



THÈSE / AGROCAMPUS OUEST
sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de

DOCTEUR D'AGROCAMPUS OUEST

Spécialité : Halieutique

École doctorale Vie-Agro-Santé

présentée par

Sébastien Rochette

préparée à l'UMR 985 Agrocampus Ouest – INRA, ESE
Écologie et Santé des Écosystèmes
Équipe Écologie Halieutique

**EFFET DES PERTURBATIONS ANTHROPIQUES SUR LA SURVIE DES
JUVÉNILES DE POISSONS MARINS DANS LES NOURRICERIES ET
CONSÉQUENCES SUR LE RENOUVELLEMENT DES POPULATIONS.**

APPLICATION AU STOCK DE SOLE COMMUNE (*SOLEA SOLEA*) EN MANCHE EST.

Soutenance à Agrocampus Ouest, Rennes
le 17 mars 2011

devant le jury composé de :

Philippe GROS Directeur de recherches, Ifremer / *rapporteur*

Adriaan RIJNSDORP Directeur de recherches, IMARES / *rapporteur*

Étienne PRÉVOST Chargé de recherches, INRA / *examineur*

Anik BRIND'AMOUR Cadre de recherche, Ifremer / *examinatrice*

David KAPLAN Chargé de recherches, IRD / *examineur*

Olivier LE PAPE Professeur, Agrocampus Ouest / *directeur de thèse*

Étienne RIVOT IPEF, Agrocampus Ouest / *co-directeur de thèse*

Remerciements

Le moment des remerciements est censé être un soulagement parce qu'il marque la fin de quelques trois années de thèse et surtout quelques mois de dur labeur à rédiger ces dizaines de pages qui nous font devenir docteur. Mais la vérité est ailleurs... Personne ne dit que le stress est maximum à la rédaction de ces remerciements. Le risque est d'oublier une personne qui nous a soutenu, supporté, aidé de près ou de loin pendant tout ce temps ou même avant. Alors je pourrais simplement remercier tout le monde, tout ceux qui, à la lecture de ce manuscrit ou seulement de ces remerciements, jugeront devoir être remerciés. Mais ce serait trop facile...

Et puis, pour ne rien vous cacher, je profite d'être sur ma terrasse, en plein soleil, avec un nouveau PC ayant une batterie qui fonctionne, pour vous écrire ces mots. Ce serait égoïste de ne pas partager ce moment avec vous.

Une fois de plus au cours de ma thèse, la structure de ce chapitre nécessite réflexion. Faut-il le rédiger de manière chronologique ? Par ordre d'importance ? De manière scientifique ? Je ne choisirai aucun de ceux là, je vais improviser, ce sera mieux. Et puis ce qui compte avant tout c'est de m'avoir soutenu d'une manière ou d'une autre. Comme on dit, ce n'est pas la quantité qui compte mais la qualité...

Le thème de l'improvisation sera "Remerciements", à la manière d'une fin de thèse. Un joueur par équipe. Durée et nombre de pages illimités. Sans caucus. En jeu...

Avant d'attaquer les remerciements en tant que tels, je souhaiterais d'abord encourager tout ceux qui se sont engagés dans une thèse ou qui pensent avoir envie de le faire. Il y a toujours des moments difficiles, professionnels ou personnels, mais la thèse est aussi ponctuée de moments de grande satisfaction. Un colloque international, un manuscrit soumis, accepté, voire publié ! Et quoi qu'il arrive, la famille, les amis, les collègues sont toujours là pour un bon repas, une soirée tardive non programmée ou une partie de badminton. Si vous n'avez pas eu la possibilité de choisir le sujet qui vous plaisait le plus ou que ça ne se passe pas comme prévu, accrochez-vous. Ça vaut le coup de terminer ce que vous avez commencé. Vous aurez la possibilité de créer des collaborations extérieures, de modeler voire de détourner votre sujet au gré des rencontres nationales ou internationales. Ce sont ces moments qu'ils faut savoir créer en allant discuter avec les gens même si vous avez l'impression d'être ignorant et mauvais devant le grand ponton de votre domaine. Si vous avez atteint le niveau pour être en thèse, c'est que vous avez les compétences et bien souvent, ces grands pontons vous prennent pour n'importe quel autre collègue. Vous aurez ou avez toujours quelque chose de nouveau à apporter. Il faut y croire. Et si vous n'y croyez plus, parlez-en autour de vous. Il y a toujours quelqu'un qui a une idée pour relancer la machine.

Ces mots d'encouragement, je ne les formule pas parce que je pense en avoir eu besoin. Bien au contraire. J'estime avoir été dans une situation très confortable. Seulement, au cours de ma thèse, j'ai rencontré plusieurs autres doctorants français ou étrangers qui vivaient plus ou moins bien leur thèse. Rassurez-vous, ce n'est pas la majorité, dans la plupart des cas, ça se passe bien mais on entend beaucoup plus parler des gens qui ont des problèmes que de ceux pour qui tout va bien. Et c'est bien normal...

Du coup, j'ose le dire, pour moi, cette thèse s'est très bien déroulée. J'ai commencé par faire exactement ce pourquoi j'avais choisi de faire une thèse : « R » et les GLM. Et avec comme objectif, la puissance par excellence : le Bayésien. Pour y arriver, la compétition a été rude avec des compétiteurs de qualité et j'ai pris un risque. D'ailleurs, je tiens à remercier Philippe Boët en particulier et toute l'unité EPBX du Cemagref de Bordeaux pour m'avoir soutenu dans cette démarche et m'avoir largement aidé à préparer l'entretien pour cette thèse. Je garde un bon souvenir de la dizaine de mois que j'ai passé avec vous et qui m'a conduit à une publication. Je ne doute pas que nous aurons d'autres occasions de collaborer comme pour la thèse de Mélanie ou celle de Jean-Sébastien que je soutiens.

En ce qui concerne ma propre thèse, je pourrais consacrer un énorme paragraphe à mes deux encadrants, Olivier Le Pape et Étienne Rivot, pour tout le temps qu'ils ont accordé à ma formation de chercheur. Pour le temps qu'ils m'ont laissé à faire autre chose que ma thèse comme donner des cours, bosser sur d'autres sujets, partir à l'étranger. Mais aussi nager à 6h ou à midi, faire du badminton à 12h15 et me péter les chevilles à 12h30... Quoi qu'il en soit, vous avez passé beaucoup de temps à ma relecture et moi à l'intégration des corrections... Vous vous êtes adaptés à OpenOffice (LibreOffice maintenant ?) même si je ne vous ai pas vraiment laissé le choix et j'ai espoir qu'un jour vous finirez par passer à Linux, mais nous n'en sommes pas encore là. Peut-être Étienne sera-t-il le premier étant donné la complexité des modèles Bayésiens à venir ! Benoît, je compte sur toi... Et Jérôme, il faut y croire, tu peux te faire entendre ! Après tout, c'est toi qui installes les machines... Bref, je remercie aussi vos compagnes et enfants respectifs de ne pas vous avoir empêché de bosser pour moi le soir, et malheureusement pour eux, je crains que vous n'ayez déjà trop pris goût à l'encadrement et ils risquent d'avoir encore de la sole ou du saumon à manger le soir... Je tiens à dire que j'ai particulièrement apprécié ce sujet que vous m'avez proposé, les discussions et les déviations qu'il a engendré et que, mis à part l'écriture de la thèse en elle-même, j'aurai bien renouillé trois ans pour finir ce que j'ai commencé. Mais il faut laisser la place aux autres et, maintenant que j'ai trouvé ma voie, je dois trouver ma propre place.

Je n'oublie évidemment pas de remercier l'équipe Écologie halieutique de l'UMR 985 Agrocampus Ouest – INRA « Écologie et Santé des Écosystèmes », et les autres membres du Pôle halieutique pour m'avoir accompagné (supporté ?) pendant ces trois années de thèse en plus des quelques mois de la spécialité halieutique. L'ambiance fut fort agréable au gré des cafés halieutiques, des activités sportives en tous genres et des soirées apéros, barbecues et autres repas à l'étable ou chez les uns et les autres. Je vous remercie de m'avoir forcé à prendre des vacances et de m'en offrir encore d'autres pour ce week-end. Sans oublier votre large participation dans l'achat du nouvel outil de travail que j'utilise en ce moment même pour rédiger ces quelques mots. Si j'en ai encore la possibilité (et l'autorisation de votre part), je reviendrais organiser des soirées de thèse ou au moins y participer car je ne doute pas que les nouvelles recrues, pêchées dans le vivier des agro-halieutes notamment, sauront s'occuper de ces choses là, même s'il faut les pousser un peu... Il y aura aussi sûrement des vendredis soirs inopinés. Je repars donc (pas tout à fait vraiment, enfin on ne sait pas...) avec pleins de bons souvenirs que je ne saurai énumérer car je serai obligé de le faire pour tout le monde et ces remerciements risqueraient d'être aussi longs que la thèse... Mais vous avez été là dans les moments heureux et plus difficiles de ces dernières années et je vous en remercie infiniment. Merci donc aux filles, et aux secrétaires pour commencer Catherine, Cathy et maintenant Sophie, à ma colocataire momentanée de bureau, Caro, à toutes les autres, Sigrid (car tu fais quand même un peu partie du labo), Marie, Martine, Catherine, Laura-Mars, Lucile. Merci

aussi aux gars, aux chefs, Didier et Hervé, aux colocataires momentanés de bureau, Sylvain, Youen, Nicolas, Modou, Mathieu, Boris (le poisson nettoyeur) et à tous les autres, Jérôme, Guy, Beyah, Félix, Titi, Benoît, Alexis. Ainsi que tous les stagiaires passés ou présents qui ont su organiser des crémaillères, soirées et autres parties de pétanques très sympathiques.

Il y a aussi tous les collègues en dehors du labo qui ont contribué à cette thèse par leur apport scientifique au cours de présentation, discussions mais aussi simplement lors de moments de détente. Je pense à tous les membres de Solebémol-Pop, sans qui ma thèse n'aurait pu voir le jour, et un grand merci à Véro en particulier. Je pense aussi à tous mes co-auteurs, Philippe, Jocelyne, Steven, Martin, Joël pour qui le travail n'est pas encore tout à fait terminé. Aux membres du comité de thèse avec qui les discussions ont toujours été très alimentées et pertinentes, et en particulier à mon tuteur de thèse, Manuel Plantegenest. Aux membres du jury de thèse, Adriaan Rijnsdorp, Philippe Gros, Étienne Prévost, Anik Brind'Amour, David Kaplan, pour leurs commentaires très positifs et constructifs qui permettront notamment d'alimenter les publis en cours. Aux partenaires d'Amédée qu'ils soient permanents ou de passage. Et à tous ceux que j'ai pu rencontrer aux cours des différentes universités d'été et autres colloques.

Je ne peux évidemment pas oublier mes amis sans qui les soirées, les week-ends ou les vacances n'auraient pu être aussi plaisants ! Merci à toi Lionel K. Davoust, dit Yoze, toujours halieut' dans l'âme, écrivain aujourd'hui (un peu de pub ne fait pas de mal...) pour toutes ces discussions, mon initiation à divers jeux de plateau, avec toujours un verre de bon whisky dans le coin. Tu as maintenant enfin la possibilité de réaliser ton rêve, et je souhaite sincèrement qu'il te réussisse. Je sais que tu n'oublieras pas que tu es toujours halieut' et peut-être la lecture de ma thèse t'aura inspiré pour quelques aventures de soles face aux innombrables menaces de l'homme... Merci à toi Bertrand pour les petits repas que tu as su régulièrement nous concocter. Entre amoureux de la bonne bouffe, on se comprend et je crois que mon pot de thèse était à la hauteur de tes attentes. Je ne doute pas qu'il en sera de même pour le tien, pour lequel je me ferai une joie de participer. Bon courage pour ta fin de thèse, tu sais que nous ne sommes pas seuls... Merci Pierre qui nous a ouvert la voie sur la thèse et montré que tout était possible quelques soient les circonstances. Tu m'as fait reprendre la musique, que j'ai d'ailleurs un peu délaissé ces derniers temps, mais je vais me reprendre. Tu as probablement été déçu que je ne parle pas de poulpes, mais, qui sait, un jour peut-être... J'ai quand même découvert ce qu'était une sole, en vrai, et elle a fini meunière quelques heures plus tard ! Merci Thomas, toi qui est loin là-bas à Bordeaux. Tu m'aura soutenu par internet en ayant parfois bien égayé ma journée avec tes questions de stats... Rassures-toi, une bonne partie étaient très pertinentes et m'ont pas mal fait réfléchir ! Ta meilleure participation à ma thèse cependant, c'est probablement tes invitations, en tout bien tout honneur, à aller faire du bateau, de la pêche et autres soirées au bar du casino sur la côte bretonne. Le camion n'est pas très confortable pour une nuit mais ça fait de bons souvenirs... Courage pour la fin de thèse, c'est le meilleur moment ! Une partie de féminité dans ces remerciements revient à Perrine pour les longues discussions post-étable dans ta résidence secondaire de Rennes... Ainsi que pour celles du bord de mer ! Tu as besoin de plus de courage que les autres pour finir, mais pas forcément beaucoup plus. Tu crois avoir besoin de te rassurer alors que tes compétences personnelles sont largement suffisantes. Encore quelques pas et on pourra fêter ça devant une bonne bière. Il me reste encore tellement de personnes à remercier pour lesquels je souhaiterais avoir un petit mot pour chacun mais comme je l'ai dit plus haut, je ne vais pas utiliser 155 pages (nombre très important) pour tout rédiger. Ma gratitude et mon soutien ira donc à chacun d'entre vous pour toutes les journées et les soirées que nous avons passé à discuter (scuter) de choses sérieuses, à relever des

défis statistiques et techniques, à raconter des conneries lors de matchs, catch et autres séances d'impro, à faire des barbecues dans l'arboretum, à Arzal, à Bordeaux ou ailleurs, à manger des rillettes sur le balcon, à réaliser une pét... des neiges ou simplement à boire des bières ici ou ailleurs. Nous en aurons bien d'autres encore. Merci donc à Natch', Laeti, Simone, Valérie, Solène, Marie, Fanny, Laura, Julie, Marion, Clémentine, Pauline, Marion, Julie, Pauline, et Laurent, Fanf', Alan, Shetan, Vinc', Victor, Émile, Félix, Matthieu, Nicolas. Tous les membres de la NIAC ou des VCQS donc. Sans oublier ceux qui les accompagnent, Marleen, Antoine, Alice, Max et les bébés ou futurs. Et les bordelais ou ex-bordelais, Anne, Delphine, Mélanie, Stéphanie, Christine et Jérèm, Hilaire, Jean-Seb. Et Marim's, Hélène, Marine, Kot, Stéphanou et tous les autres Ensariens de France (Debout !) et Agrocampussiens.

Enfin, je ne peux évidemment pas oublier ma famille qui m'a soutenu tout au long de mes études et encore plus pendant ces dernières années. Vous vous êtes toujours intéressés à mon sujet sans oublier de me mettre de côté les articles de journaux abordant des questions halieutiques. Je suis celui qui a poursuivi ses études le plus loin mais la réussite de chacun ne réside pas dans le nombre d'années d'études qu'il a faites, mais plutôt dans ce qu'il en fait. Aussi, Gaëlle et Yannick sont en train de réaliser leur rêve et je ne vous souhaite que du bonheur. Je ne fais que commencer mon parcours et j'ai trouvé ma voie, je ne doute pas que toi, petit frère, Sylvain, et toi petite cousine, Julie, saurez aussi réussir votre parcours. Toi aussi Valentin, tu en sera. Et les plus jeunes encore sauront y arriver aussi car ils sont bien entourés. La perte d'un proche est très difficile. À trois reprises en deux ans, ça l'est encore plus. Mais le partage et le soutien qui sont nos valeurs, nous permettent de rebondir, de nous accrocher et de nous soutenir les uns les autres et de donner encore plus pour faire honneur à ceux qui nous ont quitté trop rapidement. C'est pourquoi je leur dédie cette thèse. À toi papi Roger, papi François et Simone.

Maman, Papa, Mamie, petit frère, cousines, cousins, tantes et oncles, merci de croire en moi comme je crois en vous.

Je terminerai ces remerciements par Marion qui m'a rejoint en cours de route et malheureusement pour elle, pour la pire partie. Tu auras connu mes longues heures de travail le soir et le week-end et les piles de papiers corrigés qui s'accumulent dans l'appartement. Ces derniers temps, j'ai largement fait passer ma thèse avant toi, mais tu ne m'en a pas voulu. Pire, tu en redemandes car tu souhaites aussi t'engager dans une thèse. À vrai dire, je ne peux que t'encourager car, pour moi, cette thèse fut un vrai bonheur. Et de t'avoir à mes côtés aussi, même si, à la fin, ça ne se voyait pas vraiment. Mais nous allons remettre les pendules à l'heure, dès notre petit week-end en amoureux même si nous allons avoir une heure de moins pour souffler un peu...

Une fois encore, merci à vous tous. Ceci n'est que le début et j'aurai sûrement maintes fois besoin de votre soutien, mais je saurai aussi vous apporter le mien.

Bonne lecture à ceux qui s'y aventurent...

Ce manuscrit comporte des pages en français et d'autres en anglais. L'introduction et la discussion générales sont en français, de même que les introductions et les conclusions de chaque chapitre. Les chapitres, étant des publications publiées ou en cours de rédaction, sont en anglais.

*À papi Roger,
À papi François,
À Simone.*

SOMMAIRE

SOMMAIRE.....	9
PRÉAMBULE.....	12
INTRODUCTION GÉNÉRALE	14
Le cycle de vie des espèces marines.....	15
Stades œufs et larves.....	16
Phase juvénile.....	16
Relation stock-recrutement.....	17
Phase adulte.....	18
Des populations sous pressions anthropiques.....	18
Quantification des conséquences des pressions anthropiques sur le cycle de vie par modélisation à l'échelle des populations.....	20
Cas d'étude : la population de soles de Manche Est.....	22
Stratégie de modélisation.....	25
CHAPITRE 1. UN MODÈLE POUR QUANTIFIER L'EFFET DE LA DÉGRADATION DES HABITATS DE NOURRICERIE SUR LE RECRUTEMENT.....	29
1.1. Introduction du chapitre.....	29
1.2. Abstract.....	31
1.3. Introduction.....	32
1.4. Material and methods.....	33
1.4.1. Survey data and numeric maps of physical habitat.....	33
1.4.2. Coupling trawl data survey to habitat descriptors.....	36
1.4.3. Habitat suitability model.....	40
1.4.4. Coupling model and GIS.....	41
1.5. Results.....	43
1.5.1. Distribution of YoY in the Eastern Channel at the present time.....	43
1.5.2. Effect of two centuries of transformation in the Seine estuary.....	45
1.6. Discussion.....	47
1.6.1. An approach based on several hypotheses: overview of possible bias.....	47
1.6.2. The negative effect of habitat degradation on estuarine capacity.....	49
1.6.3. The effect of human disturbance on estuarine systems for marine resources.....	51
1.7. Acknowledgements	52
1.8. Conclusion du chapitre.....	53
CHAPITRE 2. UN MODÈLE HYDRODYNAMIQUE POUR DISSOCIER L'INFLUENCE RELATIVE DES APPORTS DE LARVES ET DE LA PRODUCTIVITÉ DES NOURRICERIES.....	56
2.1. Introduction du chapitre.....	56
2.2. Abstract.....	59

2.3. Introduction.....	60
2.4. Materials and methods.....	62
2.4.1. Outlines of the model.....	62
2.4.2. A hydrodynamic model coupled with a particle-tracking module.....	63
2.4.3. Initial conditions of simulations: parametrization of the spatial and temporal variability of eggs release.....	64
2.4.4. Simulating the life history of drifting particles.....	67
2.4.5. Larval settlement and end of simulations.....	69
2.4.6. Comparing the simulated larval supply with the juvenile abundance indices.....	69
2.4.7. Connectivity.....	70
2.5. Results.....	70
2.5.1. General overview of the simulated larval drift.....	70
2.5.2. Interannual variability of the larval supply.....	72
2.5.3. From larval settlement to recruitment.....	73
2.5.4. Connectivity from spawning to nursery grounds.....	74
2.6. Discussion.....	75
2.6.1. A realistic model for larval recruitment at large spatial and temporal scales.....	75
2.6.2. The main influence of larval drift on recruitment success.....	76
2.6.3. Connectivity, population structure.....	77
2.6.4. Disentangling natural from anthropogenic consequences on juvenile densities.....	78
2.7. Acknowledgements.....	78
2.8. Conclusion du chapitre.....	79
CHAPITRE 3. UN CADRE BAYÉSIEEN POUR INTÉGRER LES JEUNES STADES DU CYCLE DE VIE DANS UN MODÈLE DE DYNAMIQUE DE POPULATION SPATIALISÉ	
.....	83
3.1. Introduction du chapitre.....	83
3.2. Abstract.....	86
3.3. Introduction.....	87
3.4. Material and Methods.....	91
3.4.1. Age-structured state-space model with spatially-explicit recruitment.....	91
3.4.2. Application to the common sole in the eastern Channel.....	96
3.4.3. Testing the performance of the method through simulated data.....	100
3.4.4. Computational details.....	102
3.5. Results.....	103
3.5.1. Simulations.....	103
3.5.2. Application to the sole population in the Eastern Channel.....	106
3.6. Discussion.....	109
3.6.1. Strength of the approach.....	109
3.6.2. Application to the sole population of the Eastern Channel.....	110
3.6.3. Axes for future improvements.....	111
3.7. Acknowledgements.....	113

3.8. Conclusion du chapitre.....	114
DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES.....	116
Synthèse de la démarche, des méthodes et des questions abordées.....	116
Jeunes stades : les phases critiques.....	117
De l'œuf à la métamorphose : 600 survivants pour un million d'œufs pondus. Une mortalité naturelle très importante pendant la dérive.....	118
De la métamorphose au recrutement : de 600 larves à 4 individus matures. Des processus probablement influencés par les pressions anthropiques sur la qualité de l'habitat.....	120
Intégration dans le cycle de vie et prise en compte de la mortalité par pêche sur les adultes.....	127
S'appuyer sur le modèle pour tester des scénarios.....	130
RÉFÉRENCES.....	133
SUMMARY.....	154
RÉSUMÉ.....	155

PRÉAMBULE

Cette thèse s'est inscrite dans le cadre du projet de recherche Solebémol-Pop (2007 – 2010) du programme ANR « Vulnérabilité : Milieux et climat ». Ce projet visait à déterminer les effets de contaminants chimiques organiques (PCB, HAP, PBDE) sur les juvéniles de sole commune (*Solea solea*) à partir d'analyses expérimentales, de prélèvements *in situ* et de travaux de modélisation. Les nourriceries étudiées étaient les pertuis Charentais et l'estuaire de la Vilaine dans le Golfe de Gascogne et l'estuaire de la Seine en Manche. Si le projet SoleBémol-Pop visait principalement à évaluer les effets de la contamination à l'échelle de l'individu, il comportait également un volet sur l'intégration des différents facteurs de pression anthropique à l'échelle du cycle de vie et la quantification de ces effets sur la dynamique de population. Cette thèse est le cœur de ce dernier volet. Elle a abordé la question de la dynamique démographique de la sole en se focalisant sur la population de la Manche Est, avec une attention particulière portée sur les premiers stades du cycle de vie.

L'influence des conditions environnementales sur la variabilité de l'abondance des larves et les conséquences des pressions anthropiques sur la capacité d'accueil des habitats de juvéniles et le renouvellement de la population ont notamment été analysées pour parvenir *in fine* à décrire la dynamique de cette population exploitée sur l'ensemble de son cycle de vie.

Ce travail a donné lieu à une publication dans « *Journal of Sea Research* », à une autre soumise à « *Fisheries Oceanography* » et une dernière en préparation pour « *Ecological Modelling* ».

Introduction générale

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les conditions environnementales et les activités humaines influent sur le fonctionnement des écosystèmes marins. Les pressions anthropiques peuvent aboutir à des dégradations de l'état des populations de poissons (Christensen *et al.*, 2003), de la biodiversité (Worm *et al.*, 2006), et jusqu'à des changements de régime (Hutchings, 2000) dans le fonctionnement des écosystèmes. Les multiples pressions environnementales et anthropiques ont des répercussions à tous les niveaux du cycle de vie des espèces de poissons marins. Elles engendrent notamment une grande variabilité des taux de survie dans l'espace et dans le temps. Appréhender les différentes sources de mortalité au cours du cycle de vie, en intégrant les effets de la pêche et des autres sources de pressions anthropiques (*e.g.* les impacts sur les habitats), est un des points d'entrée essentiels de l'approche écosystémique des pêches (Garcia et FAO, 2003 ; Curtin et Prellezo, 2010). Une meilleure connaissance du fonctionnement des populations sous contraintes environnementales et anthropiques est un enjeu fondamental de recherche dans le domaine de l'écologie. C'est aussi une nécessité pour pouvoir proposer des outils d'aide à la décision pour une gestion durable des populations et des écosystèmes halieutiques, en accord avec l'approche écosystémique des pêches.

Les spécificités du cycle de vie des espèces de poissons marins, les multiples contraintes environnementales et anthropiques qu'elles subissent à différents stades de leur cycle de vie et la difficulté d'observation de ces populations en milieu naturel font que la représentation du cycle de vie complet, dans ses dimensions spatiales et temporelles, et la quantification des effets relatifs des différentes pressions représentent un défi scientifique considérable.

La complexité des processus et interactions qui sont en jeu fait de la modélisation une approche privilégiée pour relever ce défi. Cette thèse se propose d'apporter une contribution à la modélisation du cycle de vie des poissons marins exploités en se focalisant sur la sole commune à l'échelle de la population de la Manche Est. Elle adopte une démarche visant à intégrer des connaissances, hypothèses et observations dans une approche basée sur une articulation de modèles de natures différentes. La démarche générale laisse une large place à la modélisation statistique dans le souci permanent de confronter systématiquement modèles et observations et de quantifier les sources d'incertitudes.

Le cycle de vie des espèces marines

Les espèces marines ont un cycle de vie caractérisé par trois phases successives (Fig. 1 ; Harden Jones, 1968). Le stade larvaire, généralement représentée par des stades planctoniques (ichthyoplancton: œufs, larves et post-larves) dont la morphologie est très différente des adultes, est généralement la plus courte (de quelques jours à quelques mois). La phase juvénile (individus dont la morphologie est similaire à celle des adultes mais qui sont sexuellement immatures) varie en fonction de la durée de vie des espèces (de quelques mois à quelques années). Enfin, la phase adulte, composée d'individus matures, est la plus longue, de quelques années pour les petits pélagiques à plusieurs décennies pour certaines espèces benthiques et démersales, et des grands pélagiques longévifs. Chacune de ces phases est généralement caractérisée par des habitats spécifiques, avec des niveaux de survie très différents. La connectivité entre ces différents habitats est un facteur essentiel pour la bonne réalisation du cycle de vie.

En particulier, parmi les espèces benthodémersales, beaucoup ont une phase juvénile inféodée à des habitats de nurricerie très spécifiques. On parle alors d'espèces nurricerie-dépendantes. C'est le cas de la sole qui fait l'objet de cette thèse.

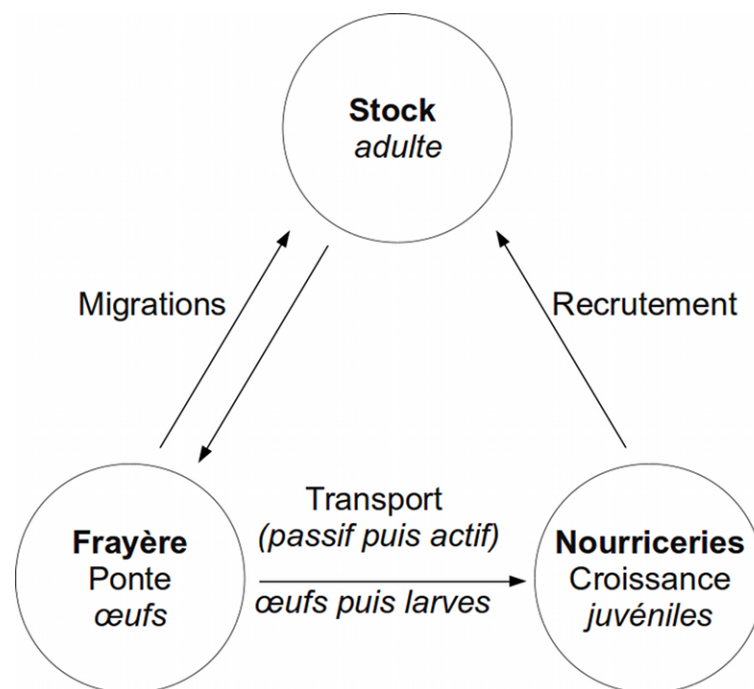


Fig. 1 Cycle de vie des poissons marins (Harden Jones, 1968)

Stades œufs et larves

La stratégie de reproduction d'un grand nombre d'espèces marines est de type « r », *i.e.* caractérisée par une forte fécondité et une production de petits œufs pélagiques très importante (Juanes, 2007). Les stades œufs et larves correspondent à une phase critique (Hjort, 1914; Cushing, 1995; Werner *et al.*, 1997; van der Veer *et al.*, 2000a), avec une mortalité très importante jusqu'à la métamorphose (van der Veer *et al.*, 2000b). Un taux d'une dizaine de survivants atteignant la métamorphose pour 10 000 œufs pondus est commun pour les espèces de poissons marins, aussi bien pour des petits pélagiques que pour de grandes espèces benthiques et démersales (Le Pape et Bonhommeau, *in prep.*).

Pour les petits pélagiques marins dont la durée de vie est courte (Cury et Roy, 1989) et pour la plupart des espèces benthiques et démersales (van der Veer *et al.*, 2000b), ces faibles taux de survie sont la conséquence des fluctuations de l'environnement et de l'histoire de vie au cours de la dispersion larvaire, lors de la vie pélagique des œufs et larves. Lors de cette phase, les jeunes stades dérivent en fonction des vents, des marées et des courants marins (Nielsen *et al.*, 1998 ; Sentchev et Korotenko, 2004), cette dérive étant marquée par une migration verticale passive au début puis active lorsqu'ils acquièrent la possibilité de nager et de s'alimenter (Koutsikopoulos *et al.*, 1991 ; Champalbert *et al.*, 1992 ; Sentchev et Korotenko, 2007). Les caractéristiques hydro-climatiques, le comportement et l'histoire de vie dans la colonne d'eau définissent la probabilité d'atteindre une nourricerie. Cette probabilité dépend d'autant plus de l'environnement que les zones de ponte en sont éloignées et que la dérive larvaire est longue (Ramzi *et al.*, 2001ab; Fox *et al.*, 2006). L'effet de la température sur la physiologie (Fonds, 1975), la disponibilité en nourriture et le niveau de prédation contrôlent également la croissance et la survie des œufs et larves.

Phase juvénile

La période de vie juvénile, après la métamorphose, conduit aussi à de forts niveaux de mortalité, toutefois moins variables et moins importants que dans la phase précédente (van der Veer *et al.*, 2000b). Pour les espèces nourricerie-dépendantes, les processus mis en œuvre sur les nourriceries lors de la phase juvénile peuvent amortir les fluctuations des apports de larves (Holbrook *et al.*, 2000; Peterson *et al.*, 2000; van der Veer *et al.*, 2000a; Peterson, 2003; Levin and Stunz, 2005; Fodrie *et al.*, 2009). C'est particulièrement le cas lorsque les espèces ont un fort niveau de dépendance à des habitats spécifiques (Le Pape *et al.*, 2003a; Juanes, 2007), comme le suggère l'hypothèse de concentration (Iles et Beverton, 2000). Ces amortissements sont liés à des processus de croissance et de mortalités densité-dépendants (Sogard, 1997 ; DingSor *et al.*, 2007 ; Johnson, 2007 ; Juanes, 2007). Ils sont liés à la capacité d'accueil des différentes

nourriceries (Rooper et al., 2004 ; Johnson, 2007) limitée par la taille (Rooper et al., 2004) et les caractéristiques biotiques et abiotiques des différents habitats (Johnson, 2007 ; Nash et al., 2007) des juvéniles, en particulier pour les espèces démersales et benthiques (Gibson, 1997; Beck et al., 2001a).

Pour un très grand nombre de poissons marins, et notamment d'espèces benthodémersales, les nourriceries sont situées dans des zones côtières et estuariennes : vasières (Le Pape et al., 2003b), herbiers (Jenkins et al., 1997), mangroves (Laegdsgaard et Johnson, 2001 ; Drew et Eggleston, 2008) ou récifs coralliens (Suthers, 1998). Du fait de leurs caractéristiques, et notamment de leur productivité, ces habitats sont considérés comme les plus favorables au développement et à la survie des juvéniles (Blaber et Blaber, 1980 ; Gibson, 1994 ; Able, 1999 ; Holbrook et al., 2000 ; Grover et al., 2002 ; Peterson, 2003). Ces secteurs de nourricerie se caractérisent par une quantité et une diversité de proies importantes (Riley et al., 1981 ; Miller et al., 1984 ; Houde, 2008), des conditions de température favorables (Macpherson et Duarte, 1991) et un niveau de prédation plus faible qu'en milieu marin plus ouvert (Macerlean et al., 1973 ; Riley et al., 1981 ; Ruiz et al., 1993).

Relation stock-recrutement

Chez les poissons marins, le nombre de juvéniles intégrant une cohorte (communément appelé recrutement) est donc extrêmement variable, les jeunes stades constituant le principal goulot d'étranglement des populations (May, 1974 ; Levin et Stunz, 2005). Les processus sous-jacents à cette variabilité étant peu prévisibles, il en résulte une corrélation statistique très faible entre le niveau de la biomasse féconde et le recrutement (Brunel et Boucher, 2007). Cela conduit souvent à considérer que le recrutement est découplé de la biomasse féconde, la part de la variabilité aléatoire dominant largement la relation moyenne (Hilborn et Walters, 1992 ; Caley et al., 1996 ; Myers et Barrowman, 1996 ; Hinrichsen, 2001). Une meilleure compréhension des processus contrôlant la variabilité du recrutement contribuerait à améliorer l'évaluation de la dynamique des populations et donc la capacité de prédiction nécessaire à une gestion durable des stocks (Brunel et Boucher, 2007 ; Houde, 2008). Chez les espèces marines dépendantes des nourriceries côtières et estuariennes, et en particulier les poissons plats, le recrutement dépend à la fois des apports de larves, en partie déterminé par les fluctuations hydro-climatiques, et de la capacité d'accueil des différentes nourriceries (Gibson, 1997 ; Iles et Beverton, 2000 ; Nash et al., 2007). Une meilleure compréhension des processus liés à la dérive larvaire et à la mortalité densité-dépendante des juvéniles au niveau des nourriceries contribuerait, pour ces espèces, à l'élaboration de modèles de cycle de vie intégrés, indispensables à l'analyse puis la prédiction de leurs fluctuations.

Phase adulte

Les populations adultes subissent des mortalités relativement faibles en dehors de celle induite par la pêche. Toutefois, la physiologie et le comportement de reproduction des adultes influent sur le nombre de larves atteignant une nourricerie. La fécondité (Millner et al., 1991 ; Anon., 1992), le sex-ratio (van Beek, 1988), la période de ponte en lien avec la température (van der Let, 1991 ; Rijnsdorp et Vingerhoed, 1994 ; Baynes, 1996) définissent les quantités d'œufs pondus en fonction du temps. Par ailleurs, les campagnes scientifiques ciblant les œufs (Eastwood et al., 2001), les campagnes de capture-marquage-recaptures (Kotthaus, 1963 ; Bergstad, 1997), les études génétiques (Exadactylos et al., 2003 ; Selkoe et al., 2008) ou encore celles basées sur l'analyse des isotopes stables (Herzka et al., 2002 ; Augley et al., 2007) et la microchimie (Secor et Rooker, 2005) permettent de caractériser les migrations des individus et pointent l'importance de la distribution des adultes au moment de la ponte pour la connectivité entre frayères et nourriceries et entre composantes d'une méta-population. En particulier, la distribution spatiale des adultes au moment de la ponte, combinée aux caractéristiques hydro-climatiques et au comportement des larves pendant la dérive larvaire, conditionne la probabilité pour une larve d'atteindre une nourricerie particulière (Savina et al., 2010) et contribue à structurer les populations (Reiss et al., 2009).

Le cycle de vie des espèces marines s'avère donc complexe et tributaire de processus différents selon les stades de développement. Le niveau des populations est généralement déterminé par la survie des œufs et larves, puis modulé par la survie des juvéniles. Chez les espèces dépendantes des nourriceries côtières et estuariennes comme les poissons plats, la dérive larvaire et les processus densité-dépendants pendant les phases juvéniles sur les nourriceries constituent des phases clés pour une meilleure compréhension du cycle de vie.

Des populations sous pressions anthropiques

Les différentes phases du cycle de vie des populations marines sont sous l'influence de pressions anthropiques qui affectent la croissance, la survie ou la reproduction.

La pêche est généralement le premier facteur mis en cause lorsque l'on parle de la raréfaction des ressources halieutiques (Christensen *et al.*, 2003; Pauly *et al.*, 2005; Worm *et al.*, 2006). L'impact de la pêche se traduit par une mortalité importante, notamment des adultes géniteurs, ce qui diminue le nombre d'œufs produits et donc le nombre de futures recrues. De surcroît, la pêche engendre une pression sélective sur les individus de grande taille à l'origine d'une perte de diversité génétique des populations

exploitées (Olsen *et al.*, 2004; Conover, 2007) qui diminue leur résilience (Swain, 2010). Des décennies de pêche intensive ont entraîné la surexploitation de nombreux stocks d'espèces marines (25-30%, FAO, 2009) et la dégradation des communautés exploitées (Hall, 1998; Pauly *et al.*, 2005).

Toutefois, l'impact de l'homme sur les ressources exploitées ne se limite pas à la mortalité induite par la pêche. La concentration croissante des populations et des activités humaines le long des cours d'eau et des zones côtières engendre des perturbations sur les écosystèmes et en particulier sur les habitats estuariens et côtiers (Halpern *et al.*, 2008). La dégradation de la qualité des eaux et des habitats (Johnson *et al.*, 1998) affecte les écosystèmes concernés et les espèces qui passent tout ou partie de leur cycle de vie dans ces milieux (Muradian, 2001). La destruction d'habitats, l'eutrophisation des eaux, la contamination chimique ou encore l'introduction d'espèces allochtones impactent le cycle de vie des populations de poissons marins (Burke *et al.*, 1993 ; Parrett, 1998) par un effet sur les œufs (Foekema *et al.*, 2008), les larves (Hutchinson *et al.*, 1994), les juvéniles (Gilliers *et al.*, 2006) et la fécondité des adultes (Adams *et al.*, 1992 ; Johnson *et al.*, 1997).

Plus particulièrement, les estuaires et les zones côtières sont des zones de nurseries privilégiées pour les juvéniles de nombreuses espèces de poissons marins ; ils constituent de ce fait des habitats halieutiques essentiels à la réalisation de leur cycle de vie (Miller *et al.*, 1984; Beck *et al.*, 2001a; Able, 2005). Leur dégradation compromet donc le renouvellement des populations concernées (Lenanton et Potter, 1987). Différentes études ont été menées sur les nurseries côtières et estuariennes. Ainsi, les données de campagnes scientifiques permettent d'évaluer la production des nurseries, en fonction de paramètres biotiques et abiotiques (Allen and Baltz, 1997; Riou *et al.*, 2001; Le Pape *et al.*, 2003b) et des fluctuations interannuelles de l'environnement (Scharf, 2000; Le Pape *et al.*, 2003a). La comparaison de différentes nurseries permet par ailleurs de mettre en évidence les relations entre la qualité des habitats et la croissance et/ou la survie des juvéniles (Wilson et Elkaim, 1991 ; Chainho *et al.*, 2008 ; Courrat *et al.*, 2009). Des effets négatifs des contaminations chimiques et organiques sur les densités et la croissance des juvéniles (Gilliers *et al.*, 2004) ou sur leur fécondité future (Johnson *et al.*, 1997) ont été mis en évidence. Le potentiel de production de ces nurseries est aussi affecté par les pertes de surface et de capacité des habitats du fait de leur destruction ou de leur modification morphologique lors de développements et d'extensions d'infrastructures (Hill et Caswell, 2001 ; Thrush *et al.*, 2008) ou d'invasions biologiques (Bax *et al.*, 2003 ; Le Pape *et al.*, 2004 ; Kostecki *et al.*, 2011).

Les perturbations anthropiques ont donc des répercussions à tous les niveaux du cycle de vie des espèces marines, *a fortiori* en ce qui concerne les espèces nourricierie-dépendantes. L'effet direct de la mortalité par pêche concerne surtout les individus adultes tandis que la dégradation des habitats peut sévèrement affecter les jeunes stades, en particulier dans les zones côtières et estuariennes. L'ensemble des perturbations se cumulent et affectent le renouvellement des populations (Levin et Stunz, 2005).

Quantification des conséquences des pressions anthropiques sur le cycle de vie par modélisation à l'échelle des populations

Très peu de travaux ont abordé l'analyse conjointe des multiples facteurs de pressions sur la dynamique des populations de poissons marins. La complexité des processus et interactions en jeu dans leur cycle de vie, ainsi que la variété et l'étendue des échelles spatiales et temporelles concernées, rendent nécessaire le recours à la modélisation pour intégrer l'ensemble de l'histoire de vie des individus, comprendre l'effet des différentes pressions et prédire la réponse des populations sous divers scénarios.

