le taux moyen de déplacement de six espèces de poissons.

La température est un des facteurs écologiques principaux de la définition de la niche écologique fondamentale d'une espèce (Hutchinson, 1957 ; Magnuson *et al.*, 1979 ; Magnuson & DeStasio, 1997). La température constitue plus particulièrement un filtre à large échelle primordiale pour déterminer la répartition géographique des espèces de poissons (Tonn *et al.*, 1990 ; Drinkwater, 2005). Toutes les espèces de poissons tolérant une gamme de température spécifique (Coutant, 1977 ; Magnuson *et al.*, 1979 ; Scott, 1982), les modifications des aires de distribution sont souvent à mettre en relation avec les

changements de température sur le long terme (Drinkwater, 2005). Ces déplacements sont particulièrement remarquables au niveau des limites nord et sud de la distribution des espèces (Rose, 2005). Par exemple, dans l'Atlantique Nord, suite au réchauffement climatique, les espèces boréales se sont raréfiées à la limite sud de leur répartition, alors que les espèces subtropicales se sont étendues vers le Nord (Murawski, 1993 ; Quéro, 1998 ; Stebbing *et al.*, 2002 ; Drinkwater, 2005 ; Poulard & Blanchard, 2005).

Dans le golfe de Gascogne, Hermant *et al.* (2010) ont mis en évidence des corrélations entre le réchauffement de l'eau et des changements dans l'abondance et l'occurrence de 55 % des espèces de poissons plats. Plus particulièrement, ils ont démontré que pour 40 % des espèces dont les densités ont changé significativement, les abondances étaient corrélées avec la température de leur année de naissance, négativement pour les espèces du Nord et positivement pour les espèces du Sud. De plus, en comparant leurs données d'abondance par espèce avec celles ciblant les juvéniles de la nourricerie de la baie de Vilaine (Désaunay *et al.*, 2006), il a été montré que le déclin du stock adulte de deux espèces du Nord, la plie et la limande, a été précédé de plusieurs années par celui des juvéniles. Ces résultats suggèrent un impact du réchauffement sur le processus de recrutement. Cet impact du réchauffement peut être direct, à travers les modifications de l'environnement et en particulier de la température, ou indirect, à travers des effets bottom-up ou top-down induits par des changements respectivement dans les communautés planctoniques (Mountain, 2002 ; Brunel & Boucher, 2007) et dans l'abondance des prédateurs (van der Veer *et al.*, 2000). Le suivi des nourriceries côtières et, en particulier, des nourriceries estuariennes pourrait ainsi permettre d'observer précocement l'effet du réchauffement sur les populations de certaines espèces de poissons marins.

En se basant sur les données de la base *EurEFish 1.0*, est-il possible de déterminer si des déplacements latitudinaux, tels que pourrait en provoquer le réchauffement climatique, ont eu lieu chez des espèces de poissons fréquentant les estuaires de l'Atlantique Nord-est ?

5.3. Mise en évidence de déplacements latitudinaux chez les espèces de poissons fréquentant les estuaires

La mise en évidence de changements de répartition en lien avec le réchauffement climatique aurait de préférence nécessité : de longues séries de données temporelles suivant (1) la présence, ou mieux l'abondance, des espèces de poissons ; (2) les paramètres de l'environnement, dont au moins la température de l'eau, à une échelle locale ou régionale. De telles séries de données sont malheureusement trop rarement disponibles. Dans le cadre de ce travail, nous disposons cependant de données DCE récentes d'abondance par espèce et par estuaire le long d'un gradient latitudinal de 20°. L'idée est donc de comparer ces distributions d'abondance récentes avec les aires de répartition géographique publiées dans la littérature il y a une trentaine d'années (Wheeler, 1978). Cette analyse se base sur deux postulats majeurs :

- La latitude est un proxy de la température ;
- Les individus d'une espèce sont distribués suivant une loi normale entre les limites latitudinales de leur distribution, étant plus nombreux dans la zone médiane où la gamme de température rencontrée est optimale d'un point de vue physiologique (loi de torélance, Shelford, 1911, Fig. 27).

Fig. 27 : Distribution de la densité des individus d'une espèce en fonction de l'intensité d'un facteur écologique (ici la température) selon la loi de tolérance de Shelford (1911).

Cette analyse fait l'objet d'une publication dans la revue *Regional Environmental Change* (Nicolas *et al.*, 2011).

- ***Le titre en français :***

« Impact du réchauffement climatique sur les estuaires tidaux européens : éléments attestant de la migration vers le nord d'espèces de poissons estuariens »

- ***Le résumé en français :***

« Cette étude vise à déterminer si la distribution latitudinale des espèces de poissons, qui dépendent des estuaires pour accomplir la totalité de leur cycle de vie, s'est déplacée vers le nord, tel qu'attendu dans le contexte du réchauffement climatique global. La latitude moyenne des aires de distribution passées des espèces de poissons, trouvées dans la littérature, a été comparée avec la latitude moyenne des distributions actuelles estimées à partir d'indices de densité, qui ont été obtenus à partir de campagnes de pêche dans 55 estuaires tidaux le long de la côte Atlantique Européenne, du Portugal à l'Ecosse. Parmi les quinze espèces présélectionnées, onze ont montré une différence positive entre les latitudes moyennes passées et récentes, suggérant une migration des populations vers le Nord. Considérant l'occurrence d'espèces subtropicales dans les zones tempérées comme un indicateur du réchauffement des eaux, la limite nord de distribution de dix espèces subtropicales a dans un deuxième temps été analysée. Six d'entre elles ont été capturées dans des estuaires situés plus au nord que leur ancienne limite Nord de distribution. Ces résultats renforcent l'idée qu'un certain nombre d'espèces de poissons associées aux estuaires a migré depuis une trentaine d'années vers le nord, peut-être en raison du réchauffement des eaux. »

- L'article sous sa forme parue en ligne :

Reg Environ Change
DOI 10.1007/s10113-010-0196-3

ORIGINAL ARTICLE

Impact of global warming on European tidal estuaries: some evidence of northward migration of estuarine fish species

Delphine Nicolas · Aurélie Chaalali · Hilaire Drouineau · Jérémy Lobry · Ainhize Uriarte · Angel Borja · Philippe Boët

Received: 9 February 2010 / Accepted: 4 December 2010
© Springer-Verlag 2010

Abstract The aim of this study was to determine whether the latitudinal distribution of fish species that use estuaries to complete their entire life cycle has shifted northward as an expected consequence of global warming. The mean latitude of past fish species distributions found in 1970s' literature was compared with the mean latitude of distributions today based on fish density indices collected in 55 tidal estuaries along the Atlantic European seaboard, from Portugal to Scotland. Among the 15 most common species, 11 displayed a positive difference between current and past mean latitudes suggesting a northward shift of the populations. Using the occurrence of subtropical species in temperate areas as an indicator of water warming, the northernmost range limit of 10 subtropical species was subsequently focused on. Six of them were recorded up to their past northern latitudinal limit. These results reinforced the idea that a number of fish species associated to estuaries have migrated northwards over the last 30 years, possibly due to water warming. These ecological changes can get important managerial implications, i.e. in the assessment of the ecological status in European directives.

Keywords Latitudinal shift · Global warming · European tidal estuaries · Fish species

D. Nicolas (✉) · A. Chaalali · H. Drouineau · J. Lobry · P. Boët
Cemagref, UR EPBX, 50 av. de Verdun, 33612 Cestas, France
e-mail: delphine.nicolas@cemagref.fr

A. Uriarte · A. Borja
Marine Research Division, AZTI—Tecnalia, Pasaia, Spain

Introduction

As a consequence of global warming (IPCC 2007), numerous marine species—within the Northern hemisphere—have been recorded as migrating deepward and/or northward to remain within suitable thermal envelopes (Walther et al. 2002; Parmesan and Yohe 2003; Perry et al. 2005; Poulard and Blanchard 2005; Rose 2005; Parmesan 2006; Dulvy et al. 2008; Cheung et al. 2009; ter Hofstede et al. 2010). In the Northeast Atlantic, analyses of long sea surface temperature (SST) data series confirm the existence of a long-term warming since the mid-1970s (Koutsikopoulos et al. 1998; Brander et al. 2003; Planque et al. 2003; Perry et al. 2005; Dulvy et al. 2008; Gómez-Gesteira et al. 2008; Michel et al. 2009). In parallel, boreal fish species are noted becoming scarce at the southern edge of their ranges, while temperate and southern fish species are tending to increase in abundance and/or expand their distributions (Quéro 1998; Stebbing et al. 2002; Brander et al. 2003; Drinkwater 2005; Perry et al. 2005; Poulard and Blanchard 2005; Hémery et al. 2008; Hermant et al. 2010; ter Hofstede et al. 2010; van Hal et al. 2010). In particular, tropical and subtropical fish species have been increasingly recorded as far north as the Cornish coast of the United Kingdom since the 1970s (Quéro et al. 1998; Stebbing et al. 2002). In the Bay of Biscay (France), Hermant et al. (2010) highlighted the fact that seawater warming was the main factor to account for changes in flatfish species abundances and that more specifically this could affect the recruitment process. Yet, many marine fish species are known to use coastal and estuarine habitats as nursery grounds until maturity (Blaber and Blaber 1980; Haedrich 1983; Beck et al. 2001; Able 2005). The effect of global warming on such marine migrant fish species can therefore be more directly observed by studying juveniles inhabiting

Published online: 23 December 2010

estuarine waters (Désaunay et al. 2006). In fact, the projected increase in sea temperature over the northeast Atlantic, a weakening in the Atlantic thermohaline circulation, and an increase in stratification will change the geographical distribution of fish species within this area (Chust et al. in press).

Single-estuary European studies have already assumed northward trends in fish species distribution possibly due to warming. For instance, *Platichthys flesus* has become scarce in the Tagus estuary (Portugal, Cabral et al. 2001), whereas it has increased in abundance in the northern Elbe estuary (Germany, Thiel et al. 2003). In the Tagus estuary, Cabral et al. (2001) also noted the increase in abundance of species with southern affinities such as *Halobatrachus didactylus*, *Argyrosomus regius*, *Diplodus bellottii* and *Sparus aurata*. In the coastal nursery area of the bay of Vilaine (France), Désaunay et al. (2006) reported the depletion of two northern winter spawners, *Pleuronectes platessa* and *Limanda limanda,* and the expansion of a southern summer spawner, *Dicologoglossa cuneata*, from 1981 to 2001. In addition, studies focusing upon diadromous fish species (Lassalle and Rochard 2009) have predicted that most suitable river basins in the northeast Atlantic might be lost for a number of species (e.g. *Petromyzon marinus, Salmo salar, Lampetra fluviatilis, Alosa alosa, Platichthys flesus*). Such changes in occurrence and abundance of some characteristic estuarine species suggest change in their latitudinal distribution, but this cannot be proved solely on single-site studies. However, to our knowledge, the effect of climate change on the latitudinal range of estuarine fish species has never been studied on a large geographical scale.

Our aim was to highlight evidence of latitudinal range shifts of fish species associated with European tidal estuaries along the northeast Atlantic seaboard. Stebbing et al. (2002) suggested using the immigration of southern rather than of northern species as an indicator of the biological effects of warming, since it is easier to observe the occurrence of new species than to demonstrate their disappearance. Thus, we next focused on the northernmost range limits of subtropical fish species present within the northeast Atlantic records.

Materials and methods

Comparison between past and recent mean latitudinal distributions

To test for changes in fish species distribution over time, we estimated and compared the mean latitudes of their past and recent distributions based, respectively, on historical distribution maps (Wheeler 1978) and on recent scientific fish abundance survey data. This analysis was based on two main postulates: (1) latitude is a proxy of temperature; (2) individuals of one species are normally distributed along their latitudinal range, i.e. densities reach a maximum in the median area of the fish distribution that corresponds to its optimal temperature range (Shelford 1911; Magnuson et al. 1979).

Past distribution

Wheeler's (1978) distribution maps dealt with fish occurrence within marine and coastal waters based on records prior to 1978. In accordance with our assumption of normal distribution, the theoretical mean latitude of past distribution (Past Mean Latitude, PML) was considered as the arithmetic mean between the maximal and minimal latitudes at which the species were recorded (Wheeler 1978) along the Atlantic coast.

Recent estuarine distribution

The recent fish species' distribution was based on data from fishing surveys designed to develop fish indicator(s) in order to assess the ecological status of transitional waters within the context of the European Water Framework Directive (WFD, European Council Directive 2000). With these data, we built up a rich and relatively homogeneous database on European estuarine fish assemblages along a latitudinal gradient of more than 20°. Our recent WFD dataset included fishing surveys carried out in Portuguese, Spanish Basque, French, Irish and British estuaries, with beam trawls during autumn and/or spring seasons between 2004 and 2007 (Nicolas et al. 2010b).

Selection of the recent WFD fishing surveys To consider accurate abundance estimations and concurrently a significant number of estuaries, preliminary bootstrap analyses on the variability of fish densities caught per haul led to select only surveys for which total sampled surface exceed 3,000 m^2 (per estuary, per season and per year). These preliminary analyses led to the selection of $n = 86$ WFD fishing surveys that were carried out in 55 estuaries located along the latitudinal gradient from Portugal (Guadiana estuary, 37°16′N, 7°40′W) to Scotland (Cromarty estuary, 57°68′N, 4°00′W, Table 1 and Fig. 1).

Selection of estuarine fish species and calculation of abundance indices We focused on species that use estuaries to complete part or all of their life cycle, i.e. species belonging to the ecological guilds of estuarine resident, diadromous and marine migrant (Elliott et al. 2007; Franco et al. 2008; Nicolas et al. 2010a; Table 2). Only species that occurred in at least 15% of the surveys were selected, so as

Table 1 List of the 55 studied estuaries ordered from the northern to the southern one

Country	Estuary	Latitude at mouth (decimal degrees)	Total number of sampled seasons	Total number of sampled years	Mean number of samples	Mean total sampled surface (m^2)
GBR	Cromarty	57.68	1	1	10.0	9,250
GBR	Moray_Beauly	57.58	1	1	9.0	8,325
GBR	Tay	56.45	1	1	8.0	7,400
GBR	Forth	56.01	6	6	38.3	35,458
GBR	Bann	55.16	1	1	17.0	5,206
IRL	Swilly	55.13	1	1	14.0	5,040
GBR	Tyne	55.01	1	1	96.0	30,720
GBR	Wear	54.92	1	1	92.0	29,440
IRL	Gweebarra	54.85	1	1	24.0	8,640
GBR	Tees	54.65	1	1	150.0	48,000
IRL	Sruwaddacon bay	54.22	1	1	16.0	5,760
GBR	Newry	54.09	2	2	28.5	17,900
IRL	Tullaghan bay	54.04	1	1	17.0	6,120
IRL	Dundalk bay	53.98	1	1	36.0	12,960
GBR	Wyre	53.92	1	1	12.0	3,840
IRL	Newport bay	53.89	1	1	34.0	12,240
GBR	Ribble	53.71	3	3	11.0	3,520
IRL	Suir	52.19	1	1	68.0	24,480
GBR	Blackwater_Coln	51.74	3	3	41.0	13,120
IRL	Bandon	51.69	1	1	45.0	16,200
GBR	Crouch	51.62	3	3	62.3	19,947
GBR	Severn	51.50	1	1	22.0	7,040
GBR	Thames	51.49	2	2	95.5	30,560
GBR	Medway	51.41	2	2	31.5	10,080
GBR	Swale	51.36	2	2	43.0	13,760
FRA	Canche	50.52	2	2	53.0	69,740
FRA	Authie	50.38	2	2	58.0	81,568
FRA	Somme	50.24	2	2	70.0	88,943
FRA	Seine	49.44	2	2	258.0	763,278
FRA	Veys bay	49.39	2	2	111.5	139,043
FRA	Orne	49.27	2	2	63.5	60,216
FRA	Trieux	48.82	1	1	40.0	41,030
FRA	Morlaix	48.67	1	1	22.0	19,005
FRA	Mont Saint Michel bay	48.64	2	2	172.0	197,846
FRA	Goyen	48.01	1	1	31.0	25,183
FRA	Vilaine	47.50	1	1	149.0	419,625
FRA	Loire	47.19	2	2	169.0	630,593
FRA	Sèvre Niortaise	46.26	1	1	133.0	410,801
FRA	Charente	45.94	2	2	81.0	100,592
FRA	Seudre	45.80	2	2	49.0	60,747
FRA	Gironde	45.59	2	2	293.0	1442,342
FRA	Adour	43.53	3	3	33.7	44,242
ESP	Butroe	43.41	1	1	28.0	19,432
ESP	Nervion	43.38	1	1	19.0	13,186
ESP	Bidasoa	43.37	4	4	16.3	13,443
ESP	Barbadun	43.35	1	1	20.0	13,880
ESP	Artibai	43.32	1	1	29.0	20,126

Table 1 continued

Country	Estuary	Latitude at mouth (decimal degrees)	Total number of sampled seasons	Total number of sampled years	Mean number of samples	Mean total sampled surface (m^2)
ESP	Urumea	43.32	1	1	5.0	3,470
ESP	Urola	43.31	1	1	17.0	11,798
ESP	Oria	43.30	1	1	21.0	14,574
PRT	Douro	41.15	1	1	38.0	38,000
PRT	Tejo	38.68	1	1	91.0	91,000
PRT	Sado	38.49	1	1	205.0	205,000
PRT	Mira	37.71	1	1	93.0	93,000
PRT	Guadiana	37.17	1	1	87.0	87,000

Data on sampling surveys (estuary × season × year) are given pooled per estuary

GBR Great Britain, *IRL* Ireland, *FRA* France, *ESP* Spain, *PRT* Portugal

Fig. 1 Location of the 55 selected estuaries sampled during the Water Framework Directive fishing surveys (2004–2007). Each mark on the *vertical axis* on the *right side* of the figure indicates the position of an estuary along the latitudinal gradient. *GBR* Great Britain, *IRL* Ireland, *BEL* Belgium, *NLD* Netherlands, *FRA* France, *ESP* Spain, *PRT* Portugal

to limit our analysis to species whose distribution area is at least partially covered by the data. Moreover, species for which the PML was above 53°N and below 40°N, i.e., respectively, too far north and too far south compared to the limits of our study area, were considered to have a latitudinal distribution that was not sufficiently well described by our WFD data. They were therefore excluded from the part of the analysis based on PML and RML (recent mean latitude) computing. A particular focus on southern species was proposed in a second part of the study.

To standardise the sampling effort (Nicolas et al. 2010a), abundances per selected species and per haul were divided by the corresponding sampled surface and expressed as densities (ind. 1,000 m^{-2}). To dampen the influence of exceptionally high densities, a log-transformation was applied. These log-transformed densities *Ln(Dens + 1)* were averaged per survey then per estuary (pooling of seasons and years).

Calculation of recent mean latitudes As stated in our second postulate, fish species were expected to be most abundant at the centre of their distribution. As a result, the RML of species distribution was obtained by fitting a normal distribution (consequently unimodal with mean μ and variance σ^2) to the observed abundance indices in estuaries according to their latitude. The RML was the latitude that corresponded to the mean of this estimated normal distribution taking into account its confidence interval ($\mu \pm 1.96 \cdot \sigma/\sqrt{(n)}$). To check the robustness of the results to the assumed Gaussian shape of the latitudinal distribution, a smoothed curve, which does not make any assumption about the type of spatial distribution, was adjusted to the observed density indices using the Loess' method. Analyses and graphs were produced using R software (R Development Core Team 2005).

Comparison between past and recent northernmost limit of subtropical species range

According to the Fishbase website (Froese and Pauly 2009), latitudinal distributions of 10 of the species present in our WFD dataset remained under the 50°N latitude and qualified as subtropical (Table 3). To test for northward expansion of the distribution areas of these ten species over time, their northern limit from our recent WFD dataset was compared with that found in the rough descriptions in the 1973 UNESCO catalogue (Hureau and Monod 1973). When the northernmost area of the past distribution of a species was indicated as 'Portugal', the northernmost limit of this species range was translated as the northernmost

Table 2 List of fish species that use estuaries to complete their life cycle selected with the difference, in latitudinal degree(s), between the estimated range of recent mean latitude (RML) and their past mean latitude (PML)

Species scientific name and authority	Ecological use of estuaries	Climate preference and tolerance based on species recent distribution (fishbase)	Fishing occurrence (%)	RML—PML (decimal degrees)
Anguilla anguilla (L., 1758)	Catadromous	Temperate—tolerant	51	1.7
Atherina presbyter (Cuvier, 1829)	Marine migrant	Subtropical—tolerant	24	7.1
Chelidonichthys lucerna (L., 1758)	Marine migrant	Subtropical—tolerant	15	11.1
Dicentrarchus labrax (L., 1758)	Marine migrant	Temperate—tolerant	56	6.1
Gobius niger (L., 1758)	Resident	Temperate—tolerant	30	–
Liza ramada (Risso, 1827)	Catadromous	Subtropical—tolerant	20	0
Platichthys flesus (L., 1758)	Catadromous	Subboreal—strict	81	1.4
Pleuronectes platessa (L., 1758)	Marine migrant	Temperate—tolerant	59	1.5
Pomatoschistus microps (Krøyer, 1838)	Resident	Temperate—tolerant	52	–
Pomatoschistus minutus (Pallas, 1770)	Marine migrant	Subboreal—strict	56	0
Solea solea (L. 1758)	Marine migrant	Temperate—tolerant	67	0.9
Sprattus sprattus (L., 1758)	Marine migrant	Subboreal—strict	53	0.6
Syngnathus acus (L., 1758)	Resident	Subtropical—tolerant	42	6.4
Syngnathus rostellatus (Nilson, 1855)	Resident	Subboreal—strict	27	+ ?
Trisopterus luscus (L., 1758)	Marine migrant	Temperate—strict	24	4.5

Table 3 List of subtropical fish species present in our Water Framework Directive (WFD) dataset (2004–2007) with the difference, in latitudinal degree(s), obtained between the northernmost latitude where they were recently caught and the northernmost latitude to which they have been registered in the past (Hureau and Monod 1973)

Species scientific name and authority	Ecological use of estuaries	Northernmost estuaries where the species was caught	WFD lat: corresponding latitude (decimal degrees to the North)	Northernmost area where the species has been registered in the past (Hureau and Monod 1973)	Past lat: corresponding latitude (decimal degrees to the North)	WFD lat—past lat (decimal degrees)
Sardinella aurita (Valenciennes, 1847)	Marine straggler	Charente (France)	45.9	Gibraltar	36.2	9.7
Diplodus cervinus cervinus (Lowe, 1838)	Marine migrant	Adour (France)	43.5	Morocco	36.2	7.3
Symphodus roissali (Risso, 1810)	Marine migrant	Goyen (France)	48	Northern coast of Spain	43.8	4.2
Diplodus bellottii (Steindachner, 1882)	Marine migrant	Tejo (Portugal)	38.7	South of Portugal	37.2	1.5
Halobatrachus didactylus (Bloch and Schneider, 1801)	Marine straggler	Tejo	38.7	South of Portugal	37.2	1.5
Solea senegalensis (Kaup, 1858)	Marine migrant	Charente	45.9	Arcachon (Bay of Biscay, France)	44.6	1.3
Monochirus hispidus (Rafinesque, 1814)	Marine straggler	Sado (Portugal)	38.5	Portugal	41.9	−3.4
Symphodus cinereus (Bonnaterre, 1788)	Estuarine resident	Sado	38.5	Arcachon	44.6	−6.1
Scorpaena notata (Rafinesque, 1814)	Marine straggler	Sado	38.5	Bay of Biscay	46	−7.5
Torpedo torpedo (L., 1758)	Marine straggler	Sado	38.5	Bay of Biscay	46	−7.5

latitude coordinate of the country of Portugal, which tended if anything to overestimate the limit.

Results

Comparison between past and recent mean latitudinal distributions for selected estuarine species

A total of 15 fish species, occurring in at least 15% of the WFD surveys and displaying a past distribution with mean latitude between 40° and 53°N, were selected for analysis (Table 2). For 10 species, the difference between the estimated range values of RML and the PML (RML–PML) was found to be positive with a result ranging from 0.6° (*Sprattus sprattus*) to 11.1° (*Chelidonichthys lucerna*, Table 2 and Fig. 2) of latitude. Concerning *Syngnathus rostellatus*, the RML could not be reliably estimated due to the limits of our studied area, but considering the shape of the adjusted Gaussian curve, it seems that the RML would fall above the northern limit of our study area (Fig. 2). Among these 11 species for which RML was higher than PML, the smoothed loess curve (1) confirmed the trend indicated by the adjusted normal distribution in 8 cases (2) was consistent with the adjusted normal distribution but not clearly distinct from the PML for *S. sprattus* and (3) did not reflect the observed density peak, contrary to the adjusted normal distribution for *C. lucerna* and *Trisopterus luscus*. No clear discrepancies were observed between past and recent mean latitudes for 2 species: *Liza ramada* and *Pomatoschistus minutus*. With the adjusted models for *Gobius niger*, it was not possible to estimate a reliable RML. For *Pomatoschistus microps*, a normal distribution could not be adjusted, while the loess curve indicated a bimodal distribution.

Comparison between past and recent northernmost limits of subtropical species range

From the preselected subtropical species, 6 out of the 10 displayed a positive difference between the present northernmost limit and the previous reported one, i.e. during our WFD surveys, these 6 species were caught further north than ever recorded before 1973 (Table 3). By contrast, the 4 remaining species were not observed further north than the northern limit of their past distribution.

Discussion

The relevance of our approach

Comparing fish species' latitudinal distributions based on recent WFD datasets with those proposed by Wheeler (1978) enabled us to study changes within at least the past 30 years, given that sources were not precisely dated in Wheeler's book. Nonetheless, Wheeler's (1978) distribution maps showed "the total range in which the fish has been recorded" (p. ix), certainly based on presence-only data from a variety of record types. Such presence-only data could have included very occasional records and non-representative species occurrences. Thus, due to a lack of information on detectability and occupancy, such distribution maps could encompass areas that the species does not actually inhabit (Tingley and Beissinger 2009), and this could bias the estimate of the latitudinal species distribution along the coast. This could be especially problematic in our present comparison between past spatial ranges that delineate all the marine geographical areas where species have been recorded and recent distributions that consider only estuarine waters. For instance, some marine and diadromous fish species may distribute further north in offshore waters than in coastal and estuarine waters. On the other hand, Wheeler's (1978) distribution maps could have omitted part of a fish species distribution, especially in southern countries where data recordings were probably more scarce and less systematic. For instance, the mean latitudes of fish distributions calculated from more recent coordinates given by the Fishbase website (Froese and Pauly 2009) were further south than the present calculated PML for all species, with a gap from 0.6° (*S. rostellatus*) to 27° of latitude (*Syngnathus acus*), except for the two subboreal species *P. flesus* (+0.2°N) and *P. minutus* (+0.8°N). Hence, if we consider that the southern mean latitude based on Fishbase data is due to more recent and exhaustive sampling surveys within southern countries, then basing our analysis on Wheeler's (1978) spatial distributions, will have led in most cases to an underestimate of the southern limit of species distributions and consequently to an overestimate of the PML. In a sense, this potential overestimation would mean that RML–PML would be underestimated, which would then reinforce our results, especially in cases where a high positive difference between recent and past distribution is found.

The different nature of data between past—presence/absence—and recent—quantitative—periods is also problematic, since no relevant statistical test exist to calculate the significance of observed differences (RML—PML). This is the reason why we talk in our title about "first evidences". These results are indicative and will have to be checked by other types of studies, namely long series with data of similar nature (Cabral et al. 2001; Perry et al. 2005; Désaunay et al. 2006; Dulvy et al. 2008). However, the differences between past and present mean latitudinal distributions could be considered reasonably significant when (1) the adjusted curve caught the density mode, (2) the confidence interval of the recent mean latitude was distinct

Fig. 2 Latitudinal distribution of the 15 selected fish species based on observed densities. The *continuous line* represents the adjusted unimodal curve, and the *grey rectangle*, the resulting estimated confidence interval around the recent mean latitude (RML) of distribution. The *dotted line* corresponds to the *smoothed curve* obtained using the Loess' method. The *dashed vertical line* indicates the position of the past mean latitude (PML)

from the past one and (3) this trend was confirmed by the loess smoothed curve. Moreover, this approach constitutes a first analysis of northward migration of estuarine fish species at a large scale, compared to previous studies based solely on one or two estuaries (Cabral et al. 2001; Thiel et al. 2003; Désaunay et al. 2006).

Due to the highly variable and complex environment, fish assemblages in estuaries are known to vary considerably in both composition and abundance between years and seasons (McLusky and Elliott 2006). As a consequence, basing our analysis on WFD fish data from different years (2004 to 2007 depending on estuaries) and two different seasons (autumn and spring) might bias the results. However, on a large scale, when considering WFD data per year and/or per season, signals in fish species' spatial distribution were quite similar (Nicolas et al. 2010a). Thus, our WFD density data can be considered as quite a good estimation of fish distribution patterns in estuaries for the recent period. Moreover, these density estimates were all based on scientific surveys using similar sampling protocols and standardised by sampling effort. In the future, such WFD surveys undertaken in all estuaries along the European Atlantic seaboard will represent a useful network for monitoring species range shifts and, consequently, potential effects of global warming in estuaries.

Next, our two starting postulates need to be discussed. First, latitude was used as a proxy for temperature, although temperature may not vary consistently with latitude in estuarine systems (Helmuth et al. 2002). Nonetheless, temperature measurements associated with 48% of our WFD samples were significantly correlated with latitude ($r = 0.72$, $P < 0.05$). However, other multiple variables can be correlated with latitude, namely, on the study area, tidal range and the continental shelf width (Nicolas et al. 2010a). Secondly, although temperature can be regarded as a large-scale climatic determinant of species distribution (Tonn et al. 1990; Drinkwater 2005; Heino et al. 2009), some species may not exhibit a normal distribution, depending not only on water temperature but also on numerous other abiotic and biotic processes at different spatial and temporal scales (Heino et al. 2009; Nicolas et al. 2010b). If we consider our results, for two species, *G. niger* and *P. microps* species, abundance distribution patterns did not match normal distribution. The multimodal distributions of these two estuarine resident gobids was due to maximal density indices in English and Irish estuaries around the 52°N latitude and also to high indices in the southern Portuguese estuaries. Nicolas et al. (2010a) suggested that these high densities for estuarine resident species in the Portuguese estuaries were explained by an efficient recruitment that was enhanced by the relative hydrological stability of these estuaries. Consequently, these two cases further suggest that other abiotic variables, at a rather more local scale, and also factors related to sampling procedure may additionally affect the observed spatial distribution of species populations and then bias estimates of latitudinal range for species distributions. Nonetheless, the postulate of a normal distribution along the latitudinal gradient appeared plausible for all other selected species.

Evidence for a northward shift

Among the 15 most common species selected, the adjustment of a normal distribution indicated a positive difference between the RML and PML of distribution for 11 species. This northward change indicated by the adjusted normal distribution was consistent with the position of the loess smoothing curve apex in 8 cases. Finally, at least 8 northward shifts were clearly observed, while no southward shift was noted. The northward trends highlighted for the *P. flesus* and *P. platessa* distributions corroborate similar trends observed during single-estuary studies, respectively, on the Tagus and Elbe estuaries (Cabral et al. 2001; Thiel et al. 2003) and in the Bay of Vilaine (Désaunay et al. 2006).

Among the 10 subtropical species, 6 were recorded beyond their past northernmost latitudinal limit. Since the WFD surveys may be not exhaustive and only focused on estuarine waters, this result is noteworthy. The northward shifts for the *H. didactylus* and *D. bellottii* southern species was also locally noted in the Tagus estuary with a first appearance in samples in 1995 and an accelerated increase in abundance the two followed sampled years (Cabral et al. 2001). As stated by Stebbing et al. (2002), the range extension of these subtropical species might reflect water warming.

The two parts of the study both highlighted some evidence of a northward shift in the distribution of several typical estuarine species, which is consistent with the assumption of a northward migration that is expected in response to global warming. It is interesting to notice that the northern shift is observed for species of all studied ecological guilds, and therefore seems rather general from an ecological point of view. At a large scale, this study reflects a northward range shift similar to that observed offshore for mature marine fish stocks in the Bay of Biscay (Poulard and Blanchard 2005; Hémery et al. 2008; Hermant et al. 2010), the North Sea (Perry et al. 2005) and the North Atlantic (Rose 2005; Cheung et al. 2009; ter Hofstede et al. 2010). As a consequence, our results might reflect a northward migration or extension of estuarine nursery grounds of marine migrant species.