Une abondante littérature existe sur la modélisation de la dynamique des populations de poissons exploitées par la pêche (Quinn et Deriso, 1999 ; Schnute et Richards, 2001) mais des modèles intégrant le cycle de vie complet, dans ses dimensions spatiales et temporelles, restent rares. Les outils classiques d'analyse de cohortes (*e.g.* XSA, Extended Survivor Analysis, Shepherd, 1999) sont essentiellement portés sur la modélisation de l'influence de la pêche sur la survie, sans intégrer l'ensemble des cycles de vie. Par ailleurs, ces approches ne permettent pas d'intégrer de façon satisfaisante toutes les sources d'incertitude dans les modèles et se révèlent peu flexibles quant à leur capacité à intégrer des sources d'observation variées (captures commerciales, campagnes scientifiques, etc.) portant sur divers stades au cours du cycle de vie.

Les modèles hiérarchiques Bayésiens ou modèles à espace d'états proposent un cadre de modélisation flexible pour répondre à ces enjeux (Clark et Gelfand, 2006 ; Cressie et al., 2009). Ces modèles constituent un cadre intéressant pour représenter des dynamiques complexes et de grande dimension dans une approche statistique permettant d'intégrer des sources d'observation variées tout en prenant en compte différentes sources d'incertitude dans les modèles et les données (Buckland et al., 2004, 2007 ; Rivot et al., 2004 ; Thomas et al., 2005). Le cadre Bayésien offre une cohérence méthodologique pour intégrer l'information provenant des données mais aussi de l'expertise (Hilborn et Lierman, 1998 ; Gelman et al., 2004) et pour propager l'incertitude dans les diagnostics et les prédictions servant de base pour l'aide à la décision (Ludwig et al., 1993 ; Dorazio et Johnson, 2003 ; Harwood et Stokes, 2003). Les

modèles hiérarchiques Bayésiens ont été largement utilisés pour des approches de modélisation statistique de la dynamique de population de poissons exploités. Les modèles structurés en âge sont les plus développés (McAllister et Kirkwood, 1998 ; Lewy et Nielsen, 2003 ; Fernandez et al., 2010 ; Simmonds et al., 2010) même si quelques applications portent sur des modèles structurés en stades (Swain et al., 2009). En revanche, ces modèles n'incluent pas ou très rarement de description fine de l'histoire de vie des jeunes stades, avant le recrutement. De plus, la structuration spatiale des stocks n'est intégrée que dans quelques modèles de dynamique de population qui détaillent les migrations entre les aires de pontes et les zones de nourriceries (Drouineau et al., 2010) ou entre zones de ponte (Cunningham et al., 2007). Ces approches spatialisées sont construites essentiellement pour évaluer l'impact de la pêche ou les effets du changement climatique (Clark et Hare, 2002 ; Brander, 2005), sans représenter les premières phases du cycle de vie. Ainsi, très peu de modèles intègrent les forçages de l'environnement sur les jeunes stades et encore moins décrivent explicitement les mécanismes spatiaux de dispersion et de mortalité de ces stades précoces. De ce fait, les approches intégrant le cycle de vie des espèces marines dans ses dimensions spatiales, en quantifiant conjointement l'impact de la pêche et des autres impacts anthropiques, restent à développer.

Combiner des modèles de nature différente constitue une voie intéressante pour atteindre cet objectif (Ruiz et al., 2009). La connaissance des processus hydrodynamiques et de l'histoire de vie des jeunes stades permet de construire des modèles de dérive larvaire de l'œuf au juvénile contribuant à la compréhension des processus régissant le recrutement (Ellien et al., 2000; Ramzi et al., 2001a, 2001b; Sentchev and Korotenko, 2004; Savina et al., 2010). L'utilisation des modèles d'habitat liant des paramètres biotiques et abiotiques aux densités de juvéniles (Eastwood et al., 2001 ; Vinagre et al., 2006 ; Le Pape et al., 2007ab ; Galparsoro et al., 2008) constitue par ailleurs un moyen d'évaluer la capacité de ces habitats, en comparant leur niveau de production et d'estimer leur contribution respective à la population (Riou et al., 2001; Le Pape et al., 2003b).

Le couplage de ces différentes approches avec des analyses de cohortes dans des modèles intégrés doit permettre : *(i)* de décrire le cycle de vie dans son intégralité et de quantifier l'effet de différentes pressions anthropiques, en plus de la pêche, et *(ii)* au travers d'approches statistiques, de quantifier les sources d'incertitude et de sensibilité afin d'identifier les zones d'incohérence et les points à explorer pour une meilleure compréhension des processus régissant la dynamique des populations. Le cadre méthodologique des modèles hiérarchiques Bayésiens constitue un creuset approprié pour réaliser cette intégration.

Cas d'étude : la population de soles de Manche Est

Cette thèse se propose d'évaluer les effets de contraintes naturelles (dérive larvaire) et des pressions anthropiques (contamination chimique, dégradation des nourriceries, pêche) sur les différents stades du cycle de vie de la sole commune (*Solea solea*) en abordant le problème à l'échelle de la population de la Manche Est (Fig. 2).

La sole commune se révèle être un modèle approprié pour cette étude. C'est une espèce dépendante de nourriceries côtières et estuariennes et très fortement exploitée. En Manche Est, elle est confrontée à la fois aux effets de la perte d'habitat, de la contamination et de la pêche (Le Pape *et al.*, 2007). Par ailleurs, la sole est une espèce ayant fait l'objet de nombreuses études et dont le cycle de vie est bien documenté, en particulier en ce qui concerne la population de la Manche Est.

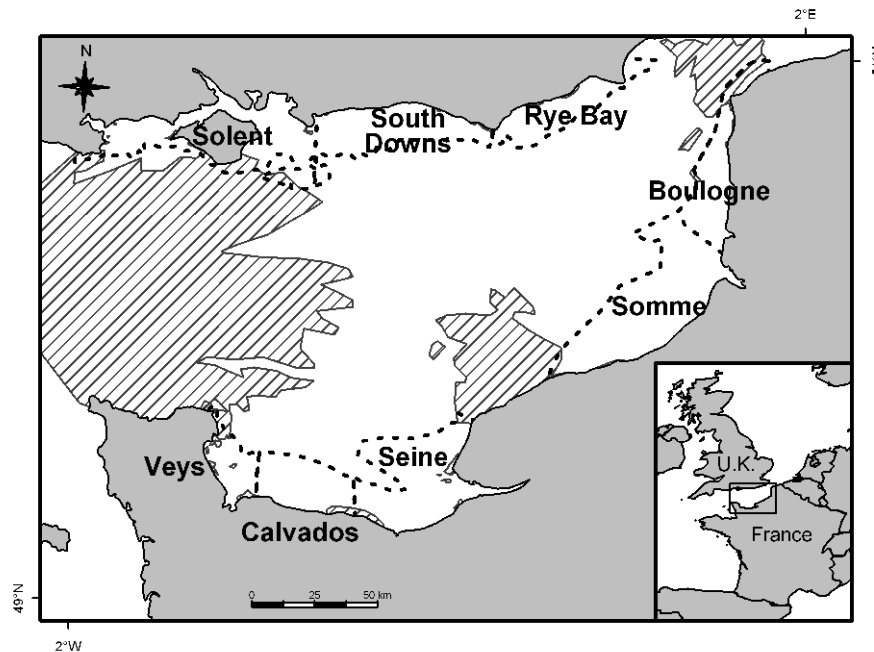


Fig. 2. La Manche Est et les principales nourriceries côtières et estuariennes.

Zones hachurées : cailloux et rochers.

La ponte s'y déroule de février à juin (Anon., 1993), dans toute la zone mais majoritairement près des côtes (Anon., 1992), et est liée à la température (van der Land, 1991). Les œufs puis les larves pélagiques sont d'abord transportés passivement du fait de la circulation hydrodynamique (Koutsikopoulos *et al.*, 1991 ; Amara, 1995) puis effectuent des migrations verticales nyctémérales au sein de la colonne d'eau (Koutsikopoulos *et al.*, 1991 ; Champalbert *et al.*, 1992 ; Champalbert, 1993). Un comportement de migration en fonction des courants de marées à l'approche des côtes favorise leur établissement dans les zones côtières et estuariennes (Grioche *et al.*, 2000;

Ramzi et al., 2001a, 2001b; Gibson, 2005). Cette phase pélagique dure environ 6 semaines (Anon., 1993), jusqu'à la métamorphose, marquant le passage à la vie benthique et juvénile (Marchand, 1992 ; Amara, 1995).

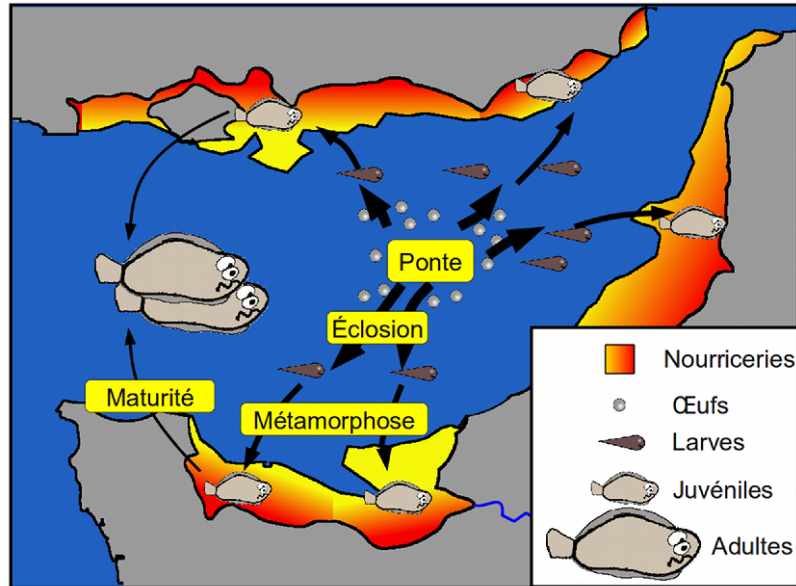


Fig. 3. Cycle de vie de la sole dans ses dimensions spatiales.

Les juvéniles de soles étant inféodés au substrat des nourrickeries, leur mode de vie benthique ne leur permet d'appréhender leur milieu qu'en deux dimensions, liant directement la surface des nourrickeries disponible à la survie des juvéniles, ce qui rend le renouvellement de la population sensible à la réduction des habitats benthiques (Gibson, 1997 ; Iles et Beverton, 2000). L'estuaire de la Seine est un exemple symptomatique de zone de nourricerie ayant connu une très forte réduction de la surface d'habitats favorables, de par un endiguement, une chenalisation et des aménagements portuaires ayant conduit à la réduction des trois quarts de sa surface au cours des 150 dernières années (Delsinne, 2005). Par ailleurs, pendant tout son cycle de vie, mais plus spécifiquement pendant la période de vie juvénile, la sole est au contact de la contamination du substrat. Les bassins versants industrialisés, urbanisés et fortement peuplés le long des cours d'eau et des zones côtières, engendrent diverses contaminations chimiques que l'on retrouve dans les secteurs estuariens et côtiers de nourricerie (Amara et al., 2007). Les juvéniles de soles absorbent des contaminants de manière directe, par contact avec le substrat, ou indirecte, au travers de leur alimentation. L'estuaire de la Seine est l'un des plus contaminés d'Europe (Courrat et al., 2009). Corrélées avec cette contamination (Gilliers et al., 2006), les densités de juvéniles de sole y sont bien plus faibles que dans d'autres nourrickeries de la Manche Est (Riou et al., 2001). Cet estuaire héberge ainsi une proportion relativement faible du total de juvéniles de soles à l'échelle

de la Manche Est (Riou et al., 2001), du fait des effets combinés d'une surface réduite et de densités faibles.

Lors de ses années de vie juvénile, la sole vit exclusivement sur les nourriceries côtières et estuariennes (Koutsikopoulos et al., 1989; Riou et al., 2001; Le Pape et al., 2003b) jusqu'à sa maturité sexuelle (Koutsikopoulos et al., 1989 ; Millner and Whiting, 1990 ; Rogers, 1992). A maturité, les adultes s'éloignent peu de leur nourricerie d'origine malgré des migrations hivernales vers le large (Kotthaus, 1963 ; Anon., 1965 ; Riou, 1999). Le mélange d'individus provenant de nourriceries différentes (Anon., 1993 ; Burt and Millner, 2008) contribuerait toutefois à expliquer l'absence de différences génétiques observée en Manche Est, avec les marqueurs génétiques classiques (Exadactylos et al., 2003). Les soles de Manche Est sont en effet considérés comme appartenant à une population unique (Anon., 1993), notamment pour la gestion de l'exploitation (CIEM, 2009).

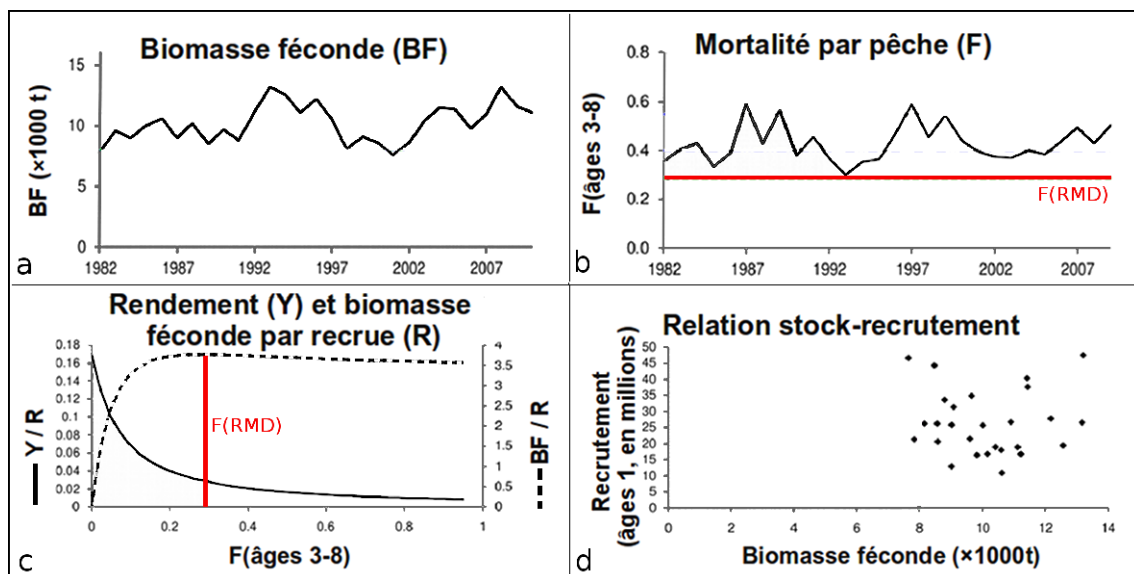


Fig. 4. (a) Évolution de la biomasse féconde (SSB) en Manche Est (b) Évolution de la mortalité par pêche (moyenne entre l'âge 3 et l'âge 8) (c) Rendement par recrue (ligne pointillée) et SSB par recrue (ligne continue) en fonction de la mortalité par pêche. (d) Recrutement (âge 1) en fonction de la SSB. Source : CIEM (2010).

Enfin, la sole est une espèce à forte valeur commerciale, la population de soles adultes est ainsi soumise à une forte pression de pêche. En Manche Est, elle est ciblée par de nombreuses flottilles : près de 5000t sont capturées chaque année pour une valeur de 500M€ environ. D'après l'évaluation scientifique (ICES, 2009), le stock est considéré comme étant en dehors de ses limites biologiques de sécurité. La biomasse de géniteurs (SSB) fluctue autour de 10000 tonnes depuis 1982 (Fig. 4a). L'évaluation de la pression de pêche est réalisée au travers du diagnostic de rendement par recrue (Fig.

4bc). L'absence de corrélation entre le stock et le recrutement (Fig. 4d) ne permet pas de calculer la biomasse au rendement maximum durable (RMD), tel que préconisé par l'approche écosystémique des pêches, mais uniquement le niveau de mortalité par pêche au RMD. Ainsi, on observe que la mortalité par pêche est trop élevée pour ce stock (Fig. 4b) et devrait être réduite pour tenir les engagements du RMD.

Par conséquent, les connaissances et les données disponibles sur le cycle de vie et les diverses pressions anthropiques subies par la population de soles en Manche Est, en font un cas d'étude adapté pour proposer une approche de modélisation visant à intégrer les effets de ces différentes pressions sur son renouvellement et son exploitation.

Stratégie de modélisation

Dans cette thèse, nous proposons une stratégie de modélisation du cycle de vie de la sole de la Manche Est en trois étapes successives (Fig. 5) :

Le stade juvénile est une partie cruciale du cycle de vie. D'après l'hypothèse de concentration (Iles and Beverton, 2000), la capacité de production d'une nurserie de soles est directement liée à sa surface et sa qualité (Gibson, 1994). Ainsi une réduction de surface ou de qualité de l'habitat se traduit par une baisse du recrutement. De ce fait, le niveau de dégradation de l'estuaire de la Seine pose la question de son impact à l'échelle de la population. Pour y répondre, nous avons construit un modèle d'habitat à partir de données de campagnes scientifiques, afin de cartographier les zones de nurseries des juvéniles de Manche Est en fonction de facteurs abiotiques, tels que la bathymétrie ou le type de sédiments (Fig. 5, partie verte). En combinant le modèle avec des cartes historiques d'évolution morphologique de l'estuaire de Seine, nous avons pu évaluer les effets de la réduction de la surface de cet estuaire au cours des 150 dernières années. Le modèle d'habitat nous a aussi amené à nous interroger sur les paramètres permettant d'expliquer les différences de capacité d'accueil entre les différentes nurseries. En particulier, les effets de la qualité des habitats et des perturbations anthropiques, et notamment de la forte contamination chimique des vasières résiduelles en estuaire de Seine, ont été discutés.

Cependant, si le modèle d'habitat permet de quantifier les différences de densité de juvéniles en fonction des nurseries, il ne permet pas d'en analyser la cause. Pour ce faire, il est nécessaire de pouvoir séparer l'effet des apports de larves de celui du différentiel de mortalité entre les différentes nurseries. Notamment, nous ne pouvons rejeter l'hypothèse que le faible niveau de production de la Seine (Riou *et al.*, 2001 ; Gilliers *et al.*, 2004) soit, au moins en partie, lié aux conditions hydro-climatiques et à des apports de larves défavorables. Ainsi, nous avons souhaité évaluer les effets des

apports larvaires sur la variabilité des densités observées sur les nourriceries (Fig. 5, partie rouge). Pour cela, nous avons utilisé un modèle hydrodynamique couplé avec un système de suivi de particules prenant en compte le comportement des larves de manière individuelle (Huret *et al.*, 2010). Ce modèle a permis de quantifier l'influence des fluctuations de l'hydrodynamisme sur la dispersion entre les frayères et les nourriceries côtières et estuariennes, et sur la survie entre la ponte et la métamorphose. Nous avons ensuite analysé les sources de variabilité des apports de larves et comparé ces apports aux densités de juvéniles sur les différentes nourriceries de la Manche Est.

Enfin, nous avons développé un modèle bayésien reliant les jeunes stades à la partie adulte du cycle de vie de la sole et permettant d'intégrer les résultats des deux précédents modèles. La flexibilité du cadre de modélisation hiérarchique Bayésien a été mise à profit pour intégrer les différentes sources d'observation dans le modèle et pour séparer les sources de variabilité et d'incertitudes associées aux données et au modèle. La figure 5 résume les étapes de la thèse et peut être considérée comme une schématisation de ce modèle. Les sorties du modèle hydrodynamique ont permis d'évaluer les apports de larves sur les nourriceries (Fig. 5, partie rouge). Les résultats du modèle d'habitat ont été utilisés pour estimer la surface des habitats de nourricerie et pour construire des indices annuels d'abondance de juvéniles pour chaque nourricerie (Fig. 5, partie verte). L'originalité du modèle tient en l'aspect spatialisé du cycle de vie, notamment en ce qui concerne les jeunes stades, permettant d'intégrer les différences de capacité d'accueil entre les nourriceries. Son intérêt consiste aussi en sa capacité à séparer les différentes sources de mortalités des juvéniles, notamment au travers de la distinction entre dérive et post-métamorphose. Enfin, la mortalité par la pêche est explicitement intégrée au travers des captures sur les adultes (Fig. 5, partie violette). Le cycle de vie ainsi bouclé intègre les effets des contraintes environnementales et anthropiques sur le recrutement et évalue les variations inter-annuelles de l'abondance de la population de soles de la Manche Est.

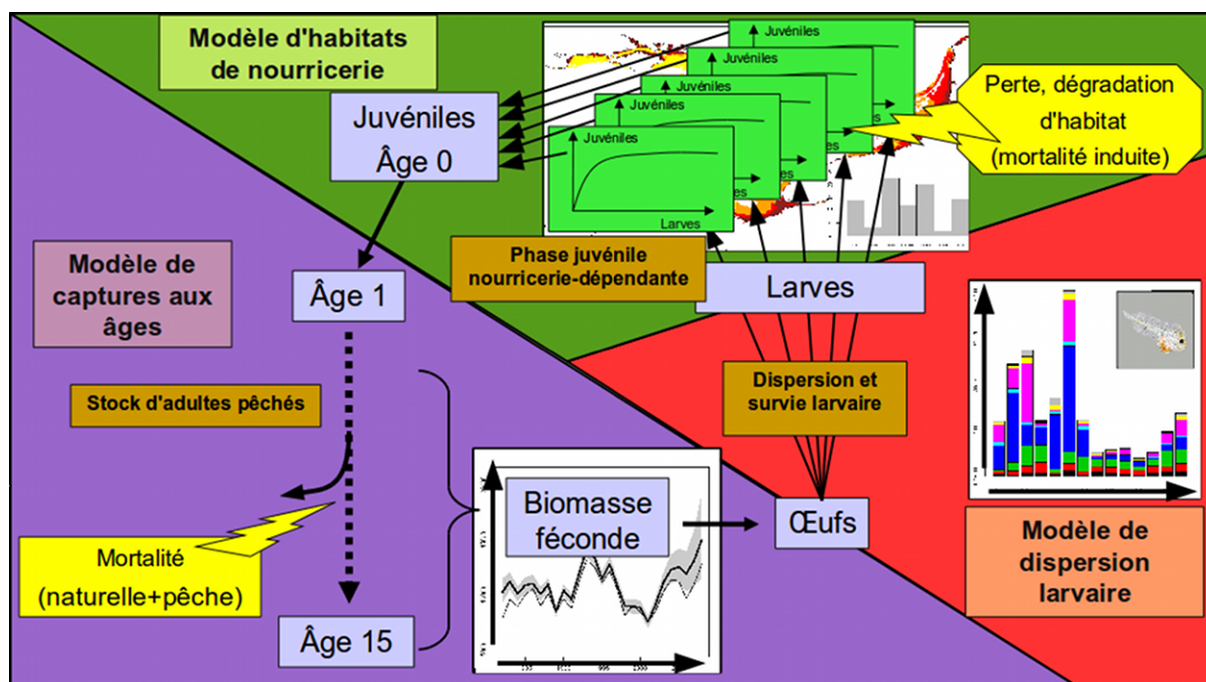


Fig. 5. Schématisation des trois chapitres de la thèse le long du cycle de vie de la sole.

- Évaluation de la répartition des larves sur les différentes nurseries par l'utilisation d'un modèle hydrodynamique (Chapitre 2, p.56).
- Évaluation de la production de juvéniles des différentes nurseries par la construction d'un modèle d'habitat (Chapitre 1, p. 29).
- Intégration des effets de la pêche sur la population adulte par analyse de cohorte.
- Intégration des trois parties dans le cadre d'un modèle Bayésien à espaces d'états (Chapitre 3, p.83).
- Sources de pressions anthropiques prises en compte.

Chapitre 1 . Un modèle pour quantifier l'effet de la dégradation des habitats de nurricerie sur le recrutement

CHAPITRE 1. UN MODÈLE POUR QUANTIFIER L'EFFET DE LA DÉGRADATION DES HABITATS DE NOURRICERIE SUR LE RECRUTEMENT

1.1. Introduction du chapitre

Les nourriceries côtières et estuariennes sont des habitats essentiels pour le cycle de vie des espèces de poissons plats, comme la sole. L'objectif de ce chapitre était d'évaluer les conséquences de la dégradation de ces habitats sur la population de soles de Manche Est. Cette étude s'est intéressée en particulier aux effets des perturbations anthropiques subies par l'estuaire de la Seine au cours des 150 dernières années.

Ce travail a d'abord nécessité d'étudier la répartition spatiale actuelle des nourriceries de soles en Manche Est. L'approche se base sur une modélisation statistique à partir de données de campagnes scientifiques de chalutage ciblant les juvéniles, réalisées au cours des 30 dernières années le long des côtes de la Manche Est. L'analyse de ces données permet de quantifier la variabilité spatiale des indices d'abondance en fonction de différents facteurs environnementaux. L'absence de juvéniles de soles dans la majorité des traits de chalut (67%) a conduit à utiliser un modèle statistique de type Delta pour analyser les données (modèle adapté aux données de type "zero-inflated"). L'approche Delta consiste à proposer un modèle de mélange pour analyser les indices d'abondance en combinant deux modèles linéaires généralisés, l'un analysant les facteurs de variabilité de la probabilité de présence, l'autre la variabilité des indices d'abondance positifs. Par cette méthode, nous avons construit un modèle permettant d'identifier les facteurs clés expliquant les variations de densités de juvéniles dans différents habitats définis par un secteur géographique issu d'un découpage des côtes en sous-régions homogènes, un niveau de bathymétrie et un type de couverture sédimentaire.

Dans une seconde phase, ce modèle d'habitat a été couplé avec des cartes de bathymétrie et de sédiment couvrant de façon exhaustive les différentes sous-régions de la Manche Est. Ce couplage a permis d'élaborer, à partir d'un Système d'Information Géographique, une cartographie représentant une vision moyenne, sur les 30 dernières années, des densités de juvéniles de sole en fonction des facteurs bathymétrie et sédiments sur l'ensemble de la Manche Est.

Enfin, la projection de ce modèle d'habitat sur des cartes historiques des mêmes facteurs à l'échelle de l'estuaire de la Seine a permis de cartographier l'évolution de la production de cette nourricerie au cours des 150 dernières années. Les conséquences de la dégradation de la surface et de la qualité des habitats de l'estuaire de la Seine ont ainsi été analysées à l'échelle locale, puis l'impact sur le recrutement total à l'échelle de la population en Manche Est a pu être discuté.

EFFECT OF NURSERY HABITAT DEGRADATION ON FLATFISH POPULATION. APPLICATION TO SOLEA SOLEA IN THE EASTERN CHANNEL (WESTERN EUROPE)

ROCHETTE S.^(1,*), RIVOT E.⁽¹⁾, MORIN J.⁽²⁾, MACKINSON S.⁽³⁾, RIOU P.⁽⁴⁾, LE PAPE O.⁽¹⁾

⁽¹⁾ *Université Européenne de Bretagne, UMR 985 Agrocampus OUEST, INRA « Ecologie et Santé des Ecosystème », Ecologie halieutique, Agrocampus OUEST, 65 rue de St Brieuc, CS 84215, 35042 Rennes, France.*

⁽²⁾ *Laboratoire Ressources Halieutiques, IFREMER, Avenue du Général de Gaulle, BP 32, 14520 Port en Bessin, France*

⁽³⁾ *Lowestoft Laboratory, CEFAS, Pakefield road, Lowestoft, Suffolk NR33 0HT, United Kingdom*

⁽⁴⁾ *Laboratoire Environnement Ressources de Normandie, IFREMER, Avenue du Général de Gaulle, BP 32, 14520 Port en Bessin, France*

Update of :

Rochette S., Rivot E., Morin J., Riou P., and Le pape O.. 2010. Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: Application to *Solea solea* in the Eastern Channel (Western Europe). *Journal of Sea Research* 64:34-44.

[doi:10.1016/j.seares.2009.08.003](https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.08.003).

Open Access version : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00008/11921/>.

The update consisted in correcting a part of the database for the habitat suitability model. This resulted in marginal changes in estimations of densities and nurseries productions. However, this did change neither the diagnostics nor the discussion.

*Corresponding author, Email address: sebastien.rochette@agrocampus-ouest.fr

1.2. **Abstract**

Estuaries and coastal waters are essential nursery habitats for many marine species, and especially for flatfishes. Thus, investigating how anthropogenic disturbances affect the quality of these habitats is of major importance to understand their consequences on the population renewal of marine species.

The aim of the present study was to analyse the effects of estuarine habitat degradation on the population of the common sole in the Eastern Channel, a key species in the fish community and fisheries in this area. We especially focused on the drastic drop in the surface area and on the low water quality of the Seine estuary, the main river of the Eastern Channel.

A Geographic Information System (GIS) was used to develop quantitative maps of sole nursery habitats in the Eastern Channel by using a habitat suitability model based on bathymetry and sediment structure. This approach indicated that juvenile densities are low in the Seine estuary with regards to other nursery sectors. Then, thanks to historical maps of the Seine estuary, habitat suitability maps were built for key dates in the modifications of this estuary since 1850. This backward predictive approach suggests that habitat loss in the Seine estuary has led to a 42 % decrease of its nursery capacity. As the density of juvenile sole in the Seine estuary is low in comparison to other sectors, this represents only a 4% loss at the sole population scale, in the Eastern Channel. However, when we assumed that prior to anthropogenic disturbance the juvenile density in the Seine estuary might have been equivalent to the current density of adjacent sectors with higher quality, the loss in abundance could be nearly 17% (15-32%). Results suggest that the loss in habitat surface combined with habitat degradation has led to an important loss in the contribution of the Seine estuary nursery to the whole sole population in the Eastern Channel.

KEYWORDS: *Solea solea*, Nursery, Habitat mapping, Anthropogenic disturbance, Seine estuary, Recruitment

1.3. Introduction

Estuaries and coastal areas are essential fish habitat because they act as nursery grounds for various marine fish species (Miller et al., 1984; Beck et al., 2001a; Able, 2005). Juvenile growth and survival are determined by both the capacity and quality of these nursery habitats (Rijnsdorp et al., 1992; Gibson, 1994; Iles and Beverton, 2000). The increase of human activities along rivers, estuaries and in coastal areas affects ecosystems, in particular by pollution and habitat destruction (Coleman et al., 2008; Diaz and Rosenberg, 2008; Halpern et al., 2008). Habitat degradation is one of the most serious threats for the recovery of fish stocks (Hall, 1998). Quantitative and qualitative factors related to anthropogenic disturbance (Meng et al., 2000; Phelan et al., 2000) influence the quality of coastal and estuarine nurseries and thus recruitment and renewal of populations (Burke et al., 1993; Johnson et al., 1998; Cowan et al., 2000; Peterson et al., 2000; Scharf, 2000; Ferber, 2001; Thrush et al., 2008).

The inshore waters of the Eastern Channel (ICES Division VIIId; Fig. 6) support nursery areas for several commercially important species, especially the common sole (*Solea solea*, L.) (Riou et al., 2001). The Bay of Seine is the largest estuary in the Eastern Channel and is thereby a potentially important nursery ground. However, this sector is highly disturbed through channel dredging, constructions of dikes and harbour extensions, which have substantially reduced the estuary area and subsequently suitable juvenile fish habitats, such as shallow muddy areas (> 75 % decrease; (Lesueur, 1999)). In addition, concentrations of organic chemical contaminants are high in this estuary, it being among the most contaminated in Europe (Gilliers et al., 2006), with episodes of oxygen depletion (Billen and Poulin, 1999). Thus, human disturbances have affected, perhaps reduced the nursery function of this estuary (Le Pape et al., 2007): its contribution to the renewal of flatfish stocks in the Eastern Channel is currently low (Riou et al., 2001) and fish growth performance and population density are significantly lower than in other nursery areas (Gilliers et al., 2006).

The present study aims to quantify the effects of human disturbance on sole nursery grounds in the Seine estuary and establish their consequences on the sole population of the Eastern Channel. A habitat suitability model, constructed for the recent period, was used in combination with historical habitat maps to provide backward projections of the potential juvenile sole densities. A two step approach was used: 1) A quantitative map of sole nursery habitats in the Eastern Channel during recent times was first developed in a Geographic Information System (GIS). A database was built by collating trawl surveys undertaken throughout the coastal and estuarine parts of the Eastern Channel during the three last decades. A generalized linear model (GLM) was developed to identify key factors explaining variations of juvenile sole

densities in various habitats, featured by different subregions, bathymetry and sediment structure. Using this GLM and a GIS, key sites for the early life-history stages of sole were identified. 2) Historical maps of the Seine estuary were used to construct habitat suitability maps for key dates in the modifications of this estuary since 1850. Combining the historical suitability maps and the GLM model of sole densities, the historical productions of the Seine estuarine nursery were calculated and related to its contribution to the sole population.

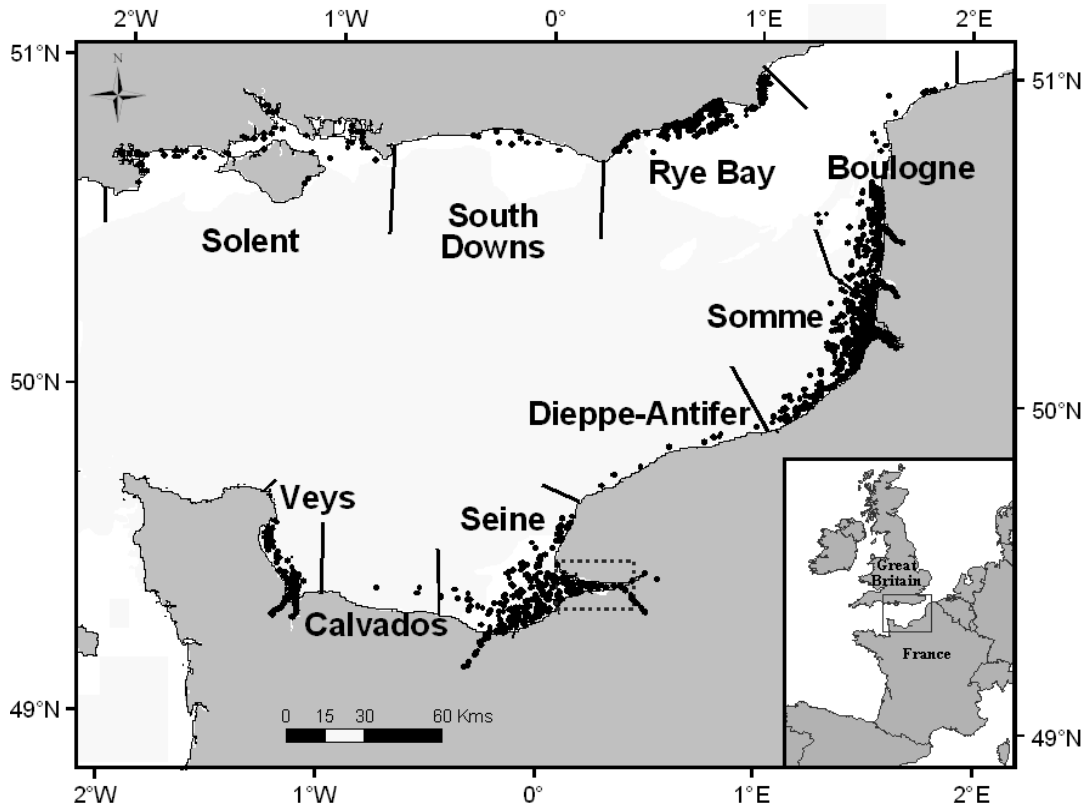


Fig. 6. Division of the Eastern Channel in 9 coastal and estuarine sectors. The dotted rectangle represents the internal Seine estuary. Points represent the position of the trawling stations, generally repeated annually during the survey periods (Table 1).

1.4. Material and methods

1.4.1. Survey data and numeric maps of physical habitat

1.4.1.1. Beam trawl survey data

From 1974 to 2007, different beam trawl surveys focused on juvenile flatfish species have been undertaken throughout the Eastern Channel coastal zone (Fig.6, Table 1). Riou et al. (2001) collated these survey data until 1998. Data used in the present study were for a large part identical to this database, with an upgrade with the surveys undertaken between 1999 and 2007 (UK surveys on the English coast, French

surveys in the downstream of the Seine estuary and in the Bay of Somme). In 2006, French estuaries and bays of the Eastern Channel (Bay of Veys, Orne, Seine, Somme, Canche and Authie) were investigated (Courrat et al., 2009) in the context of the European Water Framework Directive. These new surveys provided additional data in the inner part of these estuaries, until the upstream limit of freshwater.

To standardize our approach, we selected the surveys that were carried out between the end of August and the beginning of October. This period covers the time between the settlement of soles on nursery grounds and their autumnal migration (Dorel et al., 1991). Low mobility and relatively fixed distribution pattern of juvenile sole at this season (Dorel et al., 1991) allow us to consider the samples taken at this period as being representative of the distribution on nursery grounds. This season is also the most documented (90 % of the scientific trawl hauls). The resulting database includes about 5300 trawl hauls (Table 1), spread between French and English coasts (Fig. 6).

During the surveys, beam trawl hauls were performed only in daylight, at a towing speed ranging from 1.5 to 3 knots; 5 different gears were used (Table 1). For each beam trawl, soles were collected and measured in order to determine their age and age groups (0, 1 or 2+) were validated from otolith reading. Densities of sole by age group were expressed as the number of fish caught per unit of trawled surface (1000 m²). Densities of the first cohort, young-of-the-year (YoY in the following), were selected for this study.

Table 1. Sampling protocol in the different nursery sectors

Sector	Number of hauls	Period of investigation	Gear (BT = Beam Trawl)
Bay of Veys	119	1977-1981	BT4
			BT3
		2006	BT1
Bay of Seine	529	1977-1978; 1981	BT4
			BT2a
		1995-2002	BT3
Somme	1383	2006	BT1
		1977-1983	BT4
			1987-2006
Boulogne	315	1977-1983	BT3
			1987-2006
		2006	BT4
RyeBay	1596	1974; 1981-2006	BT3
South Downs	268	1974; 1981-1999	BT1
Solent	1137	1974; 1981-1999	BT2b

1.4.1.2. *Physical descriptors of nursery habitat at the Eastern Channel scale*

Bathymetry and sediment structure are known to influence habitat suitability (Rijnsdorp et al., 1992). Thus, these physical factors have to be collected and linked to trawl data to estimate their influence on YoY habitat suitability and to develop habitat maps. Digital maps of factors were collected in this aim:

- A map indicating the coastline and the bathymetry (Loubrieu *et al.*, 2008), available as continuous numerical values on a grid (resolution = 500m).
- A map for the sediment structure originally scanned from a paper map with a scale of 1/500000, transformed to a grid with a resolution of 500m (Larsonneur *et al.*, 1982). The sediment structure was simplified in three classes: mud (including mud and sandy mud), sand (including sand and muddy sand) and gravels (including all coarser sediments). Rocky sectors, not investigated with beam trawl surveys, were not taken into account. This description based on granulometry is parsimonious but complex enough to allow a good description of juvenile sole distribution (Riou *et al.*, 2001).

Other factors as hydrodynamism or coastal morphology influence larval supply and habitat suitability and thus the distribution of juvenile soles (Riou et al., 2001; Le Pape et al., 2003b). These factors were synthesized in a “sector” effect. The Eastern Channel was divided in 9 sectors (Fig. 6): Solent, the coast of South Downs, the Bay of Rye, the coast near Boulogne, the area off the Somme estuary, the coast between Dieppe and Antifer, the Seine estuary, the coast of Calvados and the Bay of Veys.

Two of these coastal sectors, Calvados and Dieppe-Antifer, were previously shown as covered with rocky sediments and thus not significantly used as nursery grounds (Riou et al., 2001). Hence, there were not taken into account.

1.4.1.3. *Historical evolution of the physical habitat in the Seine estuary*

One aim of the study was to map and evaluate the effects of habitat destruction. For that purpose, we focused on the Seine estuary, which suffered from a decline of its area related to anthropogenic modifications during the last two centuries. During this period, about a third of the historical internal estuarine area became terrestrial, which led to a loss of 75% of muddy sediment (Lesueur, 1999) and important modifications to the bathymetry. Quantified estimates of these evolutions were available through historical maps of sediment and bathymetry (Avoine, 1981; Garnaud, 2001; SHOM (Service Hydrographique et Océanographique de la Marine, Brest, France); Port of Rouen, France). We chose to work with maps representing key periods in changes of the internal estuary: 1850, 1910, 1980 and present (Fig. 7). For the survey period, between

1980 and present, maps of bathymetry and sediment structure were available more frequently (one map for each decade).

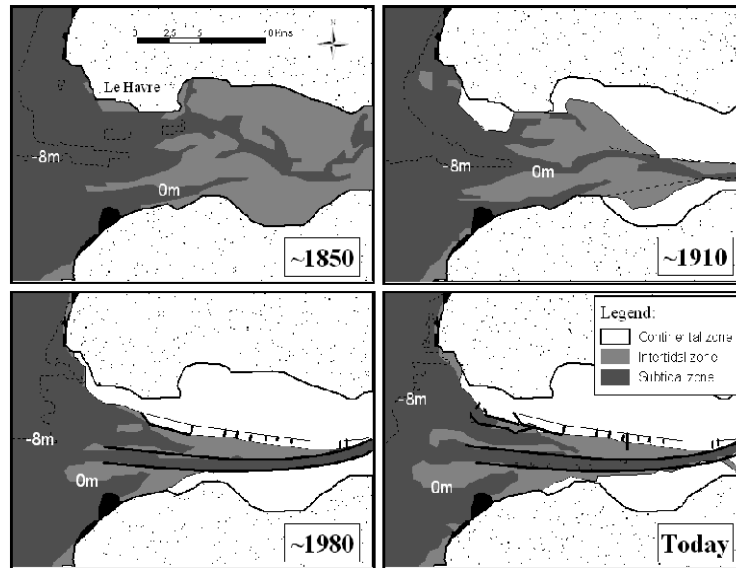


Fig. 7. Historical morphologic changes in the internal Seine estuary. (From Delsinne, 2005)

1.4.2. Coupling trawl data survey to habitat descriptors

1.4.2.1. Allocation of physical descriptors to survey data

Physical descriptors (bathymetry and sediment structure) and coastal sectors were included in a GIS, which allowed different layers of data to be intersected and stratified on the basis of these three parameters.