Special attention should be paid to estuarine residents that are by definition well adapted to highly variable environments and in particular to high seasonal variation in

water temperatures (Elliott et al. 2007; Franco et al. 2008), and consequently they could have been expected not to exhibit a northward redistribution. This idea could be reinforced by Murawski (1993), who found that generally sedentary shallow-water fish species in the western North Atlantic showed little directed movement and did not appear particularly sensitive to shelf warming. In our study, among the four estuarine resident species studied, the two gobids did not conclusively shift northward.

Towards a relationship between latitudinal shift and seawater warming

Although our analysis enabled us to highlight changes over the last 30 years, in order to test changes or trends in fish distributions statistically, long time series would be necessary at this large scale. Furthermore, to confirm the effect of global warming, correlations with water temperature should be made, as was done for instance in marine and continental waters (Perry et al. 2005; Daufresne and Boët 2007; Lassalle et al. 2008). However, it should be considered that the 1970s (when Wheeler published his book) was the coldest decade in the 20th Century, being the 2000s the warmest (Chust et al. in press). Hence, it has been demonstrated that the temperature increase, which has occurred in the Atlantic Ocean (0.30°C) within the 1969–2008 period (integrated between 0 and 700 m water depth), has been more than twice that observed in the Indian or Pacific Oceans (Levitus et al. 2009). In consequence, it is expected that this temperature increase has also influenced estuarine water temperature.

In addition to thermal stresses, estuarine fish species face a variety of anthropogenic constraints such as water contamination or enrichment, habitat destruction and fishing activities (Pinnegar et al. 2002; Perry et al. 2005; Le Pape et al. 2007). As a consequence, the northward redistribution of estuarine fish is a combination of global- and local-scale processes. The effects of such processes, for instance between climate change and other human-induced impacts, are synergistic and difficult to disentangle (Harley et al. 2006; Heino et al. 2009; Planque et al. 2010). Moreover, there can be indirect relationships between factors, for instance between river flows and global warming, that can have synergistic or antagonistic effects (Planque et al. 2003). These complex relationships and the effects upon marine and estuarine fishes were reviewed by Roessig et al. (2004).

Ecological and managerial implications

Changes in observed distributions of fish species in relation to climate change could be explained by two main ecological reasons: an adjustment to their temperature range and the influence of temperature on the success of the different phases in their life cycle, in particular recruitment for marine juveniles (Mountain 2002; Hermant et al. 2010). Both will enhance changes in the composition of estuarine fish assemblages and in biological cycles, e.g. generation time, reproduction period and sexual maturity (Pronier and Rochard 1998; Perry et al. 2005). At a community level, such range shifts may also generate consequences for size structures, trophic aspects—spatial mismatches and/or adjustments between preys and predators, trophic cascade effects and regime shifts (Murawski 1993; Walther et al. 2002; Durant et al. 2007)—and may even affect biodiversity (Cheung et al. 2009; Heino et al. 2009), richness (Hiddink and ter Hofstede 2008; ter Hofstede et al. 2010) and productivity (Mountain 2002; Chassot et al. 2007; Cheung et al. 2010) as a whole.

All these ecological changes can get important managerial implications, i.e. in rapid changes of reference conditions that are being used in the current methodologies to assess the fish ecological status, within the WFD (e.g. Coates et al. 2007; Uriarte and Borja 2009; Breine et al. 2010; Delpech et al. 2010). Hence, these changes in species composition should be taken into account in the current fish ecological status assessment.

Conclusions

The distributions of 11 out of the 15 estuarine fish species studied do appear to be shifting or expanding northwards. As a result, reference northernmost and southernmost limits of biogeographical affinity and even on thermal range for most species are becoming obsolete and need to be updated (Lassalle et al. 2008, 2009). The ecological consequences of such latitudinal range shifts make it imperative that tools be set up to predict the future of estuarine ecosystems and, from an economic and conservation point of view, to implement management measurements of human activities in the long term. Global climate change is a critical large-scale human-induced disturbance (Walther et al. 2002; Parmesan 2006) that must be taken into account in future estuary management decisions and in particular in the WFD assessment of fish ecological status, within transitional waters.

Acknowledgments This project was supported by the Cemagref institute. The database construction was made possible by the collaboration of all our European partners sharing their WFD fish data: Adam Waugh from Environmental Agency (London, England and Wales data), Jimmy King from Central Fisheries Board of Ireland (Dublin, Republic of Ireland data), Peter Moorehead from Marine Monitoring and Assessment Group/Environment and Heritage Service (Lisburn, Northern Ireland data), Alexis Pearce from Scottish Environment Protection Agency (Edinburgh, Scotland data), Jan Breine from the Flemish Research Institute for Nature and Forest

(Groenendaal, Scheldt data), Basque Water Agency (Uragentzia, Basque estuaries data), Maria José Costa and Henrique Cabral from Institute of Oceanography (Lisbon, Portugal data), Rachid Amara and Jonathan Selleslagh from University of Opale littoral coast (Wimereux, French Authie and Canche estuaries data) and Mario Lepage, Michel Girardin and Jacques Massé from Cemagref institute (Cestas, French data). The authors would also like to thank Prof. Olivier Le Pape and anonymous referees for their constructive comments on an early version of this manuscript.

References

Able KW (2005) A re-examination of fish estuarine dependance: evidence for connectivity between estuarine and ocean habitats. Estuar Coast Shelf Sci 64:5–17

Beck MW, Heck KL, Able KW, Childers DL, Eggleston DB, Gillanders BM, Halpern B, Hays CG, Hoshino K, Minello TJ, Orth RJ, Sheridan PF, Weinstein MR (2001) The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. Bioscience 51:633–641

Blaber SJM, Blaber TG (1980) Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. J Fish Biol 17:143–162

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 Marine Science Symposia 219:261–270

Breine J, Quataert P, Stevens M, Ollevier F, Volckaert FAM, Van den Bergh E, Maes J (2010) A zone-specific fish-based biotic index as a management tool for the Zeeschelde estuary (Belgium). Mar Pollut Bull 60:1099–1112

Cabral HN, Costa MJ, Salgado JP (2001) Does the Tagus estuary fish community reflect environmental changes? Clim Res 18:119–126

Chassot E, Mélin F, Le Pape O, Gascuel D (2007) Bottom-up control regulates fisheries production at the scale of eco-regions in European seas. Mar Ecol Prog Ser 343:45–55

Cheung WWL, Lam VWY, Sarmiento JL, Kearney K, Watson R, Pauly D (2009) Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. Fish Fisheries 10:235–251

Cheung WWL, Lam VWY, Sarmiento JL, Kearney K, Watson R, Zeller D, Pauly D (2010) Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change. Global Change Biology 16:24–35

Chust G, Borja A, Caballero A, Irigoien X, Saenz J, Moncho R, Marcos M, Liria P, Hidalgo J, Valle M, Valencia V (in press) Climate change impacts on the coastal and pelagic environments on the southeastern Bay of Biscay. Clim Res

Coates S, Waugh A, Anwar A, Robson M (2007) Efficacy of a multi-metric fish index as an analysis tool for the transitional fish component of the water framework directive. Mar Pollut Bull 55:225–240

Daufresne M, Boët P (2007) Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. Glob Chang Biol 13:1–12

Delpech C, Courrat A, Pasquaud S, Lobry J, Le Pape O, Nicolas D, Boët B, Girardin M, Lepage M (2010) Development of a fish-based index to assess the ecological quality of transitional waters: the case of French estuaries. Mar Pollut Bull 60:908–918

Désaunay Y, Guérault D, Le Pape O, Poulard JC (2006) Changes in occurrence and abundance of northern/southern flatfishes over a 20-year period in a coastal nursery area (Bay of Vilaine) and on the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. Scientia Marina 70:193–200

Drinkwater KF (2005) The response of Atlantic cod (Gadus morhua) to future climate change. ICES J Mar Sci 62:1327–1337

Dulvy NK, Rogers SI, Jennings S, Stelzenmüller V, Dye SR, Skjoldal HR (2008) Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. J Appl Ecol 45:1029–1039

Durant JM, Hjermann DO, Ottersen G, Stenseth NC (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. Clim Res 33:271–283

Elliott M, Whitfield AK, Potter IC, Blaber SJM, Cyrus DP, Nordlie FG, Harrison TD (2007) The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: a global review. Fish Fisheries 8:241–268

European Council Directive (2000) Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy. Off J Eur Commun 43:75

Franco A, Elliott M, Franzoi P, Torricelli P (2008) Life strategies of fishes in European estuaries: the functional guild approach. Mar Ecol Prog Ser 354:219–228

Froese R, Pauly D (2009) Fishbase. World wide web electronic publication (http://www.fishbase.org). Accessed June 2009

Gómez-Gesteira M, deCastro M, Alvarez I, Gómez-Gesteira JL (2008) Coastal sea surface temperature warming trend along the continental part of the Atlantic Arc (1985–2005). J Geophys Res C: Oceans 113(4): art no C04010

Haedrich RL (1983) Estuarine fishes. Ecosystems of the world, Estuaries and Enclosed Seas 26:183–207

Harley CDG, Hughes AR, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJB, Thornber CS, Rodriguez LF, Tomanek L, Williams SL (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. Ecol Lett 9(4):228–241

Heino J, Virkkala R, Toivonen H (2009) Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. Biol Rev 84:39–54

Helmuth B, Harley CDG, Halpin PM, O'Donnell M, Hofmann GE, Blanchette CA (2002) Climate change and latitudinal patterns of intertidal thermal stress. Science 298:1015–1017

Hémery G, D'Amico F, Castège I, Dupont B, D'Elbée J, Lalanne Y, Mouches C (2008) Detecting the impact of oceano-climatic changes on marine ecosystems using a multivariate index: the case of the Bay of Biscay (North Atlantic-European Ocean). Global Change Biology 14:27–38

Hermant M, Lobry J, Bonhommeau S, Poulard JC, Le Pape O (2010) Impact of warming on abundance and occurrence of flatfish populations in the Bay of Biscay (France). J Sea Res 64:45–53

Hiddink JG, ter Hofstede R (2008) Climate induced increases in species richness of marine fishes. Glob Chang Biol 14:453–460

Hureau J-C, Monod T (1973) Check-list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean (CLOFNAM), 1–2. UNESCO, 683 pp

IPCC (2007) Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Core Writing Team, R. K. Pachauri and A. Reisinger Eds., IPCC, Geneva, Switzerland, 104 pp

Koutsikopoulos C, Beillois P, Leroy C, Taillefer F (1998) Temporal trends and spatial structures of the sea surface temperature in the Bay of Biscay. Oceanol Acta 21:335–344

Lassalle G, Rochard E (2009) Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. Glob Chang Biol 15:1072–1089

Lassalle G, Béguer M, Beaulaton L, Rochard E (2008) Diadromous fish conservation plans need to consider global warming issues: an approach using biogeographical models. Biol Conserv 141:1105–1118

Lassalle G, Béguer M, Beaulaton L, Rochard E (2009) Learning from the past to predict the future: responses of European diadromous

fish to climate change. In: Haro AJ, Smith KL, Rulifson RA, Moffitt CM, Klauda RJ, Dadswell MJ, Cunjak RA, Cooper JE, Beal KL, Avery TS (eds) Challenges for diadromous fishes in a dynamic global environment, Vol Symposium 69. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, pp 175–193

Le Pape O, Gilliers C, Riou P, Morin J, Amara R, Désaunay Y (2007) Convergent signs of degradation in both the capacity and the quality of an essential fish habitat: state of the Seine estuary (France) flatfish nurseries. Hydrobiologia 588:225–229

Levitus S, Antonov JI, Boyer TP, Locarnini RA, Garcia HE, Mishonov AV (2009) Global ocean heat content 1955–2008 in light of recently revealed instrumentation problems. Geophys Res Lett 36(7): art no L07608

Magnuson J, Crowder LB, Medvick P (1979) Temperature as an Ecological Resource. Am Zool 19:331–343

McLusky DS, Elliott M (2006) The Estuarine Ecosystem—ecology, threats and management. Oxford University Press, New York, 214 pp

Michel S, Vandermeirsch F, Lorance P (2009) Evolution of upper layer temperature in the Bay of Biscay during the last 40 years. Aquat Living Resour 22:447–461

Mountain DG (2002) Potential consequences of climate change for the fish resources in the mid-Atlantic region. American Fisheries Society Symposium 2002:185–194

Murawski SA (1993) Climate change and marine fish distribution: forecasting from historical analogy. Trans Am Fish Soc 122:647–658

Nicolas D, Lobry J, Le Pape O, Boët B (2010a) Functional diversity in European estuaries: relating the composition of fish assemblages to the abiotic environment. Estuar Coast Shelf Sci 88:329–338

Nicolas D, Lobry J, Lepage M, Sautour B, Le Pape O, Cabral H, Uriarte A, Boët P (2010b) Fish under influence: a macroecological analysis of relations between fish species richness and environmental gradients among European tidal estuaries. Estuar Coast Shelf Sci 86:137–147

Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. Annu Rev Ecol Evol Syst 37:637–669

Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature 421:37–42

Perry AL, Paula JL, Ellis JR, Reynolds JD (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. Science 308:1912–1915

Pinnegar JK, Jennings S, O'Brien CM, Polunin NVC (2002) Long-term changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution. J Appl Ecol 39:377–390

Planque B, Beillois P, Jégou AM, Lazure P, Petitgas P, Puillat I (2003) Large scale hydroclimatic variability in the bay of Biscay. the 1990 s in the context of interdecadal changes. ICES Mar Sci Symp 219:61–70

Planque B, Fromentin JM, Cury P, Drinkwater KF, Jennings S, Perry RI, Kifani S (2010) How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? J Mar Syst 79:403–417

Poulard JC, Blanchard F (2005) The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. ICES J Mar Sci 62:1436–1443

Pronier O, Rochard E (1998) Fonctionnement d'une population d'éperlan (*Osmerus eperlanus*, Osmériformes Osmeridae) située en limite méridionale de son aire de répartition, influence de la température. Bull Fr Pech Piscic 350–51:479–497

Quéro JC (1998) Changes in the Euro-Atlantic fish species composition resulting from fishing and ocean warming. Ital J Zool 65:493–499

Quéro JC, Du Buit MH, Vayne JJ (1998) The records of tropical fishes and the warming of the European Atlantic waters. Oceanol Acta 21:345–351

R Development Core Team (2005) R: a language and environment for statistical 609 computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

Roessig JM, Woodley CM, Cech JJ Jr, Hansen LJ (2004) Effects of global climate change on marine and estuarine fishes and fisheries. Rev Fish Biol Fish 14:251–275

Rose GA (2005) On distributional responses of North Atlantic fish to climate change. ICES J Mar Sci 62:1360–1374

Shelford VE (1911) Ecological succession: stream fishes and the method of physiographic analysis. Biol Bull (Woods Hole) 21:9–34

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 Assoc UK 82:177–180

ter Hofstede R, Hiddink JG, Rijnsdorp AD (2010) Regional warming changes fish species richness in the eastern North Atlantic Ocean. Mar Ecol Prog Ser 414:1–9

Thiel R, Cabral H, Costa MJ (2003) Composition, temporal changes and ecological guild classification of the ichthyofaunas of large European estuaries—a comparison between the Tagus (Portugal) and the Elbe (Germany). J Appl Ichthyol 19:330–342

Tingley MW, Beissinger SR (2009) Detecting range shifts from historical species occurrences: new perspectives on old data. Trends Ecol Evol 24:625–633

Tonn WM, Magnuson JJ, Rask M, Toivonen J (1990) Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes. Am Nat 136:345–375

Uriarte A, Borja A (2009) Assessing fish quality status in transitional waters, within the European water framework directive: setting boundary classes and responding to anthropogenic pressures. Estuar Coast Shelf Sci 82:214–224

van Hal R, Smits K, Rijnsdorp AD (2010) How climate warming impacts the distribution and abundance of two small flatfish species in the North Sea. J Sea Res. 64:76–84

Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. Nature 416:389–395

Wheeler A (1978) Key to the fishes of Northern Europe. Frederick Warne & Co. Ltd, London, 400 pp

CHAPITRE 6 -

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

& PERSPECTIVES

Ce dernier chapitre synthétise les principaux résultats obtenues au cours de mon travail et expose les perspectives qui s'en dégagent, notamment au plan opérationnel.

6.1. Synthèse & discussion des résultats

Dans cette partie, je souligne en premier lieu l'originalité de l'approche que j'ai menée. Les résultats sont ensuite discutés notamment du point de vue de la nature des données. Enfin, ils sont synthétisés à la lumière des concepts théoriques introduits dans le chapitre 1.

6.1.1. Une approche originale à une échelle inédite

L'approche développée dans cette thèse présente plusieurs aspects originaux. Tout d'abord, l'étude se place à une large échelle spatiale, la rendant comparable aux travaux déjà réalisés sur d'autres continents, aux Etats-Unis (Monaco *et al.*, 1992), en Afrique du Sud (Harrison & Whitfield, 2006c ; Harrison & Whitfield, 2006b) ou en Australie (Potter *et al.*, 1990 ; Pease, 1999 ; Ley, 2005). En outre, cette étude est internationale, intégrant des données provenant de sept pays différents.

Contrairement aux études à large échelle déjà réalisées en Europe sur l'hydromorphologie des estuaires (Villars & Devigne, 2001 ; Bals, 2002) ou sur les assemblages de poissons estuariens (Elliott & Dewailly, 1995 ; Pihl *et al.*, 2002 ; Franco *et al.*, 2008b), cette thèse intègre la plupart des estuaires tidaux, des plus petits (estuaires de Lagan, Irlande du Nord) aux plus grands (estuaires de la Gironde, France, et du Severn, Angleterre et Pays de Galles), situés le long d'un gradient latitudinal de plus de 20° depuis le sud du Portugal jusqu'en Ecosse. L'approche macroécologique développée nécessite de caractériser quantitativement à la fois l'environnement des estuaires et les peuplements de poissons estuariens dans le but de mieux cerner l'influence du premier sur les seconds. Pour répondre à cet objectif, une méthodologie combinant une approche statistique à des concepts théoriques est déployée (Austin, 2002).

La base de données *EurEFish 1.0* constituée au cours de cette thèse regroupe les caractéristiques abiotiques de 135 estuaires. En s'appuyant sur la théorie des filtres environnementaux (Keddy, 1992) et le caractère écohydrologique du fonctionnement des systèmes estuariens (Wolanski, 2007), l'environnement de chacun des estuaires est décrit par des facteurs abiotiques propres à l'estuaire mais également par des variables caractérisant les influences fluviales de l'amont et marines de l'aval. En particulier, c'est la

première fois à ma connaissance que la largeur du plateau continental est utilisée pour caractériser le littoral marin et approximer ainsi la diversité des frayères et autres habitats marins disponibles à proximité d'un estuaire. Finalement, l'influence de l'environnement abiotique sur les assemblages de poissons est principalement testée à deux échelles spatiales : à l'échelle inter-estuaire et intra-estuaire, suivant le gradient de salinité. Par ailleurs, l'influence du changement climatique sur la distribution latitudinale des espèces de poissons est également considérée.

La caractérisation des assemblages de poissons estuariens est effectuée à partir des données de pêche acquises au cours de campagnes DCE réalisées entre 2000 et 2007 dans 110 estuaires. Ces données sont compilées dans *EurEFish 1.0,* la base de données de pêches scientifiques estuariennes la plus importante et la plus homogène jusqu'alors conçue à l'échelle de l'Europe occidentale (Elliott & Dewailly, 1995 ; Elliott & Hemingway, 2002).

Néanmoins, comme souvent lors d'analyses à grande échelle et en particulier internationales, les protocoles d'échantillonnage DCE diffèrent entre les pays et le traitement de ces données, par conséquent souvent hétérogènes, présente de nombreuses difficultés méthodologiques. En appliquant des techniques de standardisation et en utilisant des méthodes combinant des analyses factorielles et de classifications ainsi que des modèles linéaires généralisés, cette thèse analyse de manière pertinente et robuste les relations statistiques entre les caractéristiques environnementales de 31 à 81 estuaires et des attributs associés à leur ichtyofaune.

Dans ces analyses, les assemblages de poissons sont étudiés d'un point de vue global, à partir d'indices totaux de richesse spécifique et de densité, et également d'un point de vue fonctionnel.

Une méthodologie originale est également développée pour comparer des données quantitatives de pêche DCE avec des données cartographiques historiques, afin d'observer d'éventuels changements d'aire de distribution chez certaines espèces de poissons au cours des trois dernières décennies.

Pour finir, ce travail de thèse offre de nombreuses perspectives opérationnelles, s'inscrivant en amont du programme de développement des indicateurs poissons DCE. En identifiant les facteurs abiotiques qui influencent majoritairement l'organisation structurelle des assemblages de poissons et en quantifiant leurs effets, les résultats de cette thèse contribueront à améliorer la pertinence et la précision des indicateurs poissons.

6.1.2. De la nécessité d'avoir des données homogènes

Mon travail permet de déterminer une part de variabilité dans les assemblages de poissons due aux facteurs abiotiques à partir de la comparaison d'un nombre important d'estuaires (entre 31 et 81). Néanmoins, ce nombre reste relativement faible pour une analyse véritablement macroécologique, surtout si l'on considère le nombre de cent à mille sites préconisé par Brown (1995). Toutefois, si l'ensemble des estuaires européens avaient été échantillonnés, au moins partiellement, selon le même protocole avec le même type d'engin de pêche, plus de cent estuaires auraient pu être intégrés dans les analyses. L'adoption d'un socle commun de protocole au sein de la DCE permettrait ainsi de disposer de données homogènes, plus appropriées à ce type d'analyses comparatives.

Par ailleurs, cette étude est basée sur des données de pêche récentes et ponctuelles. De façon inattendue, l'effet de la variabilité inter-saisonnière n'est significatif que dans un seul modèle, celui de l'indice de richesse spécifique des zooplanctivores (*cf.* annexe E). Pourtant, en analysant les données de pêche DCE françaises 2005-2006, Courrat *et al.* (2009) mettent en évidence que la probabilité de présence, la densité et le nombre d'espèces marines migratrices juvéniles sont plus élevés au printemps qu'à l'automne. Cette étude considérait 13 estuaires tous échantillonnés aux deux saisons, printemps et automne. En revanche, les systèmes pris en compte dans mes analyses n'ont pas forcément été échantillonnés à ces deux saisons ; certains le sont uniquement au printemps, tandis que d'autres uniquement à l'automne, et, de surcroît, pas forcément la même année. Par conséquent, le fait d'obtenir une variabilité saisonnière non significative dans mes résultats est très certainement lié au jeu de données utilisé et n'est aucunement généralisable.

Cette comparaison d'estuaires à large échelle permet donc d'identifier des structurations de l'ichtyofaune dans l'espace, sans prendre en compte la dimension temporelle. Or, la variabilité saisonnière et interannuelle des assemblages de poissons estuariens est forte (Power *et al.*, 2000a ; Thiel & Potter, 2001 ; Power *et al.*, 2002 ; Pombo *et al.*, 2004 ; Akin *et al.*, 2005). Par conséquent, une analyse diachronique des relations entre variables abiotiques et attributs des assemblages de poissons serait complémentaire par rapport à l'analyse synchronique de ces mêmes relations. En effet, l'étude de longues séries temporelles pourrait éventuellement permettre de relever, par exemple, l'influence de la température (Attrill & Power, 2004 ; Pombo *et al.*, 2004 ; Turnpenny *et al.*, 2006) ou du débit fluvial (Le Pape *et al.*, 2003 ; Whitfield & Harrison, 2003 ; Costa *et al.*, 2007) sur les peuplements de poissons estuariens.

En outre, comme toujours en modélisation, les résultats que j'obtiens ne sont pas extrapolables à d'autres échelles ; les effets abiotiques sur les assemblages de poissons mis

en évidence à l'échelle de mon étude ne sont plus ni forcément valables à des échelles plus larges ou plus petites, ni pour d'autres régions géographiques. Par exemple, si l'on compare les résultats des deux modèles réalisés sur l'indice de richesse spécifique, le premier prenant en compte 45 estuaires dont 16 estuaires anglais ou irlandais (*cf.* § 3.3.) et le second, 31 estuaires dont seulement 2 écossais (*cf.* § 4.2.), les effets abiotiques sélectionnés ne sont pas complètement identiques. Dans le premier, la taille du système, la largeur du plateau continental et la profondeur à l'embouchure sont les meilleurs facteurs explicatifs, alors que, dans le second, la classe de salinité et la taille du système sont retenus. Néanmoins, si le gradient de salinité avait pu être considéré dans le premier modèle, on aurait probablement retrouvé à nouveau l'importance de cet effet.

Ce travail à large échelle est rendu possible par la constitution d'une base de données suffisamment homogène. De plus, la standardisation rigoureuse des données de richesse spécifique qui est opérée permet de prendre en compte un éventail relativement large d'échantillons et de sites. Tout cela contribue à construire des modèles pertinents qui permettent d'obtenir des résultats cohérents sur les relations entre l'environnement abiotique et l'ichtyofaune.

6.1.3. Retour sur la théorie des filtres environnementaux

Cette thèse permet d'identifier les principaux facteurs abiotiques qui structurent à une échelle régionale les assemblages de poissons. Les relations établies n'ont pas la prétention d'être exhaustives. Des facteurs environnementaux supplémentaires auraient pu être testés dans les analyses, notamment des facteurs biotiques. Toutefois, le choix des facteurs explicatifs est limité par la disponibilité des données dans les bases de données préexistantes et la littérature. De plus, le fait de tester uniquement des variables abiotiques cadre avec l'hypothèse communément admise selon laquelle dans les milieux où les conditions sont drastiques, comme les estuaires ou également les têtes de bassin versant (Ibañez *et al.*, 2009), les facteurs abiotiques conditionnent de manière prépondérante la structure des assemblages biologiques (Zalewski & Naiman, 1985 ; Menge & Olson, 1990 ; Martino & Able, 2003). En revanche, dans les milieux plus calmes, moins variables et donc plus prévisibles comme les rivières de plaine, la structure des assemblages est davantage expliquée par des facteurs biotiques tels que l'abondance des ressources trophiques et les interactions entre individus (Zalewski & Naiman, 1985 ; Martino & Able, 2003). Ainsi, les facteurs abiotiques illustrent directement ou indirectement la plupart des filtres environnementaux qui (1) déterminent à l'échelle régionale (largeur du plateau continental,

latitude) le pool d'espèces susceptibles de fréquenter les estuaires et (2) sélectionnent à l'échelle des estuaires (débit fluvial, surface en zones intertidales, salinité) les espèces capables de survivre aux contraintes de l'estuaire (Keddy, 1992 ; Poff, 1997).

Les relations établies entre facteurs abiotiques et attributs des peuplements de poissons sont uniquement des relations statistiques qui ne peuvent en aucun cas être comprises comme des liens de causalité. De plus, du fait de notre large échelle et de la prise en compte de facteurs abiotiques décrivant le système estuarien dans sa globalité, autrement dit des facteurs 'distaux' (Austin, 2002), ces relations correspondent plus souvent à des liens indirects qu'à des liens directs. Sous-jacents à ces relations 'indirectes' sont en effet impliqués des processus plus locaux dits 'proximaux' (Austin, 2002). Les modèles prenant en compte des variables additionnelles proximales, telles que la température de l'eau ou la biomasse des proies benthiques sur le site de prélèvement des poissons, permettraient de prédire de manière plus précise et robuste la distribution des espèces (Austin, 2002). Toutefois, les variables proximales sont en général beaucoup moins accessibles que les variables distales. De plus, les variables distales, utilisées comme proxy des processus proximaux, permettent d'étudier les patrons de distribution du nombre d'espèces et de la densité des individus à une large échelle (Austin, 2002). Bien que les processus écologiques sous-jacents n'ont pas pu être démontrés au cours de cette thèse, ils sont néanmoins évoqués (Fig. 28).

Les systèmes estuariens ont un fonctionnement particulièrement dynamique spatialement et temporellement (McLusky, 1993). L'ensemble des composantes, qu'elles soient physiques, chimiques ou biologiques, interagissent toutes plus ou moins directement. Par conséquent, les relations entre les différents compartiments abiotiques ou biotiques sont généralement complexes (Rowe & Dunson, 1995) et peuvent faire intervenir différents processus à de multiples échelles spatiales et temporelles (Ricklefs, 1987 ; Tonn *et al.*, 1990 ; Poff, 1997). Les effets de l'ensemble de ces processus s'imbriquent et il n'est donc pas aisé de les dissocier (Elliott & Quintino, 2007). Par conséquent, les variables abiotiques distales testées dans ce travail ne permettent d'expliquer qu'une partie seulement de la variabilité de l'ichtyofaune due à la variabilité environnementale 'naturelle'. De plus, la part de variabilité expliquée par un seul facteur abiotique peut faire référence à un ou plusieurs processus sous-jacents. Par exemple, la largeur du plateau continental peut être considéré comme un proxy de la diversité des frayères disponibles à proximité de l'estuaire, mais, corrélée à la latitude, elle peut également traduire un effet biogéographique. En outre, la part de variabilité expliquée peut être indirectement liée à des variables non testées, par exemple les pressions anthropiques.

Afin de synthétiser les résultats de la thèse, les relations identifiées entre les variables abiotiques et les indices totaux de richesse spécifique et de densité de poissons sont hiérarchisées dans la figure 28, selon la théorie des filtres environnementaux. Cette figure répond à la figure 10 qui résume l'ensemble des facteurs abiotiques ou biotiques susceptibles d'expliquer la composition en espèces de poissons estuariens (*cf.* 1.3.2.2.). Ce schéma n'est pas exhaustif, n'incluant ni les échanges avec les systèmes amont et aval et ni les pressions anthropiques exercées à différentes échelles qui interagissent avec les facteurs abiotiques.

Fig. 28 : Synthèse des filtres environnementaux et des processus écologiques intervenant dans la détermination de la richesse spécifique totale et de la densité totale des assemblages de poissons dans les estuaires tidaux européens, d'après les résultats des chapitres 3, 4 et 5. Les variables en gras bordeaux sont les variables testées dans les GLMs. Les ellipses en pointillés représentent les processus supposés qui n'ont pas pu être directement testés.

❑ *La richesse spécifique totale*

La richesse spécifique totale d'un estuaire dépend avant tout des facteurs régionaux et des évolutions historiques qui déterminent le pool d'espèces régional, c'est-à-dire la diversité gamma (Ricklefs, 1987 ; Tonn *et al.*, 1990 ; Brown, 1995 ; Poff, 1997). En particulier c'est à partir de l'histoire géologique que sont dérivées les conditions abiotiques locales et c'est l'histoire biogéographique qui explique l'accumulation d'espèces dans le milieu

estuarien ou dans les milieux adjacents fluviaux et marins. Localement, la richesse spécifique observée dépend également d'autres processus intra-estuariens abiotiques ou biotiques (Menge & Olson, 1990 ; Tonn *et al.*, 1990 ; Poff, 1997), de l'adaptation des espèces aux contraintes environnementales (Tonn *et al.*, 1990), en particulier leurs capacités d'osmorégulation, des phénomènes stochastiques et des biais liés aux protocoles d'échantillonnage (Ricklefs, 1987 ; Tilman, 1999).

En premier lieu, mes analyses montrent que, conformément à la relation théorique aire-espèces d'Arrhenius (1921), la richesse spécifique augmente avec la taille du système (*cf.* chapitre 3), ce qui suggère plus précisément qu'elle augmente avec la diversité des habitats ou des niches écologiques disponibles (Monaco *et al.*, 1992 ; Roy *et al.*, 2001). Or la taille de l'estuaire est contrôlée par des facteurs abiotiques régionaux qui trouvent leur origine dans la tectonique des plaques et la position géographique du système. En effet, la taille de l'estuaire et de son ouverture sont déterminées par la géomorphologie du bassin versant, par l'énergie des processus marins, tels que la marée et les vagues, et surtout par l'énergie fluviale (Dalrymple *et al.*, 1992 ; Harris & Heap, 2003). D'ailleurs, dans mon étude, la surface totale de l'estuaire est bien positivement corrélée avec le débit fluvial et la largeur à l'embouchure. Le débit fluvial dépend de la nature géologique du bassin versant et des conditions climatiques. Tandis que la géomorphologie et la composition minérale du bassin versant sont formées au cours des temps géologiques à travers la tectonique des plaques, les conditions climatiques dépendent de la position géographique du système. Également, le débit fluvial est contrôlé par les activités anthropiques, telles que l'exploitation des sols, les pompages ou les retenues d'eau.

La diversité des habitats dans un estuaire peut se traduire par la présence de différents substrats sédimentaires ou végétaux et la diversité des conditions physico-chimiques de l'eau, dont notamment la salinité (*cf.* § 3.3, Nicolas *et al.*, 2010b). L'intrusion des eaux marines en estuaire est contrôlée par le débit fluvial, qui ralentit le flot, et par la largeur à l'embouchure, qui détermine la connectivité avec le milieu marin. Par conséquent, plus un estuaire est grand, c'est-à-dire avec un fort débit et une large ouverture, plus le gradient de salinité intra-estuarien est marqué avec une structuration amont-aval en zones d'eau douce, saumâtre et marine. Puisque la composition en espèces de poissons varie avec la salinité, la richesse spécifique totale est plus élevée dans un grand estuaire, qui dispose en permanence d'un large continuum de salinité, que dans un petit estuaire qui est essentiellement influencé par les eaux marines à marée haute.

La largeur du plateau continental s'avère également liée à la richesse spécifique (*cf.* § 3.3., Nicolas *et al.*, 2010b). Cette largeur du plateau continental peut être considérée comme un proxy de la diversité des habitats, et plus en particulier de la diversité des frayères, disponibles sur le plateau continental. Par conséquent, plus le plateau est large,

plus le nombre d'espèces marines susceptibles d'entrer en zone estuarienne augmente. Par ailleurs, les estuaires qui sont associés au plateau continental le plus large sont les estuaires de la Manche-Est qui sont caractérisés par une faible profondeur. Les habitats estuariens peu profonds et salés apparaissent comme des zones de nourricerie et d'alimentation attirantes pour de nombreuses espèces marines, notamment les espèces migratrices marines (*cf.* § 4.2. et 4.3.).

La plupart des grands estuaires subissent depuis quelques années une 'marinisation' de leurs zones aval, c'est-à-dire une intrusion plus amont des eaux marines. Cette 'marinisation' peut être causée par des aménagements tels que l'approfondissement des chenaux de navigation et l'endiguement dans le but de faciliter le trafic portuaire, comme sur les estuaires de la Loire et de la Gironde. La 'marinisation' peut également être liée à une diminution du débit fluvial induite par une retenue de barrage comme sur l'estuaire de la Vilaine, par un pompage important des eaux du fleuve à des fins industrielles ou agricoles comme sur l'estuaire de la Gironde (Galéa *et al.*, 2005 ; Delpech *et al.*, soumis). Les espèces marines étant les plus nombreuses dans les parties polyhalines d'un estuaire (*cf.* chapitre 4), cette 'marinisation' est susceptible d'entraîner un accroissement substantiel de la richesse spécifique totale de l'estuaire.

De plus, avec le changement global actuel et le réchauffement des eaux, la richesse spécifique est amenée à évoluer en lien avec les déplacements latitudinaux des espèces : disparitions locales d'espèces préférant les eaux plus froides et arrivées d'espèces préférant les eaux plus chaudes (*cf.* chapitre 5).

- ***La densité totale***

La densité totale dépend essentiellement de la capacité d'accueil de l'estuaire, c.-à-d. en premier lieu, de l'espace disponible et des ressources biotiques accessibles, ces deux facteurs étant partiellement corrélés, notamment dans le compartiment benthique. La densité est plus élevée dans les estuaires ayant une forte proportion en zones intertidales (*cf.* chapitre 4), où les ressources trophiques sont en général plus abondantes que dans les zones subtidales (Elliott & Taylor, 1989b ; Elliott & Taylor, 1989a ; Costa & Elliott, 1991). À nouveau cependant, la densité est indirectement liée à des processus abiotiques à large échelle puisque la surface de ces zones intertidales est fonction de la morphologie de l'estuaire et de sa profondeur, du marnage, du débit fluvial et des apports en sédiments importés des systèmes adjacents de l'amont et de l'aval (Dalrymple *et al.*, 1992 ; Harris & Heap, 2003).

De plus, au sein de l'estuaire, la densité est plus forte dans les zones médianes mésohalines où la variabilité environnementale est la plus élevée et les espèces physiologiquement adaptées moins nombreuses (Whitfield, 1999 ; Martino & Able, 2003).

Ainsi, la faible compétition interspécifique qui en résulte favorise l'essor des populations des quelques espèces en présence (McLusky & Elliott, 2006), en particulier des espèces résidentes et migratrices marines (*cf.* chapitre 4). De ce point de vue, la 'marinisation' des zones médianes pourrait avoir des conséquences sur la densité des poissons. Sur l'estuaire de la Loire, par exemple, il a été noté que les juvéniles de sole sont les plus abondants sur les grandes vasières mésohalines riche en invertébrés benthiques, notamment en oligochètes et corophiums (travaux du GIP Loire Estuaire). Avec la 'marinisation', ces habitats deviennent polyhalins et la composition en invertébrés benthiques se modifie en faveur de polychètes un peu moins accessibles pour les soles. De plus, décalées en amont, les zones intertidales mésohalines deviennent plus restreintes. Ainsi, la 'marinisation' pourrait avoir une influence sur la population de soles.

6.2. Perspectives

Mon travail met en évidence l'effet de processus régionaux sur la structure de l'ichtyofaune estuarienne et suggère l'implication de plusieurs processus locaux. Dans cette section je présente plusieurs perspectives qui se dégagent de ces résultats. Tout d'abord, quelques pistes pour approfondir la compréhension de l'influence de l'environnement sur la structure de l'ichtyofaune estuarienne sont suggérées. Ensuite, la validité des relations établies entre facteurs abiotiques et attributs de l'ichtyofaune sur le long terme est discutée dans le contexte actuel du changement global. Enfin, à partir de mon approche, quelques réflexions qui pourraient aider à améliorer la précision des indicateurs poissons multi-métriques sont proposées.

6.2.1. Vers une meilleure compréhension de l'influence de l'environnement sur la structure de l'ichtyofaune

Ce travail de thèse met en avant des filtres abiotiques qui structurent les assemblages de poissons estuariens de l'échelle de l'estuaire à l'échelle de la classe de salinité. Toutefois, ces 'filtres' permettent d'expliquer moins de 50 % de la variabilité des assemblages de poissons. Cette part de variabilité expliquée serait sans doute améliorée en prenant en compte des variables environnementales plus locales. L'intégration de variables plus directes, abiotiques ou biotiques, permettrait de mieux cerner les processus proximaux ou les mécanismes de causalité mis en jeu (Austin, 2002). L'influence locale de l'environnement abiotique pourrait être testée par la prise en compte de la nature du substrat

ou de mesures de la qualité de l'eau telles que la température, la turbidité ou la concentration en dioxygène dissous. Ce type de données est d'ailleurs en partie déjà disponible dans la base *EurEFish 1.0* mais en nombre insuffisant pour être intégré dans mes analyses. À l'avenir, ces mesures devraient être systématiquement relevées pour chaque prélèvement de poissons lors des campagnes DCE. Par ailleurs, les effets biotiques pourraient être éventuellement testés par des variables décrivant la disponibilité en ressources trophiques telles que la concentration en chlorophylle, en zooplancton ou la biomasse en invertébrés benthiques (Elliott & Taylor, 1989a ; Costa & Elliott, 1991 ; Willig *et al.*, 2003). En particulier, la chlorophylle a et les invertébrés benthiques sont des éléments de qualité listés dans la DCE. Dans ce contexte, avec la constitution progressive de bases de données sur les différents compartiments biotiques, de telles informations pourraient être accessibles. À moyen terme, l'influence de ces facteurs biotiques sur l'ichtyofaune devrait ainsi pouvoir être testée.

Les fonctions écologiques des zones estuariennes pourraient être également mieux appréhendées en effectuant une reconnaissance de l'ensemble des types d'habitats disponibles dans l'estuaire (intertidal ou subtidal, nature du substrat, salinité, *etc.*) comme l'on déjà proposé Pihl *et al.* (2002). En identifiant le rôle de chacun de ces types d'habitats vis-à-vis de l'ichtyofaune et en quantifiant leur importance écologique, une telle analyse permettrait de localiser les habitats essentiels à préserver et serait de plus spécialement profitable en termes de gestion halieutique et écosystémique. Ce type de démarche est actuellement développé dans différents programmes de recherche. Par exemple, dans le cadre du projet LITEAU – BEEST (Bon Etat Ecologique des ESTuaires), des Systèmes d'Informations Géographiques (SIG) sont mis en place pour décrire les fonctionnalités écologiques des différents habitats répertoriés dans les estuaires de la Loire, de la Seine et de la Gironde.

Les assemblages de poissons sont analysés dans mon travail de manière globale, en cherchant à identifier des grands patrons de structuration. Ces grandes tendances dissimulent toutefois une certaine variabilité entre les estuaires. Il serait intéressant d'analyser de plus près cette variabilité, de comparer les réponses obtenues par différents estuaires et de chercher à comprendre pourquoi certains d'entre eux ont des résultats atypiques. Des fonctionnements particuliers liés par exemple à un débit extrêmement faible, comme pour l'estuaire de la Seudre (France), à une très forte turbidité, comme en général dans tous les grands estuaires, ou à la présence actuelle ou ancienne d'une activité industrielle polluante, comme sur les estuaires de la Gironde (France) ou du Nervion (Pays Basque Espagnol), pourraient être mis en évidence.

En complément à mon étude à large échelle spatiale, il serait également intéressant d'étudier les changements dans les assemblages de poissons dans le temps, toujours à une large échelle spatiale. Des séries de données d'au moins quinze années sont déjà disponibles pour les grands estuaires européens les plus étudiés : les estuaires de la Tamise (Angleterre), de l'Elbe (Allemagne), de la Seine, de la Gironde (France) et du Tage (Portugal). En comparant certains facteurs environnementaux issus de ces séries temporelles, il serait intéressant de voir si des synchronismes sont observés à l'échelle de l'Europe. De même, on pourrait comparer certains attributs de l'ichtyofaune, relatifs à la diversité, à l'abondance ou au spectre de taille, afin de constater si des tendances similaires s'observent entre les différents estuaires. Enfin, des corrélations et des synchronismes pourraient être éventuellement mis en évidence entre les variables environnementales et les données de poissons à l'échelle de l'Europe.

À l'avenir, les données récoltées dans le cadre de la DCE devraient permettre d'explorer ces problématiques. En effet, destinées à une application à longue durée, les campagnes de pêche DCE permettront de suivre les tendances de l'ichtyofaune sur le long terme. Avec l'amélioration des protocoles d'échantillonnage, notamment les mesures de qualité de l'eau à chaque prélèvement, les données de pêche DCE devraient constituer une base de données riche à exploiter pour étudier les évolutions de l'ichtyofaune estuarienne en rapport avec le réchauffement climatique et également la gestion des écosystèmes à l'échelle de l'Europe.

Finalement, une vision globale du fonctionnement des écosystèmes estuariens nécessiterait de combiner l'approche macroécologique à l'approche habitat et de comprendre comment les processus impliqués aux différentes échelles s'imbriquent. Il serait intéressant de mesurer l'influence des facteurs régionaux sur les propriétés des habitats locaux et de dissocier les parts de contribution des processus à large échelle et des processus à micro-échelle sur la structure des communautés (Poff, 1997). Dans un milieu aussi complexe que l'estuaire, il est indispensable de connaître de manière plus précise les interactions directes ou indirectes entre les variables environnementales.

6.2.2. Un référentiel dans le contexte du changement global

Mes résultats permettent d'appréhender en partie la variabilité naturelle des assemblages de poissons, c.-à.-d. la part expliquée par les facteurs abiotiques. Ces résultats

constituent un premier référentiel pour tester des effets additionnels tels que ceux liés aux pressions anthropiques et développer des indicateurs (*cf.* § 6.2.3.). Cependant, dans le contexte actuel du changement climatique global, un tel référentiel est susceptible d'évoluer. En effet, les divers forçages climatiques induisent des changements dans l'environnement physique, tels que la hausse des températures, la montée du niveau de la mer ou l'acidification des eaux (§ 5.1.). Ces changements provoquent de multiples réponses proximales et émergentes dans la biosphère (Harley *et al.*, 2006a). Au niveau des estuaires, ces forçages climatiques sont susceptibles de modifier les propriétés des habitats estuariens, en particulier en altérant le régime hydraulique et en accentuant la 'marinisation' et le réchauffement des masses d'eau. Comme le montrent les résultats du chapitre 5, un tel réchauffement entraîne un déplacement latitudinal des espèces estuariennes les plus thermophiles, menant à des modifications dans la composition des assemblages faunistiques. Le pool d'espèces régional ainsi modifié influence la composition spécifique potentielle de chacun des estuaires ainsi que les potentialités d'interactions interspécifiques et donc les abondances relatives. Ainsi, ces changements de distribution peuvent également s'accompagner de modifications fonctionnelles au niveau de l'écosystème (Murawski, 1993 ; Walther *et al.*, 2002 ; Durant *et al.*, 2007).

La prédiction d'une réponse biologique est déjà compliquée lorsqu'une seule variable climatique est prise en compte. Mais elle devient d'autant plus complexe lorsqu'on intègre plusieurs variables dont les effets cumulés peuvent intensifier ou affaiblir les réponses biologiques par rapport aux réponses face à un seul facteur (Harley *et al.*, 2006a). Ces effets croisés sont manifestes dans le cas des interactions des stress d'origine climatique avec les effets liés aux activités anthropiques (Harley *et al.*, 2006a). En effet, cette synergie rend les écosystèmes globalement plus vulnérables, comme le montrent ces quelques exemples :

- la montée des eaux induite par le réchauffement climatique combinée à l'endiguement des côtes peut entraîner la disparition de zones intertidales (Galbraith *et al.*, 2002 ; Wood *et al.*, 2002) ;
- la diminution des précipitations dans certaines régions, conjuguée au contrôle du débit fluvial par des barrages ou des pompages, conduit à la 'marinisation' des zones aval et une domination toujours plus forte des espèces marines (Costa *et al.*, 2007 ; Martinho *et al.*, 2007) ;
- les barrages et la modification des courants marins sont susceptibles d'influencer la migration des espèces migratrices amphihalines ;
- l'interaction entre les effets du changement climatique et les activités halieutiques altère la structure des populations et des écosystèmes. Les effets démographiques induits par la pêche diminuent la capacité des populations à résister à la variabilité environnementale (Planque *et al.*, 2010), tandis qu'au

niveau de l'écosystème, l'élimination d'espèces, qui peut être induite par la pêche, entraîne une diminution de la complexité et de la stabilité du système et par conséquent, une moindre résilience face aux perturbations (Worm *et al.*, 2006 ; Planque *et al.*, 2010).

Par ailleurs, les réponses biologiques aux changements climatiques sont susceptibles d'être non-linéaires (Hsieh *et al.*, 2005). Des évolutions climatiques graduelles peuvent en effet se traduire par des réponses biologiques non prévisibles ; on parle alors de changement de régime (*regime shift*) au cours duquel l'écosystème passe soudainement d'un état à un autre (Hsieh *et al.*, 2005 ; Harley *et al.*, 2006a). La trajectoire du référentiel dans le futur est donc difficile, voire impossible, à prédire.

Ainsi, tous ces effets conjugués, d'origines climatique ou non, anthropique ou non, influent sur la réponse des populations et des écosystèmes aux futurs changements et il n'est pas forcément possible d'en prédire les conséquences (Harley *et al.*, 2006a). Il ne serait donc pas pertinent d'extrapoler les résultats statistiques obtenus à des situations futures dans lesquelles à la fois la diversité gamma, les corrélations entre les facteurs abiotiques et les interactions directes et indirectes entre ces facteurs et avec les pressions anthropiques seraient différentes. En effet, si l'on voulait aller dans ce sens, il serait alors nécessaire de modifier l'approche macroécologique retenue afin de tenir compte de l'évolution du contexte bioclimatique, par exemple en introduisant des variables climatiques telles que la température ou les précipitations comme le proposent Lassalle *et al.* (2008, 2009).

6.2.3. Implications opérationnelles : réflexions sur le développement des indicateurs poissons

Dans cette partie, je présente les perspectives de ma thèse sur le plan opérationnel en rapport avec la construction des indicateurs poissons, notamment dans le cadre de la DCE. Avant d'examiner les différentes pistes de travail que suggère mon approche à large échelle, regardons comment ces indicateurs sont construits.

6.2.3.1. Les étapes de la construction d'un indicateur poisson multi-métrique

Un indicateur biotique multi-métrique doit permettre (1) de détecter un changement dans la faune d'un estuaire induit par une pression anthropique et (2) d'en mesurer l'amplitude afin d'évaluer le degré de dégradation du système. Idéalement, le développement

d'un indicateur multi-métrique basé sur les assemblages de poissons, pour un type d'habitat particulier, se déroule en six étapes décrites dans l'encadré ci-après (Harrison & Whitfield, 2004 ; Hering *et al.*, 2006).

Les six étapes de la construction d'un indicateur multi-métrique

① *Présélection des attributs ou métriques*

À partir des connaissances écologiques, différentes métriques décrivant différents aspects structurels ou fonctionnels des assemblages de poissons sont sélectionnées. En général, ces métriques font référence à des mesures de richesse et de composition spécifiques, des mesures d'abondances, des indices de tolérance ou de sensibilité, des indices fonctionnels caractérisant les fonctions essentielles des estuaires, par exemple la fonction de nourricerie ou l'intégrité trophique.

② *Calcul et évaluation des métriques*

Les métriques présélectionnées doivent être testées afin de vérifier qu'elles réagissent aux perturbations anthropiques et qu'elles rendent ainsi correctement compte de l'état écologique du système (Seegert, 2000). Cette vérification se fait à l'aide d'analyses de corrélation (Hering *et al.*, 2006) ou d'analyses de variance à partir de modèles dit pressions-impacts reliant statistiquement la métrique à une mesure de la pression anthropique (Pont *et al.*, 2006 ; Pont *et al.*, 2007 ; Courrat *et al.*, 2009 ; Pont *et al.*, 2009 ; Delpech *et al.*, 2010). Seules les métriques qui répondent significativement aux indices de pressions anthropiques sont retenues. De plus, la corrélation entre les métriques est vérifiée. Parmi les paires de métriques redondantes, seule la métrique répondant le mieux aux indices de pressions est retenue (Breine *et al.*, 2010).

③ *Détermination des valeurs de références*

Pour chaque métrique, des valeurs de références, c.-à-d. leurs valeurs si le milieu n'était soumis à aucun impact anthropique, sont estimées à partir de l'évaluation de données historiques, de l'échantillonnage des sites les plus naturels, du jugement d'experts qualifiés ou de l'utilisation de modèles mathématiques dits de processus ou statistiques (Gibson *et al.*, 2000).

④ *Calibration des métriques*

A partir d'avis d'experts et/ou de modèles mathématiques quantitatifs, des valeurs seuils pour chacune des métriques sont déterminées pour différents niveaux de pressions anthropiques.

⑤ *Calcul de l'indice global*

Un indice multi-métrique associe la plupart du temps des métriques ayant des unités différentes. Par conséquent, les valeurs des métriques sont en général traduites selon un système de classification en modalités ordonnées. Les notes des différentes métriques sélectionnées sont agrégées en un indice global sans dimension, en effectuant une opération simple (somme ou moyenne) ou en adoptant une approche plus spécifique avec la prise en compte d'un système de pondération (Gibson *et al.*, 2000). La méthode d'agrégation étant souvent empirique et sans fondements écologiques, certains auteurs suggèrent d'interpréter individuellement les métriques avant d'en faire un diagnostic global (Clua *et al.*, 2005 ; Brind'Amour & Lobry, 2009).

⑥ *Validation de l'indice multi-métrique*

L'indicateur multi-métrique final est validé en comparant son résultat d'évaluation avec une évaluation liée aux seules pressions anthropiques. La précision de l'indicateur peut être calculée en estimant les erreurs de sous-classement et de sur-classement (Breine *et al.*, 2007 ; Breine *et al.*, 2010). Le sous-classement revient à diagnostiquer un site (une masse d'eau ou un système) en état dégradé alors qu'il ne l'est pas. Au contraire, le sur-classement surestime la qualité d'un site perturbé (Breine *et al.*, 2007).

Même si, généralement, le principe de construction des indicateurs multi-métriques reste semblable à celui-là, de multiples variantes existent. Pour illustrer cette variété, je présente en annexe F un tableau comparatif de deux types d'indicateurs développés récemment en Europe pour évaluer la qualité des masses d'eau de transition dans le cadre de la DCE par Delpech *et al.* (2010) d'une part et Breine *et al.* (2010) d'autre part. Chacune de ces deux approches présente différents aspects qui apparaissent particulièrement intéressants et complémentaires pour la suite du développement des indicateurs poissons de type DCE sur lesquels nous reviendrons dans la suite de ce chapitre :

- l'approche comparative multi-estuaires (approche synchronique) et l'utilisation de modèles de pressions-impacts type modèles linéaires généralisés (GLMs) de Delpech *et al.* (2010) ;
- le raisonnement par zone haline et l'indice intégratif de pressions anthropiques de Breine *et al*. (2010).

6.2.3.2. Remarques issues de mon approche à large échelle

La qualité (précision, pertinence et robustesse) des indicateurs multi-métriques dépend des choix méthodologiques, du choix des métriques et du choix des indices de pressions anthropiques et des données disponibles. Ces points méthodologiques sont ici discutés par le biais de mon approche à large échelle et quelques pistes de travail sont suggérées pour les améliorer.

- ***Relier la structure de l'ichtyofaune à des pressions : les modèles GLMs***

Les GLM sont utilisés dans les démarches indicateurs pour relier les pressions anthropiques et les métriques biologiques : ce sont alors des modèles dits pressions-impacts (Courrat *et al.*, 2009 ; Delpech *et al.*, 2010). Cette démarche est similaire à celle utilisée dans le cadre de mon approche à large échelle pour tester statistiquement l'influence de certains facteurs abiotiques sur des attributs des assemblages de poissons. Une fois les parts de variabilité liées à l'échantillonnage et à l'environnement 'naturel' prises en compte, le GLM permet de tester l'effet d'une ou de plusieurs pressions anthropiques sur un attribut de l'ichtyofaune ou une métrique :

$$g(E(W^{obs}) = \left\{ \text{Facteurs liés à la procédure d'échantillonnage} + \text{Facteurs abiotiques ou biotiques} \right\} + \text{Indice(s) de pressions anthropiques}$$

Mon travail de thèse se place ainsi en amont de la construction des indicateurs. Les résultats obtenus peuvent apporter des améliorations au niveau de la prise en compte des biais d'échantillonnage (case bleue, ex. standardisation des indices de richesse spécifique). Ils permettent également et surtout de mieux appréhender l'influence de l'environnement (case verte) et en particulier de mieux définir les échelles adaptées pour considérer les relations ichtyofaune-environnement de façon pertinente.

❑ *Une appréhension multiscalaire des relations entre l'environnement et l'ichtyofaune*

Comme déjà vu dans le chapitre 1, la classification des estuaires à partir de leurs caractéristiques abiotiques constitue en général la première étape dans l'élaboration d'un indicateur multi-métrique basé sur l'ichtyofaune. La typologie qui en résulte permet de déterminer un type de site (systèmes, masses d'eau ou habitats) auquel l'indicateur pourra être spécifiquement appliqué. À partir de cette typologie sont déterminés les valeurs de références et les seuils pour le *scoring*, lesquels dépendent étroitement du type de milieu.

Dans des études réalisées à large échelle en Australie (Edgar *et al.*, 1999 ; Pease, 1999 ; Edgar *et al.*, 2000), en Afrique du Sud (Harrison & Whitfield, 2006b) ou aux Etats-Unis (Monaco *et al.*, 1992), une grande variété de systèmes ont été pris en compte et ont pu être classés selon leur biogéographie, leur nature (p. ex. baie, lagons, fjords, estuaires) et la périodicité de leur fermeture avec l'environnement marin (jamais ou saisonnièrement). Dans ces cas là, les contrastes entre les systèmes sont très importants et la réalisation d'une typologie *a priori* a tout son sens. Cette typologie physique des estuaires sert directement de base pour le développement de bioindicateurs (Gibson *et al.*, 2000 ; Harrison & Whitfield, 2006a) ou alors, elle est d'abord validée par des données faunistiques (Edgar *et al.*, 2000).

En comparaison des systèmes décrits dans les études mentionnées ci-dessus, les estuaires que j'ai étudiés ne présentent pas de contrastes aussi importants. En particulier, ce sont tous des estuaires tidaux. Toutefois, ces estuaires n'appartiennent pas tous à la même zone biogéographique. Mes résultats du chapitre 3 et du chapitre 4 montrent en effet une structuration spatiale des assemblages de poissons liée notamment à la largeur du plateau continental. Les estuaires débouchant sur un plateau continental très étroit, au Portugal et au Pays Basque Espagnol, ont des assemblages de poissons dominés par les résidents estuariens. À l'inverse, les estuaires ayant un très large plateau, c.-à-d. ceux associés à la Manche-Est, présentent une ichtyofaune particulièrement dense, dominée par les espèces migratrices marines et catadromes. L'effet de la largeur du plateau continental traduit ainsi une structuration biogéographique de l'ichtyofaune. Ce résultat confirme donc qu'il est

important de considérer cette variabilité biogéographique comme il a été fait avec un facteur appelé 'écorégion' dans les analyses de Courrat *et al.*, 2009 et Delpech *et al.*, 2010. Néanmoins, les indicateurs pourraient éventuellement être plus précis s'ils étaient différemment développés selon la zone géographique (typologie *a priori*) : les métriques sélectionnées pourraient être différentes ou au moins différemment calibrées.

En revanche, en ce qui concerne les autres facteurs abiotiques, les différences entre estuaires sont moins contrastées. Les analyses factorielles et les classifications réalisées sur les caractéristiques abiotiques de ces estuaires mettent certes en évidence des groupes d'estuaires, mais elles soulignent surtout des gradients abiotiques continus liés en particulier à la taille, au marnage et à la profondeur (*cf.* § 3.3. et § 4.2.). La variabilité associée à ces gradients peut être appréhendée en les intégrant en tant que variables continues dans les GLM. En adoptant cette technique, la typologie abiotique n'est plus considérée en amont ('*a priori*') de la construction de l'indicateur mais fait partie intégrante du modèle.

La démarche pourrait ainsi inclure (1) une première typologie *a priori* à large échelle pour les variables les plus contrastées et notamment la zone biogéographique et ensuite (2) une prise en compte des gradients plus continus dans les GLM (typologie 'intégrée'). Dans ce contexte, mes résultats confirment la pertinence d'une appréhension multiscalaire des relations entre environnement et ichtyofaune et la complémentarité de ces deux échelles.

Pour aller encore plus loin, les indicateurs pourraient être confectionnés à l'échelle de la classe de salinité, en sélectionnant différentes métriques par zone haline comme l'ont proposé Breine *et al.* (2010). Les résultats du chapitre 4 montrent en effet une nette structuration des assemblages de poissons en fonction de la salinité, à la fois en termes de nombre d'espèces et de densité. De plus, l'effet taille des systèmes observé sur l'indice de richesse spécifique dans les chapitres 3 et 4 renvoie également à un effet du gradient de salinité (*cf.* § 3.3. et 6.1.2.). Par conséquent, il est sans doute intéressant de raisonner à l'échelle de la zone haline pour évaluer la qualité d'un estuaire (ex : Delpech *et al.*, 2010) ou même construire les indicateurs (Breine *et al*., 2010).

❑ *Vers de nouvelles métriques basées sur la richesse spécifique*

Dans l'indicateur multi-métrique final de Delpech *et al.* (2010), aucune métrique relative à un nombre d'espèces n'est retenue, bien que certaines aient répondu significativement à l'indice de pressions anthropiques. Ces dernières ne sont pas conservées car jugées non suffisamment discriminantes : les intervalles de confiance entre les différents

niveaux de pressions n'étaient pas suffisamment distincts. Il convient de noter que ces métriques en nombre d'espèces sont modélisées à l'échelle du trait, sans prendre en compte l'effort d'échantillonnage, c'est-à-dire au moins la surface échantillonnée. A cet égard il serait sans doute intéressant de tester l'indice que j'ai utilisé, c'est-à-dire le ratio entre le nombre d'espèces et la surface échantillonnée log-transformée (*cf.* § 3.3.2. et § 3.3.). De nouvelles métriques basées sur le nombre d'espèces pourraient alors être éventuellement intégrées dans l'indicateur final par cette méthode.

Pour obtenir une métrique basée sur la richesse spécifique, d'autres pistes de travail concernent l'échelle de la modélisation. Certains auteurs (Courrat *et al.*, 2009 ; Delpech *et al.*, 2010) préfèrent travailler à l'échelle du prélèvement, ce qui s'apparente davantage à une étude de fréquence d'occurrence qu'à une évaluation de richesse spécifique totale. De ce point de vue, ceci est pertinent car la hausse modérée d'une pression anthropique a peu de chance de faire disparaitre complètement une espèce et donc d'affecter la richesse spécifique totale. Par contre, cette hausse modérée de pression anthropique affectera plus vraisemblablement les probabilités d'occurrence. Au contraire, dans ce travail, j'ai privilégié l'agrégation des données à l'échelle du système (*cf.* § 3.3.) ou de la classe de salinité (*cf.* § 4.2. et annexe E) afin de limiter les biais liés à la pseudo-réplication (Hurlbert, 1984). En effet, le fait d'associer tous les prélèvements d'un site à la même valeur d'un descripteur (p. ex. abiotique) crée de la pseudo-réplication. Cela signifie que la valeur d'un descripteur associée à un site où les prélèvements sont les plus nombreux aura plus de poids dans le modèle qu'une valeur associée à un site où les prélèvements sont beaucoup moins importants. D'autre part, cette agrégation des données à l'échelle de l'estuaire ou de la zone haline permet de standardiser la richesse spécifique totale par l'effort d'échantillonnage, c.-à-d. la surface échantillonnée totale par classe de salinité. Par conséquent, de nouvelles métriques basées sur la richesse spécifique pourraient être retenues en travaillant à l'échelle de la classe de salinité.

- ***Vers une description plus précise de la diversité fonctionnelle***

S'agissant de l'analyse fonctionnelle, l'approche que j'ai conduite montre que les groupes fonctionnels d'utilisation écologique des estuaires et du régime trophique préférentiel sont fortement corrélés. Par conséquent, le choix des métriques basées sur ces deux groupes fonctionnels serait plus restreint puisque certaines sont redondantes.

La classification des espèces entre différentes modalités fonctionnelles présente l'avantage de réduire la complexité du système, en identifiant des espèces qui ont des rôles similaires et qui sont, de ce fait, considérées redondantes. Néanmoins, deux espèces ne peuvent pas, par définition, être complètement similaires et la classification discrète des

espèces entraîne une grande perte d'informations (Petchey *et al.*, 2004). En particulier, les espèces de poissons sont attribuées à un régime trophique dit préférentiel alors que la plupart ont tendance à avoir un comportement opportuniste ou variable selon la taille, le stade ontogénique ou la saison (Pasquaud *et al.*, 2010). De plus, deux espèces qui sont fonctionnellement équivalentes *per capita*[1] n'ont pas forcément les mêmes dynamiques démographiques et ne sont donc pas systématiquement équivalentes au niveau de la population (Rosenfeld, 2002). De même, les espèces fonctionnellement équivalentes peuvent avoir des optimums environnementaux différents et par conséquent, dans ces cas là, ces espèces devraient être plutôt qualifiées de 'complémentaires' plutôt que de 'redondantes' (Rosenfeld, 2002).

De ce point de vue, une perspective pour caractériser la diversité fonctionnelle des assemblages de poissons serait d'utiliser des mesures d'attributs fonctionnels telles que les traits éco-morphologiques (p. ex. la longueur totale du corps, l'ouverture de la bouche, le diamètre de l'œil), les processus écologiques (taux de prédation), la démographie (âge et taille à maturité, période de reproduction, taux de naissance et de mortalité) et les tolérances environnementales (optimums de température et d'oxygène, Rosenfeld, 2002; Mouillot *et al.*, 2005). Sur le même principe que la niche écologique d'Hutchinson (1957), la niche fonctionnelle d'une espèce serait alors représentée par un hypervolume à n dimensions où les axes ne correspondent plus à des gradients environnementaux mais à des attributs fonctionnels (Rosenfeld, 2002). En comparant la largeur et le chevauchement des niches fonctionnelles entre les espèces d'un même peuplement, le degré de redondance entre les espèces et la diversité fonctionnelle du peuplement pourraient être plus finement mesurés (Rosenfeld, 2002).