The Seine estuary received a particular attention. Because the morphology of this estuary has been strongly modified during the sampling period, the available decadal maps have been used to identify physical descriptors in this area. For the other sectors, we assumed modifications during the sampling period to be insignificant and thus, the spatial repartition of physical factors over the three decades to be constant.

Information on physical and geographical factors was combined with survey data. The latter, identified from the mean position of the trawl haul were included in the GIS in order to associate bathymetry, sediment structure and geographic sector to each trawl.

1.4.2.2. Limit to the upstream extension of sole nursery grounds in estuaries

Maps of bathymetry and sediments were limited to the downstream part of the estuaries, where juvenile soles may live. We assumed oligohaline waters, *i.e.* lower than 5 PSS (Anon., 1959), to be exempt of juvenile soles since the entry of juvenile soles into estuaries is controlled by salinity (Gibson, 1994). Fonds (1975) showed that the survival range of salinity for young soles was between 6 and 60 PSS. Moreover, in our database,

no juvenile soles were hauled for salinities under 8 PSS. The mean limit of 5 PSS was identified on maps, for the main estuaries of the Eastern Channel, thanks to Avoine (1981), Avoine et al. (1996) and salinities measured during surveys and completed with expert knowledge (S. Duhamel (CSLHN), pers. comm.). Because of tidal movements and changes in rivers discharge, the limit of 5 PSS in estuaries does not correspond to a fixed line. However, compared to the Eastern Channel scale, the potential error due to the movement of this salinity limit appeared negligible.

1.4.2.3. Intercalibration of beam trawl data

The trawl dataset was compiled from surveys using five types of beam trawl (BT) (Table 2). The abundance indices data were standardized to correct for the gear effects, accounting for the presence of tickler chain, the mesh size and the width of the trawl (Riou et al., 2001), three factors, which are known to influence the gear efficiency and selectivity. Thus, for each trawl raw data, the standardization of caught densities (YoY_{caught}) was corrected as follows:

$$YoY_{\text{corrected}} = F_{\text{Tickler chain}} \times F_{\text{Mesh size}} \times F_{\text{width}} \times YoY_{\text{caught}} \quad (1)$$

The correction for the presence of tickler chain was calculated from field intercalibration depending on age groups and sediment structure (Riou et al., 2001). Its effect was not significant on muddy sediments, thus the correction was applied for chainless trawls used on sandy sediments and on gravels only, by using $F_{\text{no chain, sand}} = 4.85$ (Riou et al., 2001).

Table 2. Features of the beam trawls. See text for the method used to compute the standardization factor accounting for the mesh size (F_M).

Gear	Width (m)	Mesh (mm)	F_M
BT1	1.6	15	0.88
BT2a	2	20	1
BT2b	2	6	0.84
BT3	2.9	20	1
BT4	4.4	25	1.19

The effect of the mesh size ($F_{\text{Mesh size}}$, noted F_M) depends on the length distribution of fish. Thus, to intercalibrate catches, we calculated a correcting factor for each gear, depending on its mesh (M) (F_M). The length-frequency distribution of YoY was available for about only 13% of hauls of the database, representing about 1600 fish lengths (L), equally distributed between surveys (if all the fish were measured during the surveys, for a large part of the hauls, data were archived in age structure after allocation from length distribution and otolith validation). However, the fish length data were not available for each different mesh size (M). Thus, a two-step approach was used

to calculate each correcting factor (F_M). 1) The theoretical length-frequency distribution of the original population ($N_o(L)$) was reconstructed on the basis of catches. 2) The proportion of the theoretic population caught by each mesh size was calculated.

The first step of the approach was based on Eq. (2). A preliminary evaluation showed that spatial and annual variations of the mean length were low and had an influence lower than 5% on the estimates of correcting factors (F_M). Hence, a unique population has been reconstructed, of which the size structure was based on the largest available amount of measured YoY (1600) caught with different mesh sizes:

$$N_o(L) = \sum_M \frac{N_{\text{caught}(M)}(L)}{S_M(L)} \quad (2)$$

where $N_o(L)$ is the recalculated amount of juveniles at length L , $N_{\text{caught}(M)}(L)$ is the amount of catches for the mesh size M at length L and $S_M(L)$ is the theoretic proportion of fish of length (L) caught by a trawl with a mesh size (M). The calculation of $S_M(L)$ is detailed in Table 3.

Table 3. Calculation of the mesh-depending selectivity coefficients ($S_M(L)$) for each 1cm body length class (L) from Dardignac and de Verdelhan (1978).

Main equation	
$S_M(L) = \frac{\exp\left[\left(\frac{2 \cdot L50_M \cdot \log 3}{\Delta_M}\right) \cdot \left(\frac{L}{L50_M} - 1\right)\right]}{1 + \exp\left[\left(\frac{2 \cdot L50_M \cdot \log 3}{\Delta_M}\right) \cdot \left(\frac{L}{L50_M} - 1\right)\right]}$	
Parameters	
$L_{50M} = \alpha \cdot M$	The 50% retention length depending on the species and the mesh size in cm. ($\alpha=3.3$ for the common sole; Dardignac and de Verdelhan, 1978; Anon., 1998)
$\Delta_M = \beta \cdot L_{50M}$	The selectivity range representing the difference between L_{75M} and L_{25M} , respectively the 75% and the 25% retention lengths and considered common to every species ($\beta=0.385$; Dardignac and de Verdelhan, 1978; Anon., 1998)

Then, the total proportion of the theoretic population caught by each gear (P_M), depending on the mesh size, was calculated (Eq. 3):

$$P_M = \frac{\sum_L N_o(L) \cdot S_M(L)}{\sum_L N_o(L)} \quad (3)$$

where $N_o(L)$ is the amount of fish of length L of the previously reconstructed population.

This calculation allowed to estimate an intercalibration factor for each gear with mesh size M (F_M) according to the mesh size used (Eq. 4), as if every hauls had been sampled with the same reference gear using a 20 mm mesh size ($F_{M=20} = 1$):

$$F_M = \frac{P_{M=20}}{P_M} \quad (4)$$

The resulting multiplying factors (F_M) are reported in Table 2.

The influence of the width of the trawl was not taken into account, as its effect was not significant. This effect depends on the ability of fish to escape laterally, hence depends on the length of juveniles. Kuipers (1975) showed a difference in catchability of plaice between beam trawl of 2m and 4m. We used these results to conduct a preliminary sensitivity analysis on our dataset. This showed that our method was robust to the effect of trawl width, especially because both the difference between the width of BT1, BT2 and BT3, and the representation of BT4 (6%) in the data set were low. This conclusion was reinforced by examination of the influence of trawl width between BT2 (width = 2m) and BT3 (width = 2.9m) in the intercalibration data set of Riou et al. (2001). This examination showed no influence of the width of the trawl while comparing densities and length distribution profiles of juvenile catches between BT2 and BT3 having the same mesh size. The difference in trawl width between these two trawls is likely to be too small to detect any effect of lateral escape.

1.4.2.4. The bathymetry, from a continuous descriptor to a class factor

Shallow waters are identified to be habitat for juvenile soles (Koutsikopoulos et al., 1989; Le Pape et al., 2003b). Thus, predictions were limited to waters down to 20m. Note that in the database, no juvenile soles were caught in stations deeper than 21m.

Furthermore, although it was available as a continuous variable, bathymetry was split in classes. This approach was justified by two arguments: 1) Hauls could only be associated to a range of bathymetry instead of a precise one. Indeed, the precision of the map used to attribute bathymetry (Loubrieu et al., 2008) was smaller than the length of trawl hauls. Actually, the resolution of the map was 500m, whereas hauls were ranged between 500m and 2000 meters long; 2) Integrating bathymetry as a continuous variable would have been complicated as its effect on the distribution of juveniles was non-linear. In order to choose the range of classes, generalized additive models (GAM) were used to explore the relation between YoY densities and continuous bathymetry. Classes of bathymetry were identified from changes in slopes for densities of juveniles against bathymetry.

Bathymetry was split into 7 classes: $[-8;-3]$, $[-3;0]$, $[0;3]$, $[3;5]$, $[5;8]$, $[8;13]$ and $[13;20]$ meters. This partitioning was consistent with the shape of evolution of the probability of presence (Fig. 8a) and positive densities (Fig. 8b) with bathymetry. Moreover, it provided a way to distribute the data in the classes as equitably as possible (Fig. 8c).

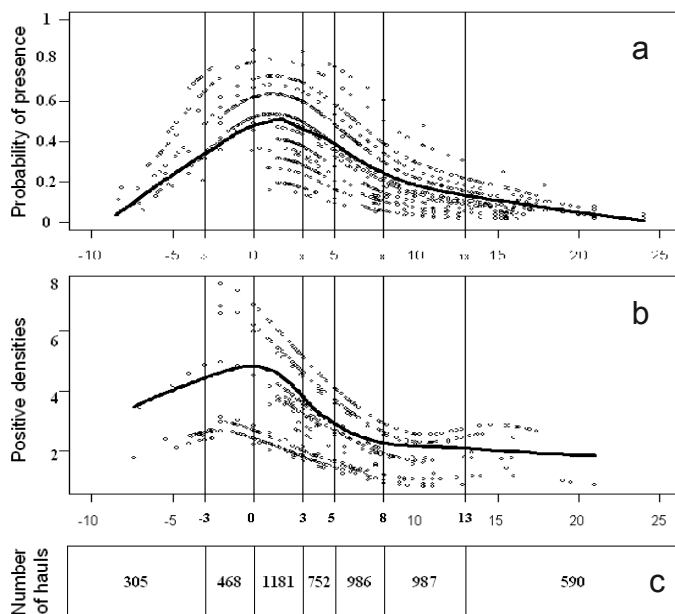


Fig. 8. GAMs prediction of the distribution of YoY survey data with regard to bathymetry (line is the smoothed prediction): (a) probability of presence of YoY (b) positive densities of YoY. Vertical lines represents the chosen limits of classes. (c) Numbers of trawl hauls in each class of bathymetry.

1.4.3. Habitat suitability model

Habitat suitability for YoY soles was defined using a GLM that included “Sector”, “Bathymetric class” and “Sediment structure” as descriptive factors; Riou et al. (2001) previously showed the relevance of using this combination of physical and geographic factors to describe juvenile soles spatial distribution in this Eastern Channel. Abundance indices data are typical zero-inflated data, characterized by an important proportion of zero values (67% of zero values in the present trawl survey dataset for YoY densities). This non-Gaussian data distribution prohibited the use of a classical statistical approach and a Delta model was used (Stefanson, 1996; Le Pape et al., 2003b; Martin et al., 2005). The Delta model is a conditional approach coupling two sub-models: 1) A first model testing for the presence of YoY; 2) A second model explaining the variation of the densities in habitats where presence was recorded. Three steps are needed to build this model:

- a. In the first sub-model, the binary presence/absence of juvenile soles is used as a response variable. The model is built from a GLM based on a binomial distribution with a probability of presence ($p_{0/1}$) that linearly depends upon factors through a logit link function:

$$\text{Logit}(p_{0/1}) = \text{Constant} + \text{Sector} + \text{Bathymetry} + \text{Sediment} \quad (5)$$

- b. The second sub-model uses a Gaussian linear model on log-transformed positive densities to normalize the skewed distribution of the data. Preliminary analyses showed that a Gaussian distribution on log-transformed data was the best option to describe positive values (Le Pape *et al.*, 2003):

$$\text{Log}(YoY+) \sim \text{Constant} + \text{Sector} + \text{Bathymetry} + \text{Sediment} + \varepsilon \quad (6)$$

with $\varepsilon = \mathcal{N}(0, \sigma_{res}^2)$

- c. Finally, for each site i , the predictions of these two sub-models are combined to obtain the habitat suitability indices for each combination of factors. This combination has to account for the correction of Laurent (1963) to obtain an unbiased point estimate from a linear model based on log-transformation for each habitat i :

$$HSI_{(i)} = p_{0/1(i)} \cdot \exp(\hat{\log}(YoY+_{(i)})) \cdot \exp(1/2 \cdot \hat{\sigma}_{res}^2) \quad (7)$$

It is worth noting that the effect of interannual variability was not taken into account for two reasons. First, the aim of the study was not to assess the interannual variations of the density but to build a mean habitat suitability model standing for the recent period, then to provide backward projections of the mean potential densities based on historical habitat maps. Second, the sampling plan was non-regular (Table 1). Several sectors were not sampled all the years. So, accounting for a “year” effect in the model would have lead to confusion between “year” and “sector” effects that would have been difficult to hand with. In this analysis, all variations in YoY relative densities were attributed to habitat features.

1.4.4. Coupling model and GIS

1.4.4.1. Mapping the present Eastern Channel nursery grounds

Results of the habitat suitability model were included in a GIS to calculate an index of juvenile abundance based on estimated densities on each cell of the grid map and on surface of the respective habitats.

Maps of physical and geographic descriptors used to project the results were rasters based on a regular grid. At each point of the grid, a bathymetric class, a class of sediment and a sector were attributed, which gave the possibility to predict indices from the estimates of the habitat suitability model. Then, the combination of the raster grid (surface) with the habitat suitability model (density) allowed to calculate a juvenile abundance index for each sector (number of fish = surface \times density). It was then possible to estimate the potential contribution of the different nursery sectors to the total population in the Eastern Channel as a percentage of this abundance in the overall area (Riou et al., 2001; Le Pape et al., 2003b).

1.4.4.2. Mapping historical Seine estuarine nursery

The model has been applied to estimate previous juvenile abundances in the Seine estuary according to historical habitat maps for the last two centuries. However, a thorny problem remained with how to deal with the “sector” effect in the past centuries. Indeed, the potential of the Seine estuary as nursery ground with relation to water quality has certainly changed during the two last centuries but remained unknown.

The following approach was used to circumvent this problem. In a first analysis, we directly applied the results of the habitat suitability model on historical maps and calculated abundance for each map, considering that only the variations in the habitat surface and structure (bathymetry, sediment type) impacted the density. In this configuration, the “sector” effects in both the presence/absence and the model for positive densities were considered constant between the current situation and the historical time. The Seine “sector” effect can be considered as the “average YoY sole density” in the Seine estuary, around which the estimate density vary with different bathymetry and sediment types. In this analysis, the “average density” was considered constant over time.

In a second analysis, we assumed that two centuries ago, the quality of the Seine estuary and the related densities of juvenile sole were higher (Gilliers et al., 2006). To play this scenario, the mean densities in the Seine estuary in the 1850s were modified through a variation of the Seine “sector” effect in the model. Considering the increase of anthropogenic pressure along the Seine River during the last two centuries, the contamination level of its estuary in the 1850s cannot have been worse than nowadays. Indeed, at present, the mean level of pollution in the Seine estuary for the last 20 years is the highest of French estuaries. By contrast, the Bay of Veys is one of the least polluted estuarine systems (Courrat et al., 2009). However, other factors as hydrodynamism, and their influence on larval supply, can have an effect on local densities of YoY (Pihl and van der Veer, 1992). Thus, the historical situation in the Seine estuary can not be assessed with certainty. Therefore, we assessed the sensitivity

of historical YoY abundances to different values of the Seine sector effect. To achieve this goal, nursery grounds were mapped on the basis of the numerical maps in the 1850s, but the ultimate number of YoY hosted in the Seine estuary were estimated with the “sector” effect successively set equal to gradually increasing “sector” effects within the range of values obtained for all the other sectors (min sector effect = S. Downs; max sector effect = RyeBay). In this sensitivity analysis, the mean sector effect of the Bay of Veys was considered as the “reference” level for potential historical situation in the Seine estuary. Indeed, these two sectors are close each other (Fig. 6) and depend on the same spawning ground for their larval supply (Lee and Ramster, 1979). It is therefore consistent to consider that the huge difference between the “sector effects” of the Seine and the Bay of Veys is related to habitat and water quality, and especially to levels of contamination which are much higher in the Seine estuary.

Results were first used to estimate the consequences of habitat degradation on the nursery capacity in the internal Seine estuary (Fig. 7). Then, the consequences at the scale of the Eastern Channel (Fig. 6) were estimated. In this way, habitat suitability maps were used to calculate an index of the amount of YoY hosted in each nursery sector and the same index was calculated in the Seine sector for the historical periods. This allowed the consequences of habitat loss on the YoY abundance in the Seine estuary and on the total amount of YoY in the Eastern Channel (population scale, Riou et al., 2001) to be estimated.

1.5. Results

1.5.1. Distribution of YoY in the Eastern Channel at the present time

All factors except the “sediment” had a significant effect in the two sub-models (Table 4). The “Sediment” effect was not significant ($p=0.4$) in the sub-model for positive densities (Table 4). This factor was then excluded from this sub-model.

Table 4. Analysis of deviance for the two parts of the delta log-normal GLM

Added variables	Binomial model (logit($p_0/1$))			Positive value model (YoY+)		
	Residual degrees of freedom	Explained deviance (%)	Significance	Residual degree of freedom	Explained deviance (%)	Significance
Null	5262			1677		
YoY ~ Sector + Bathymetry + Sediment (Eq. 5 and 6)						
Sector	5256	3.9	$p<10^{-61}$	1671	6.1	$p<10^{-19}$
Bathymetry	5250	10.0	$p<10^{-125}$	1665	5.2	$p<10^{-23}$
Sediment	5248	0.9	$p<10^{-11}$		Non significant	

When considering the effect of the different factors obtained from the delta model (Fig. 9), differences between sectors are markedly pronounced (Fig. 9a): on average, the highest YoY densities (RyeBay) reached 5.2 times the smallest ones (South Downs). The differences are also important when considering bathymetry (Fig. 9b): on average, densities are 8.9 times higher in the second class ($[-3;0[$) compared to the last one ($[13;25]$). An optimum in the distribution of 0-group soles appears for low bathymetry ($[-3;0[$). Results indicate a significant preference for finer sediments (mud), but the differences between “sediment” effects are rather weak (Fig. 9c): on average, “Mud” effect is almost 1.8 times the “Gravels” effect.

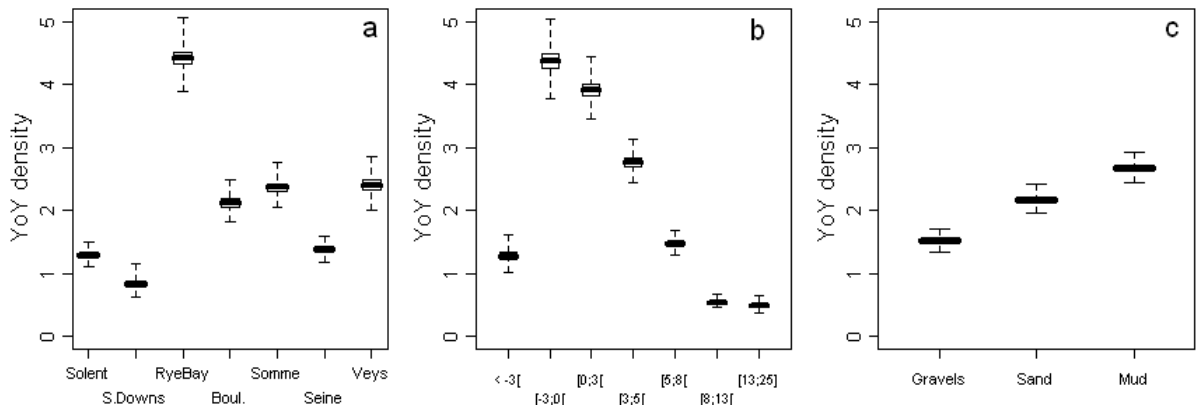


Fig. 9. Prediction of the abundance indices of sole juveniles (YoY) obtained from the habitat suitability delta-GLM model: (a) average sector effect, (b) average effect of Bathymetry and (c) average effect of sediment. Average effects were obtained from the predictions of the delta-GLM (Eq. 7). For instance, the average Seine sector effect (panel (a)) was obtained from the following method: for each combination of the other factors bathymetry and sediment, a prediction of the abundance indices was obtained from Eq. (7). The predictions for each combination of factor were then averaged to get the mean Seine effect. Uncertainty was estimated by Monte Carlo sampling (5000 trials) in the estimation distribution of each parameters needed to compute the prediction in Eq. (7).

The combination between the delta model and the GIS (Fig. 10a) revealed that juveniles are concentrated in limited coastal sectors close to the shore. Differences between YoY densities in the different nursery sectors are also well marked, particularly while considering rich (Rye Bay, Bay of Veys) and poor (South Downs, Seine) neighbor areas.

The contribution of the different sectors to the total amount of YoY at the population scale appears much contrasted (Fig. 10b), with relation to the combined effect of both the surface of each sector and the “sector” effect. If we focus on the Seine sector, results highlight that, although the Seine is the single large river reaching the Eastern Channel, its estuary still represents only 17% of the nursery surface, less than the Somme, and contributes only 14% to the amount of YoY for the population.

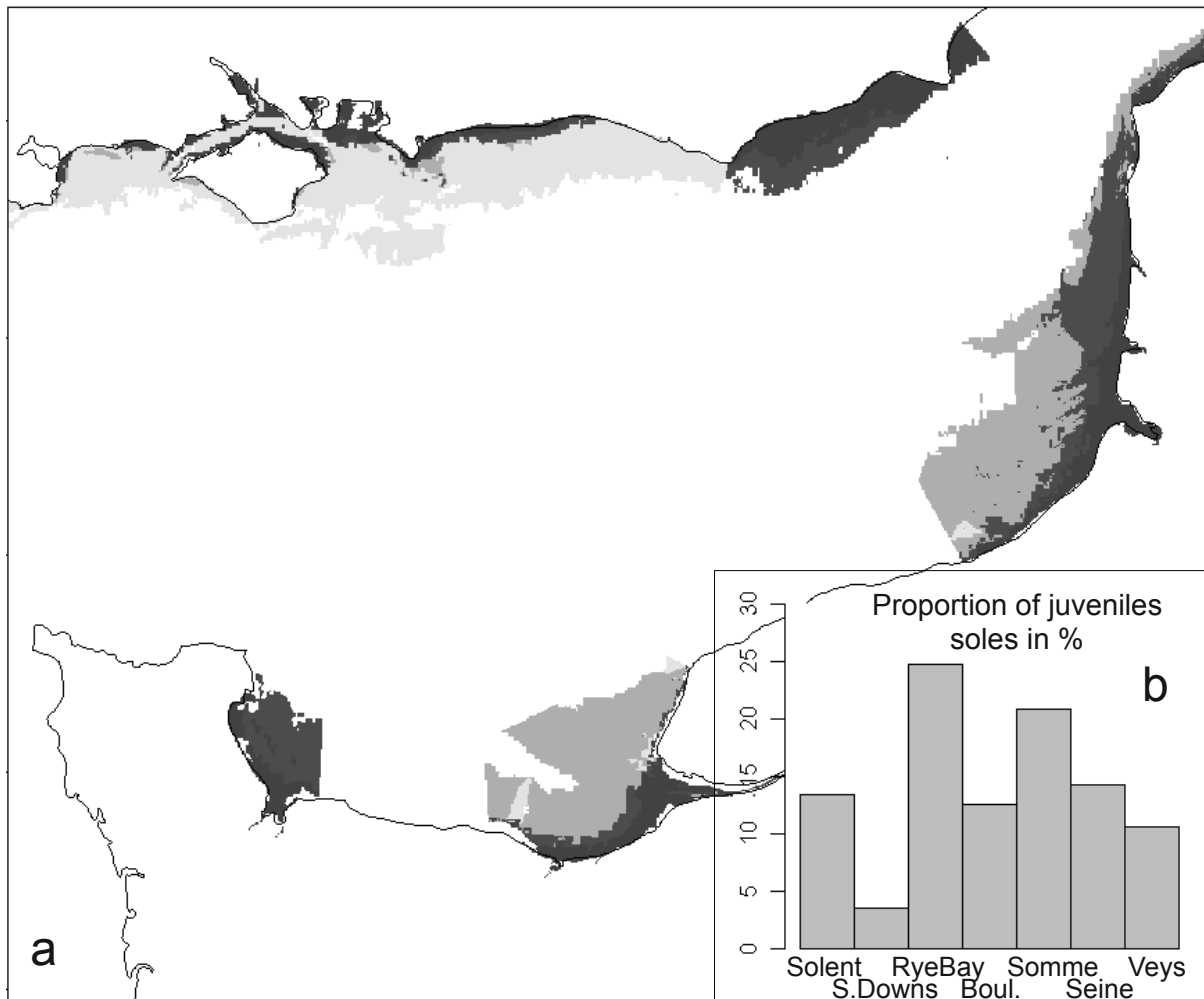


Fig. 10. (a) Distribution of YoY soles abundance indices in the Eastern Channel based on predictions of the delta model for each cell of the grid map (§1.4.4.1.). The grey scale represents densities from low to high. (b) Contribution of each nursery sector to the population (proportion in %).

1.5.2. Effect of two centuries of transformation in the Seine estuary

1.5.2.1. Loss in YoY production due to reduced nursery surface

Fig. 11a highlights the drop of the nursery surface in the internal Seine estuary due to successive steps in the construction of dikes and harbour's enlargement (Fig. 7), and the subsequent changes in juveniles' distribution. Modifications of the internal part of the Seine estuary transformed 33% of its surface of potential nursery ground to terrestrial area. This led to a 42% loss of juvenile production (Fig. 11b) because of surface loss and changes in bathymetry and sediment structure.

Considering that there were no historical changes in YoY densities, these modifications of the Seine estuary led to a 4% loss of the total number of juveniles at the population scale since 1850 (Fig. 12a).

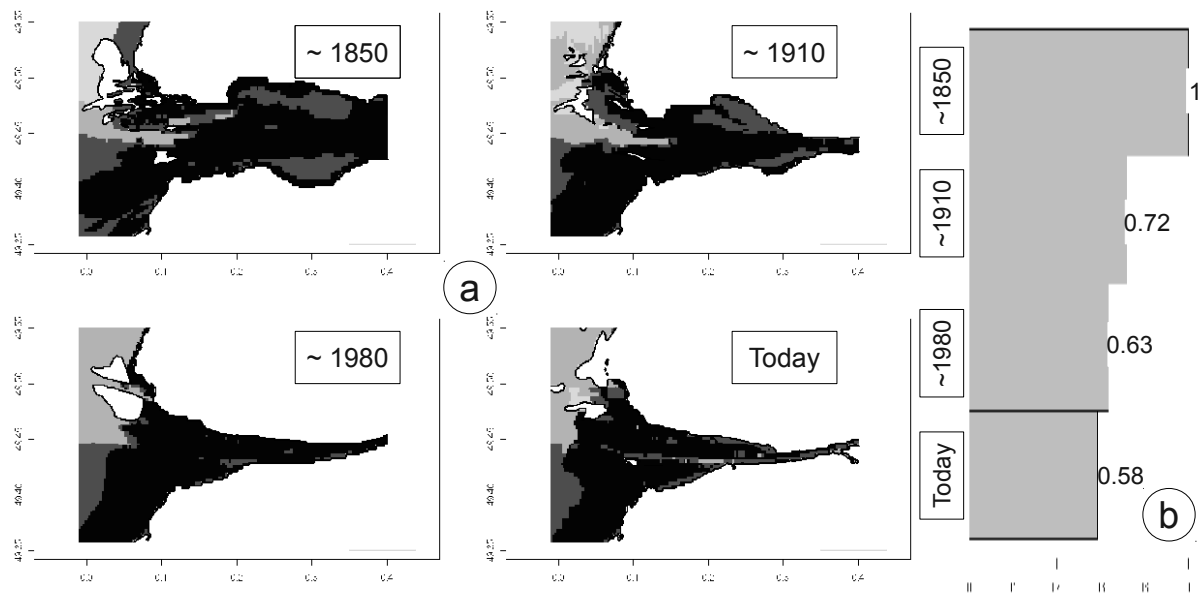


Fig. 11. (a) Maps of projected abundance indices at different dates of historical changes in the internal Seine estuary. The darker is the grey, the more YoY abundance indices is high. (b) Relative amount of YoY in the internal Seine estuary by reference with 1850.

1.5.2.2. Loss in YoY production due to reduced nursery surface and habitat quality degradation

The analysis of the consequences of historical changes in YoY densities in the Seine estuary considered the “sector” effects represented on Fig. 9a. First, the adjacent Bay of Veys “sector” effect was considered as a supposed realistic situation of the average YoY density in the Seine estuary before massive disturbance of water quality. This was quite equivalent to double ($\times 1.7$) the current Seine “sector” effect (Fig. 9a). When the increase in the estuarine surface and this simulated increase of the habitat quality were combined in the backward projections of YoY densities in the Seine estuary, the contribution of the Seine sector raised 28.5% of the amount of YoY in the Eastern Channel in the 1850s compared to 14% nowadays. Consequently, the estimated impact of the habitat degradation in the Seine estuary consisted in a loss reaching 17% of the total YoY production (Fig. 12b). This is a largely higher loss rate than the 4% calculated when considering the impact of reduction of the habitat surface only.

These simulations were completed in a sensitivity analysis by setting successively the historical Seine “sector” effect at the level of the Somme and the Rye Bay (Fig. 9a). This consisted in multiplying by 1.7 and 3.2 the current Seine “sector” effect. When considering these values, the contribution of the Seine sector was between 16% and 41% of the production of the Eastern Channel in the 1850s and the impact of the habitat degradation in the Seine estuary led to a loss of 15% to 32% of the total YoY production.

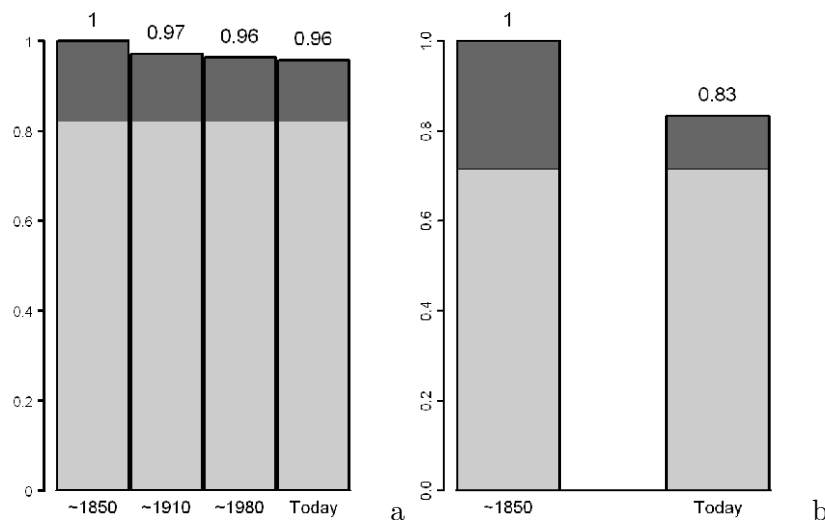


Fig. 12. Trends in relative abundance of YoY sole in the Eastern Channel since 1850 assuming (a) only a loss in habitat surface in the Seine estuary, the quality in each sector remaining constant along time, (b) a loss in habitat surface in the Seine estuary combined with a drop in water quality. The quality of the estuary in 1850 is assumed equivalent to the one of the Bay of Veys in the 2000s'. In dark grey, the contribution of the Seine estuary. In light grey, sum of other sectors' contributions.

1.6. Discussion

1.6.1. An approach based on several hypotheses: overview of possible bias

To model the effect of habitat degradation in the Seine estuary, a habitat suitability model based on scientific surveys undertaken during the past 30 years was coupled with a GIS that incorporated actual and historical maps. Several methodological points could be discussed and improved in future research.

1.6.1.1. Habitat suitability models, bias and source of non explained variability

Our approach was based on robust parsimonious models for habitat modelling and historical projections. Although historical approaches can provide notable results, they may also face large uncertainty because these habitat suitability models are based on few descriptive factors, and explained only a low part of the variability in YoY densities.

The meso-scale physical descriptors combined with trawl survey data did not account for small-scale variability that occurs in juvenile flatfish distribution (Rogers, 1992; Allen and Baltz, 1997; Nicolas et al., 2007; Stoner et al., 2007; Vinagre et al., 2009). Other descriptors could surely significantly increase the part of the variability explained by nursery habitat models. However, descriptors cannot be used for mapping if they are not themselves available as maps (Le Pape et al., 2003b). For instance,

accounting for benthic macrofauna would certainly improve the description of sole nursery habitat (Vinagre et al., 2006; Nicolas et al., 2007) but the lack of maps of benthic invertebrates at the Eastern Channel scale prevented to use this factor for nursery mapping. This conclusion is reinforced for such historical approach, as historical maps are very scarce and only available for few physical descriptors when considering the two last centuries.

Interannual variability of YoY densities was not included in the models. The habitat model was averaged over the last three decades in order to estimate the effect of mesoscale habitat variables and to use these effects for historical backward estimations. In fact, considering a “year” effect in the model would not have been possible as the sampling plan was not regular over sectors and years. However, averaging over several years is consistent with the concept of effective habitats (Dahlgren et al., 2006). This approach also fits with the use of historical maps of sediment and bathymetry that represent the situation over an extended period of time, rather than a precise year. Moreover, there were no historical surveys to tune a “year” effect for the last two centuries.

Hence, the lack of survey data and the limited availability of descriptors for the past periods mean that the historical approach faces important uncertainties. Nevertheless, the approach provides a way to quantify the historical consequences of anthropogenic disturbances.

1.6.1.2. Are changes in the Seine estuary the single ones in the Eastern Channel?

We considered the variations of the YoY production due to modifications in the Seine estuarine nursery only, without taking into account possible habitat modifications in other coastal and estuarine nursery grounds.

Clearly, habitat degradations occurred in other nursery sectors since the 1850s. The Eastern channel is characterised by substantial urban and industrial development, resulting in heavy inputs of chemical contaminants, as well as significant loss or alteration of marine habitat in some locations (Amara et al., 2007). Several important harbours are located along this coastline and other sectors of the Eastern Channel have also faced, to a lesser extent, harbours extension, piers and dikes building and channel dredging. Moreover, no significant restoration-monitoring program has been led in this area, except for recent limited experiments in the Seine estuary.

However, although no precise quantitative estimations of changes in other sectors exist, some expertise allows considering that modifications have not been as important as in the Seine estuary. Thus, our analysis enables to capture an important part of the production loss due to the habitat reduction and degradation at the scale of the Eastern Channel. Because habitat loss and degradation also occurred elsewhere, the present

results provide a lower bound for the consequences of anthropogenic disturbance at the scale of the Eastern Channel.

1.6.2. The negative effect of habitat degradation on estuarine capacity

The contribution of each nursery sector to the Eastern Channel population depends on its geographical situation and its capacity to offer an adequate environment (Gibson, 1994). Both habitat size and quality influence juvenile production in nursery grounds, and thus recruitment strength (Gibson, 1997). The combined influences of the loss in habitat surface and quality of the Seine estuary were considered in this analysis.

1.6.2.1. Consequences of loss in surface of estuarine habitat

Quantitative mapping provides useful tool to determine the area of juvenile habitats from a Geographic Information System (GIS), and their respective contribution to the total production (GIS area \times density derived from the model; Riou et al., 2001; Le Pape et al., 2003b). As historical maps of the descriptors were available, this tool allowed an assessment of the consequences of habitat loss.

With such an approach, we observed the impact of habitat loss in the Seine estuary on the YoY sole production. The loss in surface of nursery habitat explained a 42% drop of the nursery capacity in the internal part of the Seine estuary, with regards to pre-industrial period. This reduction of the nursery capacity alone led to a loss of 4% of the total juvenile production in the Eastern Channel.

However, the current configuration of the Seine estuary suggests that the river flow is now stronger than in the past. This channelled estuary probably prevents a large number of juveniles to go up to the inner estuary, on highly productive grounds. Hence, this probable effect, which cannot be calculated because of a lack of maps and field data, is likely to be low compared to the important loss of habitat in the Seine estuary and insignificant at the scale of the Eastern Channel.

1.6.2.2. Combination of loss in habitat surface and quality

Given its bio-geographical features, the potential nursery function of the Seine estuary should have been greater in the past, before anthropogenic disturbance (Riou et al., 2001; Gilliers et al., 2006; Le Pape et al., 2007). The Seine is the single large river in the Eastern Channel and the potential nursery function of its estuary should have been higher than exposed coasts (Le Pape et al., 2003ab), at least in the same range as other estuaries of the Eastern Channel. As the present results confirmed that YoY densities are especially low in the Seine estuary, the effect of the habitat surface loss combined with hypothesis on habitat degradation were assessed in a second part of the historical approach. In this scenario, the average densities of the other sectors of the Eastern Channel were considered as indices for the average past densities in the Seine estuary.

The density of sole in pristine conditions is unknown, but this sensitivity analysis gave a likely range of the possible level of the historical Seine production. This hypothesis led to increase YoY densities in the Seine estuary from 1.7 to 3.2 times the current one. This led to an estimated loss ranging between 15% and 32% of the total Eastern Channel production between the 1850s and nowadays.

The current level of YoY densities in the Bay of Veys is considered to represent the best approximation of the historical production of the Seine estuary. Indeed, the density of juvenile in the coastal zone results from 2 controlling factors (Le Pape et al., 2003b): (1) Larval supply: all coastal sectors do not receive the same number of sole larvae. (2) Habitat quality and suitability. The Bay of Veys is an adjacent nursery of the Bay of Seine. The geographical position of the spawning area (Lee and Ramster, 1979) and the relative protection of both these sectors from the high currents existing in the Eastern Channel (Hoch and Garreau, 1998) suggest that they are supplied with a comparable level of larvae. On the contrary, the other sectors, chosen as references for the sensitivity analysis, are located at the eastern part of the Eastern Channel. They may have a higher larval supply as 1-day eggs densities are 5 times higher in this area compared to the common spawning area for Bay of Veys – Seine (Anon., 1986). Estimating the potential past densities of YoY in the Seine estuary by considering the Bay of Veys as a reference for the past average densities enabled to approximate the effect of habitat degradation to a loss of 23% of the Eastern Channel population.

The Bay of Veys is one of the less polluted sector in the Eastern Channel (Courrat et al., 2009), in contrast to the Seine estuary which is the most polluted one. The difference in average densities between these two sectors does not seem to be related to larval supply, but is likely to be due to the lower habitat quality in the Seine estuary caused by intense anthropogenic pressure. In fact, the Seine estuary is known to be highly contaminated and habitat degradation is known to have a strong negative impact. Several human related factors like eutrophication (Eby et al., 2005; Shimps et al., 2005; Diaz and Rosenberg, 2008), chemical contamination (Johnson et al., 1998; Peterson et al., 2003) lead to a disturbed nursery function (Able et al., 1999; Coasta and Cabral, 1999; Jones et al., 2002; Whitfield and Elliot, 2002; Coates et al., 2007). Gilliers et al. (2006) and Amara et al. (2007) focused on these negative consequences of low water quality on residual sole nursery habitats: in the Seine estuary, juvenile sole are in lower density, grow slower and are in a lesser condition than in preserved nursery sectors. Thus, low ecological performance of the Seine estuary as sole nursery ground was probably due to its low quality, and especially oxygen depletion (Billen and Poulin, 1999) and chemical contamination (Gilliers et al., 2006; Amara et al., 2007; Courrat et al., 2009).

1.6.3. The effect of human disturbance on estuarine systems for marine resources

As described in the concentration hypothesis (Iles and Beverton, 2000), nursery dependent species possess a high degree of compensation caused by damping density-dependent effects (DingSor et al., 2007) related to nursery habitat capacity. This is especially verified for flatfish (van der Veer et al., 2000a) and specifically for the common sole (Le Pape et al., 2003a). The population renewal is therefore directly limited by the capacity (size and quality) of available nursery areas (Rooper et al., 2004).

As illustrated in the present study consequences of habitat loss on nursery capacity combined with decrease of water quality appear of general concern on coastal and estuarine essential fish habitats worldwide. First, estuarine and coastal transformations have dramatically accelerated worldwide over the past 150 to 300 years (Lotze et al., 2006) and this trend is not slowing down (Coleman et al., 2008). Such habitat losses affect nursery size and, as demonstrated in the present study, recruitment of marine population. This conclusion about muddy areas on estuaries can be generalized as degradation of coastal and estuarine fish habitats is verified on estuarine systems (van Dyke and Wasson, 2005) but also on seagrass (Pihl et al., 2006), mangroves (Faunce and Serafy, 2006; Kavanagh, 2007) and coral reefs (Hoegh-Guldberg, 2006; Mumby et al., 2007). Second, impact of habitat degradation and lower quality of nursery also affect marine fish recruitment. Sole and other species that use estuaries and coastal waters as nurseries are of particular concern. Densities and species richness of marine juvenile fishes using estuarine and coastal nursery grounds appeared to be strongly and negatively correlated to habitat quality (Courrat et al., 2009). Thus, human disturbances, and the related degradation of the quality of residual habitats, impact the nursery function of estuaries.

The present study hence provides insights for the assessment of the consequences of anthropogenic disturbance on estuarine dependent marine fish species (Miller et al., 1984; Lenanton and Potter, 1987; Gibson, 1994; Elliott and Dewailly, 1995; Elliott et al., 2007; Franco et al., 2008). Estuarine habitat degradation may drastically impact the sustainability of marine resources. Important related fisheries (Peterson, 2003; Fodrie and Mendoza, 2006) are affected. Hence, it is essential to maintain habitat size and quality of estuarine nursery habitats to preserve sustainable resources and fisheries.