En outre, l'utilisation de traits fonctionnels pour caractériser les assemblages de poissons offre dans certains cas la possibilité d'utiliser des techniques statistiques différentes telles que la méthode du quatrième coin (Legendre *et al.*, 1997), qui permet d'identifier des relations entre l'environnement et certains traits des assemblages de poissons (Brind'Amour *et al.*, soumis).

❑ *Réflexions sur les indices de pressions anthropiques*

- ***Echelle des indices de pressions anthropiques***

Pour avoir plus de pertinence, l'évaluation globale de pressions anthropiques subies par un estuaire devrait être fondée sur une combinaison d'indices reflétant diverses pressions anthropiques (Aubry & Elliott, 2006). Mais, de même que les assemblages de poissons sont structurés le long des gradients de salinité, certaines pressions anthropiques

[1] Par individu.

varient dans l'espace. Des différences de niveaux de dégradation peuvent être ainsi mises en évidence à l'intérieur d'un même estuaire. Dans un grand estuaire, les zones polyhalines et mésohalines en aval, souvent associées à un relief plat, sont généralement les plus impactées par la poldérisation, le dragage, les activités portuaires et industrielles par rapport aux parties en amont, plus étroites et souvent plus escarpées. Par conséquent, comme Breine *et al.* (2010), il pourrait être judicieux d'évaluer certaines pressions anthropiques sur les masses d'eau par habitat ou du moins par zone haline.

- ***Interactions entre variables abiotiques et pressions anthropiques***

La description des estuaires par des facteurs abiotiques a pour but d'identifier une typologie des estuaires liée aux contraintes 'naturelles', par opposition aux contraintes d'origine anthropique. Cependant, certaines caractéristiques abiotiques intègrent déjà certains effets des activités humaines. Par exemple, le débit fluvial peut être contrôlé par un ou plusieurs barrages, lorsqu'ils sont présents, et diminué par le pompage d'eau nécessaire aux activités industrielles, agricoles ou domestiques ; le pourcentage en zones intertidales peut être vu comme un proxy de l'endiguement et de la poldérisation ; la profondeur à l'embouchure peut être déterminée par les activités de dragage. Néanmoins, à la large échelle spatiale de mon étude, il reste raisonnable de postuler que les différences observées entre les estuaires sont majoritairement expliquées par des effets abiotiques. Par exemple, on dira prosaïquement que, malgré la présence d'un barrage, le débit fluvial d'un grand estuaire reste, en effet, beaucoup plus important que celui d'un petit estuaire. Un estuaire soumis à un faible marnage a moins de zones intertidales qu'un estuaire soumis à un marnage élevé. Ce n'est qu'une fois les différences abiotiques entre les estuaires prises en compte qu'il est possible d'observer des nuances dans l'ichtyofaune qui pourraient être dues en partie à des pressions anthropiques.

- ***Recherche d'indice de pressions anthropiques à l'échelle européenne***

Dans le but de tester dans mes modèles la variabilité entre les estuaires éventuellement due aux effets de pressions anthropiques, j'ai effectué une première recherche d'indices de pressions anthropiques qui soient accessibles pour l'ensemble des estuaires étudiés. Il convient cependant de préciser que l'objectif n'est pas de chercher à confectionner un indicateur poisson à l'échelle de l'Europe, car cette échelle paraît en effet bien trop large pour évaluer de manière pertinente les eaux estuariennes à l'aide d'un indicateur unique (*cf.* § 6.2.2.2).

Plusieurs sources de données européennes et internationales existent, à partir desquelles des indices de pressions anthropiques pourraient être construits (Tableau 18). Toutefois, les données relatives à la qualité des eaux, comme les concentrations en

dioxygène dissous, en phosphates, en nitrates et en contaminants chimiques, qui permettraient de quantifier directement certaines pressions anthropiques, ne sont pas disponibles pour l'ensemble de ma zone d'étude. De plus, les quelques autres indices trouvés se sont avérés en général peu probants. Par exemple, sachant que les zones à proximité des estuaires sont généralement très artificialisées, on peut s'interroger sur le fait que les indices de densité de la population humaine et de zones artificialisées à l'échelle du bassin versant (Tableau 18) pourraient tendre à décrire, à large échelle, davantage un effet taille du système plutôt qu'un effet de pressions. En effet, le tout petit bassin versant basque espagnol d'Urumea (275 km²) est associé à une densité humaine moyenne (240 hab.km^{-2}) et à un pourcentage en zones artificialisées (13 %) plus élevés que pour le très grand bassin versant français de la Seine (76 500 km² et, respectivement, 210 hab.km^{-2} et 8 % de zones artificialisées), qui héberge pourtant de grandes métropoles dont Paris, Rouen et Le Havre.

Finalement, mon travail sur les indices de pressions à large échelle n'a pas pu être finalisé principalement faute de temps pour compléter les données nécessaires mais il pourrait néanmoins être approfondi. D'autres indices de pression semblent plus prometteurs, par exemple, comme le proposent Lamontagne & Baribeau (1992) : le rapport des populations humaines sur le débit. Des indices de pression plus directs, liés par exemple aux activités halieutiques ou portuaires, au dragage et à l'endiguement, qui existent souvent aux échelles nationales, pourraient également être développés à l'échelle de l'Europe.

Tableau 18 : Exemple de bases de données à partir desquelles des indices de pressions anthropiques pourraient être développés à l'échelle européenne

Base de données	Type de données	Zone renseignée	Indices de pressions anthropiques dérivés
ELRED 2.08 (European Lakes, Dams and Reservoirs Database, www.eea.europa.eu, Crouzet, 2007)	Localisation d'environ 7000 barrages de plus de 15 m	23 pays de l'Union Européenne	Pourcentage de la rivière sans barrage calculé à partir de la distance de la mer au premier barrage rencontré et de la longueur totale du cours d'eau principal
Google Earth	Localisation en suivant les cours d'eau des petites retenues hydrauliques et des écluses	Ensemble des cours d'eau à l'exception des sections cachées par la forêt	Pourcentage de la rivière sans aucun obstacle calculé à partir de la distance de la mer au premier obstacle rencontré et de la longueur totale du cours d'eau principal
CORINE Land Cover (CLC, www.eea.europa.eu, www.ifen.fr)	Occupation biophysique des sols, réalisée à partir d'images satellites	38 états européens et bande côtière du Maroc et de la Tunisie	Pourcentage en zones artificialisées et en zones agricoles du bassin versant ou du pourtour de l'estuaire
SEDAC (Socioeconomic Data and Applications Center, Center for International Earth Science Information Network (CIESIN) & Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), 2005)	Grille de densités de la population humaine d'une résolution de 2,5'	Ensemble des continents	Densité moyenne de la population humaine sur le bassin versant ou sur le pourtour de l'estuaire
Waterbase - TCM (Transitional, Coastal and Marine waters) : determinands, version 5 (www.eea.europa.eu)	Flux et concentrations en nutriments, en dioxygène, en matières organiques et en substances hasardeuses	Stations dans des zones de transition belges, allemandes, hollandaises, françaises, danoises, britanniques. Incomplet	Concentrations en nutriments, en dioxygène et en contaminants organiques ou métalliques

6.2.3.3. Synthèse des implications opérationnelles

Mon étude conduit à plusieurs réflexions concernant la méthodologie de développement des indicateurs poissons multi-métriques. En se plaçant à une large échelle, ma thèse établit deux principales structurations dans les assemblages de poissons estuariens : une structuration biogéographique suivant la largeur du plateau continental et une structuration intra-estuaire le long du gradient de salinité. La structuration biogéographique montre que l'ichtyofaune varie dans l'espace et confirme ainsi que la construction d'un indicateur par zone géographique, dans le cas de la DCE, par zone nationale ou encore régionale, semble la méthode la plus appropriée afin de sélectionner une combinaison de métriques la plus représentative du milieu. Par ailleurs, étant donné la structuration de l'ichtyofaune et de nombreuses pressions anthropiques le long du gradient de salinité, le raisonnement par zone haline pourrait être pertinent pour sélectionner les métriques, les indices de pressions anthropiques et déterminer les valeurs seuils de référence. Cette échelle, plus fine comparée à celle de l'estuaire, pourrait permettre de détecter plus facilement les signaux de dégradation de l'écosystème. Toutefois, ce type d'approche n'est pas forcément envisageable dans une approche opérationnelle telle que la DCE qui cherche à utiliser un standard applicable à toutes les situations et dont le texte réglementaire très normatif est très contraignant pour les états membres. Ces questions d'échelle de travail à la fois spatiale et temporelle constituent en tout cas une perspective pour les développements d'indicateurs poissons.

6.3. Pour conclure…

Ce travail à large échelle débouche d'abord sur la construction d'une importante base de données (*EurEFish 1.0*) spécialement confectionnée pour explorer les relations entre l'environnement abiotique et la structure de l'ichtyofaune estuarienne de l'Europe Occidentale. A l'aide d'une procédure de standardisation rigoureuse et de l'utilisation de méthodes statistiques appropriées (analyses multivariées, classifications, modèles linéaires généralisés), des structurations de l'ichtyofaune liées à l'environnement sont établies à différentes échelles. Replacés dans le cadre théorique des filtres environnementaux, ces résultats mettent en exergue l'aspect multiscalaire des processus impliqués dans la détermination de la diversité beta et de la densité totale des assemblages de poissons. De plus, à travers ces résultats, transparaît la complexité des interactions entre les différentes composantes de l'écosystème estuarien et des effets additifs, croisés ou non-indépendants qui en résultent. Dans le contexte de changement global et de forte anthropisation des écosystèmes, la prédiction de l'état de fonctionnement des estuaires, en particulier de leur ichtyofaune, reste un défi tant méthodologique qu'écologique. L'importance des processus à large échelle mis en évidence dans ce travail couplée avec une meilleure connaissance des processus proximaux offre une nouvelle perspective pour mieux appréhender la variabilité des communautés faunistiques, et ainsi mieux détecter les signaux de dégradation du milieu.

ANNEXES

Grand chalut à perche sur l'Esturial, estuaire de la Gironde ©Julien Dublon

Annexe A – La classification taxinomique des espèces de poissons

En milieu estuarien, des représentants de chacun des grands groupes phylogénétiques des poissons peuvent être rencontrés. Les poissons sont en effet dit paraphylétiques, c'est-à-dire qu'ils ne font pas partie d'un groupe phylogénétique homogène ; comme le montre la figure A1, les tétrapodes, qui ne sont pas des poissons, partagent le même ancêtre que les poissons. A l'exception des Myxinoïdés qui ne possèdent pas de vertèbres, l'ensemble des poissons font partie de l'embranchement des Vertébrés. Contrairement aux espèces appartenant au sous-embranchement des Gnathostomes, les espèces de lamproies ne possèdent pas de mâchoires et ont une bouche en ventouse. Elles sont dites Agnathes ou Petromyzontiformes. La super classe des Chondrichthyens regroupent l'ensemble des poissons cartilagineux que sont les requins et les raies. La super classe des Ostéichthyens réunit tous les poissons osseux qui constituent la grande majorité des poissons.

Fig. 29 : La place des poissons dans le règne animal : les grands groupes généalogiques (Helfman *et al.*, 1997).

Annexe B – La théorie neutre et ses controverses

Les théories fondées sur le concept de niche d'Hutchinson (1957) comme les règles d'assemblage prédisent que la composition des communautés résulte des différences entre les espèces dans leurs réponses adaptatives aux gradients environnementaux (Gilbert & Lechowicz, 2004). Ces théories impliquent des processus déterministes d'exclusion compétitive qui conduisent à un nombre limité et statique d'espèces qui interagissent selon des règles fixes pour des ressources limitées. La théorie de la biogéographie insulaire de Macarthur and Wilson (1963) introduit une vision plus large selon laquelle les communautés constituent des assemblages ouverts, en perpétuel changement et renouvellement (*turnover*) d'espèces, résultant à la fois de processus à long terme, comme la colonisation ou la spéciation, et de phénomènes aléatoires, telle que la dispersion (Hubbell, 2001). Cette théorie de métapopulations décrit en particulier le nombre d'espèces sur une île comme un équilibre dynamique qui dépend de la taille de l'île, des taux d'immigration et d'extinction sur l'île, de la distance à la zone source et de la taille de cette dernière. La théorie neutre unitaire de Hubbell (2001) s'inspire de cette théorie, en se plaçant à l'échelle d'une méta-communauté et en prenant en compte les migrations entre communautés locales. Elle la modifie toutefois en y incluant le processus de spéciation. Son modèle tente ainsi de faire le lien entre les processus écologiques et les processus d'évolution pour fournir une explication aussi complète que possible de la distribution des espèces (Holyoak *et al.*, 2006). Hubbell (2001) part en effet du principe que les communautés écologiques, c.-à-d. selon lui, des groupes d'espèces de même niveau trophique, sont entièrement structurées par la dérive écologique, les fluctuations démographiques stochastiques, ainsi que par la spéciation aléatoire et par la dispersion localisée aléatoire. Par dispersion localisée, Hubbell entend que chaque espèce a une distance de dispersion limitée, ce qui explique les changements dans la composition des communautés dans l'espace. Son modèle est « neutre » au sens où tous les individus, quelle que soit l'espèce, sont considérés comme ayant les mêmes capacités de survie, de reproduction et de dispersion quelles que soient les conditions environnementales et quelle que soit l'échelle spatio-temporelle. Hubbell (2001) qualifie ce postulat « d'équivalence écologique » : tous les organismes sont affectés strictement de la même manière par les règles d'interactions écologiques définies. Dans ce modèle, plusieurs autres postulats sont admis (McGill *et al.*, 2006) :

- les méta-communautés sont considérées indépendantes des communautés locales, puisque suffisamment grandes avec des changements se produisant assez lentement pour être estimés n'avoir aucune répercussion sur les communautés locales ;

- le nombre d'individus dans une communauté locale et la taille de la méta-communauté restent constants au cours du temps ;
- la compétition s'exerçant entre individus équivalents, les abondances d'une espèce affectent celles des autres espèces.

La théorie neutre de Hubbell (2001) présente ainsi l'originalité d'unifier deux échelles spatio-temporelles. La première prend en compte les dynamiques relativement rapides des communautés locales, tandis que la seconde considère les dynamiques beaucoup plus lentes des méta-communautés à macro-échelle. Au final, cette théorie vise à prédire l'évolution et le maintien du nombre d'espèces et de leurs abondances relatives dans un contexte biogéographique.

Il existe une dizaine d'autres modèles neutres que le modèle de Hubbell (2001) qui présentent des variantes quant à leurs postulats de base (McGill *et al.*, 2006). Ces modèles neutres sont censés prédire les modèles écologiques les plus classiques tels que celui de la distribution en abondance des espèces ou celui de la relation aire-espèces (Chave & Leigh, 2002 ; Holyoak & Loreau, 2006 ; Holyoak *et al.*, 2006). Néanmoins, McGill *et al.* (2006) montrent que la majorité des tests empiriques de la théorie neutre publiés rejettent en masse la plupart des prédictions de la théorie neutre.

Bien que ces chercheurs considèrent toujours la théorie neutre particulièrement 'élégante', ils remettent en cause certaines des hypothèses de départ. Par exemple, concernant la théorie de Hubbell (2001), il apparaît peu pertinent du point de vue biologique de considérer qu'une méta-communauté soit à la fois suffisamment grande pour ne pas influencer les communautés locales et suffisamment petite pour que tous les individus de la méta-communauté aient la même probabilité de migrer dans une communauté locale.

De plus en plus, les théories de coexistence par différentiation de niches et les théories neutres sont reconnues complémentaires et non contradictoires (Chave, 2004 ; Holyoak & Loreau, 2006). Néanmoins, ces deux types de théories sont difficiles à distinguer dans les systèmes naturels car un changement dans les conditions environnementales est souvent associé à un changement dans la distance géographique (Gilbert & Lechowicz, 2004). Si l'adaptation aux conditions environnementales hétérogènes a une importance, alors la neutralité entre individus n'a plus lieu d'être ; la croissance, la survie et la reproduction dans un endroit donné ne sont plus équivalentes entre les individus, et l'abondance entre sites est déterminée par la fréquence des conditions environnementales sous-jacentes et non plus par la dérive écologique. À de très larges échelles spatiales, compte tenu de la grande variété d'habitats pris en compte (p. ex. toundra *versus* tropiques) et aux plus petites échelles (sites pour un seul organisme), l'adaptation aux variations de l'environnement apparaît importante et soutient plus les théories fondées sur le concept de niche (Gilbert & Lechowicz, 2004 ; McGill *et al.*, 2006). En revanche, aux échelles

intermédiaires, la neutralité peut exister, et dans ce cas, distinguer les effets des processus « niche » *versus* « neutres » paraît difficilement concevable. En se basant sur l'approche de génétique des populations, McGill *et al.* (2006) suggèrent que la théorie neutre ne devrait être appliquée qu'aux échelles spatiales (si elles existent) où les effets de l'hétérogénéité environnementale est négligeable, c'est-à-dire quand la taille *N* des communautés est suffisamment petite pour que la dérive soit dominante : $4Ns << 1$ (où *s* est la force de sélection naturelle ou la variation d'adaptation à l'hétérogénéité de l'environnement). Reste que Gilbert & Lechowicz (2004) montrent que la théorie neutre explique une très petite part de variance dans la distribution d'arbres tempérés par rapport à une théorie basée sur la niche. Néanmoins, même si la théorie neutre se révèle n'expliquer qu'une faible part de variance dans la distribution des organismes, elle reste une très bonne hypothèse « nulle » pour une grande variété de questions (McGill *et al.*, 2006).

Annexe C – Les outils statistiques utilisés

Le principe des outils statistiques utilisés tout au long du manuscrit sont ici décrits : les analyses factorielles, la classification ascendante hiérarchique et les modèles linéaires généralisés. Ces outils sont notamment employés dans l'approche méthodologique, qui vise à déterminer les meilleurs descripteurs abiotiques expliquant les variations associées aux attributs des assemblages de poisson estuariens (*cf.* § 3.3, § 4.2. et annexe E). Cette approche se décompose en deux étapes principales :

1°) l'utilisation d'analyses factorielles et de classification, qui permettent de sélectionner les descripteurs les plus discriminants et donc de limiter le nombre de ceux à tester ensuite dans les modèles ;

2°) l'identification de la meilleure combinaison des descripteurs explicatifs à l'aide de modèles linéaires généralisés.

Est également décrite la technique choisie pour comparer les estuaires du point de vue de leurs caractéristiques spécifiques (*cf.* § 3.1.2.) ou fonctionnelles (*cf.* § 4.2. et annexe E). Cette analyse de similarité dérive des analyses factorielles et de classification.

❑ Les analyses factorielles

Les analyses factorielles ou d'ordination permettent de résumer graphiquement la structure d'un ou plusieurs tableaux rectangulaires de données *X*, qui décrivent *n* individus (lignes) par *p* variables (colonnes) qualitatives et/ou quantitatives. Nous ne nous intéressons ici qu'aux méthodes décrivant un unique tableau de données. Ce tableau peut être représenté graphiquement à la fois à travers ses lignes, avec la projection des *n* individus dans l'espace vectoriel à *p* dimensions (R^p, où chaque dimension représente une variable), et à travers ses colonnes, avec la projection des *p* variables dans l'espace vectoriel à *n* dimensions (R^n). Ainsi, il est possible d'étudier la ressemblance entre les individus (lignes de du tableau) et, séparément, d'analyser la liaison entre les variables (colonnes). En utilisant les relations de dualité[1] (Escoufier, 1987) qui relient le nuage des individus et le nuage des variables, les analyses factorielles cherchent à associer l'étude des individus et l'étude des variables d'un même tableau (Escofier & Pagès, 1990). L'analyse factorielle d'un nuage consiste à mettre en évidence une suite de directions telles que l'inertie de la projection du nuage sur ces directions est maximale. En identifiant ces nouveaux axes, on est en mesure

[1] Relations entre l'étude des lignes et des colonnes d'un même tableau (Escofier et Pagès, 1990).

d'expliquer une part importante de la variabilité des données ; les analyses factorielles permettent ainsi de synthétiser l'information contenue dans les données.

Dans la pratique, selon la méthode d'analyse choisie, le tableau *X* est dans un premier temps transformée en un tableau *Y* (Fig. 30). Par exemple, dans le cas d'une analyse en composantes principales (ACP) centrée, les variables subissent un centrage (soustraction de la moyenne $\bar{x}_j$ par colonne). À partir du tableau *Y*, une matrice de distance *A* est ensuite construite. D'un point de vue matricielle, la matrice *A* est calculée par un produit scalaire à partir du triplet statistique (Y, D_p, D_n), où D_p et D_n sont respectivement les matrices diagonales des poids des colonnes et des poids des lignes (Fig. 30). Le poids attribué à chaque ligne et à chaque colonne est également caractéristique de la méthode d'analyse choisie. La diagonalisation de la matrice *A* fournit des valeurs propres correspondant aux axes factoriels, appelées composantes principales. Ces composantes, aussi nombreuses qu'il y a de variables, définissent des bases orthonormées à l'origine des plans factoriels. Les individus peuvent ensuite être projetés sur les axes principaux, permettant ainsi d'identifier une structure dans les données (Fig. 30). On peut également calculer la corrélation de chacune des variables avec chacun des axes principaux, ce qui facilite l'interprétation des structures identifiées sur les individus. L'information écologique contenue dans les plans factoriels est hiérarchisée, la part de variabilité expliquée (ou part d'inertie) associée à chaque axe décroissant du premier au dernier. Cette décroissance de part d'inertie se visualise sur l'éboulis des valeurs propres, à partir duquel le nombre d'axes étudiés, ceux expliquant l'essentiel de la variabilité des données, est sélectionné. En général, l'ensemble des axes sélectionnés doit représenter 80% de l'inertie totale (Zuur *et al.*, 2007). Les connaissances écologiques restent cependant indispensables à l'interprétation graphique des résultats.

L'analyse en composantes principales (ACP) est une méthode dite dissymétrique : les *p* variables sont considérées comme des prédicteurs des variations observées entre les *n* individus. Dans le cadre de mon approche méthodologique, je réalise une ACP qui est la méthode d'analyse factorielle préconisée pour analyser un tableau de données *X* décrivant *n* estuaires par *p* variables abiotiques quantitatives. Mes variables étant exprimées en différentes unités, ce tableau *X* est transformée en un tableau *Y* où les données sont centrées et réduites (division par l'écart-type σ par colonne, Fig. 30). Par suite, l'ACP effectuée sur ce jeu de données est dite normée (ACPn).

Du fait de la réduction, toutes les variables, représentées par des vecteurs, sont équidistantes de l'origine et donc situées sur une hypersphère de rayon 1. Le centre de

gravité du nuage des individus, représentés par des points, correspond à l'origine des axes directionnels des variables. Le même poids est attribué à chaque individu (1/n) et à chaque colonne (1), ce qui conduit à conserver la distance euclidienne et à obtenir une matrice de distance *A* qui équivaut à la matrice des corrélations entre les variables (Fig. 30). Sur un plan factoriel, les vecteurs-variables sont projetées dans un cercle dit de corrélation. Plus la norme du vecteur d'une variable se rapproche de 1, mieux il est représenté dans le plan factoriel correspondant et plus il participe à la construction de l'axe principal avec lequel il est corrélé.

Contrairement à une analyse des correspondances (AFC), l'ACP normée permet ainsi d'étudier de manière quantitative les corrélations linéaires entre des variables hétérogènes. De plus, en analysant la relation entre les variables et les différents axes factoriels, il est possible de réduire le nombre de variables en ne sélectionnant que les plus représentatives de l'inertie totale du jeu de données.

L'interprétation d'un plan factoriel se fait en général simultanément à partir des projections des individus et des projections des variables. Ainsi, le nuage de points des individus et le cercle de corrélations des variables, associés au même plan, sont souvent superposés (Escofier & Pagès, 1990).

Fig. 30 : Schéma représentant le déroulement général d'une analyse en composantes principales normée (ACPn).

❑ La classification ascendante hiérarchique (CAH)

La classification ascendante hiérarchique permet de classer hiérarchiquement un ensemble d'individus n_i, ici les estuaires, selon la ressemblance de leurs caractéristiques, ici abiotiques. Dans le cadre de mon approche, les caractéristiques utilisées correspondent aux coordonnées factorielles des estuaires sur les premiers axes de l'analyse factorielle précédemment réalisée, ce qui permet de ne retenir que la part de variabilité la plus importante. Une matrice de distance est construite à partir d'un indice pour calculer la dissimilarité ou la distance entre deux individus. Dans le cas ci-présent, nous avons utilisé la distance euclidienne. À partir de cette matrice et d'une méthode d'agrégation choisie, les individus puis les groupes d'individus les plus similaires sont regroupés successivement jusqu'à aboutir à une seule classe composée de tous les individus. Cette classification est souvent représentée sous la forme d'un dendrogramme (Fig. 31). Le critère d'agrégation ici utilisé est le critère de Ward qui est le plus classiquement utilisé pour une CAH après une ACP. Ce critère cherche à minimiser l'inertie intra-classes (ce qui revient à maximiser l'inertie interclasse). Le nombre de classes retenues est déterminé subjectivement à partir du saut de distance entre les intra-classes et les interclasses. Ces classes peuvent ensuite être reportées sur les plans factoriels issus de l'analyse précédente.

Fig. 31 : Schéma représentant les étapes d'une classification hiérarchique ascendante à partir des coordonnées factorielles issues d'une analyse factorielle.

❑ Analyse de similarité entre assemblages de poissons

Afin d'observer les similarités entre estuaires du point de vue de leur composition en espèces (*cf.* § 3.1.2.) ou en groupes fonctionnels (*cf.* § 4.2. et annexe E), des classifications des estuaires sont réalisées à partir de l'indice de Bray-Curtis I_{BC} (Faith et al., 1987). Cet indice permet de calculer la dissimilarité écologique entre chaque paire d'estuaires selon des caractéristiques quantitatives : la fréquence des espèces en présence (*cf.* § 3.1.2.) ou le nombre d'espèces ou la densité par groupes fonctionnels en présence (*cf.* § 4.2. et annexe E). L'indice de Bray-Curtis peut prendre des valeurs entre 0 et 1. Plus deux sites ont des compositions faunistiques qui se ressemblent, plus l'indice se rapproche de 0. Contrairement aux indices de distance tels que la distance euclidienne, l'indice de Bray-Curtis considère la double absence d'une espèce (ou d'un groupe fonctionnel) entre deux sites comparés comme un critère de dissimilarité (Tableau 19). De plus, la dissimilarité entre deux sites est standardisée par l'effectif total cumulé des espèces (ou groupes fonctionnels) comparées. Par conséquent, cette pondération par les effectifs totaux induit que la dissimilarité entre deux sites sera d'autant plus forte que les effectifs totaux de ces deux sites seront faibles.

Tableau 19 : Comparatif entre la distance euclidienne et l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis.

	Distance euclidienne	Indice de Bray-Curtis
Formule	$D_{a,b}=\sqrt{\sum_{J=1}^{p}(x_{aj}-x_{bj})^2}$	$I_{a,b}=\frac{\sum_{J=1}^{p}\lvert x_{aj}-x_{bj}\rvert}{\sum_{J=1}^{p}x_{aj}+\sum_{J=1}^{p}x_{bj}}$
La double absence est un critère de proximité	oui	non
Pondération	Aucune	Par les effectifs totaux

À partir de la matrice de l'indice de Bray-Curtis, un dendrogramme est construit de la même manière que décrite dans la section précédente. Cependant le dendrogramme obtenu peut être difficile à analyser compte tenu du nombre élevé d'estuaires considérés (*cf.* chapitre 3, Fig. 1.), d'où l'intérêt de reporter les classes identifiées sur un plan à deux dimensions d'une analyse factorielle tel que précédemment exposé. Or, l'indice de Bray-Curtis est une semi-métrique, c'est-à-dire que, contrairement à la distance euclidienne, elle ne respecte pas l'axiome de l'inégalité triangulaire ($dist_{a,b} \leq dist_{a,i} + dist_{i,b}$). Par conséquent, cet indice n'est en principe pas adapté aux analyses factorielles, car il engendre des valeurs propres négatives. Pour remédier à ce problème, il existe une solution : il s'agit en effet d'appliquer une transformation racine carré à la matrice de Bray-Curtis (Legendre & Andersson, 1999). À partir de cette matrice transformée, une analyse en coordonnées

principales (ACoP) est alors effectuée et les groupes d'estuaires définis à partir du dendrogramme peuvent ensuite être projetés sur les premiers axes factoriels.

❑ Les modèles linéaires généralisés

- ***Le principe***

Les modèles linéaires généralisés (*generalised linear models*, GLMs) permettent d'établir une relation entre une variable dépendante à expliquer, dite réponse *W*, mesurée sur *n* individus, à une ou plusieurs autres variables indépendantes dites explicatives *Z,* mesurées sur les mêmes individus. Le meilleur modèle est celui qui, à partir des variables explicatives, prédit des réponses W^{pred} s'approchant le plus possible des réponses réellement mesurées W^{obs}. L'écart entre réponses prédites et réponses observées est mesurée par la vraisemblance, qui revient à mesurer la probabilité, ou densité de probabilité, d'avoir obtenu les réponses observées sachant un modèle donné.

Dans le cas particulier des modèles linéaires (LMs), la réponse prédite obtenue, correspondant à l'espérance *E* de la réponse observée, est une fonction linéaire directe des variables explicatives:

$$W_i^{pred} = E(W^{obs}) = \Sigma\, Z_{i,j}^{obs} \cdot \theta_j$$

Où $\Sigma\, Z_{i,j}^{obs} \cdot \theta_j$ correspond au prédicteur linéaire et θ correspond aux valeurs des coefficients de régressions inconnus qui sont à estimer. La réponse observée est supposée composée d'observations quantitatives indépendantes, normalement distribuées autour de la réponse prédite avec une variance σ^2 identique (homoscédasticité). Dans le cas des LMs, la vraisemblance est maximisée par l'utilisation d'un estimateur des moindres carrés qui permet d'estimer les paramètres θ en minimisant au mieux la distance entre la réponse observée et la réponse prédite et à obtenir le meilleur ajustement possible.

Les GLMs permettent de généraliser les modèles linéaires à toute distribution appartenant à la famille des distributions exponentielles, qui incluent notamment les lois normale, binomiale et de Poisson. De plus, contrairement aux LMs, le prédicteur linéaire n'est plus nécessairement directement égal à la valeur prédite, mais à une fonction dite *fonction lien g* telle que :

$$g(E(W^{obs})) = \Sigma\, Z_{i,j}^{obs} \cdot \theta_j$$

À chaque loi de la famille exponentielle correspond une fonction lien par défaut, dit lien canonique : par exemple un lien identité dans le cas d'une distribution normale (cas des modèles linéaires), un lien Logit pour une distribution binomiale et un lien log pour une

distribution poisson. Une autre différence entre modèle linéaire et GLM concerne les hypothèses sur la variance des observations. Si celle-ci est supposée constante pour un modèle linéaire, dans un GLM, elle est une fonction de la moyenne, dite aussi fonction de la variance, qui dépend de la loi de distribution utilisée.

Les paramètres θ du modèle sont estimés en maximisant la vraisemblance, c.-à-d. en maximisant la crédibilité de la réponse observée conditionnellement à la valeur de θ.

Les GLMs sont utilisés pour tester différentes variables potentiellement explicatives de la variable réponse et retenir celles qui sont les plus significatives. Une analyse de variance (ANOVA) permet d'obtenir la part de déviance[1] expliquée par chacune des variables explicatives et un test statistique sur cette part de déviance est utilisé pour tester la significativité de leur effet. Les variables explicatives peuvent être des covariables continues ou bien des facteurs en classe.

- ***Construction***

L'ensemble des modèles réalisés dans ce travail sont des modèles gaussiens utilisant la fonction de lien identité par défaut, des modèles linéaires. Ils sont construits à l'aide du logiciel R (R Development Core Team, 2005, *fonction glm du package (stats)*). Dans le cas où la distribution de la variable réponse (attribut des assemblages de poissons) n'est pas normale mais log-normale du fait d'un faible nombre de fortes valeurs, une transformation de type logarythmique est appliquée aux données permettant de recentrer leur distribution.

Dans les modèles, sont testés les effets de deux types de variables explicatives sur la variable réponse : les effets liés à la procédure d'échantillonnage tels que la variabilité interannuelle, la variabilité inter-saisonnière et le nombre de types d'engins utilisés, et les effets environnementaux abiotiques, présélectionnés à l'issue des analyses factorielles et de classification. Certains tests statistiques étant sensibles à l'ordre dans lequel les variables explicatives sont introduites dans le modèle (l'analyse de variance de type 1, voire ci-dessous), les modèles sont construits avec un ordre spécifique. En premier sont introduits les facteurs liés à la procédure d'échantillonnage, lorsqu'ils sont significatifs, afin de prendre en compte le biais qui leur est associé. À la suite sont incluses les variables abiotiques significatives. Nos GLMs s'écrivent donc :

[1] Contrairement au cas des LMs, la variance dans un GLMs n'est pas forcément homogène. Par conséquent, dans un GLM, pour comparer le modèle construit à un modèle théorique parfait, on utilise la déviance qui est une fonction de la vraisemblance.

$$g(E(W^{obs}) = \underbrace{\theta_1 \cdot \text{Année} + \theta_2 \cdot \text{Saison} + \theta_3 \cdot \text{Nombre de types d'engins utilisés}}_{\text{Facteurs liés à la procédure d'échantillonnage}} + \underbrace{\theta_4 \cdot Z_1 + \ldots + \theta_k \cdot Z_i + \ldots + \theta_l \cdot Z_m}_{\text{Facteurs abiotiques}}$$

Afin de sélectionner quelles variables abiotiques sont introduites dans le modèle final, chacune des variables est testée dans un premier temps séparément dans le modèle, à la suite des facteurs liés au protocole d'échantillonnage qui sont significatifs. Des relations non linéaires peuvent être testées en incluant à l'aide de la fonction *[poly(stats)]* la ou les variables explicatives sous forme de polynôme d'ordre deux, pour tester une relation de type uni-modale symétrique, ou d'ordre supérieur, pour tester une relation de courbes à plusieurs modes ou unimodales dissymétriques (Austin *et al.*, 1990).

Toutes les variables abiotiques ayant un effet significatif sont introduites dans une procédure stepwise *['stepwise algorithm', fonction step(stats)]* : un algorithme itératif ajoute séquentiellement les effets abiotiques par ordre de significativité décroissante jusqu'à obtenir la meilleure combinaison selon le critère d'information Akaike (AIC, Sakamoto *et al.*, 1986). Basé sur le principe de parcimonie, ce critère évalue les modèles en recherchant le meilleur compromis entre la qualité d'ajustement (vraisemblance) et la complexité du modèle (nombre de degrés de liberté). Plus l'AIC est faible, meilleur est l'ajustement du modèle, en tenant compte de ses niveaux de complexité (c.-à-d. le nombre de paramètres θ à estimer). La combinaison finale des variables explicatives retenues dépend également de leur pertinence écologique ; par exemple, s'agissant des poissons d'eau douce, il est plus pertinent d'expliquer leur densité par le débit fluvial que par la largeur du plateau continental.

La significativité statistique de cette combinaison de facteurs est vérifiée par deux types d'analyse de variance :

- L'ANOVA de type 1 *[fonction anova(stats)]* qui permet de prendre en compte l'ordre dans lequel les variables explicatives sont introduites dans le modèle et de calculer ainsi la déviance expliquée d'un facteur B par rapport à la déviance résiduelle du modèle, c.-à-d. déviance totale - déviance expliquée du facteur A. La significativité des effets est testée par un test du Chi-2 au seuil de 5 %.
- L'ANOVA de type 3 *[fonction Anova(car)]* appliquant un test Wald au seuil de 5 % qui est utilisée pour regarder globalement, sans tenir compte de l'ordre des variables, la pertinence statistique d'introduire chacune des variables dans le modèle.

De plus, une analyse graphique des résidus de chaque modèle est effectuée afin de vérifier la validité des hypothèses de modélisation, qui sont la normalité, l'indépendance et l'homogénéité des résidus.

Finalement le meilleur modèle sélectionné est celui qui est composé d'une combinaison de variables uniquement significatives ayant un sens écologique, qui a le plus faible AIC et qui présente des résidus homogènes, normalement distribués.

L'effet de chacune des variables explicatives sur la variable réponse est donné par le signe du paramètre qui lui est associé : positif ou négatif, ce qui figure dans le *[summary(base)]*. Pour les variables catégorielles, les modalités sont ordonnées à partir de la valeur des coefficients qui leur sont associés et la différence entre deux modalités qui se suivent est vérifiée à l'aide d'un test de *Student* au seuil de 5 %. Les différences entre modalités peuvent également être testées à partir de la méthode de *Tukey* du *package (multcomp)* qui permet de réaliser un test de comparaison multiple.

Annexe D – Descripteurs abiotiques des 135 estuaires tidaux européens

Le tableau présenté dans cette annexe correspond au tableau A1 publié en annexe de l'article Nicolas *et al.* (2010).

Table A1: Les 135 estuaires européens étudiés avec les attributs environnementaux respectifs. Les principales sources, les unités des variables continues ou les modalités des variables catégorielles sont décrites dans la Table 1 de l'article § 3.3. L'ordre des estuaires (Id) fait référence à la figure 1 de ce même article. La colonne "Estuary cluster" correspond aux groupes obtenus à l'issue de la classification des estuaires avec la méthode de Ward sur les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales (*cf.* 'Materials & Methods' et la figure 3 de l'article).

Id	Estuary	Country	Latitude	Source elevation	Catchment area	Mean annual river discharge	Estuary area	Entrance width	Entrance depth	Tidal range	Intertidal area type	Wave exposure	Continental shelf width	Littoral substrate	Estuary cluster
1	Guadiana	PRT	37.17	920	67063	166	20.3	1.4	3.1	3.2	2	2	24	3	A
2	Mira	PRT	37.71	470	1574	3	4.1	0.6	4	3	3	1	17	3	F
3	Sado	PRT	38.49	300	7556	40	174.7	2.6	6	2.9	3	3	19	3	C
4	Tejo	PRT	38.68	1590	80475	300	325	5	5.1	3.5	3	3	30	2	A
5	Douro	PRT	41.15	2250	97419	450	7.8	1.3	4.2	3	1	2	45	3	A
6	Barbadun	ESP	43.35	874	120	2.9	0.8	0.2	5	3	4	2	25	3	F
7	Nervion	ESP	43.38	850	1783	36	21.7	3.7	30	3	2	3	22	3	A
8	Butroe	ESP	43.41	563	172	4.7	1.6	0.6	10	3	4	3	16	3	F
9	Oka	ESP	43.36	685	143	3.6	10.3	1.9	10	3	5	3	14	3	F
10	Lea	ESP	43.36	210	89	1.8	0.5	0.8	5	3	4	3	14	3	F
11	Artibai	ESP	43.32	1026	105	2.5	0.5	0.4	6	3	2	3	17	3	F
12	Deba	ESP	43.3	518	522	14	0.7	1	4.6	3	3	2	19	3	F
13	Urola	ESP	43.31	620	342	8	1	0.6	10	3	3	2	18	3	F
14	Oria	ESP	43.3	1000	863	26	2	0.7	2	3	5	2	20	3	F
15	Urumea	ESP	43.32	600	275	17	1.4	1.6	10	3	2	2	18	3	F
16	Oiartzun	ESP	43.33	320	75	4.8	1	0.4	20	3	1	2	19	3	F
17	Bidasoa	ESP	43.37	1000	713	24.7	7.6	0.3	3.8	3	2	2	20	3	F
18	Adour	FRA	43.53	1968	16861	351	11.6	0.2	11.8	4	1	3	16	3	A
19	Gironde	FRA	45.59	1870	82258	960	532.9	5.9	20	4.5	1	2	159	3	A
20	Seudre	FRA	45.8	171	763	6	25.2	1.6	7	5.7	2	3	159	1	E
21	Charente	FRA	45.94	316	9526	40	24.8	4.6	2	5	3	3	181	1	C
22	Sèvre Niortaise	FRA	46.26	150	4091	11.6	62.3	6.5	3	7	4	3	190	1	D
23	Lay	FRA	46.3	256	1984	18.4	7.2	1.4	2.5	7	5	3	184	1	E
24	Vie	FRA	46.69	75	389	5.3	0.9	0.6	1	7	3	3	160	5	G
25	Loire	FRA	47.19	1408	117955	890	239	11.7	7.5	6.1	2	3	176	1	A
26	Vilaine	FRA	47.5	153	10671	73	23	4.4	2.5	6.1	2	3	179	1	C
27	Penerf	FRA	47.5	80	104	0.4	13.9	1.3	7.5	6.1	2	3	177	1	G
28	Noyalo	FRA	47.59	78	195	0.3	8.8	0.5	3.5	3.7	2	3	189	1	G
29	Vannes	FRA	47.61	120	78	1	3.9	0.4	6.2	3.7	5	3	194	1	G
30	Auray	FRA	47.58	120	341	4.3	4.9	0.4	14	5.3	4	3	179	1	G
31	Crac'h	FRA	47.57	25	61	0.5	4.1	1	5.4	6	4	3	168	1	G
32	Etel	FRA	47.64	110	251	3.7	20.3	0.6	3.8	5.5	4	3	154	5	G
33	Blavet_ Scorff	FRA	47.74	306	2511	23.8	15.7	0.9	13.3	5.5	3	3	147	5	E
34	Laïta	FRA	47.76	240	982	16	3.4	0.8	2.1	5.5	2	3	140	5	E

Id	Estuary	Country	Latitude	Source elevation	Catchment area	Mean annual river discharge	Estuary area	Entrance width	Entrance depth	Tidal range	Intertidal area type	Wave exposure	Continental shelf width	Littoral substrate	Estuary cluster
35	Belon	FRA	47.8	0	87	2.2	2.1	0.7	2	5.5	4	3	131	5	G
36	Aven	FRA	47.8	230	214	4.1	1.8	0.5	2.7	5.5	4	3	131	5	G
37	Odet	FRA	47.87	104	746	14.8	9.6	1.1	7.7	5.6	3	3	119	5	E
38	Pont l'Abbé	FRA	47.84	125	107	1.2	6.8	0.4	2	5.5	4	3	116	5	G
39	Goyen	FRA	48.01	155	132	2.1	1.6	0.4	3.5	5.5	4	3	129	5	G
40	Aulne	FRA	48.28	326	1859	30.7	18.5	1.5	12.2	7	4	3	173	5	C
41	Daoulas	FRA	48.34	120	99	2.3	4.2	1	0.5	6.6	5	3	169	5	G
42	Elorn	FRA	48.45	300	362	7.5	7.1	0.8	9	7	3	3	161	5	G
43	Aber Benoît	FRA	48.57	115	206	3.9	4.8	1.6	1.3	7.5	4	3	158	5	G
44	Aber Wrac'h	FRA	48.61	93	100	1.7	6.8	2.4	6.7	7.5	5	3	161	5	G
45	Penzé	FRA	48.66	300	199	4.2	5.5	2.1	5	8.2	5	3	222	5	G
46	Morlaix	FRA	48.67	275	323	4.7	13.8	2	8.5	8.2	5	3	225	5	G
47	Léguer	FRA	48.72	300	489	9.3	1.5	0.6	1	9.2	4	3	239	5	G
48	Jaudy	FRA	48.85	302	382	4.1	4.5	0.9	7.5	11	4	3	271	5	G
49	Trieux	FRA	48.82	250	852	8.7	8.2	1	17	11.8	4	3	284	5	D
50	Rance	FRA	48.52	245	1098	6.8	25.4	1	9.1	8	4	3	356	5	D
51	Mont Saint Michel bay	FRA	48.64	163	2705	27.2	42.6	10.4	0.5	10	5	3	399	5	B
52	Veys bay	FRA	49.39	395	3455	23.6	31.1	8.5	2	7	4	3	479	5	B
53	Orne	FRA	49.27	200	2948	27.5	5.1	2.4	7	7	4	3	528	5	D
54	Seine	FRA	49.44	471	76501	435	197	16	6	7	1	2	537	5	B
55	Somme	FRA	50.24	80	6562	35.4	40.9	4.6	0.5	10	5	1	645	4	B
56	Authie	FRA	50.38	131	1110	10.8	10.4	2.9	0.5	7.2	5	3	649	4	D
57	Canche	FRA	50.52	134	1402	15.6	6.2	2.7	0.5	6.9	5	3	647	4	D
58	Scheldt	BEL	51.42	100	21606	120	260	8	10	3.7	2	2	799	2	B
59	Weser	DEU	53.42	117	45211	323	60	2	10.8	3.6	4	2	447	2	C
60	Elbe	DEU	53.82	1386	143656	725	230	18	13.2	3.3	3	2	413	2	A
61	Dornoch	GBR	57.83	0	1910	38	60.9	3.2	7.9	4.3	4	2	311	5	D
62	Cromarty	GBR	57.68	0	1935	59.7	90.9	1.5	33	4.4	3	3	336	5	C
63	Moray_ Beauly	GBR	57.58	250	3197	138	87.8	1.8	34	4.7	3	3	347	5	C
64	Tay	GBR	56.45	1210	6292	170	103.1	5.2	9.6	3.9	3	2	471	5	C
65	Forth	GBR	56	956	2386	8.3	86.6	3.9	29	5.8	2	2	538	1	C
66	Tweed	GBR	55.76	839	5074	79.2	2.4	0.8	1.2	4.1	2	2	483	5	E
67	Blyth	GBR	55.12	250	352	1.4	1.7	0.3	7.1	0.75	3	2	531	5	G

Id	Estuary	Country	Latitude	Source elevation	Catchment area	Mean annual river discharge	Estuary area	Entrance width	Entrance depth	Tidal range	Intertidal area type	Wave exposure	Continental shelf width	Littoral substrate	Estuary cluster
68	Tyne	GBR	55.01	500	2886	45	7.9	2	7	4.3	3	3	543	5	C
69	Wear	GBR	54.92	740	1181	15.2	2.2	1.2	7	4.3	3	2	549	5	E
70	Tees	GBR	54.65	760	1882	20.9	13.5	1.3	9.5	4.7	3	3	562	5	C
71	Humber	GBR	53.54	180	24460	159.8	326.6	8.7	16	6	2	3	608	4	B
72	Wash	GBR	52.87	150	15539	48	150.2	27	17	6.5	5	2	661	4	B
73	Great Ouse	GBR	52.82	115	8443	38.5	11.9	5	4	7.1	5	3	661	4	B
74	Alde & Ore	GBR	52.04	50	319	2.1	10.9	0.3	3	2.4	1	3	698	4	G
75	Orwell	GBR	51.95	50	1445	4.2	38	1.9	10.6	4	3	3	724	4	D
76	Blackwater_ Coln	GBR	51.74	135	1727	77	52.2	4.2	12.2	4.5	4	2	754	3	B
77	Crouch	GBR	51.62	118	425	0.6	23.8	2.2	5.4	4.9	2	2	752	3	G
78	Thames	GBR	51.49	110	13759	52	247.4	15.6	12.6	6	2	2	749	3	B
79	Medway	GBR	51.41	260	1708	35	64.4	5.3	21	4.1	3	3	749	3	B
80	Swale	GBR	51.36	400	359	0.4	29.9	4.9	7	5.8	4	2	745	3	D
81	Cuckmere	GBR	50.76	150	182	1.6	0.4	0.8	0.4	6	1	2	569	4	G
82	Adur	GBR	50.83	270	396	6	1.4	0.2	3.7	5.3	2	3	547	5	G
83	Arun	GBR	50.8	120	974	11.1	1.4	0	0.7	5.2	1	3	527	5	G
84	Test	GBR	50.91	297	1961	11.7	30.9	2.2	16.8	4.5	2	3	482	5	D
85	Exe	GBR	50.64	440	1507	41	17.9	4.4	2.8	4.1	4	3	355	5	C
86	Dart	GBR	50.33	600	464	12.6	8.3	2	9.1	4.3	2	2	321	5	E
87	Tamar	GBR	50.35	580	1681	21.9	30.2	2.5	12	4.7	3	2	290	5	C
88	Fal	GBR	50.18	150	413	2.8	12.6	1.7	30	4.6	2	2	251	5	E
89	Severn	GBR	51.5	610	21148	103	547.9	13.2	23	7.2	2	2	445	5	B
90	Loughor	GBR	51.65	800	397	10	95.2	2.3	0.5	6.9	5	2	408	5	D
91	Tywi	GBR	51.74	488	2048	23.8	22.1	3.6	3.3	6.4	4	2	401	5	D
92	Cleddau	GBR	51.7	500	724	11.6	21	1.1	22	8.3	2	2	384	4	D
93	Dovey	GBR	52.54	579	673	26.2	14.3	2.3	1.8	2	5	2	489	4	E
94	Mawddach	GBR	52.73	620	365	15	10	1.7	2	4.2	5	3	495	4	E
95	Glaslyn	GBR	52.9	600	347	15.1	16	6.4	2.2	4.3	5	2	500	4	D
96	Conwy	GBR	53.33	460	585	20.5	15.5	4.9	1	6	4	2	463	4	D
97	Dee	GBR	53.37	662	2131	41.7	109.3	8.6	7	7.6	5	2	489	3	B
98	Mersey	GBR	53.45	630	4275	30	80.2	1.9	12	8.9	4	3	497	3	B
99	Ribble	GBR	53.71	246	1973	41.1	45.8	10.7	0.5	7.9	5	3	470	3	B
100	Wyre	GBR	53.92	561	390	6.8	6.3	0.5	3.3	6.7	5	2	458	3	G
101	Lune	GBR	54	736	1122	36.9	3	0.6	1.5	9.6	3	2	466	3	D

Id	Estuary	Country	Latitude	Source elevation	Catchment area	Mean annual river discharge	Estuary area	Entrance width	Entrance depth	Tidal range	Intertidal area type	Wave exposure	Continental shelf width	Littoral substrate	Estuary cluster
102	Kent	GBR	54.14	800	652	9	98	10.5	0.5	9.9	5	2	461	3	B
103	Leven	GBR	54.17	1130	487	43.5	29.2	4.9	0.5	9.4	5	2	457	3	B
104	Lagan	GBR	54.6	500	607	8.9	0.3	0.1	6.4	3.7	2	2	292	5	G
105	Quoile	GBR	54.36	150	215	4.3	0.6	0.4	8.5	3.9	3	2	340	1	G
106	Newry	GBR	54.09	230	297	5.4	2.9	1.1	5	5.2	4	2	392	5	G
107	Dundalk bay	IRL	53.98	200	750	4.2	36.1	9.9	8.1	5.1	4	2	392	5	D
108	Boyne	IRL	53.72	600	2713	34.7	3.2	0.7	2	3.1	3	2	405	5	E
109	Rogerstown	IRL	53.5	100	100	1	3	0.2	0.5	4.4	5	2	422	4	G
110	Broadmeadow	IRL	53.46	100	176	2.7	3.3	1	3.2	4.3	4	3	429	4	G
111	Liffey	IRL	53.35	500	1332	34	5	3	6.9	3.3	1	2	441	4	C
112	Slaney	IRL	52.36	925	1910	27.8	20	6	3	1.8	3	2	354	4	C
113	Suir	IRL	52.19	478	9240	82.8	50.4	1.2	5.3	4	2	2	272	5	C
114	Colligan	IRL	52.09	200	134	2.2	10.6	3.2	5	3.9	3	3	238	5	G
115	Munster	IRL	51.97	305	3322	77	12.8	1.5	3	3.8	3	3	206	5	C
116	Cork harbour	IRL	51.9	600	1496	25.9	15.5	1.3	18	4	4	3	179	5	E
117	Bandon	IRL	51.69	700	617	15	7.1	1.3	10	3.8	2	3	153	5	E
118	Inner Kenmare	IRL	51.88	400	354	10	3.8	0.8	18	3.2	5	2	85	5	F
119	Castlemaine	IRL	52.13	305	1258	39.5	6.4	2.5	6.9	3.3	4	2	75	5	E
120	Tralee bay	IRL	52.26	200	112	0.3	111	0.7	1	4.4	5	2	102	5	G
121	Shannon	IRL	52.67	90	15093	161.4	239.8	4.2	23	4.5	2	2	135	5	C
122	Dunbulcaun bay	IRL	53.22	100	487	2	2	0.7	1.2	4.7	4	2	163	5	G
123	Camus bay	IRL	53.36	0	202	2.7	12.3	0.5	7	4.5	3	2	113	5	G
124	Westport bay	IRL	53.8	100	125	3	15.3	1.5	6.6	4.1	4	3	77	5	G
125	Newport bay	IRL	53.89	150	281	6.1	9.3	3.5	12.6	4.1	3	3	78	5	E
126	Tullaghan bay	IRL	54.04	305	584	5.7	17.2	2.4	1.1	3.4	4	2	47	5	E
127	Sruwaddacon bay	IRL	54.22	200	255	2.8	8.4	1.6	0.8	3.4	5	2	44	5	G
128	Moy	IRL	54.2	150	2093	55.3	7.4	0.7	0.5	3.6	4	3	95	5	E
129	Ballysadare bay	IRL	54.22	0	693	15.5	8.7	2.2	0.5	3.7	5	2	123	5	E
130	Sligo bay	IRL	54.29	305	452	90	88.2	4	6	3.9	5	2	123	5	C
131	Gweebarra	IRL	54.85	305	141	5.8	8.3	0.9	0.5	3.7	5	2	116	5	G
132	Swilly	IRL	55.13	15	671	2.1	61.3	3.3	15	4	3	2	132	5	E
133	Faughan	GBR	55.04	670	3271	8.3	34.5	6.7	1.5	2.4	3	2	180	5	C
134	Roe	GBR	55.11	250	387	9.3	0.8	1.2	0.5	2.2	5	2	171	5	G

Id	Estuary	Country	Latitude	Source elevation	Catchment area	Mean annual river discharge	Estuary area	Entrance width	Entrance depth	Tidal range	Intertidal area type	Wave exposure	Continental shelf width	Littoral substrate	Estuary cluster
135	Bann	GBR	55.16	850	5811	108.5	2.5	0.1	3.4	2	4	2	165	5	F

Annexe E – Analyse de la structure trophique des assemblages de poissons estuariens

Quelles ressources trophiques sont majoritairement exploitées par les poissons dans les milieux estuariens ? Existe-il des relations entre l'environnement abiotique estuarien et la présence de certains régimes trophiques en termes de nombre d'espèces et de densité d'individus ?

Cette étude de la composition fonctionnelle des assemblages de poissons estuariens du point de vue de leurs régimes trophiques préférentiels se situe dans la continuité de l'analyse de la place des estuaires dans le cycle de vie des espèces de poissons, développée dans Nicolas *et al.* (*sous presse*) à la section 4.2. Le même jeu de données et la même méthodologie que ceux alors utilisés sont ici appliqués à l'analyse du groupe fonctionnel du régime trophique préférentiel. Les 49 taxons sélectionnés pour cette analyse correspondent à des espèces qui se nourrissent principalement en estuaire : les espèces résidentes estuariennes, les espèces migratrices marines et les espèces catadromes (*cf.* § 4.3.1.).

Suite à un examen de la structure trophique des assemblages de poisson estuariens en compositions relatives, des GLMs sont construits afin de tester sur les différentes modalités trophiques, en termes de nombre d'espèces et de densités d'individus, les effets des gradients abiotiques présélectionnés (*cf.* § 4.2.) : le débit fluvial annuel moyen (RD), la largeur du plateau continental (CSW), la largeur à l'embouchure (EW) et le pourcentage en zones intertidales (IA). Les effets liés à la variabilité inter-saisonnière (Saison) et au gradient de salinité (SC) sont également testés.

• Résultats

Toutes les modalités trophiques sont analysées, à l'exception de la modalité des herbivores (Hv) qui n'a été observée qu'au cours d'une seule campagne (<5 % d'occurrence, dans l'estuaire du Sado, Portugal).

- *Structure trophique des assemblages de poissons estuariens en compositions relatives*

Globalement, les estuaires étudiés sont constitués de plus de 50 % de benthivores (Bv), de près de 14 % de planctivores (Pl) et d'hyperbenthivores-piscivores (HP), entre 7 et 10 % d'omnivores (Om) et environs 5 % d'hyperbenthivores-zooplanctivores (HZ) et de détritivores (Dv), à la fois en termes de richesse spécifique et de densité d'individus (Tableau 20).

Tableau 20: Composition trophique relative des 31 estuaires en moyenne (± intervalle de confiance) en termes de richesse spécifique et de densité

Régime trophique	% en termes de richesse spécifique	% en termes de densité
Bv	57,2 ± 8,2	51,5 ± 8,8
HZ	4,3 ± 2,2	5,1 ± 2,8
HP	13,3 ± 3,3	13,7 ± 3,3
Dv	4,1 ± 2,1	5,3 ± 2,8
Om	7,3 ± 2,1	10,4 ± 2,9
Pl	13,7 ± 4	14,1 ± 4,5

À partir de dendrogrammes non présentés ici, les 31 estuaires sont classés en fonction de leur richesse spécifique et de leur densité par modalités trophiques, respectivement en 4 et 3 grands groupes (Fig. 32 et Fig. 33). Dans les deux cas, le groupe I (Fig. 32 et Fig. 33) rassemble un petit nombre d'estuaires dont les assemblages sont peu diversifiés (en moyenne 3 ± 1 espèces.1000m^{-2} contre 7 ± 1 espèces.1000m^{-2} pour tous les autres estuaires) et constitués à 100 % de benthivores. Ces estuaires correspondent à quatre petits systèmes basques espagnols, les estuaires de Barbadun, d'Urola, d'Oria et d'Urumea, et à un petit système breton, l'estuaire de Morlaix. Dans la classification en termes de richesse spécifique (groupe III, Fig. 32), l'estuaire de l'Urumea est regroupé avec l'estuaire du Tay (Ecosse), présentant tout deux un nombre total d'espèces très faible (en moyenne 2 ± 3 espèces pour un trait de chalut de 1000 m²). Néanmoins, l'estuaire du Tay présente plusieurs modalités trophiques contrairement à l'estuaire de l'Urumea qui n'est composé que de benthivores comme ses voisins basques qu'il rejoint dans la classification basée sur les densités (groupe I, Fig. 33a).

Dans l'ensemble, les estuaires qui n'ont pas encore été cités présentent la totalité des modalités trophiques étudiées, avec toujours une nette dominance des benthivores que ce soit en nombre d'espèces (49,9 ± 5,5 %) ou en densité d'individus (51,5 ± 8,8 %). Dans les deux classifications, les estuaires sont divisés en deux groupes mais de manière différente. En terme de nombre d'espèces, le groupe IV présente, par rapport au groupe II (Fig. 32), une plus forte proportion de planctivores (22,6 ± 4 % contre 7,6 ± 4,6 %) et d'hyperbenthivores-zooplanctivores (7,2 ± 2,8 % contre 0,8 ± 1,5 %). En terme de densité, les estuaires du groupe III se différencient de ceux du groupe II (Fig. 33) notamment par une densité totale plus élevée et une proportion plus forte de planctivores (22,1 ± 5,2 % contre 10,5 ± 6,6 %) et de détritivores (9,6 ± 4,9 % contre 2,5 ± 2,6 %). En particulier les six estuaires français de la Manche-est, les baies du Mont Saint Michel et des Veys, les estuaires de l'Orne, de la Somme, de la Canche et de l'Authie, regroupés dans la classification à partir des attributs abiotiques (groupe B, Fig. 2 de l'article § 4.2.), demeurent regroupés dans les classifications trophiques en termes de richesse spécifique (groupe IV, Fig. 32) et en termes de densité (groupe III, Fig. 33). Ces six estuaires sont notamment caractérisés par une forte proportion en planctivores (25,8 ± 10 % en termes de densité).

Fig. 32 : Présence relative des modalités trophiques en termes de richesse spécifique parmi les 31 estuaires. (a) Projection des estuaires sur le premier plan factoriel de l'analyse en coordonnées principales basée sur la matrice de Bray-Curtis racine-transformée, qui calcule les dissimilarités entre estuaires à partir de leurs indices moyens de richesse spécifique par modalité trophique. (b) Histogramme représentant, dans la partie supérieure, le pourcentage des modalités trophiques en termes de richesse spécifique et, dans la partie inférieure, le nombre total d'espèces, par groupe.

Fig. 33 : Densité relative des modalités trophiques parmi les 31 estuaires. (a) Projection des estuaires sur le premier plan factoriel de l'analyse en coordonnées principales basée sur la matrice de Bray-Curtis racine-transformée, qui calcule les dissimilarités entre estuaires à partir de leurs indices moyens de densité par modalité trophique. (b) Histogramme représentant, dans la partie supérieure, le pourcentage des modalités trophiques en densités et, dans la partie inférieure, la moyenne totale de densités log-transformées, par groupe.

- *Corrélations entre modalités trophiques*

Les modalités des planctivores, des hyperbenthivores-piscivores et des hyperbenthivores-zooplanctivores sont corrélées en termes de nombre d'espèces (Tableau 21). Les hyperbenthivores-piscivores sont également corrélés en nombre d'espèces avec les benthivores. Les modalités des détritivores et des omnivores sont corrélés à la fois en termes de richesse spécifique et de densité (Tableau 21).

Tableau 21 : Matrice de corrélation entre chacune des modalités trophiques calculée sur les données rassemblées par classe de salinité à partir du coefficient de Pearson, dans le triangle supérieur, en terme de richesse spécifique et, dans la partie inférieure, en terme de densités. * : significatif au seuil de 1%.

	Bv	Dv	HP	HZ	Om	Pl
Bv	1	-0,01	0,36*	0,09	0,12	0,16
Dv	-0,04	1	0,11	-0,03	0,41*	-0,01
HP	0,23	0,18	1	0,35*	0,1	0,32*
HZ	-0,02	-0,02	0,07	1	-0,17	0,34*
Om	0,07	0,48*	0,19	-0,1	1	-0,01
Pl	0,08	-0,21	0,03	0,19	-0,22	1

- *Liens entre l'environnement abiotique et la composition trophique des assemblages de poisson*

Afin de limiter dans le jeu de données la présence de zéros qui sont problématiques lors de la réalisation des GLMs, les modalités trophiques qui ont des caractéristiques écologiques communes sont regroupées (Tableau 22). Les espèces classées en HZ se nourrissent abondamment de zooplancton. D'ailleurs les espèces de syngnathes et le joêl *Atherina boyeri* sont considérées par certains scientifiques comme zooplanctivores (S. Pasquaud, *comm. pers.*). Par conséquent, les HZ sont regroupés avec les Pl sous le terme 'Z' (Zooplanctivores, Tableau 22). Les détritivores et les omnivores, qui ont en commun de se nourrir de manière très opportuniste de toutes matières organiques dans le compartiment benthique et qui sont très corrélées (Tableau 21), sont regroupés sous le terme 'DvOm' (Tableau 22). Néanmoins, malgré ces regroupements, la présence de zéros reste relativement élevée (respectivement 35 et 43 %), tout autant que pour la modalité HP (33 %, Tableau 22). Par conséquent, en plus des GLMs gaussiens, des modèles delta qui traitent séparément les données de présence-absence avec un sous-modèle binomial et les données positives avec un sous-modèle gaussien ont été réalisées pour ces deux modalités DvOm et Pl. Cependant, les analyses des résidus montrent que les GLMs gaussiens ont un meilleur ajustement que les modèles delta. Finalement, ne sont retenus que les résultats des GLMs gaussiens pour chacune des modalités sélectionnées (Tableau 23).

Tableau 22 : Nombre total d'espèces et pourcentage d'absence parmi les campagnes (estuaire x saison x classe de salinité) par modalité trophique, et regroupements de modalités effectués.