1.7. Acknowledgements

This project was supported by the French National Research Agency (ANR, Project SoleBeMol-Pop, ANR Vulnérabilité, Milieux et climat). Special thanks to Franck Coppin (Ifremer, Boulogne sur Mer, France) and Marie Laure Cochard (Ifremer, Port en Bessin, France) for their help on collection of trawl survey data, Mario Lepage and his colleagues (Cemagref, Bordeaux, France) for their help in gathering trawl data of the Water Framework Directive, Michel Bellouis and Benoit Loubrieu (Ifremer, Plouzané, France), Sandrine Vaz (Ifremer, Boulogne Sur Mer, France), Sylvain Duhamel (Cellule de Suivi du Littoral Haut Normand, Le Havre, France), for their assistance to collect numeric maps of the Eastern Channel and Nicolas Bacq (Seine Aval, Rouen, France) for providing historical maps of the Seine estuary.

The authors also want to thank the reviewers for their fruitful comments.

1.8. Conclusion du chapitre

Ce chapitre visait à évaluer l'effet de la dégradation de la quantité et de la qualité des habitats favorables dans les nourriceries côtières et estuariennes sur le recrutement des soles en Manche Est. Le modèle statistique de type Delta, appliqué aux données de campagnes scientifiques des 30 dernières années, couplé à un Système d'Information Géographique, a permis de cartographier les habitats des juvéniles de soles en fonction de sous-régions et de facteurs abiotiques tels que la bathymétrie et le type de sédiment. La préférence des juvéniles de soles pour les zones de faible profondeur (Gibson, 1997) et les sédiments meubles (Millner et Whiting, 1990 ; Gibson et Robb, 2000) a ainsi été confirmée. Par ailleurs, la contribution de chaque sous-région au recrutement total à l'échelle de la population de la Manche Est a été quantifiée. Cette analyse a confirmé les observations de Riou et al. (2001) et Gilliers et al. (2004) portant sur la faible production de la nourricerie de l'estuaire de Seine. À couverture sédimentaire et bathymétrie égales, les densités en estuaire de Seine sont significativement inférieures à 4 des 6 autres nourriceries de la Manche Est. En particulier, ces densités sont moitié moins importantes que celles de la baie des Veys, secteur adjacent à l'estuaire de Seine. Ainsi, l'estuaire de Seine, qui représente 18% de la surface côtière de nourriceries de la Manche Est, ne contribue qu'à 14% du recrutement total. Cette faible production est étonnante, car l'estuaire de la Seine est le plus vaste de la Manche Est, avec un débit 10 fois supérieur aux autres fleuves. Les estuaires étant les zones les plus productives, très favorables aux juvéniles de soles (Le Pape et al., 2003abc), on s'attendrait à ce que cet estuaire héberge des densités de juvéniles plus fortes et contribue de manière plus conséquente au recrutement total.

L'estuaire de la Seine a subi d'importantes modifications morphologiques au cours des 150 dernières années. Le modèle d'habitat, appliqué aux cartes historiques de la partie aval de l'estuaire de la Seine, a montré que la diminution de 33% de sa surface, entre 1850 et aujourd'hui, a entraîné une perte de 42% de son potentiel de production. Toutefois, comme mentionné ci-avant, à bathymétrie et sédiment égal, la densité de juvéniles en Seine est nettement inférieure à celle des autres secteurs. De ce fait, à l'échelle de la population de soles de la Manche Est, cette perte de 42% de la production de juvénile en Seine ne représente que 4% de perte de la production.

Par ailleurs, la contamination chimique de la Seine est 4 à 10 fois plus importante que celle des autres secteurs de la Manche Est (Courrat et al., 2009). Si l'on avance l'hypothèse que la faible productivité de la Seine résulte de ce niveau de contamination élevé (Gilliers et al., 2006), il paraît cohérent de considérer qu'à bathymétrie et sédiment égal, la productivité de la Seine en 1850 se rapprochait de celle des secteurs moins contaminés. Sous cette hypothèse, nous avons estimé que la conjonction de la

perte de surface de l'estuaire de la Seine et de l'augmentation de la contamination jusqu'à son niveau actuel auraient provoqué la perte de 15 à 32% du recrutement total. Une perte de 17%, établie sur les densités moyennes de la baie des Veys qui est la plus proche de l'estuaire de Seine, semble la valeur la plus probable.

Cette analyse a donc confirmé les faibles densités de juvéniles de soles en estuaire de Seine et a permis d'évaluer les répercussions de la perte de surface d'habitat favorable à l'échelle de la population. En revanche, l'estimation des effets de la contamination apparaît plus discutable. En comparant diverses nourriceries de soles des côtes françaises, dont l'estuaire de Seine, Gilliers et al. (2004) ont montré la corrélation entre la contamination chimique et les faibles densités de juvéniles de soles, mais aucun lien causal n'a pu être démontré. Dans cet objectif, l'ensemble du projet Solebéamol-Pop visait à tester les effets de la contamination sur la biologie des juvéniles de soles. Des tests chimiques, physiologiques et écotoxicologiques en conditions expérimentales contrôlées ont été effectués sur des juvéniles de soles d'élevage, métamorphosés depuis plusieurs semaines, élevés en conditions expérimentales avec une alimentation contaminée (PCB, HAP ou PBDE). Malgré des niveaux de contamination élevés, ces expériences n'ont pas permis de montrer les conséquences de la contamination chimique sur la croissance, la biologie, ou la survie des juvéniles de soles. En revanche, une perte de 30% de la fécondité des individus contaminés a été mise en évidence. Toutefois, celle-ci n'explique pas les faibles densités de juvéniles de soles en estuaire de Seine. En effet, du fait des échanges nourriceries – frayères et de l'absence de structure génétique au sein de la population de sole en Manche Est (Exadactylos et al., 2003 ; ICES, 2009), la perte de fécondité des soles issues de l'estuaire de Seine devrait affecter les apports de larves sur l'ensemble des nourriceries, tout au moins les secteurs adjacents, et pas seulement la nourricerie de Seine.

Ainsi, les causes de la faible production de juvéniles par l'estuaire de Seine restent encore à préciser. Notamment, l'effet de la contamination chimique n'est pas clairement quantifié et reste discutable. Elle pourrait avoir un effet direct sur la mortalité des jeunes stades benthiques lors de la métamorphose ou dans les jours qui suivent car il s'agit de stades critiques pour la survie (Juanes, 2007). Toutefois, un faible apport de larves sur ce secteur pourrait aussi expliquer sa faible production. La question des effets relatifs des apports larvaires et de la mortalité des jeunes stades reste donc entière.

Afin d'analyser le niveau des apports de larves en estuaire de Seine et ses effets sur la production de juvéniles, il convient d'évaluer les effets de l'hydrodynamisme sur la dispersion et la survie des larves. Ainsi, la partie suivante se propose de coupler l'histoire de vie des stades pélagiques, de la ponte à la métamorphose, avec un modèle de circulation des masses d'eaux, afin de quantifier la variabilité spatio-temporelle des apports de larves dans les nourriceries de la Manche Est.

**Chapitre 2. Un modèle hydrodynamique pour dissocier
l'influence relative des apports de larves et de la
productivité des nourriceries**

CHAPITRE 2. UN MODÈLE HYDRODYNAMIQUE POUR DISSOCIER L'INFLUENCE RELATIVE DES APPORTS DE LARVES ET DE LA PRODUCTIVITÉ DES NOURRICERIES

2.1. Introduction du chapitre

Chez les espèces nourricerie-dépendantes, le recrutement dépend à la fois des apports de larves sur les nourriceries et de leur capacité d'accueil (Iles et Beverton, 2000) qui module les variations des apports larvaires par un processus de mortalité densité-dépendante (van der Veer et al., 2000b). Il est donc indispensable de quantifier la variabilité spatio-temporelle liée à la ponte ainsi qu'à la dispersion et la survie des œufs et larves pélagiques. La comparaison entre les apports larvaires à l'issue de la phase de dispersion et les indices d'abondance de juvéniles dans les nourriceries devrait permettre de progresser dans la compréhension des effets relatifs (*i*) de la dispersion larvaire et (*ii*) de la mortalité densité-dépendante au niveau des nourriceries dans la variabilité du recrutement.

Aucune campagne en mer visant à estimer les apports de larves sur les nourriceries n'ayant été réalisée à l'échelle de la Manche Est, la modélisation de la dérive larvaire reste la seule option pour atteindre cet objectif. Cette approche n'a d'intérêt que si cette dérive est simulée sur plusieurs années et que le modèle représente le plus fidèlement possible les facteurs majeurs influençant les variations inter-annuelles de la ponte, de la dérive et de la survie larvaire, des frayères à la métamorphose.

Dans ce chapitre, les évaluations annuelles de la biomasse féconde issues du groupe de travail du CIEM (2009) ont permis d'estimer le nombre d'œufs pondus en Manche Est ainsi que ses variations inter-annuelles. La littérature sur les soles de Manche-Mer du Nord et leur comportement de ponte, les cartes de campagnes scientifiques évaluant la distribution des œufs et les distributions mensuelles des captures commerciales au moment de la ponte ont été valorisées afin de définir les périodes et les zones de pontes et leur variabilité au cours des années étudiées. Un modèle hydrodynamique en trois dimensions, fondé sur la plateforme MARS3D (Lazure et Dumas, 2008) a été utilisé pour simuler le dérive larvaire depuis les frayères jusqu'à la fin de la vie larvaire. Ce modèle, couplé avec un système de suivi de particules, a permis d'intégrer la connaissance disponible sur les traits d'histoire de vie des œufs et larves pendant leur dispersion (croissance, mortalité et comportement dans la colonne d'eau).

Ce chapitre présente les résultats des simulations de la dispersion larvaire en Manche Est, pour la période de 1991 à 2004, de l'œuf jusqu'à la métamorphose sur les nourriceries. La sensibilité des apports larvaires aux caractéristiques de la ponte

(quantité d'œufs et répartition spatio-temporelle), à l'hydrodynamisme, aux hypothèses biologiques liées au comportement et à la mortalité des larves a été évaluée. Les apports de larves ont ensuite été comparés aux indices d'abondance de juvéniles sur chaque nourricerie puis à l'échelle de la population dans l'objectif de déterminer si les densités de juvéniles pouvaient être expliquées par l'histoire de vie larvaire. Ces comparaisons se sont notamment focalisées sur le cas de l'estuaire de Seine pour tenter de quantifier l'influence de l'apport de larves dans les faibles densités de juvéniles observées dans cet estuaire.

A BIOPHYSICAL MODEL TO DISENTANGLE THE RELATIVE INFLUENCE OF LARVAL SUPPLY AND NURSERY HABITAT CAPACITY ON FLATFISH RECRUITMENT IN THE EASTERN CHANNEL

ROCHETTE^{1*} SÉBASTIEN, HURET² MARTIN, RIVOT¹ ÉTIENNE, LE PAPE¹ OLIVIER

¹ UMR 985 Agrocampus Ouest - Inra « Ecologie & Santé des Ecosystèmes », Ecologie halieutique, Agrocampus Ouest, 65 rue de St Brieuc, CS 84215, 35042 Rennes, France.

*sebastien.rochette@agrocampus-ouest.fr

² Département Ecologie et modèles pour l'halieutique, IFREMER, rue de l'Île d'Yeu, B.P. 21102, 44311 Nantes, France.

In preparation for submission to *Fisheries Oceanography*.

Considering remarks of the PhD committee, the version proposed for submission will be different from this one. Indeed, the final draft will devote a more important part to the sensitivity to factors influencing larval survival and dispersal. A lesser extent will be devoted to the direct comparison with juveniles.

The authors thus encourage readers to refer to the future published paper.

2.2. Abstract

For many flatfish species recruitment depends on the capacity of their coastal and estuarine nurseries. However, recruitment variability is also related to larval supply during the pelagic stage. Simulating larval drift can help disentangling the influence of these two critical phases on the recruitment variability. An individual-based model coupled to a hydrodynamic model was used to simulate common sole larval supply from spawning areas to coastal and estuarine nursery grounds in the Eastern Channel from 1991 to 2004. Outputs of these simulations were compared to juvenile abundance in nursery grounds, estimated from coastal surveys. Despite uncertainties on larval mortality, the model provided realistic estimates of spatial and annual larval supply. An overall comparison suggests a positive relationship between larval supply and average juvenile densities among nurseries. However, no clear link between annual larval supply and juveniles densities at both the nursery and the Eastern Channel scales could be found. We suggested that the lack of clear relationship was both the consequence of noise in the data and density-dependent mortality process. The comparison between larval supply and juvenile densities in different nursery grounds reinforced previous assumptions about the influence of anthropogenic disturbances on juvenile sole densities in the Seine estuary, a highly degraded nursery ground. Finally, results suggested a very low connectivity between different sub-populations in the Eastern Channel. The present approach demonstrated the interest of coupling hydrodynamic and biological models to estimate larval settlement, to improve our understanding on drivers of recruitment variability and to analyse discrepancies with juvenile abundance on nursery grounds with regards to habitat quality.

Keywords: *Solea solea*, Recruitment variability, Hydrodynamic model, Larval supply, Nursery grounds, Individual based model.

2.3. Introduction

As marine fish species generally produce a high number of eggs with a low probability of survival (Juanes, 2007), a thorough exploration of survival at successive larval and juvenile early life stages is necessary to understand fish population dynamics (Levin and Stunz, 2005). In particular, for a large proportion of commercial marine fish species, stock recruitment relationships are far to be obvious and a better knowledge of recruitment processes would improve our understanding of population dynamics and would contribute to better stock assessment (Brunel and Boucher, 2007).

Estuaries and coastal waters are of major importance for many marine species, especially because they host nursery grounds for juveniles (Beck *et al.*, 2001a). Their capacity influence juvenile fish abundance, future recruitment and population renewal (Iles and Beverton, 2000). Extent and quality of these essential habitats are determinant for populations abundance (Rijnsdorp *et al.*, 1992; Gibson, 1994). Density dependent processes occurring at juvenile stage in these restricted habitats tend to buffer the interannual variability of the population abundance of coastal and estuarine dependent marine species (Iles and Beverton, 2000; Juanes, 2007). Nevertheless, recruitment and population dynamics also depend on processes generating high variability in early life stages, and especially larval supply driven by hydrodynamics and hydro-climatic conditions (van der Veer *et al.*, 2000a; Houde, 2008). A better understanding of these processes underlying the recruitment dynamics could help estimating the consequences of anthropogenic disturbances on the carrying capacity of the nursery habitats and hence, on the functionality of nurseries with regards to the population renewal (Fodrie *et al.*, 2009).

Larval drift models have proven useful to investigate the influence of hydrodynamics on the ecology of fish larvae. They may be used to identify spawning areas (Walsh *et al.*, 1996), drift duration (Bonhommeau *et al.*, 2009), vertical migration behaviour (Fox *et al.*, 2006a; Sentchev and Korotenko, 2007), dispersal kernels (Koutsikopoulos *et al.*, 1991; Ellien *et al.*, 2000; Sentchev and Korotenko, 2005; Edwards *et al.*, 2007; Huret *et al.*, 2010) or connectivity within meta-population (Savina *et al.*, 2010). However, these studies are conducted on relatively short periods. Thus, use of numerical simulations over long time series could provide useful tools to study recruitment variations.

The common sole of the Eastern English Channel (International Council for the Exploitation of the Seas, ICES, division VIIId, Fig. 13) is an important commercial resource, which is managed as a unique stock. In the Eastern Channel, the common sole spawns in early Spring, and newly metamorphosed individuals settle in early Summer on coastal and estuarine areas, acting as nursery grounds for their first years before

sexual maturity (Riou et al., 2001). Part of the Eastern Channel, the Seine estuary is one of the highest chemically contaminated estuary in Europe (Gilliers et al., 2006). Densities of juveniles on this nursery ground are lower than expected given the biophysical characteristics of the habitat (Riou et al., 2001; Rochette et al., 2010). The consequences of chemical contamination on growth and survival of juvenile sole were mentioned previously (Gilliers et al., 2006). However, the link between low juveniles densities and the low carrying capacity of the Seine nursery has not yet been established. In particular, the role of hydrodynamic conditions that could be responsible of locally low larval supply in the Seine estuary may explain the low level of juvenile densities.

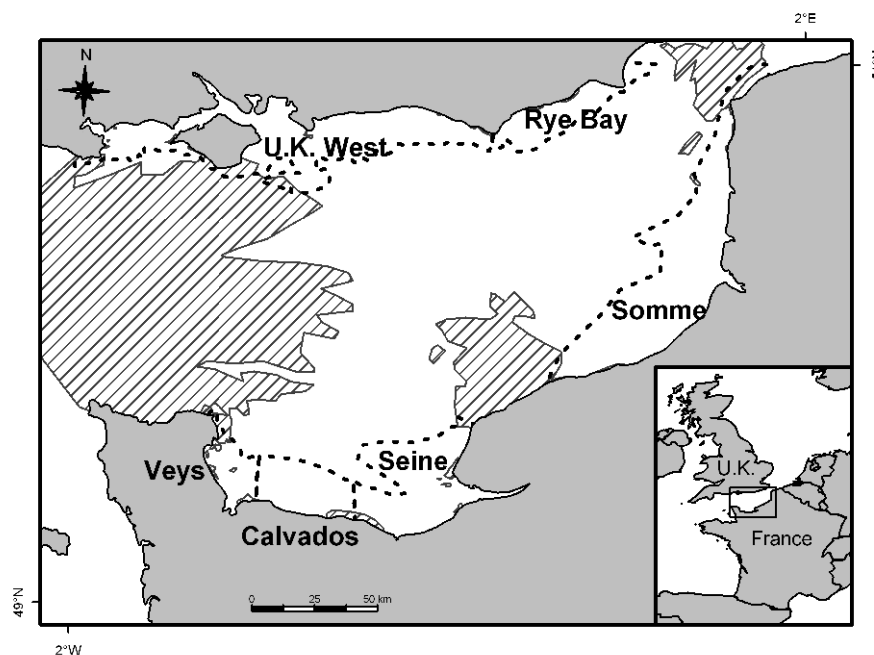


Fig. 13. The Eastern English Channel divided in 6 different coastal nursery sectors, limited in the open sea by the 25m bathymetry (fine dotted lines). Light grey: continent; hatched areas: pebbles and rocks.

To explore the potential effects of the hydrodynamics on the amount of settled sole larvae over nurseries, larval supply in the different nursery grounds of the Eastern Channel was simulated thanks to a three dimensional hydrodynamic model. A particle-tracking module was coupled to it, simulating larval drift survival under realistic biological processes to account for life history from eggs to settled larvae. The sensitivity of the larval supply to the spawning dynamics, larval drift and mortality at different development stages were analysed at both the nurseries and population scale. The between-year amount of larval supply simulated with the model was compared with the annual abundance indices estimated from survey data on coastal and estuarine

nurseries. The comparison and the discrepancies between the simulated larval supply and the observed densities was discussed to point out the influences of human disturbances on sole juveniles, with a special focus on the highly contaminated Seine estuary.

2.4. Materials and methods

2.4.1. Outlines of the model

The present approach combined a hydrodynamic model with a particle-tracking module including particles behaviour to simulate spawning and hatching of eggs, larval drift, growth and settlement on coastal and estuarine nursery grounds under realistic hydro-climatic conditions (Fig. 14). The ultimate objective was to simulate larval supply in different coastal and estuarine sectors of the Eastern Channel (Fig. 13). Particles were released in space and time with respect to the characteristics of the spawning season and spatial eggs distribution. The drift of particles occurred in parallel with the evolution of life history involving growth, mortality, swimming behaviour and benthic settlement. At the end of the simulations, the spatio-temporal distributions of the amount of settled larvae on nursery grounds were compared to juvenile abundance. The comparison was done at two different scales (Fig. 13 - 14): the scale of nursery grounds (comparison with scientific beam trawl surveys) and the whole population (comparison with estimated juveniles from stock assessment).

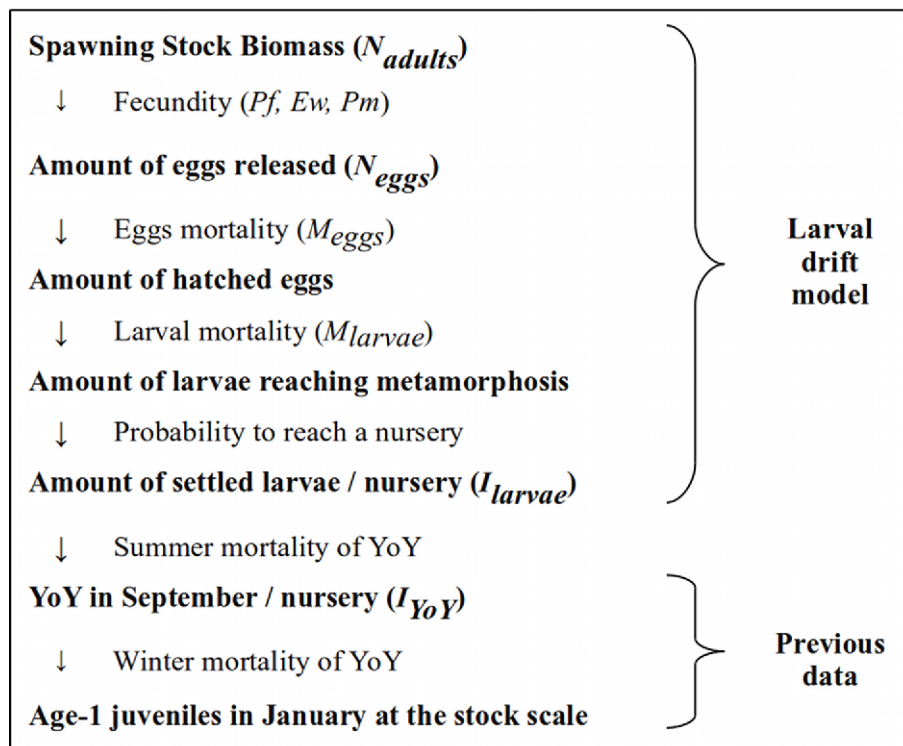


Fig. 14. Life history of early life stages in the model.

2.4.2. A hydrodynamic model coupled with a particle-tracking module

The 3D ocean circulation model MARS (hydrodynamic Model for Application at Regional Scale ; Lazure and Dumas, 2008) was used to simulate the circulation of the English Channel during 14 years between 1991 and 2004. The model uses a 2 km horizontal resolution with 30 vertical sigma layers. The small time step of about 2 minutes is computer-time consuming but allows the model to solve the strong tidal currents occurring in the Channel, with respect to the stability criterion. River discharges and atmospheric forcing are similar to Huret et al. (2010), with interannual variability at open boundaries for temperature and salinity taken from outputs of a global ocean model simulation ORCA from the OPA-NEMO model (Michel et al., 2009). The simulation period 1991-2004 was the longest one allowing a continuous run with consistent forcing conditions (river, open boundary and atmospheric) available.

A particle-tracking module was coupled on-line to the three-dimensional model (Huret et al., 2010) with a random-walk to account for vertical turbulent mixing. This biophysical modelling framework was used to simulate the early life stages history of the particles (Ayata et al., 2010) from spawning areas to nursery grounds (Fig. 14).

To assess the influence of the spatio-temporal distribution of particles releases, a trade-off has been found between the constraint of computing time, and the required number of release episodes per month together with the amount of particles at each release episode for a good representativeness. A patch of particles covering the entire Eastern Channel was finally released every 15 days during the whole spawning season from February to June (Anon., 1993), with particles released 1 cell out of 4 on the whole 2D model grid.

For each particle released in the grid, the model simulated the drift together with the evolution of life history from eggs spawned in spawning grounds up to settled larvae in nursery grounds (Fig. 13 - 14). The results depend upon (*i*) the initial conditions, *i.e.* how particles are released (as eggs) in time and space; (*ii*) natural mortality during the drift. The influence of the spatio-temporal variability of spawning and natural mortalities were implemented in a post-treatment analysis (Fox et al., 2006a). The spatio-temporal variability of the number of spawned eggs was modelled by applying *a posteriori* a weighting factor to each released particle. The weight represented the number of eggs having the same initial conditions as the particles. This captured the interannual variability of the spawning biomass and spawning season, and the spatial dimension, as the eggs were not spawned uniformly in the Eastern Channel. Each trajectory was characterized by a year (hereafter labelled as $y=1,\dots,n$), a day of release (in Julian day, labelled t_r), and a point of release in the 3D grid (labelled s_r). The weighting factors were denoted $N_0[y,t_r,s_r]$ and represent the number of eggs spawned on

day t_r of year y and in the grid section s_r . The trajectory of each particle starting in $[y, t_r, s_r]$ was interpreted *a posteriori* as the mean trajectory of $N_0[y, t_r, s_r]$. A survival probability was calculated for each trajectory at the end of the simulation. The number of particles associated with each trajectory (calculated from the weights defined above) were then multiplied by this survival probability.

2.4.3. Initial conditions of simulations: parametrization of the spatial and temporal variability of eggs release

Weighting factors - Weighting factors $N_0[y, t_r, s_r]$ were calculated as a combination of the total number of eggs released in the Eastern Channel at year y ($N_{eggs}[y]$) with a weight parameter $W_{time, space}[y, t_r, s_r]$ (with $\sum_{t_r, s_r} W_{time, space}[y, t_r, s_r] = 1$ for all years y), characterizing the spatio-temporal distribution of eggs during the spawning season in year y (Eq. 8).

$$N_0[y, t_r, s_r] = N_{eggs}[y] \cdot W_{time, space}[y, t_r, s_r] \quad (8)$$

The total number of eggs released each year y in the Eastern Channel ($N_{eggs}[y]$) was calculated as:

$$N_{eggs}[y] = \sum_a (N_{adults}[a, y] \cdot Pf[a] \cdot Ew[a, y] \cdot Pm[a]) \quad (9)$$

where N_{adults} is the number of adults of age (a) in year (y) (ICES, 2009), Pf the female proportion at age, Ew the number of eggs per female at age and Pm the proportion of mature females at age (0% until age 2 and 100% after; ICES, 2009). The female proportions were calculated from a logistic regression (Eq. 10) with parameters $a_{Pf} = -2.79E-3$, $b_{Pf} = 1.58E-1$ and $c_{Pf} = -4.10E-1$ derived from a fit on data from van Beek (1988):

$$Pf[a] = 1 / (1 + \exp[-(a_{Pf} \cdot a^2 + b_{Pf} \cdot a + c_{Pf})]) \quad (10)$$

The number of eggs at age Ew were calculated from yearly weight-at-age (Anon., 1992) following Eq. (11) with $a_{Eggs} = 5.619$ and $b_{Eggs} = 1.17$ and where W_{fish} is the yearly weight-at-age (ICES, 2009) :

$$\log(Ew[a, y]) = a_{Eggs} + b_{Eggs} \cdot \log(W_{fish}[a, y]) \quad (11)$$

The weights $W_{time, space}[y, t_r, s_r]$ were defined as the product between $W_{space}[t_r, s_r]$ that characterizes the spatial distribution of eggs during the spawning season (spawning maps), same every years, and $W_{time}[y, t_r]$ that defines the time distribution along the

spawning period February-June and varies among years, and the scaled to ensure that

$$\sum_{y,t_r,s_r} W_{time,space} = 1:$$

$$W_{time,space}[y,t_r,s_r] = \frac{W_{space}[t_r,s_r] \cdot W_{time}[y,t_r]}{\sum_{t_r,s_r} (W_{space}[t_r,s_r] \cdot W_{time}[y,t_r])} \quad (12)$$

Time weighting factor – Eggs distribution along the spawning period, $W_{time}[y,t_r]$ were considered to vary from one year to another with regard to sea temperature but were homogeneous across space. They were built as:

$$W_{time}[y,t_r] = \frac{\alpha_{time}[y,t_r]}{\sum_{t_r} \alpha_{time}[y,t_r]} \quad (13)$$

where the $\alpha_{time}[y,t_r]$ are coefficients built from observations and defining a dome shaped curve with a peak at $t_r = t^*[y]$ that depends upon the water temperature in year y . Indeed, in the Eastern Channel, the sole spawning period starts in February - March when water temperature reaches 7°C (Fonds, 1975) and ends in June (Fig. 14). The spawning peak occurs in April - May (Anon., 1986, 1992, 1993; van Beek, 1988) and is correlated with temperature (van der Land, 1991). For each year, the curve was defined by reference to the model established from the data of the 1991 eggs survey conducted by the UK Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science (CEFAS) (Anon., 1992). The daily amount of eggs produced in 1991 ($\psi(\tau)$) was modelled as a parabolic equation on the log scale:

$$\log(\psi(t)) = a_p + b_p \cdot t + c_p \cdot t^2 \quad (14)$$

where t is the date in Julian days and the estimated parameters $a_p = -1.288$, $b_p = 0.217$ and $c_p = -0.001$.

From Eq. (14), the spawning peak in 1991, denoted $t^*[y=1991]$ occurs in the Julian day 110. Looking at the Eastern Channel mean surface temperature in the 3D numerical model, the mean water temperature on the spawning zone at the Julian day 110 was 9°C. This was consistent with Anon. (1992) who reported a spawning peak for a sea surface temperature of 9°C. Following this, for each year y , the spawning peak, denoted $t^*[y]$ was defined as the Julian day with the maximum proportion of surface water with temperature between 8.5 and 9.5°C. $\alpha_{time}[y,t_r]$ were calculated by translating the model established for the reference year 1991 so that the peak of spawning precisely occurred at the Julian day $t^*[y]$.

Spatial weighting factor - The spatial distribution of eggs $W_{space}[t_r, s_r]$ was considered as constant during the period 1991-2004. The single sole egg survey sampling the entire Eastern Channel was conducted by CEFAS in 1991 (Anon., 1992), monthly from March to June. Other surveys (Anon., 1986; Grioche *et al.*, 1999) sampled only the eastern half of the area. Eastwood *et al.* (2001) compiled these data and pointed out that eggs were found over sandy sediments but not on pebbles and rocks (Fig. 3a). Accordingly, no particles were released over pebbles and rocks. Assuming that the spatial distribution of eggs should be close to the spatial distribution of the adult population during the spawning season (Loots *et al.*, 2009), the mean densities of eggs were calculated in each ICES rectangle from the 1991 eggs survey (Fig. 15a) and compared to monthly catches. Monthly spatial distributions of catches (French : ~57%, Belgian : ~26%, and English : ~17%) for years 2006 to 2008 were provided from the ICES Working group (J. Vigneau, Ifremer, com. pers.) allowing for the calculation of proportion of catches in each ICES rectangle for each month and each year. The analysis of these data showed that monthly spatial distribution were rather constant among years. Similarly, Loots *et al.* (2009) pointed out the lack of yearly variations for spatial distribution of the North Sea plaice (*Pleuronectes platessa*) spawning population. Comparison with the monthly distribution of the 1991 eggs survey suggested this observation could be extended to the spatial distribution of 1-day eggs at the ICES rectangle resolution. Based on these considerations, the spatial distribution of eggs was considered constant between years and was established from the eggs survey in year 1991. The monthly 1991 eggs survey maps were used at the ICES rectangle resolution to calculate 2D eggs distribution $W_{space2D}[t_r, s_r]$. As patches of particles were released every 15 days in the model, particles of intermediate patches were weighted according to the average distribution of eggs of the previous and the following survey. Patches starting before mid-March were weighed from the first survey and after June from the last survey. $W_{space}[t_r, s_r]$ finally resulted from the allocation of $W_{space2D}[t_r, s_r]$ across different vertical layers.

Initial vertical distribution - Koutsikopoulos *et al.* (1991) observed eggs over the whole water column at stage 1 but mainly below surface for stage 2 and 3 (Fig. 15b), suggesting a buoyancy effect. Accordingly, 5 particles were released near the surface, from 0 to 5 meters, at each location (s_r).

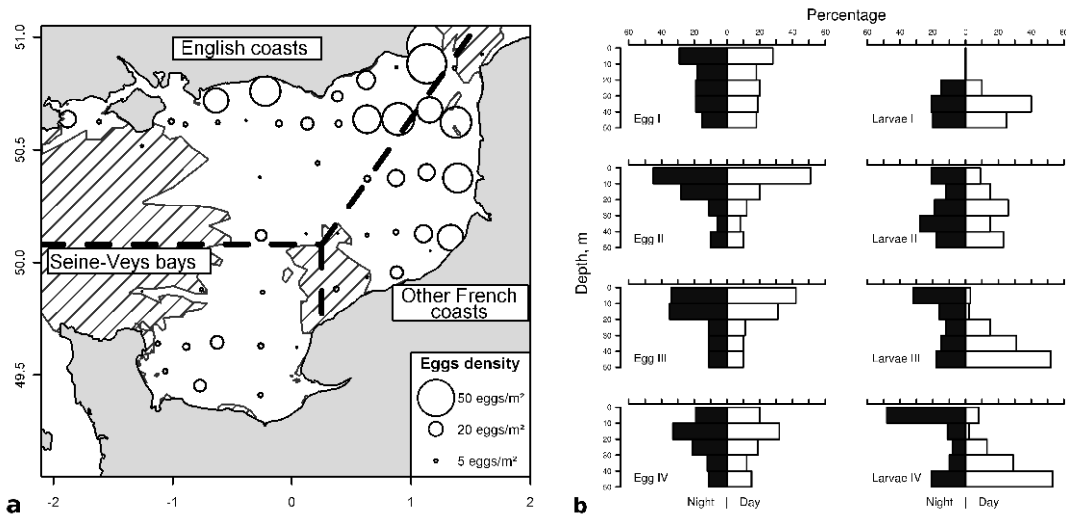


Fig. 15. Horizontal and vertical distribution of particles (a) Distribution of mean of 1-day eggs densities combined over the spawning period, from the 1991 egg survey (Anon., 1992). Dashed lines represent limits of spawning sub-areas. Hatched areas represent pebbles. (b) Vertical distribution of sole eggs and larvae (from Koutsikopoulos *et al.*, 1991)

2.4.4. Simulating the life history of drifting particles

The status of particles evolved during the drift through 5 successive development stages (Fig. 14): passive dwelling eggs, passive dwelling and migrating larvae at development stage 1 and 2 (Fig. 15b), larvae at metamorphosis and settled larvae. Transitions between these development stages are parametrized from the literature and depend upon environmental covariates encountered along the trajectories such as the water temperature T .

Eggs \rightarrow *Larvae 1* - Duration of eggs stage was based on temperature-dependent rates calculated by Fonds (1975) and updated at each time step to account for temperature. Four development stages are distinguished for eggs (Koutsikopoulos *et al.* (1991), Fig. 15b). Eggs are ascending to the surface during the three first development stages while advection is passive for the fourth. The survival probability of eggs was calculated as $\exp(-M_{eggs} \cdot \Delta t_{eggs})$ where Δt_{eggs} is the duration of eggs stage and M_{eggs} their natural mortality rate. M_{eggs} was related (Eq. 15) to eggs diameter ($diam$) and temperature (Rijnsdorp and Vingerhoed, 1994):

$$M_{eggs} = \exp(a_M + b_M \cdot diam + c_M \cdot \bar{T}) \quad (15)$$

where \bar{T} is the mean temperature during the whole duration of the eggs stage; $a_M=1.615$, $b_M=-3.517$, $c_M=0.185$.

Eggs diameter (Eq. 15) evolves during the simulation with a growth rate of $0.002 \text{ mm} \cdot \text{day}^{-1}$ (Rijnsdorp and Vingerhoed, 1994). The initial egg diameter (Eq. 16) depends on the relative position of the date of release with respect to the date of the spawning peak. The relation was derived from the 1991 eggs survey (Anon., 1992):

$$\text{diam}_0[y, tr] = 1.266 - 0.001 \cdot (t_r[y] - t^*[y]) \quad (16)$$

Larvae 1 → Metamorphosis – Duration of stage 1 was estimated from Fonds (1975), and depends upon temperature. Larvae are not able to swim actively during this stage. The length of larvae at stage 1 (L_1) was modelled as dependent upon the mean temperature \bar{T} (Fonds, 1975) during the stage 1 through Eq. (17) with parameters $a_L=3.528$ and $b_L=0.044$.

$$L_0 = a_L + b_L \cdot \bar{T} \quad (17)$$

At stage 2, larvae acquired a swimming capacity and go through vertical nycthemeral migration (Fig. 15; Champalbert *et al.*, 1989, 1992; Koutsikopoulos *et al.*, 1991). The swimming speed was parametrised depending on the size of the larvae at 1 body length per second (Gibson, 2005). From stage 2, larval length at each time step was calculated from Fonds (1975), starting from L_0 :

$$L_{t+dt} = L_t \cdot \exp(g_L \cdot dt) \quad (18)$$

where dt is the time step and g_L (s^{-1}) the temperature-dependent growth coefficient defined in Eq. (19) as quadratic function of the mean temperature \bar{T} encountered between the stages 2 and the metamorphosis:

$$g_L = (0.0092 \bar{T} - 0.00019 \bar{T}^2 - 0.056) / (3600 \times 24) \quad (19)$$

Metamorphosis (Fig. 14) was considered to start while larvae reached the size of 8.5 mm (Fonds, 1979; Amara and Lagardère, 1995).

Larval mortality - The survival probability during the larval stages was calculated as $\exp(-M_{larvae} \cdot \Delta t_{larvae})$ where Δt_{larvae} is the duration of the entire larval stage until metamorphosis, specific for each trajectory. To assess the sensitivity of our results to the mortality rate M_{larvae} (in days^{-1}), three different values (0.03, 0.04 and 0.05) were tested according to previous estimates for sole (Koutsikopoulos *et al.*, 1991; Horwood, 1993; Lund *et al.*, 2008).

2.4.5. Larval settlement and end of simulations

Larvae were supposed to drift until they have reached a zone with bathymetry $< 25\text{m}$ and a soft bottom (defined as nursery ground in our model ; Fig. 13) or until they have reached a size of 8.5mm , the threshold considered for metamorphosis in our model. If they reached a nursery after stage 2 and before metamorphosis, they were considered to settle in this area but the larval mortality was still applied until they have reached the size of metamorphosis (8.5mm). If they do not reach a nursery ground after stage 2 and reach the size of metamorphosis outside such an area, they were considered to be lost for the population.

This hypothesis is consistent with previous studies reporting that larvae at stage 2 are able to use a selective tidal stream transport to reach the coasts (Rijnsdorp and Stralen, 1985; Bergman *et al.*, 1989; Amara *et al.*, 1998; Grioche *et al.*, 2000; Forward and Tankersley, 2001; Fox *et al.*, 2006a). However, this behaviour only appears over coastal nursery areas when larvae approach the settlement zone (Boehlert and Mundy, 1988; Ramzi *et al.*, 2001ab). Riou *et al.* (2001) showed that, in the Eastern Channel, no juveniles were found outside estuarine and coastal systems nor over rocks and pebbles, which is consistent with the hypothesis that larvae die while reaching size of metamorphosis out of nursery grounds.

2.4.6. Comparing the simulated larval supply with the juvenile abundance indices

At the end of the simulations, the number of successful larvae in each nursery ground for each year was summed over the whole spawning season to be compared with juvenile abundance indices. Comparisons between larval settlement and Young-of-the-Year (YoY) abundances were first conducted at the scale of each nursery. The amount of successful larvae $I_{larvae}[y,sect]$ in each year y and sector were compared to the associated YoY abundance indices $I_{YoY}[y,sect]$ each time the observations were available.

YoY abundance indices were built from surveys data. During the last 30 years, beam trawl surveys have been carried out throughout the coastal and estuarine sole nurseries of the English Eastern Channel (Riou *et al.*, 2001). Rochette *et al.* (2010) built average abundance indices of YoY sole on the different nursery sectors from a habitat suitability model tuned on these surveys data. The same approach was used on updated data to develop the yearly abundance indices of YoY sole densities ($I_{YoY}[y,sect]$) on each of the 5 nursery sector when surveys were conducted (Fig. 14).

The nurseries differ by their total surface and by the spatial distribution of sediment and bathymetry but also by other factors related to the specificity of each nursery sector (Riou *et al.*, 2001; Rochette *et al.*, 2010). The comparison between larval

supply and YoY abundance indices primarily aimed at testing the hypothesis that a higher mortality occurred after settlement in nurseries with lower habitat suitability (prey abundance, but also contamination). Before comparison, the YoY abundance indices and larval densities were first standardized to make them scaled free from the difference in habitat area and spatial repartition of sediment and bathymetry. Hence, the surface of each nursery ground was standardized and expressed in terms of m² equivalent to homogeneous surface area with a sandy sediment cover and a bathymetry class of [3–5 m] (Rochette *et al.*, 2010). Before being compared, the number of larvae and of juveniles over nurseries were then divided by the respective standardized areas.

Comparison between larval supply and recruitment was also examined at the scale of the whole population of the Eastern Channel. In this aim, the total amount of age-1 juveniles at the stock scale (Fig. 14) evaluated by ICES (2009) were examined in relation with the total amount of successful larvae (summed over nurseries) with a one year lag to ensure the concordance between the cohorts.

2.4.7. Connectivity

Connectivity from spawning areas to nursery grounds was analysed by dividing the Eastern Channel into three spawning areas (Fig. 15a), on the basis of (i) the map of eggs distributions ; (ii) the presence of a central Channel eastward current, going from the Western Channel to the North Sea (Hoch and Garreau, 1998), which separate English and French coasts. The three spawning areas were the “Seine – Veys bays”, the “Other French coasts” and the “English coasts”. Probabilities of particles released in one of these 3 spawning areas to reach one of the nursery sector were estimated by the ratio between the settled larvae and the released eggs (Ayata *et al.*, 2010).