Régime trophique	Nombre d'espèces	Pourcentage d'absence	Regroupement de modalités
Bv	19	1	
HP	12	33	
Dv	3	72	DvOm (43 % d'absence)
Om	3	45	
HZ	4	74	Z (35 % d'absence)
Pl	7	40	

Tableau 23 : Analyse de déviance des modèles linéaires généralisés gaussiens construits sur les indices de richesse spécifique SR/ln(Ssc) et de densités Ln(Dens+1) des benthivores en fonction des descripteurs abiotiques sélectionnés (Var. Intro.). Df : degrés de liberté ; Dév. Expl. : Déviance expliquée en pourcentage ; Sig. : Significativité, * quand significatif au seuil de 5%, ** 1%, * 0,1% ; Effet : coefficient de pente quand le descripteur introduit est quantitatif. Pour les variables catégorielles, toutes les modalités sont présentées dans l'ordre décroissant selon leur effet. Lorsque la différence entre deux modalités qui se suivent est significative, le symbole « > » est indiqué. Les abréviations sont détaillées dans la Table 1 de l'article § 4.2.**

	Var. Intro	Df	Dév. Expl.	Sign.	Effet
Benthivores	***SR_Bv/ln(Ssc) ~ SC + CSW***				
	SC	2	23	***	SC3 > SC2 > SC1
	+ CSW	1	4,3	*	-
	Résidus	91	72,7		
	Ln(Dens_Bv+1) ~ IA				
	IA	4	15	**	IA5, IA4, IA2, IA3, IA1
	Résidus	90	85		
Hyperbenthivores-piscivores	***SR_H/ln(Ssc) ~ SC + ln(RD) + EW***				
	SC	2	13,4	***	SC3, SC2 > SC1
	+ ln(RD)	1	19,8	***	+
	+ EW	1	5	***	+
	Résidus	90	61,8		
	Ln(Dens_H+1) ~ CSW				
	CSW	1	8,5	*	+
	Résidus	93	91,5		
Détritivores & Omnivores	***SR_DvOm/ln(Ssc) ~ SC + EW***				
	SC	2	9,6	**	SC1, SC2, SC3
	+ EW	1	10,5	*	+
	Résidus	91	79,9		
	Ln(Dens_DvOm+1) ~ SC + IA + EW				
	SC	2	10,4	**	SC1, SC2 > SC3
	+ IA	4	11,4	**	IA4 > IA2, IA1, IA3, IA5
	+ EW	1	7,9	**	+
	Résidus	87	60,8		
Zooplanctivores	***SR_Z /ln(Ssc) ~ Saison + SC + CSW***				
	Saison	1	5,3	*	Automne > Printemps
	+ SC	1	6,1	*	SC3, SC2, SC1
	+ CSW	1	7,3	*	+
	Résidus	91	88,2		
	Ln(Dens+_Z+1) ~ CSW + IA				
	IA	4	29,4	***	IA3, IA5 > IA1, IA2, IA4
	+ CSW	1	10,5	***	+
	Résidus	89	60,1		

L'indice de richesse spécifique des benthivores est principalement expliqué par un effet de salinité (23% de déviance expliquée) ; il est en effet plus élevé dans les zones polyhalines (3,1 ± 0,3 espèces.1000m^{-2}) que dans les zones mésohalines et oligohalines (2,2 ± 0,3, Tableau 23). Un petit effet supplémentaire est aussi observé avec la largeur du plateau continental. Le coefficient négatif associé à cette variable explicative indique en effet que les espèces benthivores sont sensiblement plus variées dans les estuaires portugais et basques espagnols (2,9 ± 0,5 espèces.1000m^{-2}), qui sont caractérisés par un plateau continental très étroit, que dans les six estuaires de la Manche-Est (la baie des Veys et les estuaires de l'Orne, de la Seine, de la Somme, de l'Authie et la Canche, 2,4 ± 0,3 espèces), lesquels sont associés au plateau continental le plus large. L'indice de densité des benthivores est lié significativement au facteur caractérisant la proportion de zones intertidales en estuaire (15% de déviance expliquée). Les densités sont plus élevées dans les estuaires ayant plus de 80 % de vasières intertidales (IA5, 40,7 ± 31,6 ind.1000m^{-2}) que dans les estuaires en ayant moins de 20 % (IA1, 10 ± 6,6 ind.1000m^{-2}).

Le gradient de salinité et la largeur à l'embouchure expliquent significativement la modalité DvOm, à la fois en termes de richesse spécifique et de densité, avec respectivement un effet négatif et positif. Le modèle de densité de DvOm présente un effet supplémentaire avec la modalité IA4 de la proportion en zones intertidales (entre 60 et 80 % de zones intertidales). Cet effet souligne la supériorité en densités de détritivores et d'omnivores (7,8 ± 6,6 ind.1000m^{-2}) des estuaires de la Sèvre-Niortaise et de l'Orne et de la baie des Veys, qui représentent 43 % des estuaires classés en IA4, par rapport aux autres estuaires (1,3 ± 0,4).

L'indice de richesse spécifique des hyperbenthivores-piscivores s'explique principalement par des effets positifs de salinité, de taille du système avec le débit fluvial annuel moyen, et de connectivité avec l'environnement marin et la largeur à l'embouchure. Le nombre d'espèces d'hyperbenthivores est en effet plus élevé en eaux salées et saumâtres (1,3 ± 0,2 espèces.1000m^{-2}) qu'en eau douce (0,8 ± 0,1). Les trois plus grands estuaires (groupe E, Fig. 2 de l'article § 4.2.) présentent un plus grand nombre d'espèces HP (1,5 ± 0,5 espèces.1000m^{-2}) que les dix plus petits systèmes (groupe A, 0,2 ± 0,2). L'indice de densité de HP s'explique par un petit effet positif de la largeur du plateau continental. Les six estuaires de la Manche-Est ont en effet une plus forte densité de HP (4,4 ± 2,3 ind.1000m^{-2}) que les estuaires portugais et basques (2,3 ± 1,5).

Trois effets significatifs mais expliquant chacun une faible part de déviance sont retenus dans le modèle de richesse spécifique des zooplanctivores : la variabilité inter-

saisonnière, le gradient de salinité et la largeur du plateau continental. Les espèces de zooplanctivores sont légèrement plus variées à l'automne (1,6 ± 0,3 espèces.1000m^{-2}) qu'au printemps (1,3 ± 0,2), et dans les eaux polyhalines (1,6 ± 0,3) que dans les eaux oligohalines (1,1 ± 0,4). L'effet positif de la largeur du plateau continental se retrouve dans le modèle de densité. A nouveau, les estuaires de la Manche-Est concentrent un nombre d'espèces zooplanctivores (1,3 ± 0,3 espèces.1000m^{-2}) et des densités en planctivores (17 ± 16,4 ind.1000m^{-2}) plus élevées que dans les estuaires portugais et basques espagnols (respectivement 0,7 ± 0,4 espèces.1000m^{-2} et 1,6 ± 1,1 ind.1000m^{-2}). Le premier effet dans le modèle de densité associé à la proportion en zones intertidales souligne les fortes densités de zooplanctivores dans l'estuaire de la Charente qui possède entre 40 et 60 % de zones intertidales (IA3, 48,1 ± 71,7 ind.1000m^{-2}) et, une nouvelle fois, dans les trois estuaires de la Somme, de la Canche et de l'Authie (IA5, 39,7 ± 45,4).

• Synthèse des résultats

- *Une exploitation estuarienne majoritairement benthique*

La très large dominance des assemblages de poisson estuariens par les benthivores, à la fois en termes de richesse spécifique et de densité, dénote la forte exploitation des ressources benthiques estuariennes par les poissons.

- *Structurations dans la composition fonctionnelle des peuplements de poissons estuariens*

L'analyse du régime trophique préférentiel confirme les deux structurations déjà mentionnées dans l'analyse de l'utilisation écologique des estuaires (*cf.* § 4.2.) : une structuration Nord-Sud et une structuration intra-estuarienne.

▪ *Structuration Nord-Sud*

En termes de richesse spécifique, les assemblages de poissons estuariens se composent d'espèces benthivores plus nombreuses au Sud de la zone d'étude, c.-à-d. au Portugal et dans le Pays basque Espagnol, comparé au Nord, plus exactement dans les estuaires de la Manche-Est. Un effet similaire est observé pour les espèces estuariennes résidentes en termes de compositions relatives et est mis en relation avec un meilleur recrutement facilité par le faible hydrodynamisme des petits systèmes basques et des estuaires portugais associés à un climat méditerranéen plus chaud et sec (*cf.* § 4.2.). Par contre, en termes de densités, les espèces benthivores sont les plus abondantes dans les estuaires présentant les plus fortes proportions en zones intertidales, autrement dit dans les estuaires de la Manche.

Les espèces zooplanctivores sont, elles, plus nombreuses dans les estuaires de la Manche-Est que dans les estuaires du Sud. Le même patron se retrouve en termes de densité pour les espèces zooplanctivores mais également pour les espèces hyperbenthivores-piscivores. Présentant un fort marnage et un faible débit, les estuaires de la Manche-Est tels que la Canche, l'Authie et la Somme accueillent à marée haute (au moment des traits de chalutage) une importante quantité en zooplancton marin (J. Selleslagh, *comm. pers.*) qui semblent expliquer la forte abondance des espèces de poissons zooplanctivores et hyperbenthivores-piscivores, celles-ci étant essentiellement des espèces migratrices marines.

- ***Structuration intra-estuaire le long du gradient de salinité***

La richesse spécifique des benthivores, des hyperbenthivores-piscivores, des zooplanctivores répond positivement au gradient de salinité ; elle est plus élevée dans les zones polyhalines que dans les zones oligohalines. À l'opposé, les espèces détritivores et omnivores sont plus nombreuses et abondantes dans les eaux oligo- et mésohalines que dans les eaux polyhalines.

Annexe F – Comparatif entre deux méthodes de construction de bioindicateurs multi-métriques

Tableau 24 : Comparatif entre deux méthodes de construction d'indicateurs multi-métriques basés sur les assemblages de poissons estuariens dans le cadre de la DCE.

	Delpech *et al.* 2010	Breine *et al.* 2010
Zone d'étude	13 estuaires tidaux français	31 sites échantillonnés dans l'estuaire de l'Escault.
Type de données de pêche	Données DCE (2005-2006), 734 traits de chalut	Série de données sur 13 ans (1995-2008), Verveux
Indices de pressions anthropiques	Indice de contamination en métaux lourds et en polluants organiques	Indice intégratif (PSite) prenant en compte: - Le minimum moyen en oxygène dissous - Le benthos - Le pourcentage en zones poldérisées - La présence d'une activité portuaire - Le degré d'activités industrielles - La présence d'activité de dragage
Echelle de la note finale de pression anthropique	Par estuaire	Par site et par année
Type de métriques disponibles	- 16 métriques globales ou fonctionnelles - Nombre d'espèces - Densité d'individus	- 35 métriques globales ou fonctionnelles - Nombre d'espèces - Abondances relatives d'individus
Méthodes utilisés pour tester la relation pression/indice	Modèles réalisés à l'échelle du trait (GLMs), analyse de variance ANOVA et test du Chi², analyse des résidus	Analyse graphique, analyse factorielle, analyses de variance paramétrique (ANOVA) ou non paramétrique (Krustal-Wallis) et test de corrélation (Spearman).
Test de redondance	Test de corrélation (Pearson)	Test de corrélation (Pearson)
Métriques sélectionnées	- La densité totale - La densité en espèces migratrices amphihalines - La densité en espèces marines migratrices - La densité en espèces benthiques	Pour les zones oligohalines: - Nombre total d'espèces piscivores - Nombre total d'espèces intolérantes - Nombre total d'espèces amphihalines - Nombre total d'individus - Nombre total d'espèces marines migratrices - Nombre total d'espèces résidentes Pour les zones mésohalines : - Nombre total d'espèces - Nombre total d'espèces amphihalines - Nombre total d'espèces reproducteurs spécialisés - Nombre total d'espèces espèces sensibles à l'habitat - Proportion d'individus intolérants à la pollution - Nombre total d'espèces marines migratrices

Tableau 25 (suite)

Détermination des conditions de référence	Estimation des valeurs de référence des métriques à partir de la prédiction des modèles pour un niveau de pression anthropique le plus faible et calcul des intervalles de confiance à partir de 5000 simulations.	Estimation des valeurs de référence des métriques de richesse spécifique à partir de listes référentielles par zone haline et pour les métriques d'abondance à partir des données des sites les moins impactés.
Détermination des différents états de dégradation et attribution des 'notes'	Estimation des valeurs seuils à partir des prédictions des modèles pour des niveaux de pressions anthropiques les plus élevés et intermédiaires selon les chevauchements entre les intervalles de confiance. Attribution d'une note entre 1 (mauvais) et 5 (meilleur état).	Valeurs référentielles divisées en 4 sections équivalentes : bon potentiel écologique, modéré, pauvre, mauvais.
Agrégation de l'indicateur multi-métrique final	Somme des notes obtenues par saison et classe de salinité et standardisation pour obtenir un ratio de qualité écologique (EQR)* par métrique et par estuaire entre 0 et 1. La moyenne de toutes les notes permet d'obtenir la note globale par estuaire.	La somme des valeurs des métriques sélectionnées par zone haline donne la valeur de l'indicateur Z-EBI, à partir duquel est dérivé le ratio de qualité écologique (EQR)* qui varie entre 0 et 1.
Echelle de l'évaluation	Note globale à l'échelle de l'estuaire (mais calcul par saison et par classe de salinité)	Note globale par zone haline et par année
Méthode de validation	Régression linéaire entre l'indicateur final multi-métrique et l'indice de pression anthropique	Comparaison entre les résultats obtenus par l'indicateur poisson et le PSite : - validation interne en comparant par année entre 1995 et 2005, estimation des erreurs de type I ou II. - validation externe avec un jeu de données indépendant provenant de campagnes entre 2007 et 2008.

* Le ratio de qualité écologique est une notion qui a été introduite dans le cadre de la DCE. La valeur de l'indice global est ramenée à une valeur comprise entre 0 et 1 dans le but de standardiser les résultats.

Talmont, estuaire de la Gironde ©Anaïs Just

LISTE DES FIGURES

Fig. 1 : Diagramme triangulaire représentant les différents types d'environnements côtiers sédimentaires en fonction de l'énergie des deux processus marins, les vagues et la marée, et de l'énergie fluviale. Chacun de ces types d'environnement s'accompagne d'un modèle idéal, où le trait de côte originel est représenté en noir et les dépôts sédimentaires de l'Holocène en gris gradé. La ligne en pointillé symbolise un contour bathymétrique indicatif le long de la côte (d'après Dalrymple *et al.*, 1992 ; Harris & Heap, 2003). 6

Fig. 2 : Amplitudes moyennes de la marée le long des côtes Européennes, calculées pour des localisations situées entre 50 et 100km des côtes et espacées de 100km les unes des autres (issues de la base de données Eurosion, 2005). Cette carte montre le net contraste de marnage entre la mer du Nord et l'océan Atlantique, où il est très élevé, et les mers Baltique et Méditerranée, où il est quasiment nul. 8

Fig. 3 : Les trois gradients de salinité dans les estuaires tempérés de l'hémisphère Nord: (a) le gradient longitudinal; (b) le gradient transversal; (c) le gradient vertical. La salinité est exprimée en psu (*pratical salinity units*), (d'après McLusky & Elliott, 2006). 11

Fig. 4 : Déplacement longitudinal du bouchon vaseux en fonction de l'intensité du débit fluvial dans l'estuaire de la Gironde (Modifié de Allen *et al.*, 1980). 13

Fig. 5 : Exemple de réseau trophique d'un estuaire du type de la Gironde (d'après Lobry, 2004)..... 16

Fig. 6 : Illustration des biens et services fournis par l'écosystème estuarien à la société. 18

Fig. 7 : Illustration des impacts anthropiques sur l'écosystème estuarien. 21

Fig. 8 : Diagramme triangulaire montrant le lien entre la morphologie du corps et le mode de locomotion. Aux sommets du triangle sont représentés des exemples de poissons les plus spécialistes en estuaire et vers le centre les poissons plus généralistes. Schéma adapté aux espèces présentes dans les estuaires européens à partir de Wootton (1998). 28

Fig. 9 : Quatre conceptions de la relation entre niche et distribution des espèces. Dans chaque schéma, l'ellipse en trait plein désigne la niche fondamentale d'Hutchinson, c'est-à-dire la combinaison des facteurs abiotiques *e1* et *e2* favorable à la survie et à la reproduction d'une espèce donnée. Les croix indiquent la présence de l'espèce dans l'habitat caractérisé par des valeurs particulières de *e1* et *e2*, tandis que les ronds, similairement, indiquent leur absence. (A) Selon Grinnell (1917), une espèce sera présente partout et seulement là où les conditions environnementales lui sont favorables. (B) Hutchinson postule qu'une espèce sera absente des portions de sa niche fondamentale qui sont utilisées par un compétiteur dominant (ellipse en pointillés). (C) D'après la théorie source-puits, une espèce peut être présente dans une zone puits. (D) Les dynamiques des métapopulations et la limite par dispersion postulent qu'une espèce sera fréquemment absente d'un habitat favorable à cause des phénomènes d'extinction locale et du temps nécessaire à la recolonisation de ces endroits favorables (d'après Pulliam, 2000)..... 43

Fig. 10 : Modèle conceptuel des facteurs susceptibles d'influencer la mise en place et le maintien des assemblages de poissons qui résident dans les estuaires tidaux en termes de diversité et d'abondance. Ce modèle illustre les effets des filtres environnementaux (listés à droite) sur la structure des communautés à différentes échelles spatio-temporelles. *Il convient de noter que les caractéristiques hydromorphologiques de l'estuaire dépendent, en amont, des caractéristiques du bassin versant et, en aval, de l'influence marine (*cf.* § 2.1., inspiré de Tonn *et al.*, 1990 ; Barbault, 1993)..... 45

Fig. 11 : Localisation (représentée par des pastilles) des estuaires européens de la région boréale-atlantique (Elliott & Hemingway, 2002) étudiés dans ce travail de thèse, projetés sur une vue satellite de l'Europe (ESRI). Le dégradé de bleus, du clair au foncé, indique la bathymétrie croissante des fonds marins (GEBCO, 2003)..... 48

Fig. 12 : Plan schématique du manuscrit de thèse. 50

Fig. 13 : Les descripteurs sélectionnés pour caractériser les systèmes estuariens selon une approche écohydrologique, susceptibles d'affecter la structure et le fonctionnement des assemblages de poissons estuariens. 55

Fig. 14 : Valeurs minimales, maximales et moyennes de températures en °C (a) et de précipitations en mm (b) prédites pour l'année 2006 par pays par la base de données TYN SC 2.01, en utilisant le modèle climatique GCM qui caractérise en particulier le lien entre l'océan et le climat et le scénario A2 qui correspond actuellement le mieux aux données observées (Mitchell *et al.*, 2004 ; Mitchell & Jones, 2005)..... 56

Fig. 15 : Les trois provinces biogéographiques terrestres associées à la zone d'étude. Chaque polygone correspond à une écorégion (Olson *et al.*, 2001). 57

Fig. 16 : L'estuaire de la Seudre et sa zonation en différents degrés d'immersion. Les polygones ont été dessinés sur Arcview 9.2 à partir des scans touristiques 1/25 000 de l'IGN. 60

Fig. 17 : Photographies, à gauche, d'un petit chalut à perche de 1,5 m de largeur (prise pendant la campagne GIG-NEA d'octobre 2006 dans l'estuaire irlandais du Gweebarra, ©Michel Girardin) et, à droite, d'une senne de plage (prise dans l'estuaire de la Gironde dans le secteur de l'Ile Nouvelle en Juillet 2009, ©Alain Lechêne)..... 67

Fig. 18 : Graphique représentant le nombre de campagnes (1 système x 1 année x 1 saison) réalisées au chalut à perche et/ou à la senne de plage par les différents pays au cours du temps. A = automne ; H = hivers ; P = printemps ; E = été. Les données portugaises obtenues pour les années 2001-2002 ne sont pas des données au « standard DCE ». Les abréviations des pays sont indiquées dans le tableau 3. 69

Fig. 19 : Exemple de localisation des traits de chalut réalisés dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise pendant la campagne de mai 2007, tracée à partir des coordonnées spatiales (latitude et longitude) de départ et d'arrivée, à l'aide du logiciel Arcview 9.2. 71

Fig. 20 (ci-après) : (a) Classification ascendante hiérarchique des 75 estuaires selon la fréquence des taxons identifiés au cours des 150 campagnes DCE, basée sur la matrice de similarité de Bray-Curtis et représentée sous forme de dendrogramme. (b) Projection des estuaires sur le premier plan factoriel de l'analyse en coordonnées principales (PCoA) à partir de la même matrice de similarité. Les 3 principaux groupes identifiés en (a) et les distances estuaires-centre y sont projetés. Les estuaires en orange sont associés aux côtes Portugaises, en rouge au Golfe de Gascogne, en violet à la Manche, en vert aux Mers Celtiques et en bleu à la Mer du Nord. 90

Fig. 21 : (a) Courbe de raréfaction montrant le nombre d'espèces cumulé en fonction de la surface échantillonnée. (b) Linéarisation de la courbe de raréfaction à l'aide de la log-transformation appliquée à la surface échantillonnée. Exemple à partir des données de pêche de l'estuaire de la Loire (France). 93

Fig. 22 : Relation entre la diversité fonctionnelle et la richesse spécifique dans les assemblages de poissons estuariens. Dans l'assemblage A, la richesse spécifique est élevée et toutes les espèces présentes ont des traits fonctionnels différents. Dans l'assemblage B, la richesse spécifique est faible et les espèces présentes ont des traits fonctionnels identiques (d'après Dumay *et al.*, 2004). 111

Fig. 23 : Relations théoriques entre la diversité fonctionnelle, la richesse spécifique et les contraintes environnementales dans les assemblages de poissons (Mouillot *et al.*, 2006). Lorsqu'une contrainte s'accentue, la diversité fonctionnelle diminue plus rapidement (coefficient de pente plus élevé) que la richesse spécifique. 112

Fig. 24 : Cercles de corrélation issus de deux analyses en composantes principales normées obtenus pour leurs premiers axes factoriels, la première (a) considére les indices de richesse spécifique SR/ln(Ssc) et la deuxième (b) les indices de densité par mode fonctionnel et par campagne (estuaire x saison x classe de salinité). En noir sont projetées les variables actives, les modes alimentaires et les modes d'utilisation écologique de l'estuaire. En gris sont projetées des variables illustratives : les variables abiotiques présélectionnées (*cf.* § 4.2). 128

Fig. 25 : Schéma représentant la structuration générale des assemblages de poissons le long du gradient de salinité d'un estuaire tempéré européen en termes (a) de nombre d'espèces et (b) de densité d'individus par modalités fonctionnelles. 133

Fig. 26 : Observations de la température de l'air de surface moyenne globale. Les cercles représentent les valeurs annuelles, tandis que la courbe noire de lissage indique les valeurs moyennes décennales. La zone en bleu représente les intervalles de confiance (de 5 à 95%) autour des valeurs moyennes décennales, qui ont été estimées à partir de l'analyse des incertitudes connues (IPCC, 2007)..... 138

Fig. 27 : Distribution de la densité des individus d'une espèce en fonction de l'intensité d'un facteur écologique (ici la température) selon la loi de tolérance de Shelford (1911). 141

Fig. 28 : Synthèse des filtres environnementaux et des processus écologiques intervenant dans la détermination de la richesse spécifique totale et de la densité totale des assemblages de poissons dans les estuaires tidaux européens, d'après les résultats des chapitres 3, 4 et 5. Les variables en gras bordeaux sont les variables testées dans les GLMs. Les ellipses en pointillés représentent les processus supposés qui n'ont pas pu être directement testés. 162

Fig. 29 : La place des poissons dans le règne animal : les grands groupes généalogiques (Helfman *et al.*, 1997)..... 183

Fig. 30 : Schéma représentant le déroulement général d'une analyse en composantes principales normée (ACPn)..... 191

Fig. 31 : Schéma représentant les étapes d'une classification hiérarchique ascendante à partir des coordonnées factorielles issues d'une analyse factorielle. 192

Fig. 32 : Présence relative des modalités trophiques en termes de richesse spécifique parmi les 31 estuaires. (a) Projection des estuaires sur le premier plan factoriel de l'analyse en coordonnées principales basée sur la matrice de Bray-Curtis racine-transformée, qui calcule les dissimilarités entre estuaires à partir de leurs indices moyens de richesse spécifique par modalité trophique. (b) Histogramme représentant, dans la partie supérieure, le pourcentage des modalités trophiques en termes de richesse spécifique et, dans la partie inférieure, le nombre total d'espèces, par groupe. . 207

Fig. 33 : Densité relative des modalités trophiques parmi les 31 estuaires. (a) Projection des estuaires sur le premier plan factoriel de l'analyse en coordonnées principales basée sur la matrice de Bray-Curtis racine-transformée, qui calcule les dissimilarités entre estuaires à partir de leurs indices moyens de densité par modalité trophique. (b) Histogramme représentant, dans la partie supérieure, le pourcentage des modalités trophiques en densités et, dans la partie inférieure, la moyenne totale de densités log-transformées, par groupe..... 207

Carrelets à marée basse, estuaire de la Charente ©Delphine Nicolas

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Liste d'études des assemblages de poissons estuariens réalisées à large échelle dans le monde et mettant en évidence des influences de l'environnement naturel sur la structure de ces assemblages. 47

Tableau 2 : Liste des attributs environnementaux utilisés pour décrire les 135 systèmes estuariens. 61

Tableau 3 : Informations relatives à l'acquisition des données DCE auprès des partenaires européens dans la base EurEFish 1.0. Les abréviations utilisées pour les noms de pays font référence au code à 3 lettres de l'Organisation Internationale de Normalisation (ISO-3166)..... 64

Tableau 4 : Les différents types d'engin de pêche rencontrés dans la base de données, par pays, avec leur nombre de prélèvements et leur surface d'échantillonnage moyenne associés. *nc* = non connue. 66

Tableau 5 : Caractéristiques des chaluts à perche et des sennes de plage utilisés par les différents partenaires Européens. 68

Tableau 6 : Résumé statistique relatif (1) au nombre de campagnes (1 système x 1 année x 1 saison) réalisées par pays et (2), en moyenne (± intervalle de confiance) par campagne, au nombre d'échantillons, au pourcentage de classes de salinité spécifiées par prélèvement et aux pourcentages de mesures connues de profondeur et de la qualité de l'eau (salinité, température, dioxygène dissous, turbidité) par prélèvement au chalut à perche et à la senne de plage. 72

Tableau 7 : Définitions et illustrations des différentes catégories du groupe fonctionnel 'Utilisation écologique des estuaires', adapté d'Elliott *et al.* (2007) et de Franco *et al.* (2008a). 76

Tableau 8 : Définitions et illustrations des différentes catégories du groupe fonctionnel 'Régime trophique préférentiel', adapté d'Elliott *et al.* (2007) et de Franco *et al.* (2008a). 79

Tableau 9 : Définitions et illustrations des différentes catégories du groupe fonctionnel 'Stratégie de reproduction', adapté d'Elliott *et al*. (2007) et de Franco *et al.* (2008a). 81

Tableau 10 : Les familles représentées dans plus de 50 % des 150 campagnes DCE sélectionnées. 85

Tableau 11 : Espèces occurrentes dans plus de 50 % des 150 campagnes de pêche DCE sélectionnées..... 86

Tableau 12 : Nombre d'estuaires par rapport au nombre total d'espèces identifiées sans standardisation de l'effort d'échantillonnage 86

Tableau 13 : Les huit estuaires dans lesquels plus de 30 espèces ont été identifiées sans standardisation de l'effort d'échantillonnage 86

Tableau 14 : Espèces occurrentes dans plus de 50 % des 150 campagnes de pêche DCE par province marine 88

Tableau 15 : Liste des espèces sélectionnées avec leurs groupes fonctionnels associés : 'utilisation écologique de l'estuaire', 'distribution verticale' et 'régime trophique préférentiel'. Pour la distribution vertical : B = benthique ; D = démersal et P = pélagique. Les autres abréviations utilisées sont explicitées dans la partie 2.3. 126

Tableau 16 : Matrices de corrélation entre modalités d'utilisation écologique de l'estuaire et de distribution verticale, et modalités trophiques, calculées à partir du coefficient de corrélation de Pearson, en termes (a) de richesse spécifique et (b) de densités. * : significatif au seuil de 1 %..... 128

Tableau 17 : Les espèces résidentes estuariennes pour lesquelles la stratégie de reproduction est connue (72 % des espèces résidentes identifiées) avec leurs abondances log-transformées (± intervalle de confiance) par pays. Dans l'analyse, le Royaume-Uni (GBR) est représenté seulement par les deux estuaires écossais du Forth et du Tay. Les abréviations sont explicitées au chapitre 2 (*cf.* § 2.2.1. pour les pays et § 2.3.2.3. pour la stratégie de reproduction)..... 131

Tableau 18 : Exemple de bases de données à partir desquelles des indices de pressions anthropiques pourraient être développés à l'échelle européenne 177

Tableau 19 : Comparatif entre la distance euclidienne et l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis..... 193

Tableau 20: Composition trophique relative des 31 estuaires en moyenne (± intervalle de confiance) en termes de richesse spécifique et de densité 206

Tableau 21 : Matrice de corrélation entre chacune des modalités trophiques calculée sur les données rassemblées par classe de salinité à partir du coefficient de Pearson, dans le triangle supérieur, en terme de richesse spécifique et, dans la partie inférieure, en terme de densités. * : significatif au seuil de 1%..... 208

Tableau 22 : Nombre total d'espèces et pourcentage d'absence parmi les campagnes (estuaire x saison x classe de salinité) par modalité trophique, et regroupements de modalités effectués..... 209

Tableau 23 : Analyse de déviance des modèles linéaires généralisés gaussiens construits sur les indices de richesse spécifique SR/ln(Ssc) et de densités Ln(Dens+1) des benthivores en fonction des descripteurs abiotiques sélectionnés (Var. Intro.). Df : degrés de liberté ; Dév. Expl. : Déviance expliquée en pourcentage ; Sig. : Significativité, * quand significatif au seuil de 5%, ** 1%, *** 0,1% ; Effet : coefficient de pente quand le descripteur introduit est quantitatif. Pour les variables catégorielles, toutes les modalités sont présentées dans l'ordre décroissant selon leur effet. Lorsque la différence entre deux modalités qui se suivent est significative, le symbole « > » est indiqué. Les abréviations sont détaillées dans la Table 1 de l'article § 4.2. 209

Tableau 24 : Comparatif entre deux méthodes de construction d'indicateurs multi-métriques basés sur les assemblages de poissons estuariens dans le cadre de la DCE. 213

Canal de l'estuaire de la Gironde ©Bérengère Tack

BIBLIOGRAPHIE

2003. GEBCO Digital Atlas published by the British Oceanographic Data Center on behalf of the IOC and IHO. http://www.bodc.ac.uk/data/online_delivery/gebco.

A

Atherina presbyter – Petit prêtre
©Romaric Le Barh

Able, K.W., 2005. A re-examination of fish estuarine dependance : Evidence for connectivity between estuarine and ocean habitats. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **64**: 5-17.

Akin, S., Buhan, E., Winemiller, K.O. & Yilmaz, H., 2005. Fish assemblage structure of Koycegiz Lagoon-Estuary, Turkey: Spatial and temporal distribution patterns in relation to environmental variation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **64**: 671-684.

Allen, G.P., Salomon, J.C., Bassoullet, P., Du Penhoat, Y. & de Grandpré, C., 1980. Effects of tides on mixing and suspended sediment transport in macrotidal estuaries. *Sedimentary Geology* **26**(1-3): 69-90.

Anonymous, 1959. Symposium on the classification of brackish waters. Venise 8-14th April 1958. Archivio di Oceanographia e Limnologia Volume 11. Supplemento (Simposio sulla Classificazione della Acque Salmastre. Venezia 8-14 Aprile, 1958).

Araújo, F.G., Bailey, R.G. & Williams, W.P., 1999. Spatial and temporal variations in fish populations in the upper Thames estuary. *Journal of Fish Biology* **55**(4): 836-853.

Araújo, F.G. & Costa de Azevedo, M.C., 2001. Assemblages of southeast-south Brazilian coastal systems based on the distribution of fishes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **52**(6): 729-738.

Arrhenius, O., 1921. Species and area. *Journal of Ecology* **9**: 95-99.

Arrignon, J., 1988. Fish and their environment in large european river ecosystems. The Loire. *Sciences de l'Eau* **7**(1): 21-34.

Attrill, M.J. & Power, M., 2004. Partitioning of temperature resources amongst an estuarine fish assemblage. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **61**(4): 725-738.

Aubry, A. & Elliott, M., 2006. The use of environmental integrative indicators to assess seabed disturbance in estuaires and coasts: Application to the Humber Estuary, UK. *Marine Pollution Bulletin* **53**: 175-185.

Austen, D.J., Bayley, P.B. & Menzel, B.W., 1994. Importance of the guild concept to fisheries research and management. *FISHERIES (BETHESDA)* **19**(6): 12-20.

Austin, J., Butchart, N. & Shine, K.P., 1992. Possibility of an Arctic ozone hole in a doubled-CO2 climate. *Nature* **360**(6401): 221-X.

Austin, M.P., 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* **157**(2-3): 101-118.

Austin, M.P., Nicholls, A.O. & Margules, C.R., 1990. Measurement of the realized qualitative niche: environmental niche of five Eucalyptus species. *Ecological Monographs* **60**: 161-177.

B

Barbus barbus – Barbeau fluviatile
©Michel Girardin

Baird, D. & Ulanowicz, R.E., 1993. Comparative study on the trophic structure, cycling and ecosystem properties of 4 tidal estuaries. *Marine Ecology Progress Series* **99**(3): 221-237.

Bakun, A., 1996. Patterns in the ocean. Ocean processes and marine population dynamics. *NOAA*. California Sea Grant College System, La Jolla, CA.

Bals, J., 2002. Classification of European estuaries. Delft University of Technology - WL|Delft Hydraulics, Master's thesis, Delft.

Barbault, R., 1993. Une approche écologique de la biodiversité. *Natures, Sciences, Sociétés* **1**(4): 322-329.

Basset, A. & Abbiati, M., 2004. Challenges to transitional water monitoring: ecological descriptors and scales. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems* **14**: S1-S3.

Bate, G.C., Smailes, P.A. & Adams, J.B., 2004. Benthic Diatoms in the Rivers and Estuaries of South Africa. *WRC Report No. 1107*.

Beaugrand, G., Reid, P.C., IbanÌƒez, F., Lindley, J.A. & Edwards, M., 2002. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* **296**(5573): 1692-1694.

Beaulaton, L. & Castelnaud, G., 2009. Abundance trends of glass eels (*Anguilla anguilla*) between 1978 and 1999 from fisheries data in the Gironde basin, France. In: Casselman, J.M. and Cairns, D.K. (Eds), Eels at the edge: Science, Status, and Conservation Concerns. Proceedings of the 2003 International Eel Symposium. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, pp. 257-274.

Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P.F. & Weinstein, M.R., 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience* **51**(8): 633-641.

Blaber, S.J.M. & Blaber, T.G., 1980. Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *Journal of Fish Biology* **17**: 143-162.

Blaber, S.J.M., Cyrus, D.P., Albaret, J.J., Ching, C.V., Day, J.W., Elliott, M., Fonsecan, M.S., Hoss, D.E., Orensanz, J., Potter, I.C. & Silvert, W., 2000. Effects of fishing on the structure and functioning of estuarine and nearshore ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* **57**(3): 590-602.

Blackburn, T.M., 2004. Method in macroecology. *Basic and Applied Ecology* **5**(5): 401-412.

Blackburn, T.M. & Gaston, K.J., 1998. Some methodological issues in macroecology. *American Naturalist* **151**(1): 68-83.

Blondel, J., 2003. Guilds or functional groups: Does it matter? *Oikos* **100**(2): 223-231.

Boët, P., Belliard, J., Berrebi-dit-Thomas, R. & Tales, É., 1999. Multiple human impacts by the City of Paris on fish communities in the Seine River basin, France. *Hydrobiologia* **410**: 59-68.

Borja, A., Franco, J. & Perez, V., 2000. A marine Biotic Index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within European estuarine and coastal environments. *Marine Pollution Bulletin* **40**(12): 1100-1114.

Borja, A., Franco, J., Valencia, V., Bald, J., Muxika, I., Belzunce, M.J. & Solaun, O., 2004. Implementation of the European water framework directive from the Basque country (northern Spain): a methodological approach. *Marine Pollution Bulletin* **48**: 209-218.

Borja, A., Galparsoro, I., Solaun, O., Muxika, I., Tello, E.M., Uriarte, A. & Valencia, V., 2006. The European Water Framework Directive and the DPSIR, a methodological approach to assess the risk of failing to achieve good ecological status. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **66**: 84-96.

Brander, K., Blom, G., Borges, M.F., Erzini, K., Henderson, G., MacKenzie, B.R., Mendes, H., Ribeiro, J., Santos, A.M.P. & Toresen, R., 2003. Changes in fish distribution in the eastern North Atlantic: Are we seeing a coherent response to changing temperature? *ICES Marine Science Symposia* **219**: 261–270.

Breine, J., Quataert, P., Stevens, M., Ollevier, F., Volckaert, F.A.M., Van den Bergh, E. & Maes, J., 2010. A zone-specific fish-based biotic index as a management tool for the Zeeschelde estuary (Belgium). *Marine Pollution Bulletin* **60**(7): 1099-1112.

Breine, J.J., Maes, J., Quataert, P., Van den Bergh, E. & Belpaire, C., 2007. A fish-based assessment tool for the ecological quality of the brackish Schelde estuary in Flanders (Belgium). *Hydrobiologia* **517**: 141-159.

Brind'Amour, A., Boisclair, D., Dray, S. & Legendre, P., soumis. Assessment of the relationships between species feeding-oriented traits and environmental conditions for littoral fish communities usig three matrix approaches. *Ecological Applications*.

Brind'Amour, A. & Lobry, J., 2009. Assessment of the ecological status of coastal areas and estuaries in France, using multiple fish-based indicators: a comparative analysis on the Vilaine estuary. *Aquatic Living Resources* **22**: 559-572.

Brook, B.W., Sodhi, N.S. & Bradshaw, J.A., 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution* **23**(8): 453-460.

Brown, J.H., 1995. Macroecology. *The University of Chicago Press, London.*, 269 pp.

Brown, J.H. & Maurer, B.A., 1989. Macroecology: The division of food and space among species on continents. *Science* **243**(4895): 1145-1150.

Brunel, T. & Boucher, J., 2007. Long-term trends in fish recruitment in the north-east Atlantic related to climate change. *Fisheries Oceanography* **16**(4): 336-349.

Budzinski, H. & Togola, A., 2006. Drug residues in compartments of the aquatic environment. *Environnement, risques et santé* **5**(4): 248-253.

Burr, B.M. & Page, L.M., 1986. Zoogeography of fishes of the lower Ohio-upper Mississippi basin. *The Zoogeography of North American Freshwater Fishes*: 287-324.

C

Ciliata mustela – Motelle à 5 barbillons
©Julien Dublon

Cabral, H.N., Costa, M.J. & Salgado, J.P., 2001. Does the Tagus estuary fish community reflect environmental changes? *Climate Research* **18**(1-2): 119-126.

Caldeira, K. & Wickett, M.E., 2003. Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature* **425**(6956): 365.

Center for International Earth Science Information Network (CIESIN) & Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), 2005. Gridded Population of the World Version 3 (GPWv3): Population Density Grids. Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC), Columbia University, Palisades, New-York, USA.

Chassot, E., Mélin, F., Le Pape, O. & Gascuel, D., 2007. Bottom-up control regulates fisheries production at the scale of eco-regions in European seas. *Marine Ecology Progress Series* **343**: 45-55.

Chave, J., 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* **7**(3): 241-253.

Chave, J. & Leigh, E.G., 2002. A spatially explicit neutral model of beta-diversity in tropical forests. *Theoretical Population Biology* **62**(2): 153-168.

Cheung, W.W.L., Lam, V.W.Y., Sarmiento, J.L., Kearney, K., Watson, R. & Pauly, D., 2009. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries* **10**(3): 235-251.

Cheung, W.W.L., Lam, V.W.Y., Sarmiento, J.L., Kearney, K., Watson, R., Zeller, D. & Pauly, D., 2010. Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change. *Global Change Biology* **16**: 24-35.

Chust, G., Borja, A., Caballero, A., Irigoien, X., Saenz, J., Moncho, R., Marcos, M., Liria, P., Hidalgo, J., Valle, M. & Valencia, V., in press. Climate Change impacts on the coastal and pelagic environments on the southeastern Bay of Biscay. *Climate Research*.

Claridge, P.N., Potter, I.C. & Hardisty, M.W., 1986. Seasonal changes in movements, abundance, size composition and diversity of the fish fauna of the Severn estuary. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **66**: 229-258.

Clemmensen, C., Potrykus, A. & Schmidt, J., 2007. Climate change and European Fisheries. European Parliament, Directorate General Internal Policies of the Union.

Clua, E., Beliaeff, B., Chauvet, C., David, G., Ferraris, J., Kronen, M., Kulbicki, M., Labrosse, P., Letourneur, Y., Pelletier, D., Thébaud, O. & Léopold, M., 2005. Towards multidisciplinary indicator dashboards for coral reef fisheries management. *Aquatic Living Resources* **18**(3): 199-213.

Coates, S., Waugh, A., Anwar, A. & Robson, M., 2007. Efficacy of a multi-metric fish index as an analysis tool for the transitional fish component of the Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin* **55**: 225-240.

Cody, M.L. & Mooney, H.A., 1978. Convergence versus nonconvergence in Mediterranean-climate ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **9**: 265-321.

Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* **199**: 1302-1310.

Cooper, J.A.G., Ramm, A.E.L. & Harrison, T.D., 1994. The estuarine health index: A new approach to scientific information transfer. *Ocean & Coastal Management* **25**(2): 103-141.

Costa, M.J., Cabral, H.N., Drake, P., Economou, A.N., Fernadez-Delgado, C., Gordo, L., Marchand, J. & Thiel, R., 2002. Recruitments and production of commercial species in estuaries. In: Elliott, M. and Hemingway, K.L. (Eds), Fishes in estuaries. Blackwell Science Ltd, London, pp. 54-123.

Costa, M.J. & Elliott, M., 1991. Fish usage and feeding in two industrialised estuaries - the Tagus, Portugal, and the Forth, Scotland. In: Elliott, M. and Ducrotoy, J.P. (Eds), Estuaries and coasts : spatial and temporal intrecomparisons. Olsen and Olsen, Fredensborg, Denmark, pp. 289-297.

Costa, M.J., Vasconcelos, R., Costa, J.L. & Cabral, H.N., 2007. River flow influence on the fish community of the Tagus estuary (Portugal). *Hydrobiologia* **587**: 113-123.

Costanza, R., D'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P. & Van Den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* **387**: 253-260.

Costanza, R. & Mageau, M., 1999. What is a healthy ecosystem? *Aquatic Ecology* **33**: 105-115.

Courrat, A., Lobry, J., Nicolas, D., Laffargue, P., Amara, R., Lepage, M., Girardin, M. & Le Pape, O., 2009. Anthropogenic disturbance on nursery function of estuarine areas for marine species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **81**(2): 179-190.

Coutant, C.C., 1977. Compilation of temperature preference data. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**: 739-745.

Crouzet, P., 2007. Assessing impact of river fragmentation *versus* fish. European Environmental Agency, Rapport Intermédiaire, Copenhagen, Denmark.

Cummins, K.W., 1974. Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience* **24**(11): 631-641.

Cury, P.M., Shannon, L.J., Roux, J.-P., Daskalov, G.M., Jarre, A., Moloney, C.L. & Pauly, D., 2005. Trophodynamic indicators for an ecosystem approach to fisheries. *ICES Journal of Marine Science* **62**(3): 430-442.

D

Dicentrarchus labrax – Bar européen
©Romaric Le Barh

Dalrymple, R.W., Zaitlin, B.A. & Boyd, R., 1992. Estuarine facies models: conceptual basis and stratigraphic implications. *Journal of Sedimentary Petrology* **62**(6): 1130-1146.

Daufresne, M. & Boët, P., 2007. Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology* **13**: 1-12.

Dauvin, J.-C., 2008a. The main characteristics, problems, and prospects for Western European coastal seas. *Marine Pollution Bulletin* **57**(1-5): 22-40.

Dauvin, J.C., 2008b. Effects of heavy metal contamination on the macrobenthic fauna in estuaries: The case of the Seine estuary. *Marine Pollution Bulletin* **57**(1-5): 160-169.

Day, J.H., Blaber, S.J.M. & Wallace, J.H., 1981. Estuarine fishes. In: Day, J.H. (Ed.), Estuarine ecology with particular reference to Southern Africa, Balkena, Cape Town, pp. 197-221.

de Jonge, V.N., Elliott, M. & Brauer, V.S., 2006. Marine monitoring: Its shortcomings and mismatch with the EU Water Framework Directive's objectives. *Marine Pollution Bulletin* **53**: 5-19.

de Jonge, V.N., Elliott, M. & Orive, E., 2002. Causes, historical development, effects and future challenges of a common environmental problem: eutrophication. *Hydrobiologia* **475**(1): 1-19.

de Sylva, D.P., 1975. Nektonic food webs in estuaries. In: Cronin, L.E. (Ed.), Estuarine Research: Chemistry, Biology and the Estuarine System. Academic Press, New York, pp. 420-447.

Deegan, L.A., Finn, J.T., Ayvazian, S.G., Ryder-Kieffer, C.A. & Buonaccorsi, J., 1997. Development and validation of an estuarine biotic integrity index. *Estuaries* **20**(3): 601-617.

Delpech, C., Courrat, A., Pasquaud, S., Lobry, J., Le Pape, O., Nicolas, D., Boët, B., 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.

Delpech, C., Girardin, M., Lepage, M. & Boët, P., soumis. Long-term changes within the Gironde estuarine small fish and shrimp communities: Effects of hydrologic and climatic factors. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.

Dennison, W.C., Orth, R.J., Moore, K.A., Stevenson, J.C., Carter, V., Kollar, S., Bergstrom, P.W. & Batiuk, R.A., 1993. Assessing water quality with submersed aquatic vegetation. *Bioscience* **43**(2): 86-94.

Désaunay, Y., Guérault, D., Le Pape, O. & Poulard, J.C., 2006. Changes in occurrence and abundance of northern/southern flatfishes over a 20-year period in a coastal nursery area (Bay of Vilaine) and on the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *Scientia Marina* **70**(SUPPL. 1): 193-200.

Diamond, J.M., 1975. Assembly of species communities. In: Cody, M.L. and Diamond, J.M. (Eds), Ecology and evolution of communities. Belknap, Harvard, USA, pp. 342-444.

Dìaz, S. & Cabido, M., 2001. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* **16**(11): 646-655.

Diaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F., 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* **9**(1): 113-122.

Drinkwater, K.F., 2005. The response of Atlantic cod (Gadus morhua) to future climate change. *ICES Journal of Marine Science* **62**(7): 1327-1337.

Ducrotoy, J.P. & Elliott, M., 2006. Recent developments in estuarine ecology and management. *Marine Pollution Bulletin* **53**: 1-4.

Dulvy, N.K., Rogers, S.I., Jennings, S., Stelzenmüller, V., Dye, S.R. & Skjoldal, H.R., 2008. Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: A biotic indicator of warming seas. *Journal of Applied Ecology* **45**(4): 1029-1039.

Dumay, O., Tari, P.S., Tomasini, J.A. & Mouillot, D., 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology* **64**(4): 970-983.

Durant, J.M., Hjermann, D.O., Ottersen, G. & Stenseth, N.C., 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research* **33**(3): 271-283.

E

Engraulis encrasicolus – Anchois
©Mario Lepage

Edgar, G.J., Barrett, N.S., Graddon, D.J. & Last, P.R., 2000. The conservation significance of estuaries: a classification of Tasmanian estuaries using ecological, physical and demographic attributes as a case study. *Biological Conservation* **92**: 383-397.

Edgar, G.J., Barrett, N.S. & Last, P.R., 1999. The distribution of macroinvertebrates and fishes in Tasmanian estuaries. *Journal of Biogeography* **26**(6): 1169-1189.

Edgar, G.J., Samson, C.R. & Barrett, N.S., 2005. Species extinction in the marine environment: Tasmania as a regional example of overlooked losses in biodiversity. *Conservation Biology* **19**(4): 1294-1300.

Elliott, M., 2002. The role of the DPSIR approach and conceptual models in marine environmental management: an example for offshore wind power. *Marine Pollution Bulletin* **44**: iii-vii.

Elliott, M. & de Jonge, V.N., 2002. The management of nutrients and potential eutrophication in estuaries and other restricted water bodies. *Hydrobiologia* **475-476**: 513-524.

Elliott, M. & Dewailly, F., 1995. The structure and components of European estuarine fish assemblages. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* **29**(2-3): 397-417.

Elliott, M., Griffiths, A.H. & Taylor, C.J.L., 1988. The role of fish studies in estuarine pollution assessment. *Journal of Fish Biology* **33**(Suppl.A): 51-61.

Elliott, M. & Hemingway, K. (Editors), 2002. Fishes in Estuaries. Blackwell Science, Oxford.

Elliott, M. & McLusky, D.S., 2002. The Need for Definitions in Understanding Estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **55**(6): 815-827.

Elliott, M. & Quintino, V., 2007. The Estuarine Quality Paradox, Environmental Homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Marine Pollution Bulletin* **54**(6): 640-645.

Elliott, M. & Taylor, C.J.L., 1989a. The production ecology of the subtidal benthos of the Forth Estuary, Scotland. *Scientia Marina* **53**: 531-541.

Elliott, M. & Taylor, C.J.L., 1989b. The structure and functioning of an estuarine/marine fish community in the Forth estuary, Scotland. In: Klekowski, R.Z., Styczynska, E. and Falkowski, L. (Eds), Proceedings of the 21st European Marine Biology Symposium. Polish Academy of Sciences, Gdansk, pp. 227-240.

Elliott, M., Whitfield, A.K., Potter, I.C., Blaber, S.J.M., Cyrus, D.P., Nordlie, F.G. & Harrison, T.D., 2007. The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: A global review. *Fish and Fisheries* **8**(3): 241-268.

Elton, C., 1927. Animal Ecology. Sidgwick and Jackson, London, UK, 209 pp.

Engle, V.D., Kurtz, J.C., Smith, L.M., Chancy, C. & Bourgeois, P., 2007. A classification of U.S. Estuaries Based on Physical and Hydrologic Attributes. *Environmental Monitoring and Assessment* **129**(1-3): 397-412.

Escofier, B. & Pagès, J., 1990. Analyses factorielles simples et multiples. Objectifs, méthodes et interprétation. Dunod, Paris, 273 pp.

Escoufier, Y., 1987. The duality diagram: a means for better practical applications. *Developments in numerical ecology*: 139-156.

European Council Directive, 2000. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy. *Official Journal of the European Communities* **43**(L327): 75.

EUROSION GIS, 2005. Hydrodynamics and sea level rise data, EUROSION GIS database, part of the Geographical Information System of the European Commission (GISCO). http://dataservice.eea.europa.eu.

F

Fairbridge, R., 1980. The estuary: its definition and geodynamic cycle. In: Olausson E. & Cato I. (Ed.), Chemistry and biogeochemistry of estuaries, Wiley, New York, pp. 1-35.

Fairweather, P.G., 1999. Determining the 'health' of estuaries: Priorities for ecological research. *Australian Journal of Ecology* **24**(4): 441-451.

Faith, D.P., Minchin, P.R. & Belbin, L., 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* **69**(1-3): 57-68.

Feely, R.A., Sabine, C.L., Lee, K., Berelson, W., Kleypas, J., Fabry, V.J. & Millero, F.J., 2004. Impact of anthropogenic CO_2 on the $CaCO_3$ system in the oceans. *Science* **305**(5682): 362-366.

Fisher, R.A., Corbet, A.S. & Williams, C.B., 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* **12**: 42-58.

Franco, A., Elliott, M., Franzoi, P. & Torricelli, P., 2008a. Life strategies of fishes in European estuaries: the functional guild approach. *Marine Ecology Progress Series* **354**: 219-228.

Franco, A., Franzoi, P. & Torricelli, P., 2008b. Structure and functioning of Mediterranean lagoon fish assemblages: a key for the identification of water body types. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **79**: 549-558.

Frankignoulle, M., Abril, G., Borges, A., Bourge, I., Canon, C., Delille, B., Libert, E. & Théate, J.M., 1998. Carbon Dioxide Emission from European Estuaries. *Science* **282**: 434-436.

Froese, R. & Pauly, D., 2009. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org). Accessed June 2009.

G

Gadus morhua – Morue de l' Atlantique
(Iglésias, 2009)

Galbraith, H., Jones, R., Park, R., Clough, J., Herrod-Julius, S., Harrington, B. & Page, G., 2002. Global climate change and sea level rise: Potential losses of intertidal habitat for shorebirds. *Waterbirds* **25**(2): 173-183.

Galéa, G., Vasquez-Paulus, S., Renard, B. & Breil, P., 2005. L'impact des prélèvements d'eau pour l'irrigation sur les régimes hydrologiques des sous-bassins du Tescou et de la Séoune (bassin Adour-Garonne, France). *Revue des Sciences de l'Eau* **18**(3): 273-305.

Garrison, L.P. & Link, J.S., 2000. Dietary guild structure of the fish community in the Northeast United States continental shelf ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* **202**: 231-240.

Gaston, K.J. & Blackburn, T.M., 1999. A critique for macroecology. *Oikos* **84**(3): 353-368.

Gatz, A.J., 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology* **607**: 11-718.

Gause, 1934. The struggle for existence. Williams & Wilkins, Baltimore.

Gibson, G.R., Bowman, M.L., Gerritsen, J. & Snyder, B.D., 2000. Estuarine and Coastal Marine Waters: Bioassessment and Biocriteria Technical Guidance. EPA 822-B-00-024. U.S., Environmental Protection Agency, Office of Water, Washington, DC.

Gibson, R.N., 1994. Impact of Habitat Quality and Quantity on the Recruitment of Juvenile Flatfishes. *Netherlands Journal of Sea Research* **32**(2): 191-206.

Gibson, R.N., Robb, L., Wennhage, H. & Burrows, M.T., 2002. Ontogenetic changes in depth distribution of juvenile flatfishes in relation to predation risk and temperature on a shallow-water nursery ground. *Marine Ecology Progress Series* **229**: 233-244.

Gilbert, B. & Lechowicz, M.J., 2004. Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**(20): 7651-7656.

Goeldner, L., 1999. Réouverture de polders et restauration du schorre en Angleterre: une technique paradoxale de défense contre la mer. *Géocarrefour* **74**(1): 75-84.

Gómez-Gesteira, M., deCastro, M., Alvarez, I. & Gómez-Gesteira, J.L., 2008. Coastal sea surface temperature warming trend along the continental part of the Atlantic Arc (1985-2005). *Journal of Geophysical Research C: Oceans* **113**(4): art. no. C04010.

Gonzàlez-Ortegòn, E., Subida, M.D., Cuesta, J.A., Arias, A.M., Fernàndez-Delgado, C. & Drake, P., 2010. The impact of extreme turbidity events on the nursery function of a temperate European estuary with regulated freshwater inflow. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **87**: 311-324.

Grinnell, 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* **34**: 427-433.

H

Hippocampus hippocampus – Hippocampe à museau court
©Aymeric Guibert

Haedrich, R.L., 1983. Estuarine fishes. *Ecosystems of the world, Estuaries and Enclosed Seas* **26**: 183-207.

Hampel, H., Cattrijsse, A. & Elliott, M., 2005. Feeding habits of young predatory fishes in marsh creeks situated along the salinity gradient of the Schelde estuary, Belgium and The Netherlands. *Helgoland Marine Research* **59**(2): 151-162.

Harley, C.D.G., Hughes, A.R., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J.B., Thornber, C.S., Rodriguez, L.F., Tomanek, L. & Williams, S.L., 2006a. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* **9**(4): 228-241.

Harley, C.D.G., Hughes, A.R., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J.B., Thornber, C.S., Rodriguez, L.F., Tomanek, L. & Williams, S.L., 2006b. The impacts of climate change in coastal marine systems (vol 9, pg 228, 2006). *Ecology Letters* **9**(4): 500-500.

Harris, P.T. & Heap, A.D., 2003. Environmental management of clastic coastal depositional environments: inferences from an Australian geomorphic database. *Ocean & Coastal Management* **46**(5): 457-478.

Harris, P.T., Heap, A.D., Bryce, S.M., Porter-Smith, R., Ryan, D.A. & Heggie, D.T., 2002. Classification of Australian clastic coastal depositional environments based upon a quantitative analysis of wave, tidal and river power. *Journal of Sedimentary Research* **72**(6): 858-870.

Harrison, T.D. & Whitfield, A.K., 2004. A multi-metric fish index to assess the environmental condition of estuaries. *Journal of Fish Biology* **65**: 683-710.

Harrison, T.D. & Whitfield, A.K., 2006a. Application of a multimetric fish index to assess the environmental condition of South African estuaries. *Estuaries and Coasts* **29**(6B): 1108-1120.

Harrison, T.D. & Whitfield, A.K., 2006b. Estuarine typology and the structuring of fish communities in South Africa. *Environmental Biology of Fishes* **75**: 269-293.

Harrison, T.D. & Whitfield, A.K., 2006c. Temperature and salinity as primary determinants influencing the biogeography of fishes in South African estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **66**(1-2): 335-345.

Haylock, M., Hofstra, N., Tank, A.K., Klok, E., Jones, P. & New, M., 2009. A European daily high-resolution gridded dataset of surface temperature and precipitation. *J. Geophys. Res*.

Hedgpeth, J.W., 1982. Estuarine dependence and colonisation. *Atlantica* **5**: 57-58.

Heino, J., Virkkala, R. & Toivonen, H., 2009. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews* **84**(1): 39-54.

Heip, C.H.R., Goosen, N.K., Herman, P.M.J., Kromkamp, J., Middelburg, J.J. & Soetaert, K., 1995. Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries. *Oceanography and Marine Biology: an annual review* **33**: 1-149.

Helfman, G.S., Collette, B.B. & Facey, D.E., 1997. The diversity of fishes. *Blackwell science*: 528.

Helmuth, B., Harley, C.D.G., Halpin, P.M., O'Donnell, M., Hofmann, G.E. & Blanchette, C.A., 2002. Climate change and latitudinal patterns of intertidal thermal stress. *Science* **298**(5595): 1015-1017.

Hémery, G., D'Amico, F., Castège, I., Dupont, B., D'Elbée, J., Lalanne, Y. & Mouches, C., 2008. Detecting the impact of oceano-climatic changes on marine ecosystems using a multivariate index: The case of the Bay of Biscay (North Atlantic-European Ocean). *Global Change Biology* **14**(1): 27-38.

Hénocque, Y. & Denis, J., 2001. Des outils et des hommes pour une Gestion Intégrée des Zones Côtières, guide méthodologique. *Manuals and Guides IOC - UNESCO* **42**.

Hering, D., Feld, C.K., Moog, O. & Ofenböck, T., 2006. Cook book for the development of a Multimetric Index for biological condition of aquatic ecosystems: Experiences from the European AQEM and STAR projects and related initiatives. *Hydrobiologia* **566**(1): 311-324.

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**(1-2): 45-53.

Hiddink, J.G. & ter Hofstede, R., 2008. Climate induced increases in species richness of marine fishes. *Global Change Biology* **14**(3): 453-460.

Holyoak, M. & Loreau, M., 2006. Reconciling empirical ecology with neutral community models. *Ecology* **87**(6): 1370-1377.

Holyoak, M., Loreau, M. & Strong, D., 2006. Neutral community ecology. *Ecology* **87**(6): 1368-1369.

Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setala, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**(1): 3-35.

Hsieh, C.H., Glaser, S.M., Lucas, A.J. & Sugihara, G., 2005. Distinguishing random environmental fluctuations from ecological catastrophes for the North Pacific Ocean. *Nature* **435**(7040): 336-340.

Hubbell, S.P., 2001. A unified neutral theory of biodiversity and biogegraphy. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Hughes, L., 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* **15**(2): 56-61.

Hulot, F.D., Lacroix, G., Lescher-Moutoue, F. & Loreau, M., 2000. Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature* **405**(6784): 340-344.

Hureau, J.-C. & Monod, T., 1973. Check-list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean (CLOFNAM). UNESCO, 683 pp.

Hurlbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecological Monographs* **54**(2): 187-211.

Huston, M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* **113**: 81-101.

Hutchinson, G., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **22**: 415-427.

Hyndes, G.A., Potter, I.C. & Lenanton, R.C.J., 1996. Habitat partitioning by whiting species (Sillaginidae) in coastal waters. *Environmental Biology of Fishes* **45**(1): 21-40.

I-J-K

Ibañez, C., Belliard, J., Hughes, R.M., Irz, P., Kamdem-Toham, A., Lamouroux, N., Tedesco, P.A. & Oberdorff, T., 2009. Convergence of temperate and tropical stream fish assemblages. *Ecography* **32**(4): 658-670.

Iglésias, S.P., 2009. Actinopterygians from the North-eastern Atlantic and the Mediterranean (A natural classification based on collection specimens), Volume I (plates), Provisional version 05, 01 November 2009. *http:www.mnhn.fr/iccanam*, 141 pp.

IPCC, 2007. Climate change 2007: synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Core Writing Team, Pachauri, R. K. and Reisinger, A. (Eds). IPCC, Geneva, Switzerland, 104 pp.

Irigoien, X. & Castel, J., 1997. Light limitation and distribution of chlorophyll pigments in a highly turbid estuary: The Gironde (SW France). *Estuarine Coastal and Shelf Science* **44**(4): 507-517.

Jackson, J.B.C., 2001. What was natural in the coastal oceans? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**(10): 5411-5418.

Kalikoski, D.C., Quevedo Neto, P. & Almudi, T., 2010. Building adaptive capacity to climate variability: The case of artisanal fisheries in the estuary of the Patos Lagoon, Brazil. *Marine Policy* **34**(4): 742-751.

Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**: 157-164.

Kent, M., 2005. Biogeography and macroecology. *Progress in Physical Geography* **29**(2): 256-264.

Kottelat, M. & Freyhof, J., 2007. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany, 646 pp.

Koutsikopoulos, C., Beillois, P., Leroy, C. & Taillefer, F., 1998. Temporal trends and spatial structures of the sea surface temperature in the Bay of Biscay. *Oceanologica Acta* **21**(2): 335-344.

L

Lepomis gibbosus – Perche soleil
©Bénédicte Durozoi

Lamontagne, M. & Baribeau, T., 1992. L'évaluation comparative des grands fleuves. *Rev. Géographie Lyon* **68**(4): 265-272.

Lassalle, G., Béguer, M., Beaulaton, L. & Rochard, E., 2008. Diadromous fish conservation plans need to consider global warming issues: an approach using biogeographical models. *Biological Conservation* **141**(4): 1105-1118.

Lassalle, G., Béguer, M., Beaulaton, L. & Rochard, E., 2009. Learning from the past to predict the future: responses of European diadromous fish to climate change. In: Haro, A.J., Smith, K.L., Rulifson, R.A., Moffitt, C.M., Klauda, R.J., Dadswell, M.J., Cunjak, R.A., Cooper, J.E., Beal, K.L. and Avery, T.S. (Eds), Challenges for diadromous fishes in a dynamic global environment. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, pp. 175-193.

Lassalle, G. & Rochard, E., 2009. Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology* **15**(5): 1072-1089.

Lawrence, D., Dagg, M.J., Liu, H., Cummings, S.R., Ortner, P.B. & Kelble, C., 2004. Wind events and benthic-pelagic coupling in a shallow subtropical bay in Florida. *Marine Ecology Progress Series* **266**: 1-13.

Le Bris, H. & Glémarec, M., 1996. Marine and Brackish Ecosystems of South Brittany (Lorient and Vilaine Bays) with Particular Reference to the Effect of the Turbidity Maxima. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **42**(6): 737-753.

Le Pape, O., Chauvet, F., Desaunay, Y. & Guerault, D., 2003. Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (Solea solea, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *Journal of Sea Research* **50**(2-3): 177-185.

Le Pape, O., Gilliers, C., Riou, P., Morin, J., Amara, R. & Désaunay, Y., 2007. Convergent signs of degradation in both the capacity and the quality of an essential fish habitat: State of the Seine estuary (France) flatfish nurseries. *Hydrobiologia* **588**(1): 225-229.

Leakey, R. & Lewin, R., 1996. The sixth extinction. Weidenfield & Nicolson, London.

Legendre, P. & Andersson, M.J., 1999. Distance-based redundancy analysis: Testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs* **69**(1): 1-24.

Legendre, P., Galzin, R. & Harmelin-Vivien, M.L., 1997. Relating Behavior to Habitat: Solutions to the Fourth-corner Problem. *Ecology* **78**(2): 547-562.

Leibold, M.A., 1995. The Niche Concept Revisited - Mechanistic Models and Community Context. *Ecology* **76**(5): 1371-1382.

Lelek, A., 1987. The freshwater fishes of Europe. Threatened fishes of Europe. *European Commitee for the Conservation of Nature and Natural Resource, Council of Europe*. AULA-Verlag, Wiesbaden.

Lenanton, R.C.J. & Potter, I.C., 1987. Contribution of estuaries to commercial fisheries in temperate Western Australia and the concept of estuarine dependence. *Estuaries* **10**(1): 28-35.

Lepage, M. & Girardin, M., 2006. Inventaire Poisson dans les eaux de transition. Protocole d'échantillonnage de la façade Atlantique et Manche. Cemagref - groupement de Bordeaux, Rapport, Procédure EPBX_801.doc, Cestas.

Levitus, S., Antonov, J.I., Boyer, T.P., Locarnini, R.A., Garcia, H.E. & Mishonov, A.V., 2009. Global ocean heat content 1955-2008 in light of recently revealed instrumentation problems. *Geophysical Research Letters* **36**(7): art. no. L07608

Ley, J.A., 2005. Linking fish assemblages and attributes of mangrove estuaries in tropical Australia: criteria for regional marine reserves. *Marine Ecology Progress Series* **305**: 41-57.