2.5. Results

2.5.1. General overview of the simulated larval drift

The peak of spawning showed an important interannual variability. The estimated peak ranged from mid-March for warm years to the end of April for colder ones. This variability did not strongly influence the duration between spawning and metamorphosis as this duration appeared rather constant between years ranging from 50 to 57 days with a mean at 53 days (Fig. 16). The extent of the settlement period was almost as large as this of the spawning period, *i.e.* one month from mid-May to mid-June (Fig. 16).

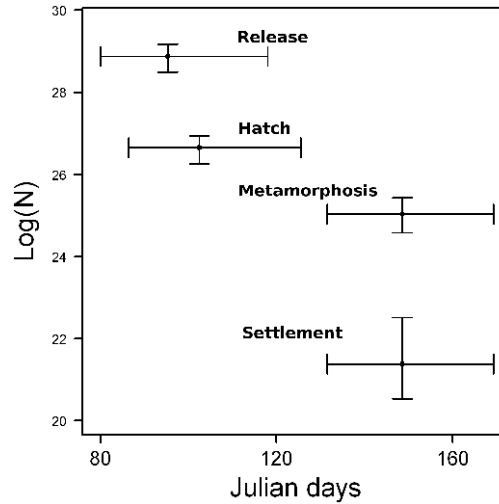


Fig. 16. Simulated cohort decline from the biophysical model ($M_{larvae} = 0.04 \text{ day}^{-1}$). Error-bars represent the interannual variability, with minimum and maximum values (e.g. at release, horizontal line represent the variability of the peak of spawning, and vertical line, the variability of the amount of eggs).

At the population scale, the mean survival, from spawning to settlement, estimated with the baseline mortality rate for larvae $M_{larvae} = 0.04 \text{ day}^{-1}$, when averaged over the 1991-2004 period, was 6 settled larvae for 10000 eggs (Fig. 16).

This low recruitment success at settlement resulted from (i) the high mortality from spawning to metamorphosis (98% death); and (ii) the high mortality at settlement due to the very large proportion of particles undergoing metamorphosis outside nursery grounds (97% death). The latter consisted of particles settling in deep water in the Eastern Channel (69%) or drifting outside the study area, in the North Sea (24%) and in the Western Channel (4%).

The seasonal variability of the settlement success was quite large. With the baseline mortality rate $M_{larvae} = 0.04 \text{ day}^{-1}$, average survival was 3.3 settled larvae per 10000 eggs at the beginning of the spawning period (patch released ~ 30 days before peak spawning), whereas 7.4 at the end (~ 30 days after). This variability was related to temperature as particles released earlier faced colder temperatures, thus longer period spent in larval stage with a high mortality.

These results obviously revealed sensitive to the value of the natural mortality rate M_{larvae} . Indeed, at the scale of the whole population, the mean survival from spawning to settlement ranged from 4 per 10000 eggs for $M_{larvae} = 0.05 \text{ day}^{-1}$ to 9 per 10000 for $M_{larvae} = 0.03 \text{ day}^{-1}$.

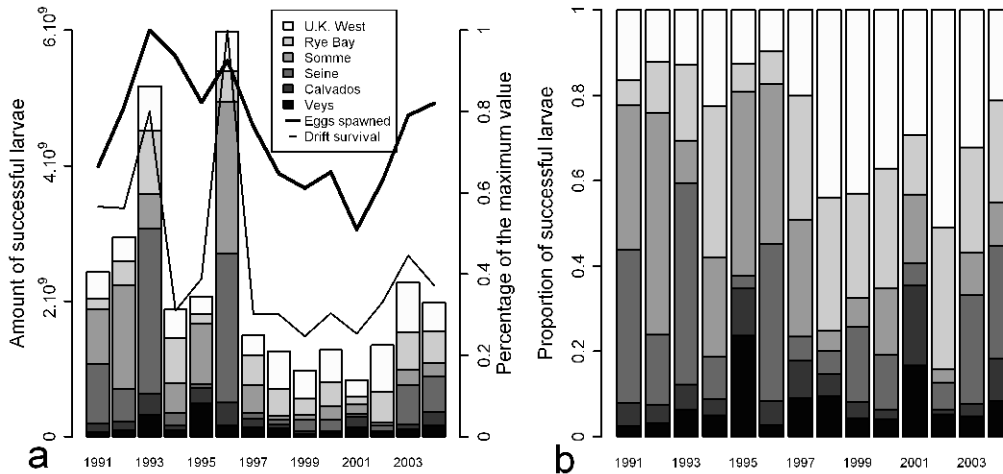


Fig. 17. Variability of settled larvae distribution among nursery sectors. (a) Annual amount of settled larvae (left axis). Amount of eggs spawned (bold line) and survival rate of transport (thin line) are rescaled so that the maximum value equals 1 (right axis). (b) Yearly distribution of settled larvae among nurseries.

2.5.2. Interannual variability of the larval supply

The interannual variability of the larval supply was high during the period 1991-2004 (Fig. 17a) with total larval supply (summed over all nursery grounds) ranging from 8×10^8 to 60×10^8 . However, the high amplitude of the variations is mostly due to two years with a very high larval supply reaching 52×10^8 (1993) and 60×10^8 (1996) individuals. These high recruitment particularly benefited to the “Seine” and the “Somme” sectors. When these two particular years 1993 and 1996 are excluded, the variability still ranged from 8×10^8 to 29×10^8 successful larvae.

An important question is the relative part of the variability of survival during transport (*i.e.* the survival rate) versus the amount of eggs spawned (*i.e.* a representation of SSB) in the interannual variability of the larval supply. This interannual variability was quite large. With $M_{larvae} = 0.04 \text{ day}^{-1}$, the minimum average survival is 3.4 settled larvae for 10000 eggs in 1999, whereas the maximum is 13.8 in 1996 (Fig. 17a). In the 1991 – 2004 period, the higher larval supply is 7 times the lower one and is produced by a larval drift survival varying from 1 to 4, and an amount of eggs released varying from 1 to 2 (Fig. 17a). Figure 17a also shows that variations of the larval supply were in good agreement with the survival rate. Interestingly, years with the higher larval supply (1993 and 1996) are the years with a higher survival rate but also with the higher amount of eggs spawned (Fig. 17a). However, the influence of the interannual variability in the transport dominate over the interannual variability of the SSB. Correlation between the amount of settled larvae and transport survival is $R=0.98$, whereas $R=0.76$ with the amount of eggs spawned (indirectly SSB).

Figure 17b shows how the proportion of settled larvae in each nursery ground varied between years. The results highlighted the asynchrony in larval supply. In particular, years 1993 and 1996 were characterized by exceptionally high larval supplies in the “Seine” sector, year 1996 also exceptional for the “Somme” sector. It is worth noting that this asynchrony only resulted from the variability in the environmental and circulation conditions and not from the SSB that plays as a scaling factor for the mean larval supply.

The amount of successful larvae directly depends on the natural mortality M_{larvae} . The higher the natural mortality, the lower the amount of successful larvae. However, the fractions of settled larvae in each nursery ground were marginally sensitive to the natural mortality: proportions differed by less than 5% between $M_{larvae}=0.03\text{day}^{-1}$ and $M_{larvae}=0.05\text{day}^{-1}$, except for nursery “Veys” (less than 9%).

2.5.3. From larval settlement to recruitment

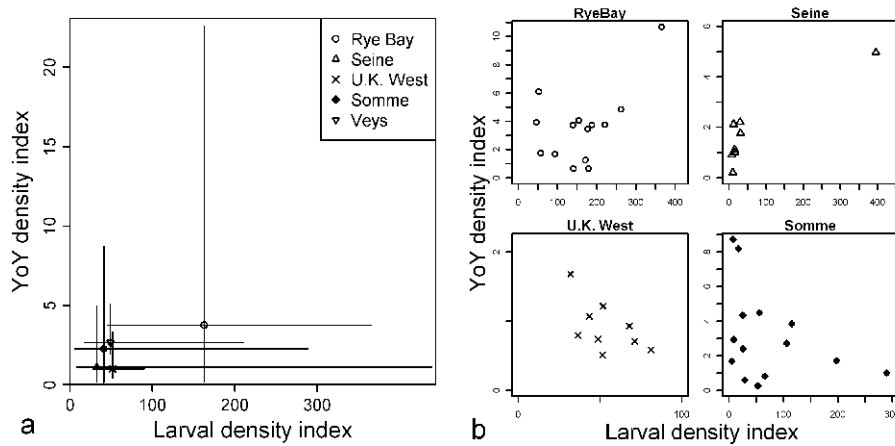


Fig. 18. Comparison between larval (I_{larvae}) and YoY (I_{YoY}) density indices. (a) All nurseries together : range of variations of larval densities (1991 – 2004) against available YoY indices (1982 – 2007), intersection being the median values. (b) Distribution of yearly indices over each nursery separately.

Figure 18a suggested a weak positive relation between the median amount of settled larvae over the 1991-2004 time series and the median densities of YoY estimated from scientific survey. The range of the larval supply on standard surfaces was the same for every nurseries except “Rye Bay”, which received more larvae (Fig. 18a). Figure 18a also showed that the range of yearly larval variations was higher than the range of variations of juvenile abundances, except for “Rye Bay”.

At the scale of each nursery ground, the interannual variability of the simulated larval supply did not appear correlated to the estimated abundance indices of Young-of-the-Year (Fig. 18b).

At the scale of the Eastern Channel, comparison between the total amount of successful larvae and the Age-1 juvenile index revealed no relationship (Fig. 19).

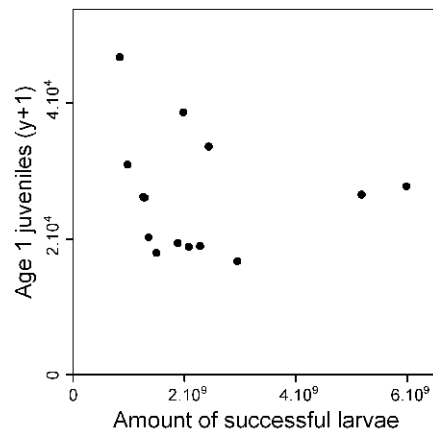


Fig. 19. Larval supply against Age-1 juvenile index (ICES, 2009) over the whole Eastern Channel.

2.5.4. Connectivity from spawning to nursery grounds

The relation between eggs origin and larval settlement during the studied period denoted the low amount of connectivity (Fig. 20) between the three spawning sectors (Fig. 15a) and the associated nursery grounds (Fig. 13). When averaging over the period 1991 – 2004, almost 100% of the particles settling in the “Seine-Veys bays” and “English coasts” spawning areas were issued from eggs spawned in the associated spawning zone. This rate was 93% in the “other French coasts”. The interannual variability of these connectivity rates was near zero for the “Seine – Veys bays” (rate $<10^{-10}$) and “English coasts” (rate $<10^{-13}$). “Other French coasts” presented rare episodes of moderate partial supply from the “Seine – Veys bays”, from 7% to 42%.

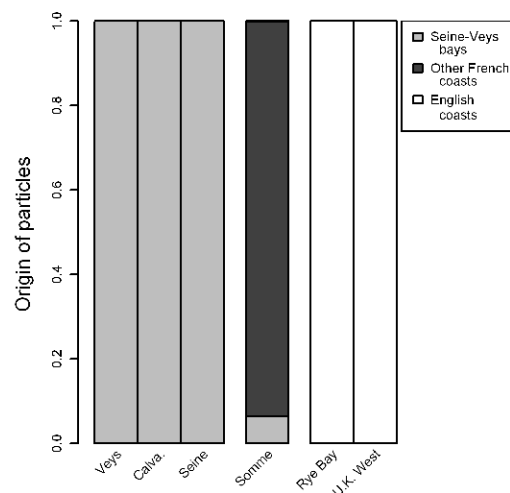


Fig. 20. Spawning area of origin (see Fig. 15a) of larvae that settled over nurseries. Fractions are representative of the entire studied period (1991-2004).

2.6. Discussion

2.6.1. A realistic model for larval recruitment at large spatial and temporal scales

Our study contributed to illustrate the contribution of numerical simulation models to investigate the processes underlying the variability of flatfish recruitment. Simulations on short periods of time were previously carried out to explore the effect of the hydrodynamics and larval behaviour on spatio-temporal mortalities or location of flatfish metamorphosis (Sentchev and Korotenko, 2007; Korotenko and Sentchev, 2008; Savina *et al.*, 2010). The specificity of the present study consisted in exploring long-term simulations to assess the interannual variability of simulated trajectories. This was possible for flatfish as their life cycle is characterized by a metamorphosis to benthic life (Gibson, 2005) occurring early in the life cycle before significant active swim. After metamorphosis, juveniles swim to shallow adjacent nursery grounds (Ramzi *et al.*, 2001ab; Fox *et al.*, 2006), which allowed to drastically simplify the end of simulation. Indeed, when working at the scale of nurseries, estimating larval supply did not require to know the exact final destination of larvae but only the nursery sector where settlement occurred. This allowed to focus on large scale results ($>50\text{km}^2$) and to run simulations over several years to be carried out.

The simulated patterns first confirmed that parameters of the biological model produced realistic life history of pelagic stages. For instance, duration between spawning and settlement, estimated at 53 days, was in accordance with previous *in situ* estimates. Anon. (1993) estimated the time before hatching at about 8 days (average of 7 days in our study) then the duration of larval pelagic phase at about 6 weeks (46 days in our study). Consistently with results found in the literature, the average mortality between eggs and settled larvae estimated from our simulations were low; only 6 settled larvae were obtained for 10000 eggs spawned (from 4 to 9 per 10000 when considering a plausible range of values for M_{larvae}). Those results were consistent with previous results for other flatfish population: ~ 10 for sole in the Bay of Biscay (Koutsikopoulos *et al.*, 1989, 1991) and 1 to 70 for the North Sea plaice (Le Pape and Bonhommeau, *in prep.*).

Nevertheless, our hypotheses and model constraints led to underestimate the rate of success because of particles leaving the model area toward the North Sea. Indeed, all particles going through the open boundaries of the simulation domain were not considered further in the analysis. If the Western limit of the model was far from the Eastern English Channel, the North-Eastern limit was only 10 km upper the studied area and influenced our results as Lagrangian residuals sea currents are eastward (Hoch and Garreau, 1998). 24% of the particles passed through the North-Eastern boundary of the model domain. Because of the balanced tidal currents, some of these particles would

have been able to settle in the Eastern Channel if they had not been considered lost with the particle-tracking system as soon as they crossed the North-Eastern limit of the model. A complementary simulation run with a hydrodynamical model having a further northern limit but a coarser resolution suggested that the number of particles reaching “Rye Bay” could have been largely higher for some years. On the contrary, this loss barely affected other nursery sectors. Thus, the results of the present simulations are reliable except for the North-Eastern part of the studied area, where they should be considered as a first approach .

In spite of these limitations, the larval supply model provided realistic simulations of the pelagic stages dispersal and realistic levels of mortality at the scale of the Eastern Channel, allowing estimation of spatial and temporal variability in larval supply and an assessment of the factors responsible for this variability.

2.6.2. The main influence of larval drift on recruitment success

The high amount of uncertainty in the data and the high level of natural variability in the mortality of young life stages generally hampers the identification of a significant stock-recruitment relationships (Brunel and Boucher, 2007; Houde, 2008). Typically, the working group in charge of stock assessment of the common sole in the Eastern Channel (ICES, 2009) could not identify any clear stock-recruitment relationship and short term projections are carried out under the hypothesis of a constant mean recruitment independent from the stock.

The larval supply model highlighted variations of the amount of successful larvae to be dominated by larval drift, spawning stock biomass having a lower influence. The distribution of 1-day eggs, produced for large proportion in the eastern part of the area (Fig. 19) coupled with the main eastward current (Hoch and Garreau, 1998), induced an important loss of particles leaving to the North Sea. This directional drift process could partly explain the lack of clear relationships between SSB and recruitment when reducing the recruitment area to the Eastern Channel. Moreover, at the scale of local nurseries, the interannual variability of the simulated larval supply were not synchronous between the different nursery sectors. Such a spatial asynchrony largely results from the interannual variability of the hydrodynamics in the Eastern Channel. These results pointed out the importance of considering larval drift (Werner *et al.*, 1997) and spatial features to improve our understanding of recruitment variability.

Besides these general considerations, our simulations revealed relatively unsuccessful to predict the recruitment. When averaging over the entire time series, the amount of successful larvae in each nursery appeared as weakly positively correlated with the average available relative densities of YoY estimated from scientific surveys. However, no clear relationship was found when the yearly variability was considered.

The comparison between the total amount of successful larvae at the scale of the Eastern Channel and the amount of age-1 juveniles issued from stock assessment (ICES, 2009) did not show any clear relationship. For each nursery sector, the interannual variability of larval supply and of YoY abundance indices were not synchronous either.

The lack of correlation between simulated larval supply and YoY abundance could arise from several sources. First, it is worth noting that the transport model used constant instantaneous mortality rates (M_{larvae} and M_{eggs}) ignoring sources of variability such as inter-specific predator-prey relationships. Second, spatial extent of the spawning ground may be unrealistic. The important eastward stream allowed larvae coming from the Western Channel to settle on the Eastern Channel nurseries (Savina *et al.*, 2010). Third, the results pointed out the lack of contrast in the simulated larval supply during the time series 1991-2004, as the interannual variability essentially arise from only 2 years (1993 and 1996). Following the widely accepted concentration hypothesis, the population size of flatfishes is related to the surface of the nurseries (Iles and Beverton, 2000). This assumes a saturation-type stock-recruitment relationship between larvae and juveniles over nurseries, the saturation level being related to the nursery habitat capacity (Brown *et al.*, 2005). Would this hypothesis be verified, and would the larval supply be not limited, the amount of juveniles would only be randomly fluctuating around the carrying capacity. In this situation, the absence of contrast in the larval supply would certainly hamper the identification of any stock-recruitment relationship. The present study was limited to the time series 1991-2004. Simulating larval drift on longer time series would increase the contrast in larval supply and allow thorough analyses of the influence of larval supply on the recruitment success.

2.6.3. Connectivity, population structure

The present paper analysed the trajectories of particles from spawning grounds to nurseries and focused on the limited larval exchanges between three sub-areas. This should be considered together with previous results published in the literature.

Coggan and Dando (1988) and Anon. (1989) showed that sole juveniles stay over nurseries during their first two years of life. Kotthaus (1963) and Anon. (1965) observed that adult soles remained close to their nursery even after seasonal spawning migration. A mark-recapture survey investigated by Burt and Millner (2008) confirmed the low mobility of adult soles in the Eastern Channel. This survey suggested that adult soles of the English coasts staid along these coasts, soles of the “Somme” sector could migrate to the English coasts and soles of the “Seine – Veys Bays” had only very low migrations to other sectors.

In spite of the lack of observed genetic structure within the Eastern Channel (Exadactylos *et al.*, 2003), the low connectivity between sub-areas at larval stage,

combined with the previous conclusions on juveniles and adults behaviour, suggested a high level of segregation between sub-populations in the Eastern Channel. This raised the question of the management of the common sole fishery at the scale of the Eastern Channel as a single stock.

2.6.4. Disentangling natural from anthropogenic consequences on juvenile densities

Studying effects of larval supply can help unravel the mechanisms underlying the differences in production of juveniles on nurseries and quantifying effects of human disturbances. The low production of juveniles in the Seine estuary has already been pointed out (Riou *et al.*, 2001; Gilliers *et al.*, 2004; Rochette *et al.*, 2010), and was primarily hypothesised to result from high levels of pollution in that area. However, a non – exclusive hypothesis would be that lower densities could result from a low larval supply due to hydrodynamic conditions.

The present study contributes to analyse the relative weight of these two alternative hypotheses. It demonstrated that the larval supply in the “Seine” sector was not particularly lower than on other sectors, except “Rye Bay” that benefited from a much higher larval supply. This is consistent with Rochette *et al.* (2010) who proposed that the differences in juvenile densities between the Seine and the adjacent “Veys” sectors could hardly be explained by differences in larval supply because of their spatial proximity. Hence, our results contributed to give more weight to the hypothesis that the low densities of juveniles over the Seine nursery results from different mortalities during young stages, in relation with the influence of anthropogenic disturbance and high level of pollution (Gilliers *et al.*, 2006).

These considerations could be generalized to other nursery-dependent species. Indeed, Courrat *et al.* (2009) who showed that densities of juveniles of other marine species are also low in the Seine estuary with regard to other French estuaries, with correlation to its high level of contamination. While using the case of the common sole as a reference, the present study, under the different hypotheses of construction, tends to exclude the role of larval drift in the low densities of juveniles in the Seine estuary, reinforcing the hypothesis of the negative effects of anthropogenic disturbances on recruitment and on population renewal.

2.7. Acknowledgements

This project was supported by the French National Agency for Research (ANR, Project SoleBeMol-Pop; Vulnérabilité, Milieux et Climat) and the European Union (7th Framework Program, project Vectors). The authors would like to thank Joël Vigneau (Ifremer, Port-en-Bessin, France) for his useful advices to collect fisheries catches.

2.8. Conclusion du chapitre

Ce chapitre avait pour objectif d'évaluer l'influence des fluctuations spatio-temporelles de la ponte puis de la dérive et de la survie des œufs et larves pélagiques sur les apports de larves de soles dans les nourriceries côtières et estuariennes de Manche Est. Pour cela, nous avons utilisé un modèle hydrodynamique intégrant les caractéristiques de ponte des soles en Manche Est et les traits d'histoire de vie de leurs œufs et larves.

Les sorties du modèle sont en accord avec la littérature concernant la faible survie des larves. La combinaison entre les hypothèses sur les taux de mortalité instantanés et les durées de migration larvaire simulées par le modèle hydrodynamique ont permis d'estimer que seules 5 larves survivent jusqu'à la métamorphose sur une nourricerie de la Manche Est pour 10000 œufs pondus. Cette survie est toutefois très variable d'une année à l'autre. La dérive larvaire apparaît comme la première source de variabilité de la survie avec des variations d'un facteur 1 à 3. Cette variabilité est induite par les variations inter-annuelles de la période de ponte et de la probabilité d'atteindre un secteur côtier ou estuarien de nourricerie de Manche Est avant la métamorphose. Les variations de la biomasse féconde conduisent pour leur part à des variations des apports de larves d'un facteur 1 à 2. Ces variations se combinent à celles occasionnées au cours de la dérive larvaire pour engendrer des fluctuations inter-annuelles d'un facteur 1 à 7. La survie pendant la dérive constitue donc le facteur premier de variations des apports de larves. Par ailleurs, les fluctuations de l'hydrodynamisme expliquent que la dispersion des larves entre les différentes nourriceries n'est pas constante dans le temps.

La comparaison des indices d'apports de larves, issus de ce modèle, avec les indices d'abondance de juvéniles sur les différents secteurs de nourricerie, calculés à partir de campagnes de chalutage scientifiques (Chapitre 1) a montré que, en moyenne interannuelle, les densités de juvéniles de l'année sur un secteur donné semblent liées aux apports larvaires. La forte productivité en juvéniles de la baie de Rye peut notamment s'expliquer par l'importance des apports larvaires. En revanche, lorsque les différents sites sont analysés séparément, aucune relation n'a pu être mise en évidence entre les variations inter-annuelles des apports de larves et des densités de juvéniles. Cette absence de relation pourrait indiquer l'effet d'autres facteurs qui agiraient entre l'arrivée de larves en juin et les échantillonnages de juvéniles, réalisés lors des campagnes scientifiques en septembre. Cela semble indiquer que les variations des apports de larves sont fortement modulées par la capacité d'accueil des nourriceries. Toutefois, les conclusions de cette analyse sont à considérer avec précaution car les résultats du modèle hydrodynamique ne sont disponibles que sur 14 années pour lesquelles les indices d'abondance de juvéniles n'étaient pas, loin s'en faut,

systématiquement disponibles pour tous les secteurs de nourricerie (Rochette *et al.*, 2010). Ces résultats préliminaires appellent donc à la poursuite de l'étude des effets hydro-climatiques sur les apports de larves, en réalisant notamment des simulations sur toute la période pour laquelle il existe des indices d'abondance de juvéniles, de 1982 à nos jours. Ces simulations n'ont pu être réalisées dans le cadre de cette thèse par manque de données climatiques historiques pour alimenter le modèle hydrodynamique.

Concernant les interrogations sur la productivité de l'estuaire de Seine, le modèle a montré que les apports de larves y étaient en moyenne du même ordre que sur les autres secteurs de la Manche Est, hormis la baie de Rye. En particulier, ils ne sont pas inférieurs aux arrivées de larves sur les secteurs adjacents, tels que la baie des Veys, qui hébergent pourtant des densités de juvéniles supérieures. Cette analyse montre que les apports de larves ne peuvent, à eux seuls, expliquer les faibles densités de juvéniles de soles en estuaire de Seine. L'effet de la contamination, importante sur ce secteur, pourrait expliquer ces faibles densités par un phénomène de mortalité accrue des larves, notamment lors de la métamorphose ou au cours des semaines suivantes, période critique de la vie des jeunes poissons (Juanes, 2007).

Par ailleurs, l'étude de la dispersion des larves a révélé la quasi-absence de connectivité entre trois complexes frayères-nourriceries : la « baie de Seine » (baie des Veys et estuaire de Seine), les « côtes anglaises » et les « côtes françaises » de l'est de la Manche Est (Fig. 15a). Compte-tenu de la faible mobilité des juvéniles (Coggan et Dando, 1988 ; Anon., 1989) et des adultes (Kotthaus, 1963 ; Anon., 1965), les échanges de larves limités entre ces trois zones laissent supposer une structuration de la population de soles de Manche Est en sous-populations. En particulier, la « baie de Seine » semble isolée des autres secteurs. Cette structuration doit être étudiée plus en détail. Ces échanges limités conditionnent en effet la façon dont chaque nourricerie participe au renouvellement de la population à l'échelle de la Manche Est. En cas de faible connectivité, une nourricerie participe au renouvellement de la sous-population qui lui est associée ; sinon, elle participe au renouvellement de la population totale. Cela a des conséquences directes en terme de gestion de l'exploitation. Cependant, des échanges limités ne remettent pas nécessairement en cause l'homogénéité génétique de la population (Exadactylos *et al.*, 2003) car des flux de gènes, même faibles, peuvent conduire à une homogénéisation, tout au moins lorsqu'elle est mesurée avec les marqueurs moléculaires utilisés jusqu'à présent (G. Maes, Univ. Louvain, Belgique).

Le modèle de dérive larvaire apporte donc une contribution significative dans la compréhension des processus gouvernant la dispersion et la survie des oeufs et larves. En particulier, (i) la faible influence de la biomasse féconde sur le nombre de larves atteignant une nourricerie, (ii) la forte variabilité inter-annuelle des apports larvaires induite par les fluctuations de l'hydrodynamisme, (iii) l'absence de lien apparent entre

les apports de larves et les densités de juvéniles montrent l'importance des processus de dérive larvaire sur la variabilité du recrutement. Cela permet d'expliquer l'absence de corrélation statistique entre la biomasse féconde et le recrutement.

Les deux premiers chapitres de cette thèse ont permis de progresser dans la compréhension et la quantification des processus de dispersion et de survie larvaire pendant la phase pélagique et des paramètres contrôlant la productivité des habitats de nourricerie. Ces deux éléments apportent une contribution significative dans la compréhension des processus de recrutement et de la part relative des facteurs hydro-climatiques et anthropiques (habitat) dans sa variabilité. Dans le chapitre suivant, le processus de recrutement est intégré dans un modèle démographique de cycle de vie afin de pouvoir évaluer son effet en parallèle de la mortalité par pêche sur la phase adulte.

Chapitre 3. Un cadre Bayésien pour intégrer les jeunes stades du cycle de vie dans un modèle de dynamique de population spatialisé

CHAPITRE 3. UN CADRE BAYÉSIEEN POUR INTÉGRER LES JEUNES STADES DU CYCLE DE VIE DANS UN MODÈLE DE DYNAMIQUE DE POPULATION SPATIALISÉ

3.1. Introduction du chapitre

Les deux chapitres précédents ont permis de quantifier l'importance des effets du transport larvaire et de la capacité des nourriceries côtières et estuariennes sur la variabilité du recrutement et le renouvellement de la population. En particulier, l'analyse des résultats du modèle hydrodynamique (Chapitre 2) a montré que les fluctuations inter-annuelles des apports de larves étaient plus conditionnées par la variabilité naturelle de l'hydrodynamisme que par les fluctuations de la biomasse féconde. Le modèle et la cartographie historique des habitats de juvéniles ont permis de mettre en évidence l'influence de la surface et de la qualité des nourriceries sur la densité des jeunes stades après la métamorphose et la sédentarisation des larves. Ces approches successives soulignent l'intérêt de considérer les processus impliqués dans l'histoire de vie des jeunes stades pour construire des modèles de dynamique de population. Par ailleurs, la sole de Manche Est est exploitée par différentes pêcheries (CIEM, 2009), ce qui génère une mortalité par pêche importante chez les individus âgés de 2 ans et plus, qui se combine aux pressions exercées sur les jeunes stades.

Dans ce chapitre, nous avons développé un modèle de cycle de vie spatialisé intégrant les résultats précédents, afin d'évaluer l'impact de la dérive larvaire et de la capacité d'accueil des nourriceries, en parallèle des effets de la pêche, sur le renouvellement de la population de soles de Manche Est. Un modèle dynamique à espaces d'état a été utilisé afin de faire explicitement la distinction entre les états du système (ici essentiellement les abondances dans les différents stades de développement au cours du temps) et les observations (captures commerciales, indices d'abondance scientifiques...). L'estimation des paramètres et états du système est réalisée dans le cadre statistique Bayésien, adéquat pour intégrer de multiples sources d'observation de nature variée et comprenant des données manquantes.

La comparaison entre les apports de larves et les indices d'abondance sur les nourriceries, réalisée au Chapitre 2, ne permettait pas d'estimer les mortalités après la sédentarisation benthique, car les indices issus des chalutages scientifiques ne quantifient pas des abondances absolues. Un des intérêts principaux du modèle de population présenté dans ce chapitre réside dans le couplage des modèles de dispersion et d'habitat avec un modèle statistique d'abondances et de captures aux âges spatialisé sur les jeunes stades. Ce modèle devrait permettre d'estimer les mortalités au cours du cycle de vie et

notamment les paramètres de mortalité densité-dépendants au niveau de chaque nourricerie.

Dans un premier temps, une approche de simulation est développée pour tester les performances du modèle sous plusieurs scénarios, afin d'évaluer ses capacités d'estimation, en présence de données manquantes dans les indices d'abondance de juvéniles et dans le cas où les paramètres de survie et de dispersion larvaire sont mal connus. Le modèle est ensuite ajusté sur les données de captures disponibles pour la partie pré-adulte et adulte de la population de soles en Manche Est (CIEM, 2009), en intégrant les acquis des chapitres précédents. L'intérêt de prendre en compte les jeunes stades du cycle de vie et le fractionnement des habitats de juvéniles sur des sites côtiers et estuariens distincts est analysé. Plus particulièrement, les estimations des paramètres de mortalité densité-dépendants entre les larves et les juvéniles sont comparés entre les nourriceries. La contribution respective de ces différents secteurs au renouvellement de la population est quantifiée, et discutée au regard des perturbations anthropiques subies.

**A BAYESIAN STATE-SPACE MODEL TO MERGE LARVAL
DRIFTING AND HABITAT SUITABILITY MODELS WITH
SPATIALLY – EXPLICIT AGE-STRUCTURED FISH
POPULATION DYNAMICS MODEL**

S. Rochette^a, O. Le Pape^a, J. Vigneau^b, E. Rivot^a

^a Laboratoire d'écologie halieutique, Université Européenne de Bretagne, UMR 985 Agrocampus Ouest, Inra E.S.E., Agrocampus Ouest, 65 rue de St Briec, CS 84215, 35042 Rennes, France. sebastien.rochette@agrocampus-ouest.fr

^b Ifremer, Laboratoire Ressources Halieutiques, 14 520 Port-en-Bessin, France.

In preparation for submission to *Ecological Applications*

The authors encourage reader to refer to the paper that will be published, which will include clarifications of different points.

3.2. Abstract

The paper proposed a Bayesian state-space modelling framework to merge a larval drifting model with a spatially-explicit age-structured population dynamics model for nursery-dependent fish species.

The approach allowed to combine processes of different natures and various sources of observations within an integrated framework for life cycle modelling. The framework used (*i*) outputs of a model for the larval drift and survival that provided yearly estimates of the dispersion and mortality of eggs and larvae from spawning grounds to settlement in several coastal nurseries, (*ii*) a habitat suitability model based on juvenile trawl surveys to estimate standardized juvenile densities and, coupled with GIS, to estimate surfaces of suitable juvenile habitat in each nursery sector, and (*iii*) a statistical catch-at-age model for the estimation of the numbers-at-age. Combining the larval drift model with the spatialized juvenile densities and the statistical catch-at-age model enabled to estimate hidden variables or parameters of key biological significance along with an appreciation of the uncertainty that comes in the form of Bayesian posterior densities. The approach allowed for deriving inferences about the site-specific parameters that shape the average density-dependent mortality between settled larvae and Young-of-the-Year (YoY) in each nursery ground. This provided insights for a better understanding of the productivity and to the specific contribution of each nursery ground to the recruitment and hence to the population renewal. The methodology was applied to the sole population in the Eastern Channel between 1982 and 2008. The method provided posterior Bayesian distributions of estimates of spawning biomass, fishing mortality and recruitment, which are very similar to the estimations of the ICES working group. The estimated contribution of each nursery ground highlighted that the “Seine” estuary only contributes to 14% of the total amount of juveniles in spite of a surface representing 21% of nurseries of the Eastern Channel. This low contribution may be related to the high level of habitat degradation and contamination of the Seine estuary. Further use of the model will allow to distinguish consequences of different anthropogenic pressures on population renewal, to help decision – making for suitable management.

Keywords: Bayesian state-space model, spatially-explicit, nursery, recruitment, larval drifting model, *Solea solea*, Eastern Channel.

3.3. Introduction

Impact of human activities on marine ecosystems and their consequences on related resources and services generate increasing scientific and social interests (Costanza *et al.*, 1997). Especially, human pressures like fishing but also habitat degradations, are responsible for dramatic decreases of fish populations (Christensen *et al.*, 2003), alteration of biodiversity (Worm *et al.*, 2006) or regime shifts (Hutchings, 2000) in marine ecosystems. A better understanding of the mechanisms driving the response of fish population to various natural- and human-induced pressures remains both a fundamental ecological question and a requirement for sound management in the context of the Ecosystem Approach to Fisheries (E.A.F. ; Garcia and FAO, 2003; Curtin and Prellezo, 2010). This requires appropriate tools to unravel the underlying mechanisms and accurately predict temporal and spatial patterns of the response of populations under plausible future scenarios with a fair appraisal of all sources of uncertainties (Clark *et al.*, 2001; Ludwig *et al.*, 2001; Dorazio and Johnson, 2003; Harwood and Stokes, 2003).

To address these challenges, an integrated modelling approach of the life cycle of marine fish populations, in its temporal and spatial dimensions, is needed. However, this remains a difficult challenge. In particular, building accurate models requires to understand processes underlying the spatio-temporal distribution of different life stages and the functional role of various habitats used during the life cycle. Especially, the huge variability of the mortality during young stages hampers the capacity of models to derive reliable predictions of the recruitment (Hilborn and Walters, 1992; Myers and Barrowman, 1996; Hinrichsen, 2001).

Early life-history stages contain the main bottlenecks controlling population size (May, 1974; Chambers and Trippel, 1997; Levin and Stunz, 2005). Indeed, for most of marine fishes, life strategy is characterized by high fecundity, production of large amounts of small pelagic eggs and lack of parental care (Juanes, 2007). This strategy leads to very high mortality in young life stages (eggs, larvae and juveniles). Moreover, the high dependence of early mortality rates to rather unpredictable fluctuations of the ecosystem (Cury and Roy, 1989) lead to high variability in the recruitment, without apparent link to the spawning biomass (Iles and Beverton, 2000).

For nursery-dependent species such as flatfish, these mortalities are mainly the consequence of larval dispersal during the pelagic drift. The drift is mainly driven by hydro-climatic features, which determine this duration and direction and the probability for a larvae to reach suitable nursery habitats (Miller, 2007; Nash *et al.*, 2007). After metamorphosis and settlement, both density-dependent and -independent mechanisms regulate the amount of juveniles over nurseries (Iles and Beverton, 2000; Juanes, 2007).

Post-settlement survival depends upon habitat characteristics such as surface and quality of bottom sediments (Rooper *et al.*, 2004; Johnson, 2007), which differ among nurseries with relation to both natural feature and human disturbances (Riou *et al.*, 2001; Le Pape *et al.*, 2007; Rochette *et al.*, 2010). Such a concentration in restricted habitats dampens the recruitment fluctuations (Iles and Beverton, 2000; van der Veer *et al.*, 2000b; Le Pape *et al.*, 2003b) as the juvenile abundance is limited to the carrying capacity of the nursery grounds for years when level of larval settlement is high. Hence, for nursery-dependent species, a better understanding of both the larval drift variability and the functional role of nursery habitats, with regard to the population dynamics, is a key issue for a comprehensive understanding of the life cycle. This requires a fair representation of (i) the mechanisms underlying the larval drift that condition both the amount and the spatial distribution of larvae reaching nursery grounds and (ii) the density-dependent mortality process of early juveniles once settled in nurseries. Such integrative approach will ultimately lead to quantify the contribution of each nursery ground to population renewal (Fodrie *et al.*, 2009). This is a prerequisite for the assessment of spatially-explicit management measures such as coastal marine protected areas (Hinrichsen *et al.*, 2009) or conservation and restoration of coastal and estuarine nursery habitats (Beck *et al.*, 2001b), associated with regulation of fishing pressure, for sound management of fish population.

An extensive literature exists on the art of modeling fish population dynamics (Hilborn and Walters, 1992; Quinn and Deriso, 1999; Schnute and Richards, 2001) but spatially-explicit models integrating the whole life cycle remains challenging. Indeed, embedding demographic models within statistical inference framework requires linking the hidden variable of the population dynamics to various sources of data, often incomplete, issued from noisy processes and providing indirect observation of the states variables. Coupled with sequential Monte-Carlo methods (Brooks, 2003; Lunn *et al.*, 2009), the Bayesian State-Space Modeling (SSM) framework has revealed to be a valuable approach for raising these challenges, as it allows for embedding complex demographic models within statistical models for various sources of data to provide inferences together with a fair appraisal of the uncertainty around estimates and predictions (Buckland *et al.*, 2004, 2007; Rivot *et al.*, 2004; Thomas *et al.*, 2005). Bayesian State-space models have been widely applied for age- or stage-structured fish population dynamics models (McAllister and Kirkwood, 1998; Millar and Meyer, 2000; Lewy and Nielsen, 2003; Rivot *et al.*, 2004; Ruiz *et al.*, 2009; Swain *et al.*, 2009; Fernandez *et al.*, 2010; Simmonds *et al.*, 2010).

Only a few recent papers applied the SSM framework to spatially-explicit demographic models for exploited marine fish populations (Cunningham *et al.*, 2007; Drouineau *et al.*, 2010). Nonetheless, these models did not consider mechanisms for

dispersion and mortality of early-life stages. In particular, to our best knowledge, no demographic model for coastal nursery-dependent species explicitly including larval drift processes and quantifying the contribution of several nurseries to the recruitment has been proposed and fitted in the Bayesian framework.

However, a significant amount of biological knowledge can be used for spatially-explicit modelling of coastal nursery-dependent flatfish species life cycle. Spatial distribution of adult fishes for spawning could be evaluated through egg (Eastwood *et al.*, 2001) and adult spawners (Loots *et al.*, 2009) surveys. Fecundity and amounts of spawning product can be evaluated (Millner *et al.*, 1991; Anon., 1992) from spawning stock biomass (SSB) and sex-ratio (van Beek, 1988) related to effects of temperature (van der Land, 1991; Rijnsdorp and Vingerhoed, 1994; Baynes, 1996). Hydrodynamical models have been developed and provide insights on eggs and larval dispersal (Ellien *et al.*, 2000; Sentchev and Korotenko, 2004; Fox *et al.*, 2006b; Savina *et al.*, 2010; Rochette *et al.*, *sub.*). They integrate biological hypothesis such as temperature-dependent growth (Fonds, 1979), and movements of larvae in the water column (Koutsikopoulos *et al.*, 1991; Champalbert *et al.*, 1992; Lagardère *et al.*, 1999; Ramzi *et al.*, 2001ab; Fox *et al.*, 2006; Sentchev and Korotenko, 2007). Habitat suitability models were developed to assess and map the carrying capacity of nurseries (Riou *et al.*, 2001; Le Pape *et al.*, 2003b; Fodrie and Mendoza, 2006; Rochette *et al.*, 2010) and explore the effects of anthropogenic disturbances such as contamination (Courrat *et al.*, 2009), habitat destruction (Rochette *et al.*, 2010) or introduction of invasive species (Kostecki *et al.*, 2011). Stock assessment models allow for estimation of demographic

The main aim of the present paper is to lay the foundations for a spatially-explicit population dynamics model for coastal nursery-dependent species within the Bayesian SSM framework. The approach was applied to the common sole (*Solea solea*) in the Eastern Channel.

Significant biological knowledge exists on sole ecology and population dynamics, and time series issued from different surveys (commercial catches, fishing effort, scientific abundance indices) are available. In the Eastern Channel, juveniles of common sole (*solea solea*) spend their first 2 years in coastal nurseries (Fig. 21) before migrating to deeper areas (Anon., 1993), where they reproduce and are harvested (ICES, 2009). Stock assessment (ICES, 2009) relies on catch-at-age models through Extended Survivor Analysis (XSA; Shepherd, 1999). Although the recruitment occurs at the scale of delimited coastal nurseries, catch-at-age analysis represents the harvested phase of the life cycle for fishes and does not include any consideration regarding the recruitment process during the young stages (eggs, larvae and juveniles) or the spatial structure of the population. However, some recent studies have provided advances in the understanding of these recruitment processes, that could be incorporated in population

dynamic models to better capture some key processes in the life cycle. Rochette et al. (*sub.*) have proposed a biophysical model for larval drift that incorporates amount of biological knowledge on the early life stages, such as temperature-dependent growth, vertical behaviour and mortality rates, from spawning to metamorphosis. The main output of this model are year-specific probabilities for an egg spawned at sea to survive to the drift and settle in different nurseries along the coasts of the Eastern Channel. Rochette et al. (2010) have proposed a habitat suitability model to evaluate the size of nursery grounds while quantifying variations of juvenile soles densities regarding physical factors such as bathymetry and sediment cover, from which time series of spatially-structured abundance indices for age-0 (Young-of-the-Year, YoY in the followings) and age-1 juveniles in each nursery ground can be estimated. The present paper proposes a Bayesian modelling framework to merge these recent insight, regarding the spatial processes for larval drifting and recruitment within a spatially-explicit age-structured population model, in order to progress in the understanding of the processes controlling population dynamics.

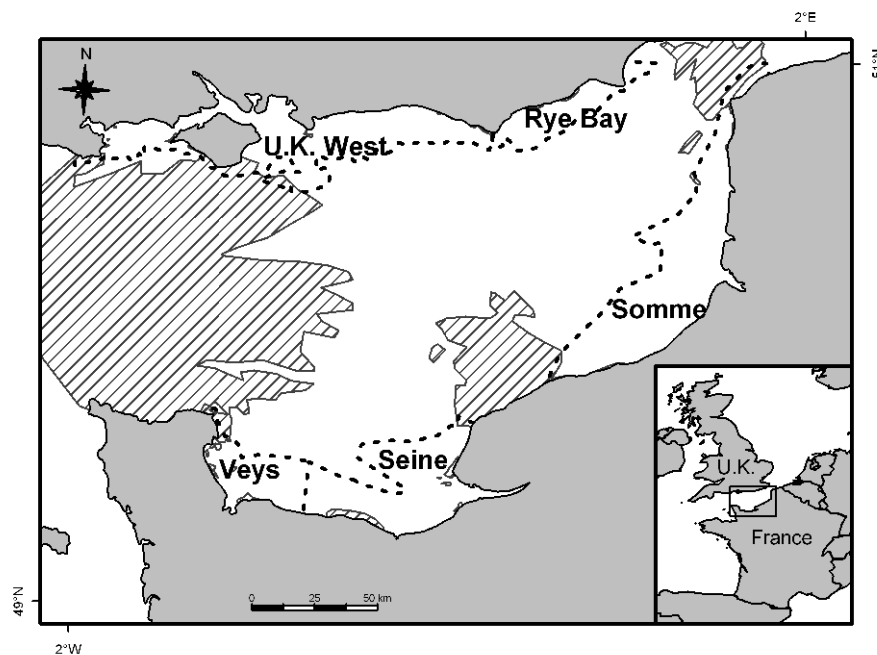


Fig. 21. The Eastern English Channel divided in 5 different coastal nursery sectors: U.K. West, Rye Bay, Somme, Seine and Veys (fine dotted lines). Hatched areas: pebbles and rocks, no nursery grounds.

3.4. Material and Methods

3.4.1. Age-structured state-space model with spatially-explicit recruitment

3.4.1.1. Model outlines

The outline of the population model (Fig. 22) included the following key features:

- (i) The model was built within the Bayesian state-space modelling framework to account for process stochasticity and measurement errors to accommodate uncertainties in the way ecological processes operate and are observed.
- (ii) Abundance of YoY and age-1 juveniles were considered at the scale of coastal nurseries. The spatial stratification of nursery grounds was simplified from Rochette *et al.* (2010) to account for 5 different nursery sectors with contrasted levels of production: Solent & South Downs (noted “U.K. West”), Rye Bay, Somme & Boulogne (noted “Somme”), Seine, and Veys (Fig. 21).
- (iii) Young fish were supposed to leave nurseries at age 2 to join the pre-adult and adult population in the open sea. All nurseries were considered to contribute to a single homogeneous population with 14 age-classes between age 2 and age 15, which is under commercial fisheries (ICES, 2009).
- (iv) Eggs and larvae drift from spawning areas and settle on each coastal nurseries. The drift survival probability from eggs spawned at sea to settled larvae in each nursery was derived from a biophysical model for larval drift (Rochette *et al.*, *sub.*) and considered known in the population dynamics model. Once settled, larvae suffered a density-dependent mortality through YoY juvenile stage.

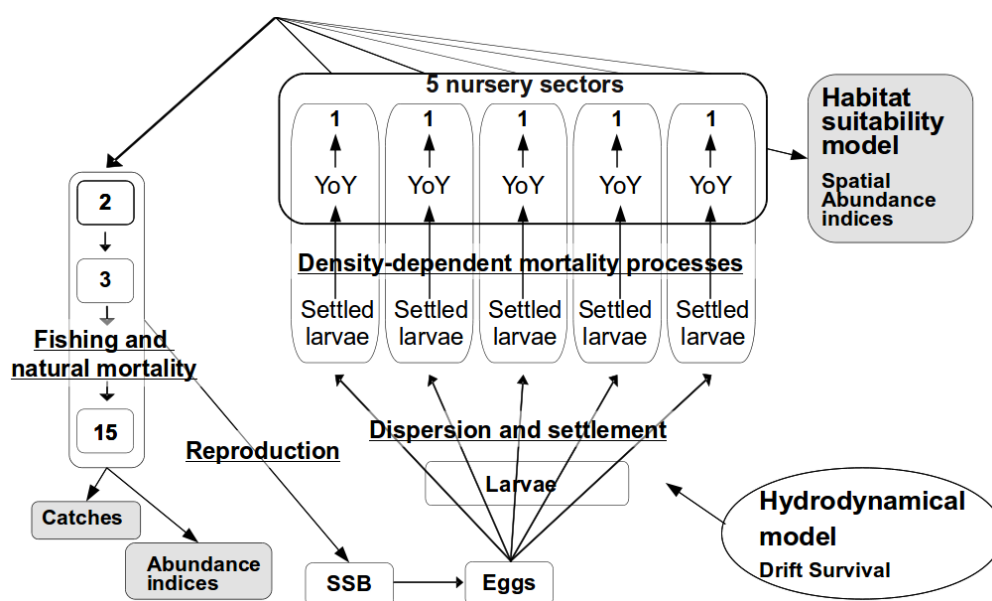


Fig. 22. Scheme of the state-space model of sole population dynamics. The hidden population dynamic model appears in white boxes; the observation processes in light grey boxes.

3.4.1.2. Population dynamics model

$N_{y,a,i}$ denotes the number of fish of age a ($a=1,\dots,15$) at the beginning of year y in zone i (5 nursery sectors, Fig. 21). Zones are nursery grounds and only concern young juveniles ($a \in [0,1]$), as fish from age 2 to 15 belong to a single population with homogeneous biological parameters and commercial harvest rates (ICES, 2009).

From age 2 to 15, the number of fish at age $a+1$ in year $y+1$ followed:

$$N_{a+1,y+1} = N_{a,y} \cdot e^{-Z_{a,y}} \quad (20)$$

where $Z_{a,y}$ ($M_a + F_{a,y}$) is the total mortality at age a , in year y , defined as the sum of natural mortality (M_a), constant across years, and the fishing mortality ($F_{a,y}$). The natural mortality was scaled so that only a negligible number of fish survive after age 15 ($<0.01\%$ of recruitment). To simplify the model, no age+ group was considered and fish were assumed to die for ages older than 15. The model uncertainty on fishing mortality was captured in the yearly variability of F . A Gamma distribution with coefficient of variations CV_F was used to capture the random variations of $F_{a,y}$ around its mean $\mu_{F_{a,y}}$:

$$F_{a,y} \sim \mathbf{Gamma}(\mu_{F_{a,y}}, CV_F) \quad (21)$$

A separable model was specified for the mean fishing mortality $\mu_{F_{a,y}}$:

$$\mu_{F_{a,y}} = S_a \cdot E_y \quad (22)$$

where S_a is the selectivity on age-classes and E_y the fishing effort of year y . The age-specific selectivity was modelled by an increasing logistic function:

$$\rho_a = \frac{\exp\left[\left(\frac{2 \cdot a_{50} \cdot \log 3}{\Delta_s}\right) \cdot \left(\frac{a}{a_{50}} - 1\right)\right]}{1 + \exp\left[\left(\frac{2 \cdot a_{50} \cdot \log 3}{\Delta_s}\right) \cdot \left(\frac{a}{a_{50}} - 1\right)\right]} \quad (23)$$

where a_{50} is the age, for which $\rho_a=0.5$ and Δ_s represents the difference (in years) between $\rho_a=0.25$ and $\rho_a=0.75$. Selectivity was scaled such that $S_{a=15}=1$, to ensure identifiability, hence $S_a = \rho_a / \rho_{a=15}$. Fishing effort was considered as randomly variable between years following a Gamma distribution:

$$E_y \sim \mathbf{Gamma}(\mu_E, CV_E) \quad (24)$$

All fish between age 2 and 15 take part to the reproduction (Fig. 22). The total amount of eggs produced each year (ω_y), was derived from the total number of adults, accounting for sex ratio and fecundity:

$$\omega_y = \sum_{a=2}^{a=15} \left(N_{a,y} \cdot \exp(-\delta_s \cdot Z_{a,y}) \cdot Pf_a \cdot Pm_a \cdot Ew(Wf_{a,y}) \right) \quad (25)$$

where δ_s is the proportion of the year to account for fish mortality before the spawning peak (considered in April for every years, $\delta_s=1/3$ year), Pf_a and Pm_a the proportions of female and mature female respectively. Ew is a function calculating the amount of eggs per female depending upon the weight-at-age of females, $Wf_{a,y}$.

The transition from eggs to settled larvae in each nursery in June was based on the drifting model developed by Rochette et al. (*sub.*). The number of settled larvae having survived to the drift and being distributed among the 5 nurseries $i=1,\dots,5$, denoted $L_{y,i}$, was modelled as the product between the total number of eggs spawned and the drift survival probabilities $D_{y,i}$'s, which are outputs of the larval drift model (Table 5):

$$L_{y,i} = \omega_y \cdot D_{y,i} \quad (26)$$

Table 5. Characteristics of the 5 nurseries, amount of surveys data and larval drift survival probability calculated from Rochette et al. (2010, *sub.*) under two hydro-climatic scenarios (D1 and D2)

Nursery	Surface (km ²)	Standardized surface (km ²) A_i	Number of years with observations (over 27)	Larval drift survival probability	
				D1	D2
1 – U.K. West	2266	498	18	15.0×10^{-5}	12.5×10^{-5}
2 – Rye Bay	729	188	25	12.5×10^{-5}	10.0×10^{-5}
3 – Somme	2441	505	22	5.0×10^{-5}	52.5×10^{-5}
4 – Seine	1551	370	9	5.0×10^{-5}	55.0×10^{-5}
5 – Veys	706	165	1	2.5×10^{-5}	7.5×10^{-5}

Once settled in each nursery ground, Beverton & Holt (B-H) relationships were used to model the site-specific density-dependent mortality of larvae between the time of settlement (about June) and young-of-the-year (YoY) densities considered in September. The nurseries differ by their total surface but also by the spatial repartition of sediment and bathymetry (Riou et al., 2001; Rochette et al., 2010), two factors that explain part of the productivity of nursery grounds. To work with mortality parameters scaled free from the effect of surface area, bathymetry and sediment, the number of

larvae and juveniles were standardized and expressed in terms of numbers per unit of standardized surface. The standardized surface area of each nursery ground, denoted A_i (Table 5), was calculated in terms of m^2 equivalent to the most suitable habitat (muddy sediment cover and a bathymetry class of $[-3 - 0m]$; Rochette *et al.*, 2010). The density-dependent mortality was modelled using parameters related to the instantaneous mortality rate (Quinn and Deriso, 1999):

$$\frac{1}{N_{t,i}} \cdot \frac{dN_{t,i}}{dt} = -\alpha_i - \beta_i \cdot N_{t,i} \quad (27)$$

where $N_{t,i}$ is the number of fish at instant t in the nursery i , and α_i and β_i the density-independent and density-dependent mortality rates respectively.

For each nursery ground i and each year y , starting from a number of larvae per unit of standardized surface $L_{y,i}^*$, and integrating the relation (27) between $t=0$ and $t=\delta_{YoY-sept}$. The number of YoY after the density-dependent process was modelled in September to match with the period of estimation of juvenile abundances, hence $\delta_{YoY-sept}$ was considered equal to 0.25 (June to September) for all nurseries and all years. The resulting number of YoY per unit of standardized surface in September was obtained through the classical B-H relationship:

$$N_{YoY,y,i}^* = \frac{K_i \cdot L_{y,i}^*}{\psi_i + L_{y,i}^*} \quad (28)$$

with site-specific parameters K_i (carrying capacity) and ψ_i (number of larvae for which recruitment = $K_i/2$) depending upon parameters (α_i, β_i) :

$$\left\{ \begin{array}{l} K_i = \frac{\alpha_i}{\beta_i} \cdot \frac{1}{e^{\alpha_i \cdot \delta_{YoY-sept}} - 1} \\ \psi_i = \frac{\alpha_i}{\beta_i} \cdot \frac{1}{1 - e^{-\alpha_i \cdot \delta_{YoY-sept}}} \end{array} \right. \quad (29)$$

A logNormal process error was used to capture the random variations around the average B-H regime:

$$\log(N_{YoY,y,i}) \sim \mathcal{N}\left(\log(N_{YoY,y,i}^* \cdot A_i), \sigma_R^2\right) \quad (30)$$

The multiplication by the standardized surface A_i allowed to obtain the total number of YoY in the nursery i . The variance of the recruitment process σ_R^2 (in log-scale) was supposed identical in the 5 nurseries but annual deviations from the mean B-H

relationships were modelled as independent, as yearly densities variations are likely to be asynchronous (Riou *et al.*, 2001).

Three hypotheses regarding the between-nurseries variability of the density-dependent and -independent mortality parameters were contrasted:

- (i) R1: the α_i 's are nursery-specific and β is common to all nurseries ;
- (ii) R2: the β_i 's are nursery-specific, and α is common to all nurseries ;
- (iii) R3: the α_i 's and the β_i 's are nursery-specific.

An exchangeable hierarchical Gamma structure (Rivot and Prévost, 2002; Gelman *et al.*, 2004) was used to model the between-nurseries variability of parameters. In the scenario R3, both α_i 's and β_i 's were *a priori* independently drawn in Gamma distributions with unknown mean and coefficient of variation:

$$\begin{cases} \alpha_i \sim \mathbf{Gamma}(\mu_\alpha, CV_\alpha) \\ \beta_i \sim \mathbf{Gamma}(\mu_\beta, CV_\beta) \end{cases} \quad (31)$$

An additional four months mortality (from September to December, delay=1/3 with mortality rate M_{YoY} considered constant between years and between grounds) was applied to YoY to get the number of age-1 juveniles in the following January in each nursery:

$$N_{1,y,i} = N_{YoY,y,i} \cdot e^{(-M_{YoY} \cdot 1/3)} \quad (32)$$

The age-1 juveniles spend a year in the nursery grounds where they suffer a total mortality $Z_{1,y} = M_1 + F_{1,y}$ independent from the site. The pooled amount of age-2 juveniles in next January is summed from the components issued from the 5 nurseries:

$$N_{2,y} = \sum_{i=1}^{i=5} N_{1,y,i} \cdot e^{-Z_{1,y}} \quad (33)$$

3.4.1.3. Observation equations

The observations related to the population process are from three sources. Time series of commercial catches for ages 1-15 and abundance indices for ages 2-15 are available at the population scale (ICES, 2009). In each nursery ground, time series of YoY and age-1 abundance indices are available (Rochette *et al.*, *sub.*).

Catches-at-age $C_{a,y}$ were calculated with the standard Baranov equation and considered to be observed with independent logNormal sampling errors with standard

deviation σ_c (in the log scale). The observation equation (34ab) makes the link between observed catches $C_{a,y}^{obs}$ and hidden abundances:

$$\log(C_{a,y}^{obs}) \sim N(\log(C_{a,y}) - 0.5 \cdot \sigma_c^2, \sigma_c^2) \quad (34a)$$

$$\text{with } C_{a,y} = \frac{F_{a,y}}{Z_{a,y}} \cdot N_{a,y} \cdot (1 - \exp(-Z_{a,y})) \quad (34b)$$

The mean was adjusted by retrieving $0.5 \cdot \sigma_c^2$ in Eq. (34a) so that $C_{a,y}^{obs}$ corresponds to the mean of the sampling distribution of catches.

Abundance indices, denoted $I_{a,y}$, were considered to be observed with independent logNormal errors with standard deviation σ_{cpue} (in the log scale):

$$\log(I_{a,y}) \sim N(\log(q_{cpue} \cdot S_a \cdot N_{a,y}), \sigma_{cpue}^2) \quad (35)$$

where q_{cpue} is the mean catchability and S_a the selectivity of the fishery defined in Eq. (23) as in the case study, adult abundance indices were catch-per-unit-effort.

The times series of abundance indices for both YoY and age-1 juveniles, denoted $I_{YoY,y,i}$ and $I_{1,y,i}$ were assumed to be observed with independent logNormal distributions with standard deviation σ_{surv} (in the log scale) supposed the same for both age classes:

$$\log(I_{YoY,y,i}) \sim N(\log(q_{YoY} \cdot YoY_{y,i}), \sigma_{surv}^2) \quad (36)$$

$$\log(I_{1,y,i}) \sim N(\log(q_1 \cdot \exp(-Z_{1,y}) \cdot \delta_1 \cdot N_{1,y,i}), \sigma_{surv}^2) \quad (37)$$

where catchabilities q_{YoY} and q_1 were considered constant between years and nurseries. The abundance of age-1 juveniles was corrected by a mortality term $\exp(-Z_{1,y} \cdot \delta_1)$ with $\delta_1 = 2/3$ to account for the delay between the time when the abundance $N_{1,y}$ is considered in the model (*i.e.* in January) and the survey in following September.

3.4.2. Application to the common sole in the eastern Channel

3.4.2.1. Data

The model was fitted to times series of data from 1982 to 2008. Catch-at-age were those reported by ICES (2009) for the time series 1982-2008, the last available age class being an age-10+ group. The observation equation (Eq. 34) was used to relate the observed catches in the age-10+ group with the sum of catches from age 11 to 15. The CPUE calculated from the United Kingdom bottom trawl fishery, available between

1986 and 2008, was the most consistent abundance indices for ages 2 to 15 (ICES, 2009). Time series of abundance indices of YoY and age-1 juveniles in each nursery ground were derived from the habitat suitability model developed by Rochette et al. (2010) on beam-trawl scientific survey.

Many data were missing in the time series of abundance indices for age 2 to 15 (15% missing data: 1982-1986) and juveniles in nursery grounds (44% missing data). Missing data were considered as Missing at Random, their posterior distribution being estimated as any other unknown in the model (see Gelman et al. (2004) for theoretical considerations and Rivot et al. (2008) for an application).

3.4.2.2. Fixed parameters and priors

To avoid identifiability issues, some parameters were fixed from literature or data bases (Table 6). *Prior* distributions were assigned to other ones for which Bayesian updating is expected after data integration (Table 7).

Fixed parameters

Natural mortality was fixed at $0.1 \cdot \text{year}^{-1}$ for age 2 to age 10 (ICES, 2009) and supposed to increase linearly between age 10 and age 14 ($M_{14}=0.5 \text{ year}^{-1}$). All fishes are supposed to die after age 15. The proportions of females at age (Pf_a) were computed from a logistic relation estimated from the literature (Table 6).

Table 6. Fixed parameters.

Equation	Parameters	Value	Source
(20)	M_2 to M_{10} M_{11} to M_{15}	0.1 year^{-1} linear from 0.1 year^{-1} to 0.5 year^{-1}	(ICES, 2009)
(25)	Pf a_{Pf} b_{Pf} c_{Pf}	$1 / (1 + e^{-(a_{Pf} \cdot a^2 + b_{Pf} \cdot a + c_{Pf})})$ $-2.79 \cdot 10^{-3}$ $1.58 \cdot 10^{-1}$ $-4.10 \cdot 10^{-1}$	Fitted from data in van Beek (1988)
	Pm $Wf_{1,y}$ to $Wf_{10,y}$ $Wf_{a>10,y}$ $Ew(Wf)$	0 for ages < 3 and 1 for ages ≥ 3 equal to $Wf_{10,y}$ $\exp[5.619 + 1.17 \cdot \log(Wf)]$	(ICES, 2009) (ICES, 2009) (Anon., 1992)
(32)	M_{YoY}	1.5 year^{-1}	(Dorel <i>et al.</i> , 1989)
(33)	M_1	2.6 year^{-1}	Derived from Dorel <i>et al.</i> (1989) : ~ 1.3 during winter/spring and ~ 4 in summer
(34)	σ_C	0.017 ($\sim CV=20\%$ in the log scale)	

The drift survival probabilities ($D_{y,i}$'s) were derived from Rochette et al. (*sub.*). Unfortunately, Rochette et al. (*sub.*) only provide results for 14 years between 1991 and 2004, and do not cover the whole period (1982-2008) for which catches and abundance indices are available. Instead of drastically shortening the time series, the population was modelled for the whole period 1982-2008 with a drift survival probability matrix D_i 's considered constant (Table 5). Based on the outputs of Rochette et al. (*sub.*), two contrasted scenarios for the D_i 's were tested:

- (i) D1 : the D_i 's were set to the average values for the period 1991-2004. This corresponds to the more likely scenario for the studied period according to data available for larval supply.
- (ii) D2 : the D_i 's were set to the estimates for particular year 1996 (Rochette *et al.*, *sub.*). This alternative scenario consisted in a higher survival probability of larvae during the drift, associated with a much higher proportion of larvae reaching the “Seine” and “Somme” sectors.

The standard deviation of the sampling error for catches (σ_c) was fixed from available expertise from the stock assessment working group (ICES, 2009) such that CV in catches was 20%.

Prior distributions on estimated parameters

Weakly informative prior distributions were used to ensure that the posterior inference primarily reflect the information in the data. Parameters for selectivity, a_{50} and Δ_s , were a priori drawn in Gamma distributions with means consistent with the previous knowledge (ICES, 2009) and a large CV. Reference non-informative *priors* (McAllister and Kirkwood, 1998; Millar, 2002) were set on standard errors of the recruitment (σ_R) and observation processes (σ_{surv} and σ_{cpue}) and also on constants of proportionality in the observation equations of abundance indices (q_{Y0Y} , q_1 and q_{cpue}).

Uniform *priors* with large bounds were used on the abundances of all age classes for the first year to initialize the dynamic process also required to set *prior* distributions.

Table 7. *Priors*

Equation	Parameters	<i>Priors</i>
(20)	$N_{2,1}$ to $N_{15,1}$	Unif(0, 10^{10})
(21)	CV_F	Unif(0, 1)
(23)	a_{50}	Gamma($\mu=3$, $CV=0.9$)
	Δ_s	Gamma($\mu=1$, $CV=0.9$)
(24)	μ_E	Unif(0, 10)
	CV_E	Unif(0, 1)
(30)	σ_R	Log(σ_R^2) \sim Unif(-10,10)
(31)	μ_α (in R1, R3)	Unif(0, 1000) ²
	CV_α (in R1, R3)	Unif(0, 1)
	μ_β (in R2, R3)	Unif(0, 1000)
	CV_β (in R2,R3)	Unif(0, 1)
	a (in R2)	Unif(0, 1000)
	b (in R1)	Unif(0, 1000)
(32)	$N_{1,y,i}$	Unif(0, 10^{10})
(35)	σ_{cpue}	Log(σ_{cpue}^2) \sim Unif(-10,10)
	q_a	Log(q_a) \sim Unif(-10,10)
(36-37)	σ_{surv}	Log(σ_{surv}^2) \sim Unif(-10,10)
	q_{YoY}	Log(q_{YoY}) \sim Unif(-10,10)
	q_l	Log(q_l) \sim Unif(-10,10)

3.4.2.3. Model comparison and model checking

To compare the alternative hypotheses R1, R2 and R3 for recruitment variability process (Eq. 30) under the two different scenarios D1 and D2 for larval drifting and survival, the six resulting models were compared using the Deviance Information Criterion (DIC; (Spiegelhalter *et al.*, 2002)).

Posterior model checking tests were run to check the consistency between the fitted model (a posteriori) and the data (Gelman *et al.*, 2004). The omnibus χ^2 discrepancy was computed as a summary measure. For each source of observation x , the discrepancy was summed over the time series:

$$\chi^2(x, \theta) = \sum_{y=1}^{y=n} \frac{(x_t - E(x_t | \theta))^2}{Var(x_t | \theta)} \quad (38)$$

where n is the number of observations in the time series and $E(x_t | \theta)$ and $Var(x_t | \theta)$ are respectively the expected mean and variance in the noisy observation process given parameters q . For each set of parameters q drawn in their joint posterior distribution, the realized discrepancies $\chi^2(x^{obs}, \theta)$ computed with the observed values of

x were compared to the predicted discrepancies $\chi^2(x^{pred}, \theta)$ computed with the posterior predictive replicates of x . If the model fits appropriately, replicated data should look similar to observed and $\chi^2(x^{pred}, \theta)$ should not be too different from $\chi^2(x^{obs}, \theta)$. The Bayesian p-value is the probability that $\chi^2(x^{pred}, \theta) > \chi^2(x^{obs}, \theta)$, estimated over the posterior sample of q . A p-value near 0.5 indicates consistency between the model and the data, whereas very high (near 0.95) or very low (near 0.05) p-value provide serious warning (Gelman *et al.*, 2004). A global measure was calculated by summing the discrepancy for all sources of observations (catches and abundance indices).

3.4.3. Testing the performance of the method through simulated data

3.4.3.1. Flow chart of the approach

The performance of the estimation method was evaluated using simulated data under different scenarios. The simulation approach required three steps.

Step 1: Simulation – Step 1 consists in simulating abundances, catches and abundance indices trajectories according to an operating model with known parameters and randomness included in both process and observations. The operating model was tailored to fit the case study of the sole population in the Eastern Channel. The population was simulated over 27 years with 15 age classes. Each scenario first consisted in fixing parameters, used to simulate trajectories of fishing mortality, abundance and abundance indices of juveniles in nursery grounds, abundance and abundance indices for ages $a \geq 2$ and catches for ages $a \geq 1$ following Eq. (20 - 37). To evaluate the average performance of the estimation method, 20 repetitions of the simulation – estimation procedure were conducted for each scenario, which represented a good compromise between repetitions and computing time.

Step 2: Bayesian estimation – Simulated catches and abundance indices were considered as data, and the Bayesian framework was used to estimate the abundance trajectory and the underlying unknown parameters listed in Table 6.

Step 3: Quality of the estimations – The performance of the estimation method was evaluated with respect to how well the posterior distribution of parameters and state variable estimated the simulated value. Visual comparison of *posterior* estimates versus simulated values were supplemented by two quantitative criteria. First, the Mean Relative Error *MRE* quantified the bias of the Bayesian estimates. For each unknown quantity θ and each simulation s ($s = 1, \dots, 20$), the relative error $RE(\theta_s)$ was calculated as $RE(\theta_s) = (E(\theta | data_s) - \theta_{true}) / \theta_{true}$, with $E(\theta | data_s)$ the expected *posterior* mean of θ given the data of the simulation s . $MRE(\theta)$ was calculated as the average of $RE(\theta_s)$ across the 20 simulation trials ($s = 1, \dots, 20$). Second, the mean coefficient of variation *MCV* that measures the precision of the Bayesian estimation was calculated as the

average of $CV(\theta_s)$ across the 20 simulation trials, where $CV(\theta_s) = E(\theta|data_s) / \sqrt{Var(\theta|data_s)}$. For unknown quantities defined on the time series (such as the abundance of fish) $RE(\theta_s)$ and $CV(\theta_s)$ were first averaged across the whole time series.

3.4.3.2. The scenarios

The simulation analysis focused on contrasting scenarios (Table 8) designed to investigate three key issues :

- (i) Does the method provide reliable estimates in an ideal configuration where the larval drift survival matrix is known and catches and abundance indices are available with no missing data?
- (ii) How do the estimations deteriorate when missing data arise (in proportion similar to the real case study) in juvenile abundance indices in nursery grounds?
- (iii) How sensitive are the estimates to a misspecification of the larval drift survival matrix? In particular, what is the consequence of ignoring the yearly variability of this survival matrix?

S1: The baseline scenario – To simulate scenario S1, the numbers-at-age ($N_{a,i}$) in the first year (required to initiate the simulation) were randomly drawn in wide Uniform distributions centred on the values estimated by the stock assessment group (ICES, 2009) for year 1982. The number of juveniles in the first year were distributed between the 5 nurseries according to their relative carrying capacities. The population dynamics was simulated with the parameters specified in Table 6 and supplemented by the following values. Recruitment process in each nursery was simulated with site-specific parameters α_i and β_i similar to these estimated when fitting the model to real data, and with a logNormal random noise with $CV=0.5$ for all nursery grounds. The survival and dispersal matrix was simulated with yearly variability. For each site i , $D_{y,i}$ was randomly drawn in a logNormal distribution with the mean set for scenario D1 (Table 5) and a $CV=0.25$. Fishing efforts (E_y) were randomly drawn in a Gamma distribution with mean=0.75 and $CV=0.1$ and fishing mortality in a Gamma distribution with mean $S_a \cdot E_y$ and a $CV=0.1$. Observed catches were simulated from Eq. (34) with logNormal errors having $CV=0.2$. Abundances indices were simulated with constant of proportionality set to values similar to the ones found when analysing real data ($q_{YOY}=10$, $q_1=40$ and $q_{cpue}=0.002$) and logNormal observation errors with $CV=0.3$. Note that q_{YOY} and q_1 are large because of the specific units for the corresponding abundance indices, which are output of a habitat suitability model.

The model for the estimation phase is the same as the one used for the simulation. This ensure that any systematic differences between simulated and estimated quantities were attributable to the performance of the estimation method and not to model specification. The matrix $\{D_{y,i}\}$ was considered known without errors (including yearly variability). Catches and abundance indices were available with no missing data. Values for fixed parameters and prior distributions were defined in Table 6 and 7.

S2: Sensitivity to error in the drift survival model – Scenario S2 was similar to S1 except that an additional error was introduced in the drift and survival probabilities between the simulation and the estimation. Data were simulated using $D'_{y,i}$ that were randomly drawn in a logNormal distribution with mean $D_{y,i}$ and coefficient of variation $CV=0.1$. In the estimation phase, an error was introduced as the mean $D_{y,i}$ were used when fitting the model. Such an error is consistent with the magnitude of the uncertainty in the output of the larval drift model (Rochette *et al.*, *sub.*).

S3: Sensitivity to missing data – Scenario S3 is based on S2 but missing data in the abundance indices were considered. The same configuration of missing data than in the case study was simulated.

S4: Sensitivity to ignoring the between years variability of the drift survival probabilities - Scenario S4 is similar to S3 except that yearly variability of the drift survival matrix was ignored in the estimation step and approximated by a constant average.

Table 8. Summary of the characteristics of the scenarios in the simulation–estimation approach

Scenario	Simulation	Estimation	
	Error on larval drift survival (CV_M)	Missing values	Yearly variations of larval drift survival
S1	No, $CV=0$	No	Yes, known
S2	0.1	No	Yes, known
S3	0.1	Yes	Yes, known
S4	0.1	Yes	No, average value known

3.4.4. Computational details

All computations were performed with the R platform (www.Rproject.org). Bayesian posterior distributions were approximated via Monte Carlo Markov Chain methods through the OpenBUGS software (Thomas et al. (1992) ; Lunn et al. (2009) ; available at <http://mathstat.helsinki.fi/openbugs/>). Three MCMC-independent chains with dispersed initialization points were used. For each chain, the first 25000 iterations

were discarded. After this “burn-in” period, one out of five iterations was kept to reduce the MCMC sampling autocorrelation. Inferences were derived from a sample of 45 000 iterations (3 chains of 15 000). All the modelling results have undergone tests to assess convergence of MCMC chains.

To reduce simulation time and improve the convergence of the MCMC algorithm, the process equation was written as a stochastic process by introducing tight Normal random variations of the natural mortality M_a with a standard deviation of 0.03, in practice quite similar to a deterministic equation. Equation 20 was also rewritten to improve the convergence. Following the seminal idea of Meyer et al. (1999), the dynamic equations were written with number at age relative to the recruitment:

$$P_{a,y} = N_{a,y} / N_{1,y-a+1}.$$

3.5. Results

3.5.1. Simulations

The estimation method performed well to estimate the time series of key hidden state variables in the model. The spawning biomass (SSB, total weight of all mature individuals in the population) was used as an aggregated measure of the abundance at age, the total number of YoY juveniles over the five nurseries ($\sum N_{YoY}$) as an indicator for the recruitment. The fishing mortalities were summarized by the average F for ages 3 to 8 (F_{3-8}), the most heavily exploited age-classes. Figure 23a, drawn for one example of trajectory simulated under the baseline scenario S1, showed that the time series of these three variables are well estimated, with low bias and uncertainty.

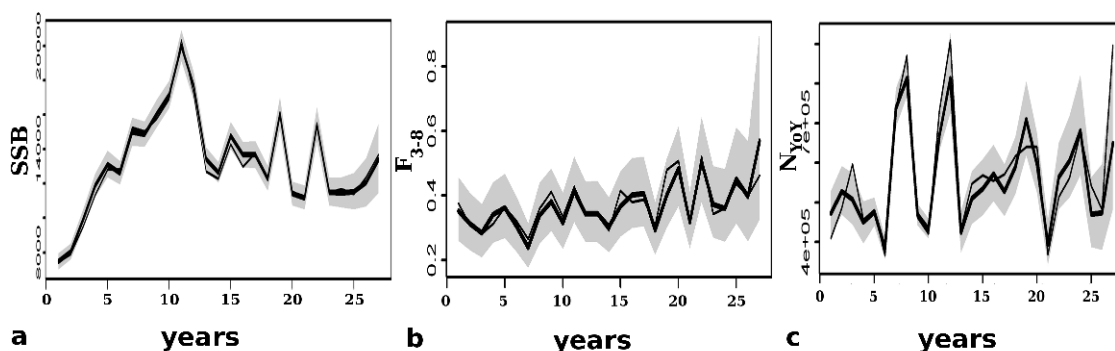


Fig. 23. *Simulations* – Results of the Bayesian estimation of the hidden state variable for a particular simulation under the baseline scenario S1. (a) SSB, total weight of mature in the population at sea. (b) F_{3-8} (c) $\sum N_{YoY}$. Bold lines: posterior means of estimated values. Shaded area: the 90% Bayesian credibility intervals of estimates. Fine lines: simulated values.

This result could be generalized even for scenarios with misspecification of the drift survival matrix and missing data (Table 5). The method estimated the three summary variables with only low bias (Fig. 24). For the 20 repetitions, the relative errors (MRE) were near 0 for SSB, $\sum N_{YoY}$ and F_{3-8} and exhibited a low variability. These key quantities were estimated with low uncertainty, the mean coefficient of variations (MCV) averaged over all repetitions and scenarios is 3.6% for the SSB, 8.0 % for $\sum N_{YoY}$ and 7.4% for F_{3-8} respectively.

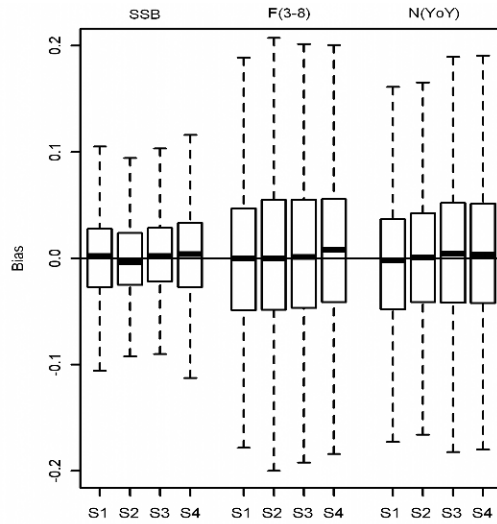


Fig. 24. *Simulations* – Relative errors (RE) measuring the relative bias of estimations for the three key indicators. Boxplots represent the variability between the 20 repetitions for each scenario. The bold horizontal line in each box represent the MRE (mean across the 20 repetitions).

We also checked for the ability of the model to correctly estimate the parameters of the density-dependent mortality process in each nursery. We focus on the estimates of the carrying capacity parameters K_i , which are fundamental features for the spatialized recruitment process. The posterior K_i 's distributions were generally well shaped and centred on the true value (Fig. 25). In the baseline scenario, MRE denoted that estimates of the K_i 's were positively biased for four of the five nurseries, but not for the site 2 (stand for “Rye Bay”), which correspond to the highest simulated value of K . The estimation method enabled to distinguish between the different carrying capacities of the nurseries. Indeed, the values of the MRE were lower than the smallest difference between K_i 's values.

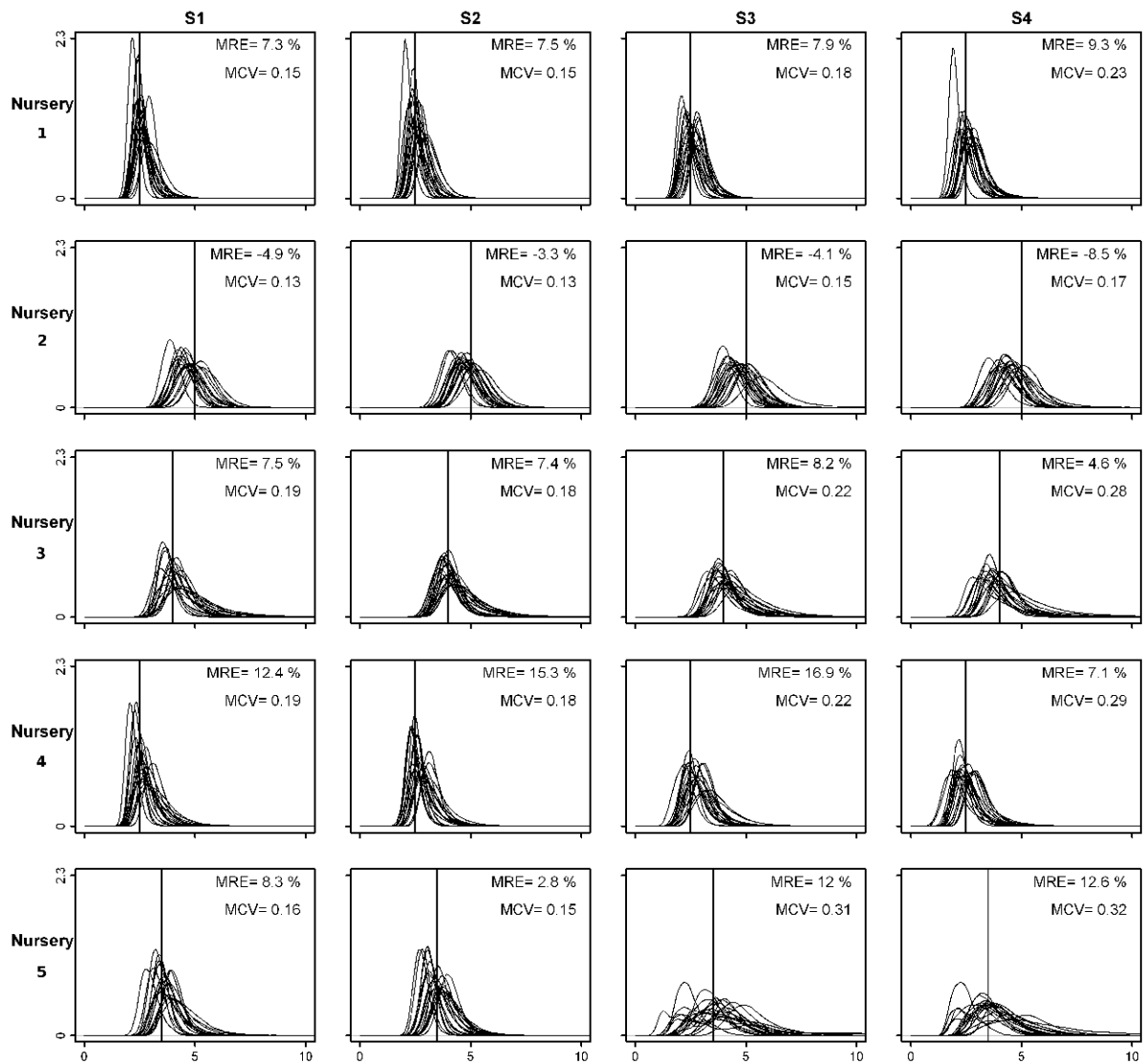


Fig. 25. *Simulations* - Profile of the marginal *posterior* distributions of parameter K for each nursery grounds in the 5 scenarios. For each scenario, 20 *posterior* distributions corresponding to the 20 simulation trials are plotted. The vertical line represents the true values. MRE are the mean relative errors, *i.e.* relative bias. MCV are the mean coefficient of variation, *i.e.* the relative precision of *posterior* distributions.