Llanso, R.J., Scott, L.C., Hyland, J.L., Dauer, D.M., Russell, D.E. & Kutz, F.W., 2002. An estuarine benthic index of biotic integrity for the mid-Atlantic region of the United States. II. Index development. *Estuaries* **25**(6A): 1231-1242.

Lobry, J., 2004. Quel référentiel de fonctionnement pour les écosystèmes estuariens? Le cas des cortèges de poissons fréquentant l'estuaire de la Gironde. Thèse de doctorat, Bordeaux 1.

Lobry, J., David, V., Pasquaud, S., Lepage, M., Sautour, B. & Rochard, E., 2008. Diversity and stability of an estuarine trophic network. *Marine Ecology Progress Series* **358**: 13-25.

Lobry, J., Lepage, M. & Girardin, M., 2006. L'échantillonnage de la diversité piscicole en estuaires: stratégie et représentativité dans le contexte de la Directive cadre européenne sur l'eau. *Ingénieries* **45**: 3-14.

Lobry, J., Mourand, L., Rochard, E. & Elie, P., 2003. Structure of the Gironde estuarine fish assemblages: a European estuaries comparison perspective. *Aquatic Living Resources* **16**(2): 47-58.

Lomolino, M.V., Riddle, B.R. & Brown, J.H., 2006. Biogeography. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, USA, 845 pp.

Loreau, M., 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: Recent theoretical advances. *Oikos* **91**(1): 3-17.

Louisy, P., 2005. Guide d'identification des poissons marins. Europe de l'ouest et Méditerranée, Paris, 430 pp.

Lowry, M. & Suthers, L., 2004. Population structure of aggregations, and response to spear fishing, of a large temperate reef fish Cheilodactylus fuscus. *Marine Ecology Progress Series* **273**: 199-210.

Merlangius merlangus – Merlan
©Julien Dublon

MacArthur, R. & Levins, R., 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* **107**: 213-246.

MacArthur, R.H., 1957. On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **43**: 293-295.

MacArthur, R.H., 1960. On the relative abundance of species. *American Naturalist* **94**: 25-36.

MacArthur, R.H., 1984. Geographical ecology: Patterns in the distribution of species. Princeton University Press, Princeton, USA.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O., 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* **17**: 373-387.

Mackey, R.L. & Currie, D.J., 2001. The diversity-disturbance relationship: Is it generally strong and peaked? *Ecology* **82**(12): 3479-3492.

Maes, J., Taillieu, A., Van Damme, P.A., Cottenie, K. & Ollevier, F., 1998a. Seasonal patterns in the fish and crustacean community of a turbid temperate estuary (Zeeschelde Estuary, Belgium). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **47**(2): 143-151.

Maes, J., van Damme, P.A., Taillieu, A. & Ollevier, F., 1998b. Fish communities along an oxygen-poor salinity gradient (Zeeschelde Estuary, Belgium). *Journal of Fish Biology* **52**(3): 534-546.

Magnuson, J., Crowder, L.B. & Medvick, P., 1979. Temperature as an Ecological Ressource. *American Zoologist* **19**: 331-343.

Magnuson, J. & DeStasio, B., 1997. Thermal niche of fishes and global warming In: Wood, C.M. and Mcdonald, D.G. (Eds), Global warming: implications for freshwater and marine fish. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 377-408.

Mahon, R., 1984. Divergent structure in fish Taxocenes of north temperate streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **41**: 330-350.

Mann, K.H. & Lazier, J.R.N., 1991. Dynamics of marine ecosystems. Biological-physical interactions in the oceans. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Marchand, J., 1993. The influence of seasonal salinity and turbidity maximum variations on the nursery function of the Loire estuary. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* **27**(2-4): 427-436.

Margalef, R., 1981. Stress in ecosystems: a future approach. In: Barrett, G.W. and Rosenberg, R. (Eds), Stress on Natural Ecosystems. John Wiley & Sons, New York, pp. 281-289.

Marshall, S. & Elliott, M., 1998. Environmental influences on the fish assemblage of the Humber estuary, UK. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **46**(2): 175-184.

Martinho, F., Leitao, R., Viegas, I., Dolbeth, M., Neto, J.M., Cabral, H.N. & Pardal, M.A., 2007. The influence of an extreme drought event in the fish community of a southern Europe temperate estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **75**(4): 537-546.

Martino, E.J. & Able, K.W., 2003. Fish assemblages across the marine to low salinity transition zone of a temperate estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **56**: 969-987.

Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos* **111**(1): 112-118.

Mathias, P.V.C., Mendonça, C.V., Rangel, T.F.L.V.B. & Diniz-Filho, J.A.F., 2004. Sensitivity of macroecological patterns of South American parrots to differences in data sources. *Global Ecology & Biogeography* **13**(3): 193-198.

Mathieson, S., Cattrijsse, A., Costa, M.J., Drake, P., Elliott, M., Gardner, J. & Marchand, J., 2000. Fish assemblages of European tidal marshes: a comparison based on species, families and functional guilds. *Marine Ecology Progress Series* **204**: 225-242.

McDowall, R.M., 1988. Diadromy in fishes - Migrations between freshwater and marine environments. Croom Helm, London, UK, 308 pp.

McGill, B.J., Etienne, R.S., Gray, J.S., Alonso, D., Anderson, M.J., Benecha, H.K., Dornelas, M., Enquist, B.J., Green, J.L., He, F., Hurlbert, A.H., Magurran, A.E., Marquet, P.A., Maurer, B.A., Ostling, A., Soykan, C.U., Ugland, K.I. & White, E.P., 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* **10**: 995-1015.

McGill, B.J., Maurer, B.A. & Weiser, M.D., 2006. Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology* **87**(6): 1411-1423.

McHugh, J.L., 1967. Estuarine nekton. *Estuaries* **83**: 581-620.

McLusky, D.J., 1989. The Estuarine Ecosystem. Blackie, Glasgow-London, 215 pp.

McLusky, D.S., 1993. Marine and estuarine gradients - an overview. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* **27**(2-4): 489-493.

McLusky, D.S., Bryant, D.M. & Elliott, M., 1992. The impact of land-claim on the invertebrates, fish and birds of the Forth estuary. *Aquatic conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **2**: 211-222.

McLusky, D.S. & Elliott, M., 2006. The Estuarine Ecosystem - ecology, threats and management. Oxford University Press, 214 pp.

Menge, B.A. & Olson, A.M., 1990. Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in Ecology and Evolution* **5**(2): 52-57.

Michel, S., Vandermeirsch, F. & Lorance, P., 2009. Evolution of upper layer temperature in the bay of biscay during the last 40 years. *Aquatic Living Resources* **22**(4): 447-461.

Mitchell, T.D., Carter, T.R., Jones, P.D., Hulme, M. & New, M.G., 2004. A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe: the observed record (1901-2000) and 16 scenarios (2001-2100). Tyndall Centre, Norwich, UK.

Mitchell, T.D. & Jones, P.D., 2005. An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids. *International Journal of Climatology* **25**(6): 693-712.

Monaco, M.E., Lowery, T.A. & Emmett, R.L., 1992. Assemblages of U.S. west coast estuaries based on the distribution of fishes. *Journal of Biogeography* **19**: 251-267.

Mouillot, D., Mason, W.H.N., Dumay, O. & Wilson, J.B., 2005. Functional regularity: A neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* **142**(3): 353-359.

Mouillot, D., Spatharis, S., Reizopoulou, S., Laugier, T., Sabetta, L., Basset, A. & Do Chi, T., 2006. Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities. *Aquatic conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **16**: 469-482.

Mountain, D.G., 2002. Potential consequences of climate change for the fish resources in the mid-Atlantic region. *American Fisheries Society Symposium* **2002**(32): 185-194.

Moyle, P.B. & Herbold, B., 1987. Life-history patterns and community structure in stream fishes of western North America: Comparisons with eastern North America and Europe. *Community and Evolutionary Ecology of North American Stream Fishes*: 25-32.

Moyle, P.B. & Leidy, R.A., 1992. Loss of Biodiversity in aquatic ecosystems : evidence from fish faunas. In: Fiedler, P.L. and Jain, S.K. (Eds), Conservation biology : the theory and practice of nature conservation, preservation and management. Routledge Chapman & Hall Inc., New York, pp. 127-169.

Murawski, S.A., 1993. Climate change and marine fish distribution: Forecasting from historical analogy. *Transactions of the American Fisheries Society* **122**: 647-658.

N

Nerophis lumbriciformis – Nérophis petit nez (Iglésias, 2009)

Nagelkerken, I. & van der Velde, G., 2004. A comparison of fish communities of subtidal seagrass beds and sandy seabeds in 13 marine embayments of a Caribbean island, based on species, families, size distribution and functional groups. *Journal of Sea Research* **52**: 127-147.

Nelson, J.S., 1994. Fishes of the World: 3rd. Ed. John Wiley & Sons, New York.

Nicolas, D., Chaalali, A., Drouineau, H., Lobry, J., Uriarte, A., Borja, A. & Boët, P., 2011. Impact of global warming on European tidal estuaries: some evidences of northward migration of estuarine fish species. *Regional Environmental Change*: on line.

Nicolas, D., Lobry, J., Le Pape, O. & Boët, B., 2010a. Functional diversity in European estuaries: relating the composition of fish assemblages to the abiotic environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **88**: 329-338.

Nicolas, D., Lobry, J., Lepage, M., Sautour, B., Le Pape, O., Cabral, H., Uriarte, A. & Boët, P., 2010b. Fish under influence: a macroecological analysis of relations between fish species richness and environmental gradients among European tidal estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **86**(1): 137-147.

O

Osmerus eperlanus – Eperlan européen
(Iglésias, 2009)

Oberdorff, T., Huguény, B. & Guégan, J.F., 1997. Is there an influence of historical events on contemporary fish species richness in rivers? Comparisons between Western Europe and North America. *Journal of Biogeography* **24**(4): 461-467.

Odum, E.P., 1985. Trends Expected in Stressed Ecosystems. *Bioscience* **35**(7): 419-422.

Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E., C., D'amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. & Kassem, K.R., 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on earth. *Bioscience* **51**(11): 933-938.

P

Platichthys flesus – Flet d'Europe
©Michel Girardin

Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **37**: 637-669.

Parmesan, C. & Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**(6918): 37-42.

Pasquaud, S., David, V., Lobry, J., Girardin, M., Sautour, B. & Elie, P., 2010. Exploitation of trophic resources by fish under stressful estuarine conditions. *Marine Ecology Progress Series* **400**: 207-219.

Pearson, T.H. & Rosenberg, R., 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review* **16**: 229-311.

Pease, B.C., 1999. A spatially oriented analysis of estuaries and their associated commercial fisheries in New South Wales, Australia. *Fisheries Research* **42**(1-2): 67-86.

Perry, A.L., Paula, J.L., Ellis, J.R. & Reynolds, J.D., 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* **308**: 1912-1915.

Petchey, O.L. & Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* **5**(3): 402-411.

Petchey, O.L., Hector, A. & Gaston, K.J., 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* **85**(3): 847-857.

Pihl, L., Cattrijsse, A., Codling, I., Mathieson, S., McLusky, D.S. & Roberts, C., 2002. Habitat use by fishes in estuaries and other brackish areas. In: Elliott, M. and Hemingway, K.L. (Eds), Fishes in estuary. Blackwell Science Ltd, London, pp. 54-123.

Pinnegar, J.K., Jennings, S., O'Brien, C.M. & Polunin, N.V.C., 2002. Long-term changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution. *Journal of Applied Ecology* **39**(3): 377-390.

Planque, B., Beillois, P., Jégou, A.M., Lazure, P., Petitgas, P. & Puillat, I., 2003. Large scale hydroclimatic variability in the bay of Biscay. The 1990s in the context of interdecadal changes. *ICES Marine Science Symposia* **219**: 61-70.

Planque, B., Fromentin, J.M., Cury, P., Drinkwater, K.F., Jennings, S., Perry, R.I. & Kifani, S., 2010. How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? *Journal of Marine Systems* **79**(3-4): 403-417.

Poff, N.L., 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* **16**(2): 391-409.

Poff, N.L., Tokar, S. & Johnson, P., 1996. Stream hydrological and ecological responses to climate change assessed with an artificial neural network. *Limnology and Oceanography* **41**(5): 857-863.

Pombo, L., Elliott, M. & Rebelo, J.E., 2004. The structure and functioning of fish communities in the Ria de Aveiro, Portugal - temporal and spatial variations and the influence of abiotic factors. *Cahiers de Biologie Marine* **45**: 197-211.

Pombo, L., Elliott, M. & Rebelo, J.E., 2005. Environmental influences on fish assemblage distribution of an estuarine coastal lagoon, Ria de Aveiro (Portugal). *Scientia Marina* **69**(1): 143-159.

Pomfret, J.R., Elliott, M., O'Reilly, M.G. & Phillips, S., 1991. Spatial and temporal patterns in the fish communities in two UK North Sea estuaries. In: Elliott, M. and Ducrotoy, J.P. (Eds), Estuaries and coasts : spatial and temporal intrecomparisons. Olsen and Olsen, Fredensborg, Denmark, pp. 277-284.

Pont, D., Hughes, R.M., Whittier, T.R. & Schmutz, S., 2009. A predictive index of biotic integrity model for aquatic-vertebrate assemblages of western US streams. *Transactions of the American Fisheries Society* **138**: 292-305.

Pont, D., Hugueny, B., Beier, U., Goffaux, D., Melcher, A., Noble, R., Rogers, C., Roset, N. & Schmutz, S., 2006. Assessing river biotic condition at a continental scale: A European approach using functional metrics and fish assemblages. *Journal of Applied Ecology* **43**(1): 70-80.

Pont, D., Hugueny, B. & Rogers, C., 2007. Development of a fish-based index for the assessment of river health in Europe: The European Fish Index. *Fisheries management and Ecology* **14**(6): 427-439.

Potter, I.C., Beckley, L.E., Whitfield, A.K. & Lenanton, R.C.J., 1990. Comparisons between the roles played by estuaries in the life cycles of fishes in temperate Western Australia and Southern Africa. *Environmental Biology of Fishes* **28**(1-4): 143-178.

Potter, I.C., Chuwen, B.M., Hoeksema, S.D. & Elliott, M., 2010. The concept of an estuary: A definition that incorporates systems which can become closed to the ocean and hypersaline. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **87**(3): 497-500.

Potter, I.C. & Hyndes, G.A., 1999. Characteristics of the ichthyofaunas of southwestern Australian estuaries, including comparisons with holarctic estuaries and estuaries elsewhere in temperate Australia: A review. *Australian Journal of Ecology* **24**(4): 395-421.

Potter, I.C., Hyndes, G.A. & Baronie, F.M., 1993. The fish fauna of a seasonally closed Australian estuary. Is the prevalence of estuarine-spawning species high? *Marine Biology* **116**(1): 19-30.

Poulard, J.C. & Blanchard, F., 2005. The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science* **62**(7): 1436-1443.

Power, M., Attrill, M.J. & Thomas, R.M., 1999. Trends in agricultural pesticide (atrazine, lindane, simazine) concentrations in the Thames Estuary. *Environmental Pollution* **104**: 31-39.

Power, M., Attrill, M.J. & Thomas, R.M., 2000a. Environmental factors and interactions affecting the temporal abundance of juvenile flatfish in the Thames Estuary. *Journal of Sea Research* **43**: 135-149.

Power, M., Attrill, M.J. & Thomas, R.M., 2000b. Temporal abundance patterns and growth of juvenile herring and sprat from the Thames estuary 1977-1992. *Journal of Fish Biology* **56**: 1408-1426.

Power, M., Attrill, M.J. & Thomas, R.M., 2002. Environmental influences on the long-term fluctuations in the abundance of gadoid species during estuarine residence. *Journal of Sea Research* **47**(2): 185-194.

Preston, F.W., 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* **29**: 254-283.

Preston, F.W., 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* **43**: 185-215.

Pritchard, D.W., 1967. What is an estuary: physical viewpoint. *Estuaries* **83**: 3-5.

Pronier, O. & Rochard, E., 1998. Fonctionnement d'une population d'éperlan (*Osmerus eperlanus*, Osmériformes Osmeridae) située en limite méridionale de son aire de répartition, influence de la température. *Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture* **350-51**: 479-497.

Pulliam, H.R., 1988. Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* **132**: 652-661.

Pulliam, H.R., 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* **3**(4): 349-361.

Q

Quéro, J.C., 1998. Changes in the Euro-Atlantic fish species composition resulting from fishing and ocean warming. *Italian Journal of Zoology* **65**(Suppl.): 493-499.

Quéro, J.C., Du Buit, M.H. & Vayne, J.J., 1998. The records of tropical fishes and the warming of the European Atlantic waters. *Oceanologica Acta* **21**(2): 345-351.

Quéro, J.C. & Vayne, J.J., 2005. Les poissons de mer des pêches françaises. *Le règne animal*, Paris, 304 pp.

Quinn, N.W., Breen, C.M., Whitfield, A.K. & Hearne, J.W., 1999. An index for the management of South African estuaries for juvenile fish recruitment from the marine environment. *Fisheries Management* **6**(5): 421-436.

Raja clavata – Raie bouclée
©Michel Girardin

R

R Development Core Team, 2005. R: a language and environment for statistical 609 computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Ramm, A.E., 1988. The community degradation index: A new method for assessing the deterioration of aquatic habitats. *Water Research* **22**(3): 293-301.

Ray, G.C., 1997. Do the metapopulation dynamics of estuarine fishes influence the stability of shelf ecosystems? *Bulletin of Marine Science* **60**(3): 1040-1049.

Ray, G.C., 2005. Connectivities of estuarine fishes to the coastal realm. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **64**(1): 18-32.

Ricklefs, R.E., 1987. Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science* **235**(4785): 172-176.

Roessig, J.M., Woodley, C.M., Cech Jr, J.J. & Hansen, L.J., 2004. Effects of global climate change on marine and estuarine fishes and fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **14**(2): 251-275.

Root, R.B., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* **37**: 317-350.

Rose, G.A., 2005. On distributional responses of North Atlantic fish to climate change. *ICES Journal of Marine Science* **62**: 1360-1374.

Rosenfeld, J.S., 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* **98**(1): 156-162.

Rowe, C.L. & Dunson, W.A., 1995. Individual and interactive effects of salinity and initial fish density on a salt marsh assemblage. *Marine Ecology Progress Series* **128**(1-3): 271-278.

Roy, P.S., Williams, R.J., Jones, A.R., Yassini, I., Gibbs, P.J., Coates, B., West, R.J., Scanes, P.R., Hudson, J.P. & Nichol, S., 2001. Structure and function of south-east Australian estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **53**(3): 351-384.

Rybarczyk, H. & Elkaim, B., 2003. An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: the Seine Estuary (Eastern Channel, Normandy, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **58**(4): 775-791.

Rybarczyk, H., Elkaim, B., Ochs, L. & Loquet, N., 2003. Analysis of the trophic network of a macrotidal ecosystem: The Bay of Somme (Eastern Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **58**(3): 405-421.

S

Scorpaena porcus – Rascasse brune
©Julien Dublon

Sakamoto, Y., Ishiguro, M. & Kitagawa, G., 1986. Akaike Information Criterion Statistics. D. Reidel Publishing Company, 290 pp.

Salas, F., Neto, J.M., Borja, A. & Marques, J.C., 2004. Evaluation of the applicability of a marine biotic index to characterize the status of estuarine ecosystems: the case of Mondego estuary (Portugal). *Ecological Indicators* **4**(3): 215-225.

Schäfer, J., Blanc, G., Lapaquellerie, Y., Maillet, N., Maneux, E. & Etcheber, H., 2002. Ten-year observation of the Gironde tributary fluvial system: fluxes of suspended matter, particulate organic carbon and cadmium. *Marine Chemistry* **79**(3-4): 229-242.

Schwartz, M.W., Iverson, L.R., Prasad, A.M., Matthews, S.N. & O'Connor, R.J., 2006. Predicting extinctions as a result of climate change. *Ecology* **87**(7): 1611-1615.

Scott, J.S., 1982. Depth, temperature and salinity preferences of common fishes of the Scotian Shelf. *J Northwest Atl Fish Sci* **3**: 29-39.

Selleslagh, J., Amara, R., Laffargue, P., Lesourd, S., Lepage, M. & Girardin, M., 2009. Fish composition and assemblage structure in three Eastern English Channel macrotidal estuaries: A comparison with other French estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **81**: 149-159.

Shelford, V.E., 1911. Ecological succession: stream fishes and the method of physiographic analysis. *Biological Bulletin (Woods Hole)* **21**: 9-34.

Simberloff, D. & Dayan, T., 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **22**: 115-143.

Simboura, N. & Zenetos, A., 2002. Benthic indicators to use in ecological quality classification of Mediterranean soft bottom marine ecosystems, including a new biotic index. *Mediterranean Marine Science* **3**(2): 77-111.

Sottolichio, A. & Castaing, P., 1999. A synthesis on seasonal dynamics of highly-concentrated structures in the Gironde estuary. *Comptes Rendus de l'Academie de Sciences - Serie IIa: Sciences de la Terre et des Planetes* **329**(11): 795-800.

Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C.A. & Robertson, J., 2007. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *Bioscience* **57**(7): 573-583.

Statzner, B., Dolédec, S. & Hugueny, B., 2004. Biological trait composition of European stream invertebrate communities: Assessing the effects of various trait filter types. *Ecography* **27**(4): 470-488.

Stebbing, A.R.D., Turk, S.M.T., Wheeler, A. & Clarke, K.R., 2002. Immigration of southern fish species to south-west England linked to warming of the North Atlantic (1960-2001). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **82**(2): 177-180.

T

Trachurus trachurus – Chinchard d'Europe ©Julien Dublon

ter Hofstede, R., Hiddink, J.G. & Rijnsdorp, A.D., 2010. Regional warming changes fish species richness in the eastern North Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* **414**: 1-9.

Thiel, R., Cabral, H. & Costa, M.J., 2003. Composition, temporal changes and ecological guild classification of the ichthyofaunas of large European estuaries - A comparison between the Tagus (Portugal) and the Elbe (Germany). *Journal of Applied Ichthyology* **19**(5): 330-342.

Thiel, R. & Potter, I.C., 2001. The ichthyofaunal composition of the Elbe Estuary: an analysis in space and time. *Marine Biology* **138**(3): 603-616.

Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L. & Williams, S.E., 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* **427**(6970): 145-148.

Thomas, C.D. & Lennon, J.J., 1999. Birds extend their ranges northwards. *Nature* **399**(6733): 213.

Tilman, D., 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology* **80**(5): 1455-1474.

Tilman, D., 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* **405**(6783): 208-211.

Tingley, M.W. & Beissinger, S.R., 2009. Detecting range shifts from historical species occurrences: new perspectives on old data. *Trends in Ecology and Evolution* **24**(11): 625-633.

Tonn, W.M., Magnuson, J.J., Rask, M. & Toivonen, J., 1990. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: The balance between local and regional processes. *The American Naturalist* **136**(3): 345-375.

Tsukamoto, K., Aoyama, J. & Miller, M.J., 2002. Migration, speciation and the evolution of diadromy in anguillid eels. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 1989-1998.

Turnpenny, A., Coughlan, J. & Liney, K., 2006. Review of Temperature and Dissolved Oxygen Effects on Fish in Transitional Waters, rapport, U.K.

U

Umbrina cariensis – Ombrine bronze
©Michel Girardin

Uncles, R.J., Joint, I. & Stephens, J.A., 1998. Transport and retention of suspended particulate matter and bacteria in the Humber-Ouse Estuary, United Kingdom, and their relationship to hypoxia and anoxia. *Estuaries* **21**(4A): 597-612.

Uncles, R.J., Stephens, J.A. & Smith, R.A., 2002. The dependence of estuarine turbidity on tidal intrusion length, tidal range and residence time. *Continental Shelf Research* **22**: 1835-1856.

Uriarte, A. & Borja, A., 2009. Assessing fish quality status in transitional waters, within the European Water Framework Directive: Setting boundary classes and responding to anthropogenic pressures. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **82**(2): 214-224.

V

van der Veer, H.W., Berghahn, R., Miller, J.M. & Rijnsdorp, A.D., 2000. Recruitment in flatfish, with special emphasis on North Atlantic species: Progress made by the Flatfish Symposia. *ICES Journal of Marine Science* **57**(2): 202-215.

van der Veer, H.W., Dapper, R. & Witte, J.I.J., 2001. The nursery function of the intertidal areas in the western Wadden Sea for 0-group sole *Solea solea* (L.). *Journal of Sea Research* **45**(3-4): 271-279.

Van Dolah, R.F., Hyland, J.L., Holland, A.F., Rosen, J.S. & Snoots, T.R., 1999. A benthic index of biological integrity for assessing habitat quality in estuaries of the southeastern USA. *Marine Environmental Research* **48**(4-5): 269-283.

van Hal, R., Smits, K. & Rijnsdorp, A.D., 2010. How climate warming impacts the distribution and abundance of two small flatfish species in the North Sea. *Journal of Sea Research* **64**(1-2): 76-84.

Vasconcelos, R.P., Reis-Santos, P., Fonseca, V., Maia, A., Ruano, M., Franca, S., Vinagre, C., Costa, M.J. & Cabral, H., 2007. Assessing anthropogenic pressures on estuarine fish nurseries along the Portuguese coast: A multi-metric index and conceptual approach. *Science of The Total Environment* **374**(2-3): 199-215.

Villars, M.T. & Devigne, G.A.L., 2001. Estuarine processes, a literature review, Delft.

Vogt, J.V., Soille, P., de Jager, A., Rimaviciute, E., Mehl, W., Foisneau, S., Bodis, K., Dusart, J., Paracchini, M.L., Haastrup, P. & Bamps, C., 2007. A pan-European River and Catchment Database. EC-JRC (Report EUR 22920 EN), Luxembourg.

W

Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**(6879): 389-395.

Ward, J.V., 1998. Riverine landscapes : biodiversity patterns, disturbance regimes and aquatic conservation. *Biological Conservation* **83**(3): 269-278.

Webb, P.W., 1984. Body and fin form and strike tactics of four teleost predators attacking fathead minnow (*Pimephales promelas*) prey. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **41**(1): 157-165.

Weisberg, S.B., Ranasinghe, J.A., Dauer, D.M., Schaffner, L.C., Diaz, R.J. & Frithsen, J.B., 1997. An estuarine benthic index of biotic integrity (B-IBI) for Chesapeake Bay. *Estuaries* **20**(1): 149-158.

Werner, E.E. & Gilliam, J.F., 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual review of ecology and systematics. Vol. 15*: 393-425.

Wheeler, A., 1978. Key to the fishes of Northern Europe. Frederick Warne & Co. Ltd, London, 400 pp.

Whitfield, A.K., 1999. Ichthyofaunal assemblages in estuaries: A South African case study. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **9**(2): 151-186.

Whitfield, A.K. & Elliott, M., 2002. Fishes as indicators of environmental and ecological changes within estuaries: a review of progress and some suggestions for the future. *Journal of Fish Biology* **61**: 229-250.

Whitfield, A.K. & Harrison, T.D., 2003. River flow and fish abundance in a South African estuary. *Journal of Fish Biology* **62**: 1467-1472.

Willig, M.R., Kaufman, D.M. & Stevens, R.D., 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: patterns, process, scale and synthesis. *Annual Review of Ecology and Systematics* **34**: 273-309.

Willis, J.C., 1922. Age and area. Cambridge University Press, Cambridge.

Wilson, J.G., 2002. Productivity, Fisheries and Aquaculture in Temperate Estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **55**(6): 953-967.

Wilson, J.G. & Parkes, A., 1998. Network analysis of the energy flow through the Dublin Bay ecosystem. *Biology and Environment* **98**(3): 179-190.

Wolanski, E., 2007. Estuarine ecohydrology. Elsevier, Amsterdam, 157 pp.

Wood, R.J., Boesch, D.F. & Kennedy, V.S., 2002. Future consequences of climate change for the Chesapeake Bay ecosystem and its fisheries. *American Fisheries Society Symposium* **2002**(32): 171-184.

Wootton, R.J., 1998. Ecology of teleost fishes. *Fish and Fisheries Series*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht/Boston/London, 386 pp.

Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A., Stachowicz, J.J. & Watson, R., 2006. Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science* **314**: 787-790.

Z

Zeus faber – Saint-Pierre
(Iglésias, 2009)

Zalewski, M. & Naiman, R.J., 1985. The regulation of riverine fish communities by a continuum of abiotic-biotic factors. In: Alabaster, J.S. (Ed.), Habitat modification and freshwater fisheries. Butterworths, London, pp. 3-9.

Zalewski, M. & Welcomme, R., 2001. Restoration of sustainability of physically degraded fish habitats - The Model of Intermediate Restoration. *Ecohydrology and Hydrobiology* **1**(3): 275-278.

Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Smith, G.M., 2007. Analysing Ecological Data. *Statistics for Biology and Health*. Springer, 700 pp.

RÉSUMÉ

Cette thèse cherche à déterminer l'influence de l'environnement abiotique sur la structure des assemblages de poissons dans les estuaires européens tidaux à partir d'une approche macroécologique. L'environnement abiotique de 135 estuaires, du Portugal à l'Ecosse, est caractérisé par une quinzaine de descripteurs en utilisant une approche écohydrologique. Les assemblages de poissons d'une centaine d'estuaires sont caractérisés par les données de pêche acquises au cours de campagnes scientifiques conduites dans le cadre de la Directive-Cadre européenne sur l'Eau (DCE). Néanmoins, ces données sont souvent hétérogènes du fait des différences entre les protocoles d'échantillonnage utilisés. Afin de limiter cette hétérogénéité, une sélection rigoureuse et une procédure de standardisation des données ont été effectuées. Les assemblages de poissons sont décrits à l'aide d'indices globaux ou fonctionnels relatifs à la richesse spécifique et à l'abondance. A l'aide de modèles linéaires généralisés, des relations sont établies entre des attributs de l'ichtyofaune et des gradients abiotiques à large échelle et au sein de l'estuaire. La richesse spécifique totale, et en particulier celle des espèces marines et migratrices amphihalines, augmente avec la taille de l'estuaire. De plus, elle apparaît plus élevée dans les estuaires associés à un large plateau continental. Les plus fortes densités totales et, en particulier, celles des espèces résidentes et marines, sont associées aux estuaires présentant une grande proportion en zones intertidales. Les assemblages de poissons estuariens apparaissent fortement structurés par le gradient de salinité à la fois en termes de richesse spécifique et de densité. En parallèle, cette thèse apporte des éléments témoignant d'un décalage vers le Nord de plusieurs espèces de poissons estuariens dans le contexte du réchauffement climatique global. Les résultats de cette thèse contribueront à l'amélioration des indicateurs biotiques basés sur l'ichtyofaune qui sont actuellement développés dans le contexte de la DCE.

Mots-clés : Assemblages de poissons ; Estuaires tidaux ; Europe ; Macroécologie ; Filtres environnementaux ; Modèles linéaires généralisés.

ABSTRACT

Fish under influence?
A large-scale analysis of relations between abiotic gradients and fish assemblages of European tidal estuaries

Based on a macroecological approach, this thesis aims at determining the influence of the abiotic environment on the structure of fish assemblages among European tidal estuaries. The abiotic environment of 135 North-Eastern Atlantic estuaries from Portugal to Scotland was characterised by fifteen descriptors using an ecohydrological approach. The fish assemblages of about a hundred estuaries were characterised by fish data collected during scientific surveys conducted in the context of the European Water Framework Directive (WFD). Nonetheless, differences among sampling protocols resulted in highly heterogeneous datasets. To limit this heterogeneity, a rigorous selections then standardisation processes were carried out. Fish assemblages were described by total or functional indices related to species richness or abundance. Relationships were identified between large-scale and intra-estuarine abiotic gradients and fish attributes by fitting generalised linear models. Results showed that the total number of species, and more especially of marine and diadromous species, increased with the estuary size. Moreover, the total species richness appeared higher in estuaries associated to a wide continental shelf. The greatest total densities, and more particularly total densities of resident and marine species, were associated to estuaries with a great proportion of intertidal areas. Fish assemblages appeared also strongly structured by the salinity gradient in terms of both species richness and density. Furthermore, this thesis brought some evidence of northward migration of estuarine fish species in the context of the global warming. The results of this thesis will contribute to improve the fish indicators that are currently developed in the context of the European WFD.

Keywords: Fish assemblages; Tidal estuaries; Europe; Macroecology; Environmental filters; Generalised Linear Models.