Comparison between the 4 scenarios revealed that the performance of the estimation method (with regards to the K_i 's) decreased slightly when misspecification of the drift survival matrix or missing data were introduced (Fig. 25). Introducing a slight misspecification in drift survival matrix did not really impact the estimation performance. The estimation performance of S1 and S2 were quite similar, as revealed by the MRE (6.1% and 5.9% respectively) and the MCV (0.16 and 0.15 respectively). The largest lost in the estimation performance arose when introducing missing data in the juvenile abundance indices (scenarios S3 and S4). The MRE and the MCV were larger than under scenarios without missing data. The weakening in estimation performance was particularly important for nursery 5 (stand for "Veys") for which the

greatest proportion of missing data was introduced. Interestingly, ignoring the between-years variability of the drift and survival matrix (S4) did not drastically impact the estimation performance; the MRE did not increase between S3 and S4, only the MCV slightly increased for all nurseries.

To sum it up, the simulation-estimation approach revealed that the Bayesian estimation method performs quite well. Even in the presence of a strong misspecification of the drift survival probability (*e.g.* ignoring the between years variability of the drift survival matrix) and with many missing data (scenarios S4 and S5, which are quite similar to the data poor condition in the eastern Channel data set), the method not only provided accurate estimates of the population dynamics, but also identified differences between the density-dependent mortality parameters of nurseries.

3.5.2. Application to the sole population in the Eastern Channel

Model comparison through the DIC criteria highlighted that the model including site-specific density-dependent parameters α and β clearly outperformed the more parsimonious models. The model configuration R3 had lower DIC values whatever the scenario for larval drift and survival (Table 9). Posterior model checking under the model configuration R3 revealed high consistency between the fitted model and the data. For instance, the p-value calculated from χ^2 -discrepancies under configuration D1-R3 were estimated at 0.47 for catches and 0.51 for both adult abundance indices and juveniles abundance indices. Hence, only results obtained under the model configuration R3 are detailed in the followings.

Table 9. *Application to the Eastern Channel data* – Deviance Information Criterion obtained for the 6 combinations of larval drift survival matrix (D1, D2) and recruitment (R1, R2, R3)

	R1	R2	R3
D1	9700	9696	9690
D2	9715	9728	9674

Figure 26 revealed that the main features of the population dynamics captured by the model were consistent with estimates from the ICES working group (ICES, 2009). However, our model estimated a quite higher SSB (+9%), balanced by a lower fishing effort (-6%). $\sum N_{yoy}$ were also over-estimated with comparison to stock assessment (+16%), but this difference seemed to largely arise from the last year (Fig. 26). The uncertainties around estimates were low (Fig. 26). As expected in sequential population analysis, the uncertainties increased in the last years of the time series as numbers-at-age are estimated from shorter time series. For D1-R3, MCV of SSB, F_{3-8} and N_{yoy} were

5.8%, 8.6% and 12.5% respectively when averaged over the entire time series, and 21.5%, 20.4% and 48.5% respectively for the last year.

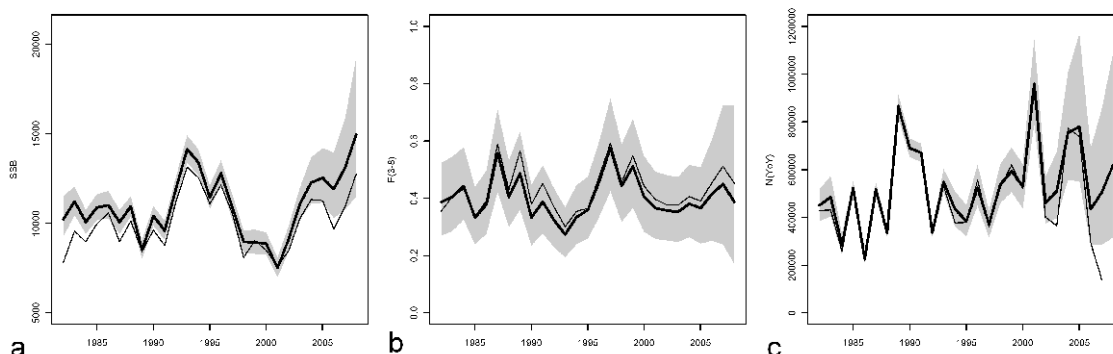


Fig. 26. *Application to the Eastern Channel data* - Results of the Bayesian estimation of the hidden state variable under scenario D1-R3. (a) SSB (b) F_{3-8} (c) $\sum N_{YOY}$. Bold lines: posterior means of estimated values. Shaded area: 90% Bayesian credibility intervals of estimates. Fine lines: estimations of the stock assessment working group (ICES, 2009). Estimates of the working group for $\sum N_{YOY}$ were back-calculated from estimates of numbers-at-age-2 accounting for the same values of natural mortality for juveniles than the one used in our model.

Interestingly, the model allowed to contrast the estimates of the productivity between the 5 different nurseries (Fig. 27). The mean scenario (D1-R3; Fig. 27c) showed that nursery “Rye Bay” has the best estimated productivity ($K = 5.1$), “Bay of Veys” was also highly productive, but with a higher uncertainty related to a few amount of data (Table 5). By contrast, “Seine” ($K = 2.6$) and “U.K. West” had the worst productivities. Fig. 27ab showed that this contrast was mainly due to difference in parameters β_i 's, the between-site difference in the α 's being weaker. Differences in the β_i 's suggested a higher density-dependent mortality for “Seine” and “U.K. West”, posterior medians being almost twice higher than in “Veys” or “Rye Bay” (Fig. 27b).

These mortality parameters were sensitive to the larval drift survival. The alternative scenario D2 is characterized by a higher larval supply for the “Seine” and “Somme” (and also for “Veys” in a lesser extent) by comparison with D1 (Table 5). As a consequence, the carrying capacity parameters K were estimated at a lower level for the “Seine” and “Somme” nurseries (and in a lesser extend for “Veys”).

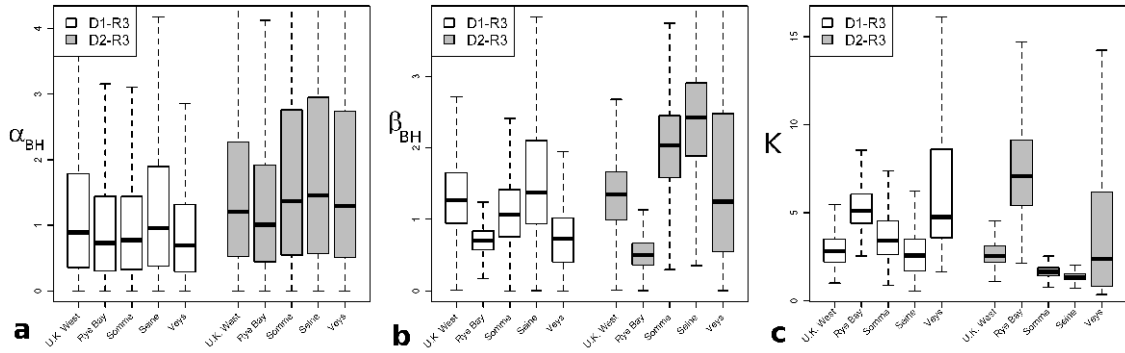


Fig. 27. *Application to the Eastern Channel data* – Posterior distribution of key parameters for the density-dependent mortality process of settled larvae in each nursery ground. (a) α_{BH} , density-independent mortality rate (year^{-1}), (b) β_{BH} , density-dependent mortality rate (year^{-1}), (c) K , resulting carrying capacity (per m^2 of standardized surface). 2 scenarios, D_1 and D_2 , corresponding to 2 different larval survival probabilities (Table 5), are considered.

The relative contribution of each nursery to the total recruitment of YoY juveniles varied between years (Fig. 28a), but variability was limited, except for years 2001 and 2005 for which the model estimated a much higher contribution of the “U.K. West” nursery to the recruitment. In accordance with the estimates of the carrying capacity parameters, Fig. 28b showed that “Rye Bay” was the most productive (22.2% of the total amount of YoY for a standardized nursery surface representing only 10.9% of the Eastern Channel nurseries), the least productive being the “Seine” (14.3% for a standard surface of 21.4%).

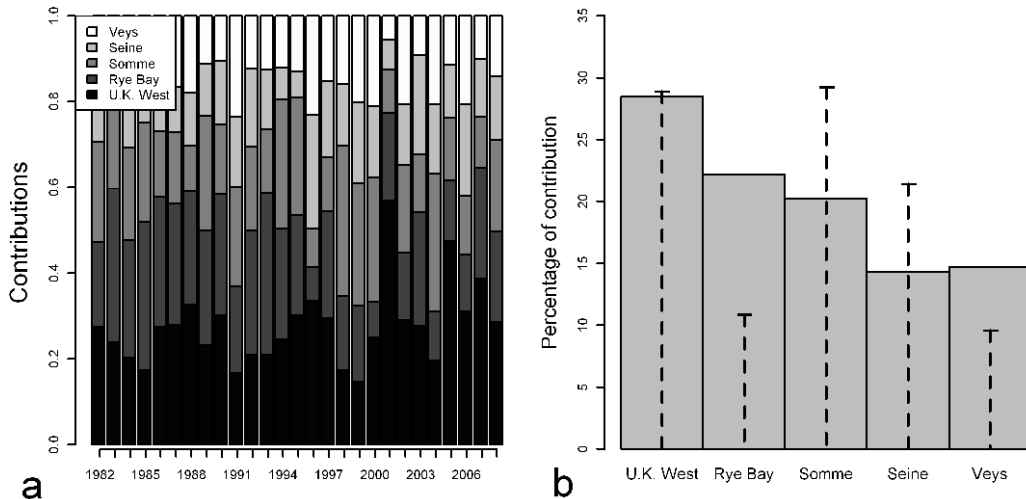


Fig. 28. *Application to the Eastern Channel data* – (a) Between-year variability of the contribution of each nursery ground to the total recruitment of YoY in the Eastern Channel, obtained under the scenario $D1-R3$ (b) Average contribution of each nursery to the total population of YoY. Dotted lines indicate the proportion of the surface of each nursery ground.

3.6. Discussion

3.6.1. Strength of the approach

The present approach offered a substantial contribution to the modelling of nursery-dependent fish population dynamics. Larval drifting models were revealed as valuable tools to explore the influence of hydrodynamics on the dispersion, migration duration and survival of larvae (Ramzi *et al.*, 2001ab; Miller, 2007; Bonhommeau *et al.*, 2009; Savina *et al.*, 2009; Huret *et al.*, 2010; Rochette *et al.*, *sub.*). Habitat suitability models showed their utility to evaluate production of nursery grounds defined by both their extent and the estimation of juveniles densities (Riou *et al.*, 2001; Le Pape *et al.*, 2003ab; Fodrie and Mendoza, 2006; Rochette *et al.*, 2010). The Bayesian state-space modelling framework has already proved successful for embedding population dynamics within a statistical inferences framework (Buckland *et al.*, 2004, 2007; Rivot *et al.*, 2004; Thomas *et al.*, 2005; Newman *et al.*, 2009) and has been widely applied in the field of fisheries (Meyer and Millar, 1999; Lewy and Nielsen, 2003; Fernandez *et al.*, 2010; Simmonds *et al.*, 2010). However, to our best knowledge, our model is the first one that merged a larval drifting model with a spatially-explicit age-structured population dynamics model within an integrated Bayesian framework.

The framework allows to combine processes of different nature and various sources of observations. The individual-based model for the larval drift survival (Rochette *et al.*, *sub.*) incorporated some knowledge and hypotheses about the biology and ecology of eggs and larvae and the way they interact with hydro-climatic features. It was used to provide yearly estimates of the dispersion of larvae, from spawning grounds to coastal nurseries, together with estimates of mortality rates, from eggs to metamorphosis. Combined with yearly estimates of the spawning stock biomass, the model allowed for quantitative estimates of the number of settled larvae in each nursery ground. The combination of the spatial juvenile abundance indices with the surface area and suitability of nurseries, evaluated by the habitat suitability model (Rochette *et al.*, 2010), provided some information about the contribution of each nursery ground to the total amount of YoY. The statistical catch-at-age model developed for the population estimated the numbers-at-age from Young-of-the-Year (YoY) to adults. When combined together, all the components provided estimates of hidden variables or parameters of important biological significance during the life cycle along with a fair appraisal of the uncertainty that comes in the form of Bayesian *posterior* densities.

The simulation approach provided an assessment of the estimation performance of the model. The scenarios were especially designed to test for its ability to provide reliable estimates even when only coarse data are available. We assessed the performance of the estimation method : (*i*) when a great proportion of missing data

occurs in the abundance indices of YoY in nurseries; (ii) when only a coarse representation of the larval drift survival probability is provided by the drifting model. These scenarios were designed to mimic a situation similar to the one encountered in the case study but, which is rather the rule than the exception in the fisheries sciences. Interestingly, the methodology provides reliable estimates of key indicators such as the SSB or F_{3-8} , that were not biased, with low uncertainty. The model also demonstrated its capacity to evaluate the total amount of YoY ($\sum N_{YoY}$).

If the model remained relatively unsuccessful to capture the between-year variability of the eggs-to-juveniles mortality, it provided estimates of the parameters that shape the average density-dependent mortality between settled larvae (in June) and YoY (in September) in each nursery ground. The between-sites variability of the mortality was modelled within an exchangeable hierarchical structure transferring informations from sites with informative data to these where they were less informative (Rivot and Prévost, 2002; McAllister *et al.*, 2004; Robert *et al.*, 2010). The model provided sensible inferences even in the context of frequent missing data in the abundance indices of YoY.

Results contributed to a better understanding of the productivity of each nursery ground and their functional role with regards to the population dynamics; it allowed to estimate their specific contribution to the recruitment and the population renewal. This is a prerequisite for assessing how human-induced disturbances on these essential fish habitats impact the population dynamics and for sound assessment of spatialized management measures (Fodrie *et al.*, 2009; Planque *et al.*, 2010).

3.6.2. Application to the sole population of the Eastern Channel

The methodology was applied to the sole population in the Eastern Channel from 1982 to 2008. Unfortunately, the larval drift survival model was not available for the entire time period. The population dynamics model was hence run with a constant larval drift survival matrix over the entire time series.

The model is a significant contribution to integrated life cycle modelling of common sole in the Eastern Channel. It provided posterior Bayesian distributions of SSB, F_{3-8} and N_{YoY} , similar to the estimations of the ICES stock assessment working group (ICES, 2009). Slight differences in modelling hypotheses could be responsible for the slight differences in the estimation. Mortality of YoY and age 1 juveniles were higher than the 0.1 used by the ICES working group. For age-1, we used $M_1=2.6\cdot\text{years}^{-1}$ based on Dorel *et al.* (1989), which is more likely to reflect the high mortality rates observed for juveniles (Levin and Stunz, 2005) and conducted to different estimation of recruitment in the population model. This option could explain that estimates of the SSB slightly changed from those in ICES (2009).

The model construction allowed for exploring the consequences of the hydrodynamics on mortality and dispersion of larvae and the relative influence of SSB and hydrodynamics on the recruitment success. For common soles in the Eastern Channel, Rochette *et al.* (*sub.*) pointed out that the amount of successful metamorphosing larvae was more sensitive to the between-years variability of the hydrodynamics than to SSB fluctuations. Unfortunately, the lack of a complete larval drift survival time series conducted to work with a constant larval drift survival matrix, the between-year variability of the amount of settled larvae being thus underestimated in the present study.

Combining the larval drift survival model and the habitat suitability model for nursery grounds within the Bayesian spatialized age-structured model provided insights to the density-dependent mortality between settled larvae and juveniles in each nursery ground. We found a between-sites variability of both the density-dependent and density-independent parameters as the best hypothesis to explain the data, but differences between nurseries were mainly due to the density-dependent mortality parameter. The estimates of density-dependent mortality rates were sensitive to the availability of YoY abundance indices, but also to the scenario for the larval drift survival. Scenario D1 represented the average larval supply for the 1991-2004 period simulated by the hydrodynamical model, whereas D2 represented particular years, for which the southern coasts received much more larvae. In particular, estimation of productivity in the “Seine” nursery was different between both scenarios but was even so the lowest of the Eastern Channel. This additional approach synthesized influence of larval drift and nursery habitat confirm previous results on the low capacity of nursery habitat in this highly anthropized estuary (Riou *et al.*, 2001; Gilliers *et al.*, 2006; Rochette *et al.*, 2010). This low contribution may be related to the effects of human disturbances, as the Seine estuary faces a high level of habitat degradation (Rochette *et al.*, 2010) and contamination (Courrat *et al.*, 2009) altering its capacity to host sole juveniles.

The estimated contribution of each nursery ground also confirmed previous findings (Riou *et al.*, 2001; Rochette *et al.*, 2010). The low productivity of the “Seine” estuary nursery conducted to a production of 14% of the total amount of juveniles in spite of a standardized surface representing 21% of nurseries of the Eastern Channel.

3.6.3. Axes for future improvements

The population model provides a framework for structuring further research and data collection in the near future.

Results were conditioned by the quality of the outputs of the larval drifting model, which could be improved in many different ways. Obviously, extending the time series

of the larval drifting model could be well worth considering in the future. It would allow to introduce the variability of larval supply in the population model, instead of the average allocation used in the present paper. This could greatly improve the understanding of the site specific density-dependent mortality.

Assumptions were made in the juvenile mortality process that could be improved. Firstly, a Beverton & Holt density-dependent mortality between larvae and YoY juveniles was used. The relying hypothesis is that the total mortality at the end of the juvenile phase results from an instantaneous mortality rate depending on juveniles density, integrated during the juvenile phase. In an alternative hypothesis, mortality could depend upon the number of larvae at the time of metamorphosis, what would correspond to a Ricker-type relationship (Quinn and Deriso, 1999). Secondly, a density-independent mortality has been implemented between YoY and age-1 juveniles, but this could also be density-dependent (DingSor *et al.*, 2007). Although these different hypotheses could hardly be tested because of the huge amount of residual variability, discussing the nature of the density-dependent mortality processes, especially during the metamorphosis (Juanes, 2007) remains fruitful and could help structuring future research (Le Pape and Bonhommeau, *in prep.*).

The model could also be improved through refined processes for catches. For instance, a coefficient of variation was fixed at $CV=20\%$ from expertise, considering symmetric errors on catches. Fisheries models consider that declared catches rather under-estimate fishing mortality because of under-declaration or unaccounted fishing mortality due to discards (moderate for common sole). Recent modelling approaches have been proposed, accounting for discrepancies between declared catches and effective removals from the population (Hammond and Trenkel, 2005; Punt *et al.*, 2006; Fernandez *et al.*, 2010); they could be implemented to improve our model. Other hypotheses such as the yearly variability of fishing selectivity (Dickey-Collas *et al.*, 2007) could also be tested.

But the most discussable modelling hypothesis that should be explored in future development concerns the connectivity between the different sub-populations associated with spawning and nursery grounds. Indeed, our model supposed a total connectivity in the sense that juveniles participated to the common SSB irrespective of the nursery ground they were issued from. However, if genetic data have shown that no sub-populations could be clearly distinguished (Exadactylos *et al.*, 2003), other approaches suggested a very low level of connectivity between the different sub-populations. The low mobility of juveniles (Coggan and Dando, 1988; Anon., 1989) and adults (Kotthaus, 1963; Anon., 1965) confirmed by mark-recapture surveys (Burt and Millner, 2008) suggest that migrations could be reduced to very low distance. Results of Rochette *et al.* (*sub.*) suggested that the 3 zones "Seine – Veys bays", "other French coasts" and

"English coasts" should only have very low rates of connectivity. Further research to explore different hypotheses contrasting different levels of connectivity for sure consist in one of the main promising future development of such model.

3.7. Acknowledgements

This project was supported by the European Interreg 4a project CHARM III and the French National Research Agency (ANR, Project SoleBeMol-Pop, ANR Vulnérabilité, Milieux et climat).

3.8. Conclusion du chapitre

Ce dernier chapitre a posé les fondations méthodologiques pour construire un modèle de cycle de vie spatialisé dans le cadre Bayésien, permettant d'intégrer les différentes sources de mortalité sur la population de soles de la Manche Est. Ce modèle est une plate-forme permettant l'intégration de différentes sources de données à tous les stades du cycle de vie, et en particulier les sorties de modèles hydrodynamiques et de modèles d'habitats, pour appréhender la répartition spatio-temporelle des jeunes stades, la contribution des différents habitats à la population et l'effet de la pêche sur les structures démographiques.

L'approche par simulation a permis de quantifier les performances du modèle et de valider la capacité de la méthode à fournir des estimations fiables même dans une configuration où l'information disponible est dégradée, comme nous le constatons dans notre cas d'étude. En particulier, les paramètres de la dynamique de la population, mais aussi les capacités d'accueil des nourriceries, peuvent être estimés, même dans la situation où de nombreuses données sont manquantes et lorsque les patrons de dérive larvaire et d'alimentation des nourriceries sont mal connus.

Ajusté sur les données du cas d'étude le modèle a ensuite permis d'estimer la biomasse féconde et la mortalité par pêche. Il donne des résultats similaires à ceux de l'évaluation du CIEM (2009). Par ailleurs, les estimations des paramètres de mortalité au niveau des nourriceries montrent que le contraste de productivité entre les nourriceries de Manche Est semble provenir de différences de mortalité densité-dépendantes. Si l'on examine plus particulièrement les résultats concernant l'estuaire de Seine, celui-ci semble connaître des épisodes d'apports larvaires limitant. En tenant compte des variations d'apports de larves, il présente toujours une capacité plus faible que toutes les autres nourriceries. Ce résultat est en accord avec les constats antérieurs sur la faible capacité de ce secteur très anthropisé (Riou *et al.*, 2001 ; Chapitre 1, Rochette *et al.*, 2010).

Le modèle constitue surtout un cadre permettant de se projeter dans de nombreuses pistes de recherche. Les résultats obtenus appellent à développer la modélisation des processus de dispersion et de mortalité pendant la phase pélagique, mais aussi des processus de mortalité densité-dépendants sur les nourriceries.

L'analyse des effets des pressions anthropiques, avec ce modèle devrait conduire à une meilleure estimation de leurs conséquences sur le renouvellement de la population. Elle devrait aussi permettre d'évaluer l'effet de mesures de gestion spatialisées, à l'échelle du cycle de vie, et constituera un outil d'aide à la décision pour la gestion durable de cette ressource exploitée.

Discussion générale

DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

Au sein du projet de recherche Solebémol-Pop, l'objectif de cette thèse était de quantifier l'impact de différentes contraintes naturelles et pressions anthropiques, dont les effets de la contamination chimique, sur la dynamique de la population de soles de Manche Est.

Pour répondre à cet objectif, une stratégie de modélisation en trois phases a été développée. Nous nous sommes d'abord intéressés à caractériser les habitats de nourriceries, puis à la dispersion et à la survie des larves pendant la phase pélagique, et enfin à l'ensemble du cycle de vie, au travers d'un modèle intégrant les acquis des premiers chapitres sur les jeunes stades et les effets de la pêche sur la population adulte.

Synthèse de la démarche, des méthodes et des questions abordées

Des études antérieures ont montré la corrélation entre le niveau de contamination et les faibles densités de juvéniles de soles dans l'estuaire de la Seine (Riou *et al.*, 2001; Gilliers *et al.*, 2006). De plus, la diminution drastique de la surface de son estuaire au cours des 150 dernières années (Delsinne, 2005) a entraîné une importante réduction de la surface de ses nourriceries (Le Pape *et al.*, 2007). Le Chapitre 1 a permis d'évaluer les effets de cette dégradation (réduction de surface et contamination) des habitats de nourricerie de soles à l'échelle de la population de la Manche Est par la construction d'un modèle d'habitat et la cartographie des nourriceries, dans une approche comparative entre la situation actuelle et l'évolution historique de l'estuaire de Seine, depuis les années 1850. Bien que ce modèle ait mis en évidence des différences de densités de juvéniles entre les nourriceries, il ne permet pas de séparer la part relative de l'effet des apports larvaires et de la mortalité post-métamorphose dans les variations de densités observées.

Le Chapitre 2 aborde la question de la vie larvaire au sein de la Manche Est en utilisant un modèle hydrodynamique couplé avec un module de suivi de particules. Ce chapitre visait à quantifier l'influence de la dispersion et de la survie larvaire pendant la phase pélagique sur les fluctuations des apports de larves sur les nourriceries. La simulation des conditions hydro-climatiques de la Manche Est sur une série continue entre 1991 et 2004 a permis d'évaluer la part relative des effets des variations de la biomasse féconde par rapport à ceux de la dérive larvaire dans les fluctuations des apports de larves sur les nourriceries. Ces apports de larves spatialisés ont ensuite pu être comparés aux indices d'abondance inter-annuels de juvéniles issus du modèle d'habitat, développé dans le Chapitre 1. Ces comparaisons révèlent que les variations d'apports larvaires entre les différentes nourriceries due à l'hydrodynamisme ne

semblent pas suffisantes pour expliquer les contrastes importants dans les densités de juvéniles quelques mois après l'établissement. La grande variabilité des processus de mortalité densité-dépendants lors de la métamorphose et dans les semaines qui suivent pourrait expliquer en grande partie la variabilité de la productivité des nourriceries.

Dans le Chapitre 3, les acquis des phases de modélisation des deux premiers chapitres ont été intégrés dans un modèle de dynamique de population permettant de prendre en compte l'effet de multiples pressions anthropiques et environnementales sur l'ensemble du cycle de vie, en particulier les effets de la qualité des habitats de nourricerie et de la pression de pêche. La spatialisation du processus de recrutement au sein des différents secteurs de nourricerie est la première originalité de ce modèle. Cette spatialisation permet de prendre explicitement en compte les particularités des différentes nourriceries, et notamment le gradient de mortalité en lien avec les pressions anthropiques.

La progression scientifique au travers de ces différentes phases de modélisation et l'articulation des acquis dans un modèle de dynamique de population ont apporté des résultats qualitatifs et quantitatifs sur les sources de variabilité démographique au cours du cycle de vie de la sole. Ces travaux ont notamment permis de proposer des mécanismes quantitatifs permettant d'expliquer une part de la variabilité du processus de recrutement en intégrant les pressions à la fois environnementales et anthropiques. Ces modèles successifs ont contribué à qualifier les processus qui déterminent la survie très faible de l'œuf à l'adulte, en hiérarchisant les effets de différentes sources de mortalité et leur variabilité. La démarche a aussi permis de mettre en lumière les carences de connaissance sur certains processus qui limitent encore, à ce jour, la capacité prédictive des modèles. Ils invitent à de nouveaux développements afin de mieux appréhender les déterminants du cycle de vie des populations marines exploitées et de quantifier l'effet des pressions anthropiques sur leur renouvellement.

Dans la suite de la discussion, nous revenons sur les acquis de cette thèse pour chaque phase clé du cycle de vie et traçons les perspectives qui nous semblent essentielles pour les développements futurs.

Jeunes stades : les phases critiques

Chez les poissons marins, la survie des individus est généralement très faible entre la ponte et le recrutement (Houde, 2008 ; Le Pape et Bonhommeau, *in prep.*). La variabilité des processus régissant cette phase clé du cycle de vie détermine les fluctuations du recrutement et donc le niveau de la population (May, 1974 ; Chambers et Trippel, 1997 ; Levin et Stunz, 2005).

Pour la sole commune de Manche Est, on estime à environ 4.5×10^{12} le nombre d'œufs pondus chaque année. Le modèle de population développé dans cette thèse évalue la survie jusqu'à la maturité à une moyenne de seulement 4 individus pour 10^6 œufs pondus (Fig. 29). Les poissons sont considérés comme matures à partir de l'âge de 3 ans (ICES, 2009). Ces quelques chiffres permettent de mesurer l'importance des jeunes stades dans la dynamique de la population (Levin et Stunz, 2005).

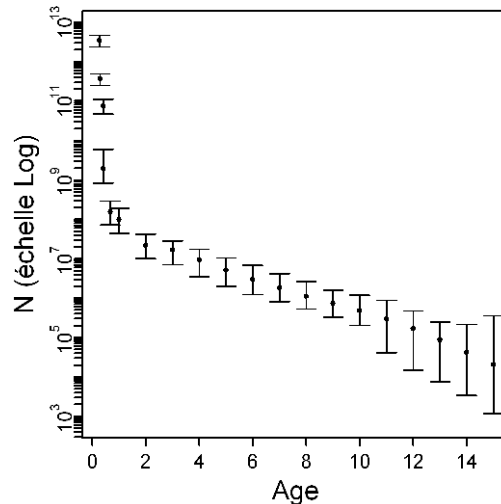


Fig. 29. Évolution des effectifs dans les cohortes entre la ponte et l'âge 15 pour la population de soles de Manche Est. Les barres représentent la variabilité inter-annuelle.

De l'œuf à la métamorphose : 600 survivants pour un million d'œufs pondus. Une mortalité naturelle très importante pendant la dérive

Acquis

Les niveaux de survie estimés pour les jeunes stades de la sole de Manche Est sont du même ordre de grandeur que pour d'autres espèces marines (Le Pape et Bonhommeau, *in prep.*). Les sorties du modèle hydrodynamique ont permis d'estimer que pour 10^6 œufs pondus, 110000 éclosent, 18000 larves atteignent la taille de la métamorphose mais la dispersion fait que seulement 600 d'entre elles atteignent une nourricerie de la Manche Est et peuvent s'y établir. Les taux de survie sont toutefois très variable d'une année à l'autre sous l'influence de l'hydrodynamisme.

La sensibilité des résultats de la simulation des apports larvaires aux paramètres fixés et notamment aux taux de mortalité instantanée a été évaluée. Cette sensibilité reste inférieure à la variabilité inter-annuelle engendrée par les fluctuations de l'hydrodynamisme de la zone étudiée. En effet, la sensibilité à la valeur de M_{larves} (entre 0.03 jour^{-1} et 0.05 jour^{-1}) se répercute par des variations de 1 à 2, alors que

l'hydrodynamisme génère des fluctuations d'un facteur 1 à 4 dans la survie larvaire. Par ailleurs, la valeur de mortalité agit plutôt comme un facteur d'échelle qui ne change pas les conclusions sur les contributions relatives des différentes nourriceries. En effet, la valeur de M_{larves} n'influe que très peu sur la répartition relative des apports au sein des nourriceries, les proportions relatives entre nourriceries variant de moins de 9% selon la valeur de M_{larves} . La valeur moyenne $M_{\text{larves}}=0.04 \text{ jour}^{-1}$ a été choisie pour construire le modèle de population. Il est intéressant de noter, à partir des estimations du modèle de population, qu'une mortalité larvaire journalière de $M_{\text{larves}}=0.05 \text{ jour}^{-1}$ au cours des 30 dernières années n'aurait pas permis de maintenir la population de la Manche Est au niveau estimé par le CIEM (2009), car cette valeur de mortalité génère de trop faibles apports larvaires sur les nourriceries, incompatibles avec les observations (nombre de juvéniles estimés > apports larvaires). De ce fait, la moyenne de la mortalité larvaire sur la période étudiée doit être inférieure à $M_{\text{larves}}=0.05 \text{ jour}^{-1}$ pour rester compatible avec les hypothèses et les observations sur l'ensemble du cycle de vie.

La variabilité inter-annuelle des apports de larves dans les différentes nourriceries est le fruit de la combinaison entre les fluctuations de la biomasse féconde et celles de l'hydrodynamisme. Toutefois, la variabilité inter-annuelle des apports de larves est largement dominée par l'hydrodynamisme, la biomasse féconde ne variant que d'un facteur 1 à 2 selon les années. Ainsi, le nombre total de larves atteignant une nourricerie est plus fortement corrélé avec la survie pendant la dérive ($R=0.98$) qu'avec la biomasse féconde ($R=0.76$). Sans que nous ayons pu l'expliquer, une corrélation ($R=0.64$) entre la biomasse féconde et la survie pendant la dérive a été mise en évidence. Cette corrélation est essentiellement influencée par deux fortes valeurs observées les mêmes années (1993 et 1996). Par ailleurs, l'asynchronie des apports de larves entre les nourriceries, mise en évidence dans le Chapitre 2, est uniquement due à la survie au cours du transport larvaire et aucunement à la biomasse féconde. En effet, la biomasse féconde intervient comme un facteur d'échelle qui régule le nombre moyen de survivants atteignant la métamorphose.

L'effet de la dérive larvaire est donc prépondérant sur la probabilité qu'un œuf a de survivre jusqu'à ce que sa larve atteigne une nourricerie pour la métamorphose, les variations hydro-climatiques sont le principal facteur influençant cette probabilité. Cette influence environnementale prépondérante peut en partie expliquer l'absence de corrélation statistique entre la biomasse féconde et le nombre de recrues, telle qu'observée par le CIEM (2009) sur la population de soles de Manche Est (Fig. 4).

Enfin, le modèle hydrodynamique a mis en évidence les très faibles échanges de larves entre les 3 complexes zones de ponte – nourriceries que sont la baie de Seine, la partie est des côtes françaises et les côtes anglaises. Par ailleurs, compte tenu des courants et des zones de ponte, la Manche Est ne semble être alimenté en larves ni par

la Manche Ouest, ni par la Mer du Nord. Il en résulte que les différentes nourriceries de chaque complexe sont essentiellement alimentées par les zones de ponte associées à ces complexes.

Perspectives de développement

À l'avenir, des améliorations du modèle hydrodynamique pourront aider à mieux appréhender les diverses sources de variation des apports larvaires. La survie à la dérive larvaire est d'abord liée à la période et aux zones de ponte. Les hypothèses formulées dans notre modèle sur la période de ponte reposent sur des observations comprenant plusieurs années et plusieurs zones d'étude (Anon., 1986, 1992; van der Land, 1991). Les zones de ponte ont été définies en fonction de la répartition des œufs et des captures d'adultes de la Manche Est (Anon., 1992; ICES, 2009; Loots *et al.*, 2009). Ces hypothèses étaient réalistes mais des analyses pourront être conduites afin d'évaluer la sensibilité des simulations de la dérive larvaire à ces hypothèses.

En revanche, l'hypothèse faite sur le taux de mortalité journalier des larves est moins facile à appuyer par des observations et sujette à discussion. L'exploration de la variabilité inter-annuelle de la mortalité larvaire pourra être approfondie, en incluant par exemple des fluctuations en fonction de la température, de la disponibilité en nourriture ou de la prédation.

Les bornes du modèle hydrodynamique devront par ailleurs être élargies de façon à mieux estimer les apports de larves en baie de Rye et éviter la sous-estimation liée à la perte de particules par le Pas-de-Calais. L'utilisation d'un modèle hydrodynamique d'emprise plus large est d'ores et déjà prévue à cette fin.

Après compilation des données hydro-climatiques nécessaires au forçage de ce modèle de circulation océanique étendu, il sera possible de simuler les apports larvaires sur une période plus longue, correspondant à celle pour laquelle les indices d'abondances de juvéniles et les captures commerciales sont disponibles. Une dernière perspective de développement méthodologique consistera à prendre en compte explicitement des incertitudes dans les sorties du modèle de dérive larvaire, dans l'objectif de quantifier leur influence dans la précision des estimations issues du modèle de population.

**De la métamorphose au recrutement : de 600 larves à 4 individus matures.
Des processus probablement influencés par les pressions anthropiques sur la
qualité de l'habitat**

Acquis

Décroissance démographique – Le modèle hydrodynamique permet d'estimer que 600 larves atteignent la métamorphose sur une nourricerie pour 10^6 œufs pondus. L'articulation avec le modèle d'habitat de nourricerie et le modèle de captures aux âges

a permis d'estimer les effectifs de juvéniles d'âge 0 en septembre. Ces estimations montrent que seuls 120 individus sur les 600 survivent au premier été (juin à septembre). La métamorphose et les semaines suivantes constituent une période critique pour les jeunes poissons (Juanes, 2007), elle pourrait être la principale source de ce faible taux de survie. Ensuite, selon les hypothèses formulées sur les mortalités entre l'âge 0 et l'âge 2 (issues d'estimations en baie de Vilaine (Dorel *et al.*, 1989)), 72 individus survivent au premier hiver, 6 à l'année suivante et, finalement, 4 atteignent la maturité, à l'aube de leur troisième année.

Analyse des processus – La démarche scientifique menée dans cette thèse a été largement guidée par la volonté de tester l'hypothèse de concentration pour les espèces nourricerie-dépendantes (Iles et Beverton, 2000), hypothèse selon laquelle les apports de larves supérieurs aux seuils de saturation de la capacité d'accueil sont tamponnés par la taille et la qualité des nourriceries (Rooper *et al.*, 2004 ; Johnson, 2007 ; Juanes, 2007), atténuant ainsi les fluctuations du recrutement (van der Veer *et al.*, 2000b; Le Pape *et al.*, 2003a). L'approche envisagée a consisté à étudier le lien entre les apports de larves sur les différentes nourriceries et les estimations des densités relatives ou des effectifs absolus de juvéniles sur chaque nourricerie.

Cette démarche a toutefois dû être menée dans un contexte de données manquantes, ce qui induit certaines limites aux modèles développés. Tout d'abord, le modèle d'habitat repose sur des séries chronologiques incomplètes et la quantification des variations inter-annuelles des densités de juvéniles sur chaque nourricerie repose parfois sur peu de données. Par ailleurs, la dérive larvaire n'a pu être simulée que sur la période 1991-2004 qui était la plus longue période de simulation continue possible, cohérente avec les conditions de forçage (rivières, conditions limites, données météorologiques) qui nous étaient accessibles. Ainsi, nous avons dû composer avec un nombre réduit de couples d'observations entre les estimations d'apports larvaires et les densités de juvéniles, ce qui doit nous amener à rester prudent sur les conclusions portant sur des comparaisons inter-annuelles pour ne retenir essentiellement que les conclusions issues de l'analyse des signaux moyens.

Le modèle d'habitat pour les juvéniles développé au Chapitre 1 a confirmé la préférence des juvéniles de soles pour les zones de faible profondeur (Gibson, 1997) et les sédiments meubles (Millner et Whiting, 1990 ; Gibson et Robb, 2000). À couverture sédimentaire et bathymétrie égales, ce chapitre confirme aussi les différences de densités moyennes de juvéniles (effet secteur) entre les nourriceries de la Manche Est (Riou *et al.*, 2001). Ainsi, les baies de Solent, South Downs et l'estuaire de la Seine montrent des faibles densités de juvéniles de soles, la baie des Veys, les côtes de Somme et de Boulogne des densités moyennes, et la baie de Rye les densités les plus élevées.

Les résultats du modèle de dérive larvaire ont été comparés avec ceux du modèle d'habitat afin de déterminer l'influence des apports larvaires dans les contrastes de densité observés entre les nourriceries. Le modèle de dérive larvaire a indiqué que l'apport de larves en Baie de Rye est en moyenne supérieur aux autres secteurs de nourricerie de la Manche Est. Comme exposé dans le Chapitre 2, les limites géographiques du modèle numérique ont sûrement entraîné une sous-estimation de ces apports de larves en Baie de Rye, ce qui renforce l'idée que cette baie bénéficie d'apports larvaires significativement plus élevés que les autres nourriceries. Ainsi, l'importance des apports larvaires pourrait expliquer que la Baie de Rye héberge les densités de juvéniles les plus élevées. En revanche, les apports larvaires sur les nourriceries autre que la baie de Rye montrent peu de contraste. À l'échelle de la population de la Manche Est, il ne semble pas y avoir de corrélation entre le nombre total de larves atteignant une nourricerie et le nombre total de juvéniles. Cette absence de relation pourrait s'expliquer par le fait que les processus contrôlant les mortalités à une échelle locale, sans synchronie entre les sites, dominent les processus globaux. Cependant, en comparant les variations inter-annuelles localement, nous n'avons pas pu mettre en évidence de relation entre l'apport de larves et le nombre de juvéniles d'âge 0 sur les nourriceries. La complexité des processus, combinée aux nombreuses sources d'incertitude dans les indices d'abondance issus du modèle d'habitat ainsi qu'au faible nombre de couples de données larves-juvéniles disponibles pour cette comparaison, explique ce relatif constat d'échec dans la capacité prédictive du modèle, mais ne remet pas en cause l'intérêt de la démarche pour mieux comprendre la variabilité du recrutement.

L'articulation des résultats de la simulation de la dérive larvaire et du modèle d'habitat dans le modèle de cycle de vie a constitué une étape supplémentaire d'intégration des acquis visant notamment à quantifier les processus de mortalité des juvéniles au sein de chaque nourricerie. Pour ce faire, seule la répartition moyenne de larves entre les nourriceries sur la période 1991 - 2004 a été utilisée. Cette première approche a permis de proposer un schéma de répartition moyen des apports de larves entre les différentes nourriceries et de prendre en compte l'influence des fluctuations de la biomasse féconde sur la quantité de larves atteignant les nourriceries.

L'analyse s'est appuyée sur l'hypothèse d'une mortalité densité-dépendante conduisant à une relation de saturation de type Beverton & Holt entre les apports larvaires et le nombre de juvéniles au mois de septembre. Une approche statistique a montré que les paramètres de mortalité densité-dépendants et -indépendants devaient être considérés comme étant spécifiques à chaque site. Un des résultats clé porte sur l'estimation des capacités d'accueil pour chaque site qui ont été exprimées dans une unité standardisée par les facteurs physiques et la surface des nourriceries, de façon à

être comparables. Parmi les nourriceries, la baie de Rye héberge une densité de juvéniles nettement supérieure à la moyenne des autres nourriceries, et l'estuaire de Seine une densité parmi les plus faibles. Si ces résultats peuvent s'expliquer en partie par des apports de larves très importants en baie de Rye, et probablement limitants en estuaire de Seine, il n'en reste pas moins que les estimations des paramètres de mortalité densité-dépendante et -indépendante conduisent à des différences nettes dans les capacités d'accueil. Si l'on se penche plus particulièrement sur le cas de l'estuaire de Seine, les estimations quantitatives issues du modèle de dynamique de population montrent que cet estuaire reste l'un des secteurs ayant une capacité de production parmi les plus faibles de la Manche Est.

Gradients de capacité, facteurs naturels ou anthropiques ? – Quels sont alors les processus qui pourraient intervenir après la métamorphose pour expliquer ces différences de productivité entre les nourriceries ? Nous discutons ci-dessous des processus qui n'ont pas été abordés dans cette thèse. Cette discussion vise en particulier à tenter d'expliquer les faibles densités de juvéniles dans l'estuaire de la Seine.

Une différence de prédation sur les juvéniles est une cause peu probable pour expliquer une survie plus faible sur certains secteurs. En effet, la prédation par d'autres poissons est limitée, les nourriceries côtières et estuariennes étant d'excellents refuges pour les juvéniles grâce à leur faible profondeur (Gibson *et al.*, 2002). De plus, les juvéniles se répartissent en fonction de leur taille et de la hauteur d'eau (Manderson *et al.*, 2004): les plus grands colonisent préférentiellement les zones plus profondes et plus accessibles aux prédateurs mais leur taille réduit la pression de prédation. Quant à la prédation par les oiseaux, elle est probablement faible car les juvéniles vivent sur le fond, et la chasse ne peut se faire que sur des zones de faible profondeur et dans des eaux claires. Par ailleurs, Crowder *et al.* (1997) ont montré que grâce à des adaptations de comportement (notamment par agrégation), les juvéniles de certaines espèces pouvaient maintenir leur probabilité de survie face à la combinaison d'une prédation marine avec une prédation aérienne. Dans tous les cas, rien n'indique que des contrastes importants des niveaux de prédation entre secteurs côtiers et estuariens puissent expliquer les différences de mortalités entre nourriceries.

En revanche, la variabilité spatiale de la disponibilité en proies pourrait expliquer ces différences de mortalité. Les zones estuariennes sont beaucoup plus productives que les côtes exposées (Le Pape *et al.*, 2003ab). Le niveau de la production primaire pourrait ainsi expliquer les faibles productivités de la baie de South Downs (côte exposée, sans cours d'eau) et de la baie du Solent (cours d'eau à faible débit) par rapport aux nourriceries de la Somme et de la baie des Veys (quelques cours d'eau à débit modéré ; Hoch et Garreau (1998)). En revanche, les faibles densités de juvéniles de sole en estuaire de Seine, de l'ordre de celle du Solent, sont en contradiction avec cette

hypothèse. En effet, de par le débit de la Seine, son estuaire a une production primaire et un apport en matière organique bien plus importants que les autres secteurs de la Manche Est (Hoch et Garreau, 1998). Ainsi, si l'abondance des proies peut expliquer les différences entre certains secteurs, elle ne permet pas d'expliquer les faibles densités observées en estuaire de Seine.

Un faisceau de présomptions indique que le niveau de contamination très élevé de l'estuaire de la Seine, en rapport avec la pression anthropique importante subie par l'ensemble du bassin versant de la Seine, constitue l'hypothèse la plus probable pour expliquer la faible production de cet estuaire.

Le Chapitre 1 a mis en évidence les effets directs de la perte de surface d'habitat favorable de nourriceries dans cet estuaire. Ainsi la perte de 33% de la surface interne de l'estuaire de la Seine entre 1850 et aujourd'hui, portant essentiellement sur les faibles bathymétries et les sédiments vaseux, a conduit à une perte de 40% de sa production. Les très faibles densités de juvéniles dans cet estuaire, comparativement aux autres secteurs de nourricerie, conduisent à évaluer que cette destruction d'habitat représente seulement une perte de 4% de la production totale de juvéniles de soles en Manche Est. Cependant, cette perte d'habitat ne permet pas d'expliquer les faibles densités dans cet estuaire. La contamination chimique en Seine est beaucoup plus élevée que dans les autres secteurs de la Manche Est, ce qui en fait l'un des cours d'eau les plus contaminés d'Europe (Courrat *et al.*, 2009). Gilliers *et al.* (2006) ont montré que cette contamination était corrélée aux faibles densités observées dans l'estuaire de la Seine. Sous l'hypothèse que la contamination actuelle est à l'origine de mortalités plus importante dans cet estuaire, et que le niveau de la contamination en 1850 était semblable ou tout au moins pas inférieur à celui rencontré actuellement dans les autres secteurs moins pollués tels que la baie des Veys, nous avons estimé que la combinaison de la perte de surface d'habitat et de l'augmentation de la contamination en Seine aurait conduit à une perte de 15 à 32% du recrutement total à l'échelle de la Manche Est entre 1850 et aujourd'hui.

Pour tenter d'expliquer l'origine biologique des faibles densités de juvéniles de soles en estuaire de Seine, les expérimentations du projet SoleBémol-Pop ont exploré les effets d'une alimentation contaminée sur des juvéniles de soles d'élevage, métamorphosés depuis plusieurs semaines. Ces expérimentations n'ont pas permis de mettre en évidence de conséquences directes de la contamination sur la survie des jeunes poissons. Toutefois, sur les juvéniles contaminés, le temps nécessaire pour s'enfouir dans le sédiment ou pour trouver leur nourriture est augmenté, tout comme le temps de réaction dans le mimétisme de coloration cutanée (V. Loizeau, Ifremer, comm. pers.). Ces mécanismes pourraient les rendre plus vulnérables à la prédation. La contamination des sédiments pourrait aussi affecter les juvéniles de sole de manière indirecte en

diminuant la disponibilité en proies, mais il a été relevé précédemment que la quantité de proies n'est pas un facteur limitant en estuaire de Seine (Hoch et Garreau, 1998 ; Mouny *et al.*, 1998 ; Gilliers *et al.*, 2006). L'ensemble de ces résultats montre que les juvéniles âgés de plusieurs semaines après la métamorphose semblent peu atteints par la contamination. Il n'en reste pas moins que la contamination pourrait augmenter les taux de mortalité sur les très jeunes stades, pendant la métamorphose et les jours qui suivent. En particulier, les larves arrivant sur nourricerie et se nourrissant sur des proies contaminées pourraient être plus sensibles et avoir une survie plus faible au moment de la métamorphose, période critique nécessitant beaucoup d'énergie (Juanes, 2007). Ce phénomène est d'autant plus vraisemblable que la période passée sur les nourriceries avant la métamorphose peut être assez longue, augmentant ainsi les risques d'exposition aux contaminants. En effet, les larves sont susceptibles de rester sur une nourricerie dès qu'elles ont atteint le stade 2 de leur développement, en utilisant une migration en fonction des courants de marées pour atteindre les côtes (Grioche *et al.*, 2000 ; Gibson, 2005). Or, entre le début du stade 2 et la métamorphose, il s'écoule 30 jours en moyenne (Rochette *et al.*, *sub.*).

Perspectives

Si les présomptions sur les effets de la contamination sont importantes, les processus précisément impliqués sont encore à déterminer. Nous traçons ici quelques axes de recherche qui pourraient être développés pour progresser dans cette voie.

Les effets des perturbations anthropiques sur les jeunes stades, et notamment sur la métamorphose, devront être explorés par des analyses *in situ*, pour intégrer de nouvelles hypothèses au modèle de cycle de vie. Des expérimentations pourront aussi permettre de tester les effets d'une alimentation contaminée sur la survie des larves et sur leur capacité à métamorphoser.

Outre les analyses de processus, la perspective de pouvoir disposer des résultats de simulation du modèle hydrodynamique sur l'ensemble de la série chronologique permettra de renforcer les comparaisons inter-sites et inter-annuelles entre les apports de larves et les indices d'abondance des juvéniles.

Par ailleurs, différentes hypothèses sur les processus de mortalité affectant les jeunes stades peuvent être émises et explorées par la modélisation. Si la période de la métamorphose a un rôle majeur dans les mortalités larves-juvéniles densité-dépendantes, et probablement contamination-dépendante, il conviendrait de revenir sur l'hypothèse de modélisation de la mortalité densité-dépendante conduisant à une relation de type Beverton & Holt, telle qu'utilisée dans le modèle de population. En effet, cette relation de saturation repose sur l'hypothèse d'un taux de mortalité dépendant du nombre d'individus à chaque instant et qui est intégré sur toute la durée entre la métamorphose

en juin et les juvéniles en septembre. Or, selon l'importance de la mortalité à la métamorphose, la période pourrait être divisée en 2 phases : d'abord une mortalité densité-dépendante importante, sur une période très courte, au moment de la métamorphose, puis une mortalité densité-dépendante plus modérée entre la métamorphose et les juvéniles de septembre. Cette articulation en 2 phases resterait cependant difficile à modéliser compte-tenu de l'ensemble des sources d'incertitudes dans les sorties du modèle de dérive larvaire et dans les indices d'abondance de juvéniles. En revanche, si la mortalité à la métamorphose est prépondérante, il serait possible, en première approche, de négliger la phase suivante et de considérer que la mortalité ne dépend que de la densité de larves arrivant sur nourricerie, ce qui correspondrait alors à une relation de type « Ricker » entre l'apport de larves et le nombre de juvéniles (Quinn et Deriso, 1999). Une approche statistique de comparaison de modèle pourrait permettre de tester ces hypothèses alternatives.

Un autre point notable, peu abordé dans la thèse, concerne la mortalité densité-dépendante entre l'âge 0 et l'âge 1. La Figure 30 compare les densités moyennes des individus d'âge 0 avec celles des individus d'âge 1. Certaines relations suggèrent l'existence de possibles effets de densité-dépendance entre les deux âges. En estuaire de Seine et peut-être en baie de Rye, la relation suggère que le nombre de juvéniles d'âge 1 est corrélé positivement au nombre d'âge 0. Cette relation étant bien visible pour la Seine, on peut supposer que le recrutement sur ce secteur n'est limité que par le nombre de survivants d'âge 0, déterminé par des mortalités préalables, probablement liées à la contamination. Ces hypothèses concernant les processus de mortalité entre les classes d'âge 0 et 1 pourraient être explorées plus en détail pour ajouter à la compréhension de la variabilité du recrutement.

Les jeunes stades subissent donc d'importantes mortalités dont les variations spatio-temporelles contrôlent le fonctionnement de la population. Si l'apport de larves peut expliquer les fortes densités de juvéniles de soles de la Baie de Rye, les faibles densités observées dans l'estuaire de Seine semblent liées à son niveau de contamination élevé. Cette contamination pourrait agir sur la survie lors de la métamorphose et de la période qui suit, et potentiellement sur la capacité d'échappement des juvéniles aux prédateurs. De ce fait, les premières semaines de la vie benthique apparaissent comme un stade critique qui nécessite une attention particulière et qui devrait notamment s'inscrire de façon plus détaillée dans la modélisation du cycle de vie de la sole.

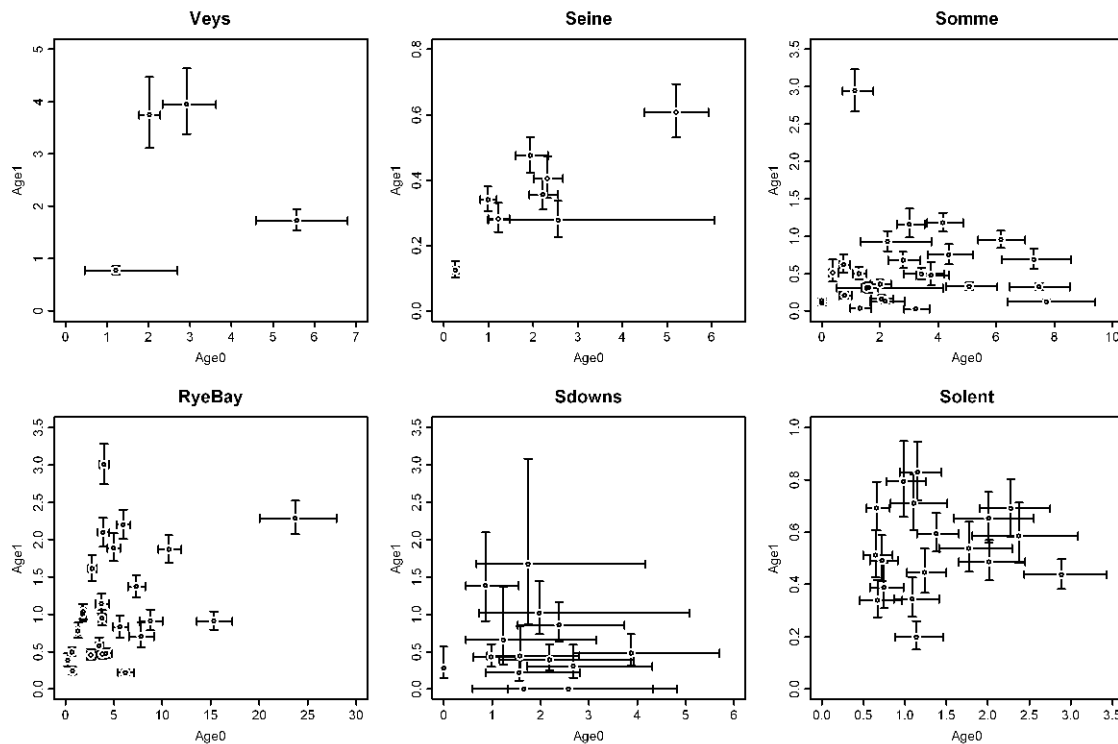


Fig. 30. Comparaisons des densités moyennes de juvéniles de soles d'âge 1 en fonction de celles des âges 0 de l'année précédente. Les barres correspondent à l'intervalle de confiance à 95% autour de l'estimation des indices d'abondance issus du modèle d'habitat.

Intégration dans le cycle de vie et prise en compte de la mortalité par pêche sur les adultes

Acquis

Les effets de la pêche s'ajoutent aux autres contraintes sur les jeunes stades, et notamment aux pressions anthropiques sur les habitats de nurserie. Le modèle de cycle de vie permet d'intégrer, à l'échelle de la population, les effets conjoints des fluctuations des apports de larves, de la quantité et de la qualité des habitats de nurserie, et de la pêche sur les classes d'âges supérieures à partir de 2 ans.

L'articulation de l'ensemble des acquis et des données dans le modèle de cycle de vie donne notamment accès aux estimations des effectifs dans les différentes classes d'âge, de la ponte à 15 ans et à l'estimation de la biomasse féconde. Ces estimations se sont révélées très proches de celles issues des travaux du groupe de travail du CIEM (2009), résultat peu surprenant car elles reposent essentiellement sur les mêmes données de captures et d'indices d'abondance par classe d'âge à partir de l'âge 2. Le modèle de population a permis d'estimer la mortalité par pêche à $F=0.4$ en moyenne, avec des variations entre 0.3 et 0.6. Sous l'hypothèse d'une mortalité naturelle de la phase exploitée fixée autour de 0.1, la pêche a donc un impact important sur les populations

adultes. En revanche, par comparaison avec les mortalités des pré-recrues, ces valeurs sont relativement faibles. En effet, le taux de survie moyen entre l'œuf et la maturité est de 4 pour 10⁶. À titre de comparaison, la survie moyenne d'un individu adulte sur une période équivalente de 3 ans est de 20% en prenant en compte la mortalité naturelle et par pêche, soit une survie 50 000 fois plus importante (Fig. 29).

L'articulation des différents sous-modèles et de l'ensemble des données dans le modèle de population soulève la question de la structuration spatiale entre différentes sous-populations à l'échelle de la Manche Est. Le modèle de population a été construit sous l'hypothèse très forte de l'existence d'une seule population homogène. Certes la zone de ponte est spatialisée, mais le modèle de dérive larvaire montre que la zone où sont effectivement pondus les œufs influe très fortement sur la destination des larves pendant la dérive. Cependant, dans le modèle développé dans cette thèse, la population d'adultes matures participant à la reproduction a été considérée comme homogène, sans référence à leur nourricerie d'origine. Cette hypothèse a une influence très forte sur les résultats et est évidemment très discutable. En effet, différentes études ont montré que les soles juvéniles (Coggan et Dando, 1988; Anon., 1989) et adultes (Kotthaus, 1963; Anon., 1965) s'éloignaient très peu de leur nourricerie d'origine. Ces déplacements très réduits combinés avec de faibles échanges de larves peuvent conduire à des sous-populations isolées. Ainsi, le modèle hydrodynamique a mis en évidence les très faibles échanges de larves entre la baie de Seine et le reste de la Manche Est et une campagne de marquage confirmant les faibles échanges d'adultes entre cette zone et le reste de la région Manche-Mer du Nord (Burt et Millner, 2008). On peut supposer que les œufs pondus dans cette zone de ponte proviennent majoritairement d'individus qui en sont eux-mêmes issus, conduisant à l'isolement d'une sous-population. Par ailleurs, le faible niveau des échanges de larves a aussi été mis en évidence entre les côtes anglaises et les côtes françaises. La proximité de ces deux zones au nord de la Manche Est suggère toutefois d'importants échanges d'adultes (Burt et Millner, 2008), notamment lors de la ponte. L'isolement des sous-populations entretenues par le recrutement issus de ces deux zones n'est donc sans doute pas aussi marqué que celui de la sous-population entretenue par les nourriceries de la baie de Seine.

Ainsi, l'ensemble de ces éléments suggère fortement que la population de soles de Manche Est pourrait fonctionner comme un ensemble de sous-populations totalement ou partiellement isolées.

Perspectives

Le travail d'intégration des données et des acquis dans le modèle de population proposé dans le Chapitre 3 doit être considéré comme la construction des fondements

méthodologiques d'un cadre de modélisation devant permettre de nombreux développements.

La disponibilité d'une série chronologique complète de simulation de dérive larvaire et l'exploration de nouvelles hypothèses sur les processus post-métamorphose évoqués précédemment permettront de progresser dans la compréhension du recrutement en intégrant les effets des perturbations anthropiques.

Le modèle pourra aussi être valorisé afin d'évaluer les conséquences de la contamination chimique sur le devenir d'une cohorte jusqu'à la reproduction. En effet, les expérimentations du projet Solebéamol-Pop ont montré que la fécondité des individus nourris par des aliments contaminés était d'environ 30% inférieure à celle des individus non contaminés. Les effets de cette baisse de la fécondité sur la dynamique du renouvellement de la population pourront être quantifiés. Par ailleurs, la viabilité des œufs pondus est aussi affectée par la contamination (Foekema *et al.*, 2008), et l'influence de cet effet retard de la contamination pourra aussi être évaluée.

Une perspective notoire consiste certainement en l'exploration de diverses hypothèses de structuration en sous-populations et de ses conséquences en terme de dynamique de population et de gestion. Une telle modélisation nécessitera en premier lieu de considérer explicitement la structure spatiale de la population adulte, afin de tracer l'origine des œufs pondus dans les différentes zones. La possibilité d'obtenir la répartition des captures commerciales dans l'espace aidera à la mise en place de ce modèle de cycle de vie entièrement spatialisé. Des études de marquage-recapture (Burt et Millner, 2008), génétiques (Selkoe *et al.*, 2008 ; G. Maes, comm. pers.) ou faisant appel aux isotopes stables (Herzka *et al.*, 2002 ; Augley *et al.*, 2007) ou à la microchimie des otolithes (Secor et Rooker, 2005) pourraient aussi, à terme, aider à la quantification des échanges entre ces sous-populations.

La spatialisation du modèle de population permettra d'appréhender de manière nouvelle l'influence des perturbations anthropiques sur les habitats de nourricerie. En effet, dans un contexte de sous-populations isolées, la diminution de surface (*e.g.* aménagements portuaires) ou la dégradation de la qualité (*e.g.* contamination) de certaines nourriceries (notamment l'estuaire de Seine) aura un effet négatif beaucoup plus marqué (*e.g.* perte de fécondité) sur la sous-population associée que dans un contexte où la connectivité entre sous-populations est importante.

Par ailleurs, si une structuration spatiale de la population est avérée, elle pourrait remettre en question la gestion du stock à l'échelle de la Manche Est, en particulier si la dynamique des sous-populations n'est pas synchrone (Cooper et Mangel, 1999). La répartition d'un quota de pêche à l'échelle de la Manche Est pourrait dans ce cas conduire à une sur-exploitation locale. Le développement d'un modèle spatialisé pourra

aussi permettre de tester les performances de diverses stratégies de gestion, elles-mêmes spatialisées, comme la mise en place d'aires marines protégées.

S'appuyer sur le modèle pour tester des scénarios

Estimer l'importance relative des facteurs influençant la survie au cours du cycle de vie, et en particulier les pressions anthropiques, est un enjeu majeur de l'approche écosystémique des pêches. C'est une étape essentielle pour évaluer les effets de mesures de gestion spatialisées, notamment appliquées à des espèces d'intérêt commercial. Cette thèse apporte une contribution pour relever ce défi scientifique. D'une part, elle a montré l'importance des effets de diverses pressions anthropiques sur une population de poissons et, d'autre part, elle a permis de développer une démarche et un cadre de modélisation permettant de les intégrer et de les estimer conjointement.

Un des intérêts du modèle de cycle de vie est qu'il peut servir de base à la construction de scénarios pour évaluer les effets de différentes pressions sur la démographie et la capacité de renouvellement de la population, dans une double optique rétrospective et prédictive. La modélisation offre la possibilité de tester un ensemble de scénarios portant sur des évolutions de la quantité ou de la qualité des habitats disponibles (notamment les habitats de nurserie) ou de la pression de pêche, afin d'évaluer les impacts relatifs de chaque type de pression sur le fonctionnement de tout ou partie de la population de sole de la Manche Est. Chacun de ces scénarios pourra être spatialement explicite. Les conséquences de chaque scénario peuvent se calculer en terme de biomasse féconde mais aussi de captures totales, et donc d'impacts économiques et sociaux (Cordier *et al.*, *sub.*). La construction du modèle dans le cadre Bayésien permet de quantifier l'incertitude autour des résultats sous la forme de distribution de probabilité et donc d'inscrire ces scénarios dans une approche d'analyse de risque.

On pourra ainsi utiliser le modèle de population au travers de scénarios rétrospectifs et tenter par exemple d'estimer l'influence relative de la pêche et des dégradations des habitats de nurserie au cours des deux derniers siècles, notamment dans l'estuaire de Seine, en s'appuyant sur l'approche historique du Chapitre 1. Par ailleurs, le modèle de cycle de vie peut permettre de faire des projections pour les années à venir sous différents scénarios de gestion portant sur le contrôle de la mortalité par pêche, ou sur la modification des caractéristiques des habitats côtiers et estuariens (e.g. aménagements, restauration). Le modèle de cycle de vie spatialisé apporte une contribution significative par rapport au modèle utilisé actuellement dans le groupe d'évaluation du stock du CIEM qui se base sur un modèle dont le recrutement est considéré comme constant (pas de relation stock – recrutement) et qui n'autorise pas l'exploration de mesures spatialisées.

Enfin, la méthodologie développée est transposable à d'autres espèces nourricerie-dépendantes. Par exemple, les faibles densités de juvéniles dans l'estuaire de Seine ont aussi été observées pour d'autres espèces (Courrat *et al.*, 2009) qui subissent, tout comme la sole, les effets de la contamination, de la réduction de la surface d'habitat de nourricerie, de la contamination et de la pêche. La transposition possible à d'autres espèces nourricerie-dépendantes élargit la contribution de ce travail de thèse pour la gestion durable de populations de poissons, en accord avec l'approche écosystémique des pêches.

Références

RÉFÉRENCES

- Able, K.W. 1999. Measures of juvenile fish habitat quality: Examples from a national estuarine research reserve. *American fishery society symposium* 22:134-147.
- Able, K.W. 2005. A re-examination of fish estuarine dependence : Evidence for connectivity between estuarine and ocean habitats. *Estuarine,coastal and shelf science* 64:5-18.
- Able, K.W., Manderson, J.P. & Studholme, A.L. 1999. Habitat quality for shallow water fishes in an urban estuary: the effects of man-made structures on growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 187:227-235.
- Adams, S., Crumby, W., Greeley, M., Ryon, M. & Schilling, E. 1992. Relationships between physiological and fish population responses in a contaminated stream. *Environmental Toxicology and Chemistry* 11:1549-1557.
- Allen, R.L. & Baltz, D.M. 1997. Distribution and microhabitat use by flatfishes in a Louisiana estuary. *Environmental Biology of Fishes* 50:85-103.
- Amara, R. 1995. La sole, *Solea solea* (L.), du Golfe de Gascogne: métamorphose, transfert des larves vers la côte et colonisation des nourriceries (A bstract, de, la, thèse, de, doctorat, soutenue, le, 21/03/95):15-18.
- Amara, R. & Lagardère, F. 1995. Taille et âge au début de la métamorphose chez la sole (*Solea solea* (L.)) du golfe de Gascogne. *ICES Journal of Marine Science* 52:247-256.
- Amara, R., Meziane, T.G.C., Hermel, G. & Laffargue, P. 2007. Growth and condition indices in juvenile sole *Solea solea* measured to assess the quality of essential fish habitat. *Marine Ecology - Progress Series* 351:201-208.
- Amara, R., Poulard, J.C., Lagardere, F. & Desaunay, Y. 1998. Comparison between the life cycle of two Soleidae, the common sole, *Solea solea*, and the thickback sole, *Microchirus variegatus*, in the Bay of Biscay (France). *Environmental Biology of Fishes* 53:193-209.
- Anon. 1959. The final resolution of the symposium on the classification of brackish waters. Venice 8-14th April 1958. *Archivio di Oceanografia e Limnologia* 11, 243-248, .
- Anon. 1965. Report of the working group on sole. Page 126.
- Anon. 1986. Report of the ad hoc working group on the 1984 and 1985 sole (*Solea solea* L.) egg surveys.

- Anon. 1989. Report of ad hoc study group on juvenile sole tagging. Page 34. Ostende, 10-12 March 1987.
- Anon. 1992. Report of the study group on the fecundity of sole and plaice in sub-areas IV, VII, and VIII.
- Anon. 1993. Identification biogéographique des principaux stocks exploités en Manche, relations avec ceux des régions voisines RI DRV 93-028:256 p.
- Anon. 1998. Report of the Working Group on the Assessment of Demersal Stocks in the North Sea and Skagerrak. Copenhagen, Denmark.
- Augley, J., Huxham, M., Fernandes, T.F., Lyndon, A.R. & Bury, S. 2007. Carbon stable isotopes in estuarine sediments and their utility as migration markers for nursery studies in the Firth of Forth and Forth Estuary, Scotland 72:648-656.
- Avoine, J. 1981. L'estuaire de la Seine: sédiments et dynamiques sédimentaire. PhD thesis, Univ. Caen.
- Avoine, J., Lesueur, P. & Rouault, T. 1996. Evolution morphologique et couverture sédimentaire de l'estuaire de la Seine: actualisation et fluctuations. Pages 2-20.
- Ayata, S., Lazure, P. & Thiébaud, É. 2010. How does the connectivity between populations mediate range limits of marine invertebrates? A case study of larval dispersal between the Bay of Biscay and the English Channel (North-East Atlantic). *Progress In Oceanography* 57:18-36.
- Bax, N., A., W., Agüero, M., Gonzales, E. & Geeves, W. 2003. Marine invasive alien species: a threat to global diversity. *Marine Policy* 27:313-323.
- Baynes, S. 1996. The influence of egg size and incubation temperature on the condition of *Solea solea* (L.) larvae at hatching and first feeding. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 199:59-77.
- Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hostino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P. & Weinstein, M.P. 2001a. The role of nearshore ecosystems as fish and shellfish nurseries. *bioscience* 51:633-641.
- Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hostino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P. & Weinstein, M.P. 2001b. The identification, conservation and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience* 51:633-641.
- van Beek, F.A. 1988. On the growth of sole in the North Sea.

- Bergman, M.J.N., Van Der Veer, H.W., Stam, A. & Zuideman, D. 1989. Transport mechanisms of larval plaice (*Pleuronectes platessa* L.) from the coastal zone into the Wadden Sea nursery area. P.v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 191:43-49.
- Bergstad, O.A.F.A. 1997. Dispersal of tagged juvenile turbot *Scophthalmus maximus* on the Norwegian Skagerrak coast 29:211-217.
- Billen, G. & Poulin, M. 1999. L'oxygène. Un témoin du fonctionnement microbiologique. Programme Scientifique Seine-Aval, Fascicule 5:30pp.
- Blaber, S.J.M. & Blaber, T. 1980. Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish:143-162.
- Boehlert, G.W. & Mundy, B.C. 1988. Roles of behavioral factors in larval and juvenile fish recruitment to estuarine nursery areas. American Fisheries Society Symposium 3:51-67.
- Bonhommeau, S., Le Pape, O., Gascuel, D., Blanke, B., Tréguier, A., Grima, N., Vermard, Y., Castonguay, M. & Rivot, E. 2009. Estimates of the mortality and the duration of the trans-Atlantic migration of European eel *Anguilla anguilla* *leptocephali* using a particle tracking model. Journal of Fish Biology 74:1891-1914.
- Brander, K. 2005. Cod recruitment is strongly affected by climate when stock biomass is low. ICES Journal of Marine Science 62:339-343.
- Brooks, S. 2003. Bayesian computation : a statistical revolution. Philosophical Transactions of the Royal Society A 361:2681-2697.
- Brown, C., Jackson, G., Holt, S. & Holt GJ. 2005. Spatial and temporal patterns in modeled particle transport to estuarine habitat with comparisons to larval fish settlement patterns. Estuarine coastal and shelf science 64:33-46.
- Brunel, T. & Boucher, J. 2007. Long-term trends in fish recruitment in the North East Atlantic related to climate change. Fisheries Oceanography 16:336-349.
- Buckland, S., Newman, K., Fernandez, C., Thomas, L. & Harwood, J. 2007. Embedding Population Dynamics Models in Inference. Statistical science 22:44-58.
- Buckland, S., Newman, K., Thomas, L. & Koesters, N. 2004. State-space models for the dynamics of wild animal populations. Ecological Modelling 171:157-175.
- Burke, J., Peters, D. & Hanson, P. 1993. Morphological indices and otolith microstructure of Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*, as indicators of habitat quality along an estuarine pollution gradient. Environmental Biology of fishes 36:25-33.

- Burt, G. & Millner, R.S. 2008. Movements of sole in the southern North Sea and eastern English Channel from tagging studies (1955-2004). Page 44. Cefas, Lowestoft.
- Caley, M.J., Carr, M.H., Hixon, M.A., Hugues, T.P., Jones, G.P. & Menge, B.A. 1996. Recruitment and the local dynamics of open marine populations 27:477-500.
- Chainho, P., Chaves, M., Costa, J., Costa, M. & Dauer, D. 2008. Use of multimetric indices to classify estuaries with different hydromorphological characteristics and different levels of human pressure. *Marine Pollution Bulletin* 56:1128-1137.
- Chambers, R. & Trippel, E. 1997. *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*. Chapman & Hall, London.
- Champalbert, G. 1993. Activité natatoire et orientation des juvéniles de soles dans un courant. Influence de la lumière, de la salinité et du sédiment:44-47.
- Champalbert, G., Bourdillon, A., Castelbon, C., Chikhi, D., Le Direach-Boursier, L., Macquart-Moulin, C. & Patrity, G. 1989. Migratory determinism of larvae and juveniles of the sole. *Oceanis* 15:171-180.
- Champalbert, G., Macquart-Moulin, C. & Patrity, G. 1992. Experimental study of the swimming activity of larval and juvenile sole, *Solea solea* (L.). *Annales de l'institut océanographique* 68:89-105.
- Christensen, V., Guénette, S., Heymans, J.J., Walters, C.J., Watson, R., Zeller, D. & Pauly, D. 2003. Hundred-year decline of North Atlantic predatory fishes. *Fish and fisheries* 4:1-24.
- Clark, J.S., Carpenter, S., Barber, M., Collins, S., Dobson, A., Foley, J.A., Lodge, D., Pascual, M., Pielke Jr., R., Pizer, W., Pringle, C., Reid, W., Rose, K., Sala, O., Schlesinger, W., Wall, D. & Wear, D. 2001. Ecological Forecasts: An Emerging Imperative. *Science* 293:657-660.
- Clark, J. & Gelfand, A. 2006. *Hierarchical modelling for the environmental sciences : statistical methods and applications*. Oxford University Press, Oxford ;New York.
- Clark, W. & Hare, S. 2002. Effects of climate and stock size on recruitment and growth of pacific halibut. *North American Journal of Fisheries Management* 22:852-862.
- Coasta, M.J. & Cabral, H.N. 1999. Changes in the Tagus nursery function for commercial fish species: some perspectives for management. *Aquatic Ecology* 33:287-292.
- 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.

- Coggan, R.A. & Dando, P.R. 1988. Movements of juvenile Dover sole, *Solea solea* (L.), in the Tamar Estuary, South-western England 33:177-184.
- Coleman, J.M., Huh, O.K. & DeWitt, B. 2008. Wetland loss in world deltas. *Journal of Coastal Research* 1:1-14.
- Conover, D. 2007. Fisheries: Nets versus nature. *Nature* 450:179-180.
- Cooper, A. & Mangel, M. 1999. The danger of ignoring metapopulation structure for the conservation of salmonids. *Fishery Bulletin* 97:213-226.
- Cordier, M., Pérez Agundez, J., Hecq, W., O'Connor, M. & Rochette, S. Quantification of interdependencies between Economics Systems and Ecosystem Services: An Input-Output Model Applied to the Seine Estuary. *Ecological Economics*.
- Costanza, R., Darge, R., Degroot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., Oneill, R., Paruelo, J., Raskin, R., Sutton, P. & Vandenbelt, V. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260.
- 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.
- Cowan, J.H., Rose, K.A. & de Vries, D.R. 2000. Is density dependent growth in young of the year fishes a question of critical weight? *Rev. Fish Biol. and Fish.* 10:61-89.
- Cressie, N., Calder, C., Clark, J., ver Hoef, J. & Wikle, C. 2009. Accounting for uncertainty in ecological analysis: the strengths and limitations of hierarchical statistical modeling. *Ecological Applications* 19:553-570.
- Crowder, L., Squires, D. & Rice, J. 1997. Nonadditive effects of terrestrial and aquatic predators on juvenile estuarine fish. *Ecology* 78:1796-1804.
- Cunningham, C.L., Reid, D.G., McAllister, M.K., Kirkwood, G.P. & Darby, C.D. 2007. A Bayesian state-space model for mixed-stock migrations, with application to Northeast Atlantic mackerel *Scomber scombrus*. *African Journal of Marine Science* 29:347-367.
- Curtin, R. & Prellezo, R. 2010. Understanding marine ecosystem based management: A literature review. *Marine Policy* 34:821-830.
- Cury, P. & Roy, C. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian journal of fisheries and Aquatic Sciences* 46:670-680.
- Cushing, D. 1995. Population production and regulation in the sea : a fishery perspective Cambridge University press:354 p.

- Dahlgren, C.P., Kellison, G.T., Adams, A.J., Gillanders, B.M., Kendall, M.S., Layman, C.A., Ley, J.A., Nagelkerken, I. & Serafy, J.E. 2006. Marine nurseries and effective juvenile habitats: concepts and applications. *Marine Ecology-Progress Series*. 312:291-295.
- Dardignac, J. & de Verdelhan, C. 1978. Relation entre l'écart de sélection et la taille de retenue a 50 p. 100 dans la sélectivité du merlu. *ICES C.M. 1978 / B. 21*.
- Delsinne, N. 2005. Evolution pluri-annuelle du prisme sédimentaire d'embouchure de la Seine. Facteurs de contrôle naturels et d'origine anthropique. Thèse de doctorat, Univ. Caen.
- Diaz, R.J. & Rosenberg, R. 2008. Spreading deadzones and the consequences for marine ecosystems. *Science* 321:926-929.
- Dickey-Collas, M., Pastoors, M.A. & van Keeken, O.A. 2007. Precisely wrong or vaguely right: simulations of noisy discard data and trends in fishing effort being included in the stock assessment of North Sea Plaice. *ICES Journal of Marine Science* 64:1641-1649.
- DingSor, G.E., Cianelli, L., Chan, K.S., Ottersen, G. & Stenset, N.C. 2007. Density dependence and density independence during the early life stages of four marine fish stocks. *Ecology* 88(3):625-634.
- Dorazio, R. & Johnson, F. 2003. Bayesian inference and decision theory - A framework for decision making in natural resource management. *Ecological Applications* 13:556-563.
- Dorel, D., Desaunay, Y. & Marchand, J. 1989. Prise en compte des migrations saisonnières des soles juvéniles pour l'estimation d'abondance des pré-recrues sur une nourricerie (Golfe de Gascogne, France):7 p.
- Dorel, D., Koutsikopoulos, C., Desaunay, Y. & Marchand, J. 1991. Seasonal distribution of young sole (*Solea solea* (L.)) in the nursery ground of the Bay of Vilaine (Northern Bay of Biscay). *Netherlands Journal of Sea Research* 27:297-306.
- Drew, C.A. & Eggleston, D.B. 2008. Juvenile fish densities in Florida Keys mangroves correlate with landscape characteristics. *Marine Ecology Progress Series* 362:233-243.
- Drouineau, H., Mahevas, S., Bertignac, M. & Duplisea, D. 2010. A length-structured spatially explicit model for estimating hake growth and migration rates. *ICES Journal of Marine Science* 67:1697-1709.
- van Dyke, E. & Wasson, K. 2005. Historical ecology of a central california estuary: 150 years of habitat change. *Estuaries* 28:173-189.

- Eastwood, P.D., Meaden, G.J. & Grioche, A. 2001. Modelling spatial variations in spawning habitat suitability for the sole *Solea solea* using regression quantiles and GIS procedures. *Marine Ecology Progress Series* 224:251-266.
- Eby, L.A., Crowder, L.B., McClellan, C.M., Peterson, C.H. & Powers, M. 2005. Habitat degradation from intermittent hypoxia: impacts on demersal fishes. *MEPS* 291:249-262.
- Edwards, K., Hare, J., Werner, F. & Seim, H. 2007. Using 2-dimensional dispersal kernels to identify the dominant influences on larval dispersal on continental shelves. *Marine ecology Progress series* 352:77-87.
- Ellien, C., Thiebaut, E., Barnay, A., Dauvin J.-C., Gentil, F. & Salomon, J. 2000. The influence of variability in larval dispersal on the dynamics of a marine metapopulation in the eastern Channel. *Oceanologica Acta* 23:423-442.
- Elliott, M. & Dewailly, F. 1995. The structure and components of european estuarine fish assemblages. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 29:397-417.
- Elliott, M., Burdon, D., Hemingway, K.L. & Apitz, S.E. 2007. Estuarine, coastal and marine ecosystem restoration: Confusing management and science - A revision of concept. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 74:349-366.
- Exadactylos, A., Geffen, A.J., Panagiotaki, P. & Thorpe, J.P. 2003. Population structure of Dover sole *Solea solea*: RAPD and allozyme data indicate divergence in European stocks. *Marine Ecology Progress series* 246:253-264.
- FAO. 2009. State of world fisheries and aquaculture 2008. Fao, [S.1].
- Faunce, C.H. & Serafy, J.E. 2006. Mangroves as fish habitat: 50 years of field studies. *Marine Ecology-Progress Series* 318:1-18.
- Ferber, D. 2001. Keeping the stygian waters at Bay. *Science* 291:968-973.
- Fernandez, C., Cervino, S., Pérez, N. & Jardim, E. 2010. Stock assessment and projections incorporating discard estimates in some years: an application to the hake stock in ICES Divisions VIIIc and IXa. *ICES Journal of Marine Science* 67:1185-1197.
- Fodrie, F., Levin, L. & Lucas, A. 2009. Use of population fitness to evaluate the nursery function of juvenile habitats. *MEPS* 385:39-49.
- Fodrie, F.J. & Mendoza, G. 2006. Availability, usage and expected contribution of potential nursery habitats for the California halibut. *Estu. Coast Shelf Sci.* 68:149-164.

- Foekema, E.M., Deerenberg, C.M. & Murk, A.J. 2008. Prolonged ELS test with the marine flatfish sole (*Solea solea*) shows delayed toxic effects of previous exposure to PCB 126. *Aquatic Toxicology* 90:197-203.
- Fonds, M. 1975. The influence of temperature and salinity on growth of young sole *Solea solea* L. 10th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgium, Sept. 17-23 1:109-125.
- Fonds, M. 1979. Laboratory observations on the influence of temperature and salinity on development of the eggs and growth of the larvae of *Solea solea*. *Marine Ecology Progress Series* 1:91-99.
- Forward, R. & Tankersley, R. 2001. Selective tidal-stream transport of marine animals. *Oceanography and Marine Biology: Annual review* 39:305-353.
- Fox, C.J., McCloghrie, P., Young, E.F. & Nash, R.D.M. 2006a. The importance of individual behaviour for successful settlement of juvenile plaice (*Pleuronectes platessa* L.): a modelling and field study in the eastern Irish Sea. *Fisheries Oceanography* 15:301-313.
- Fox, C.J., Mccloghrie, P., Young, E.F. & Nash, R.D.M. 2006b. The importance of individual behaviour for successful settlement of juvenile plaice (*Pleuronectes platessa* L.): a modelling and field study in the eastern Irish Sea. *Fisheries Oceanography* 15:301-313.
- Franco, A., Elliott, M., Franzoi, P. & Torricelli, P. 2008. Life strategies of fishes in European estuaries: the functional guild approach.
- Galparsoro, I., Borja, A., Liria, P. & Chust, G. 2008. Predicting suitable habitat for the European lobster (*Homarus gammarus*), on the Basque continental shelf (Bay of Biscay), using Ecological-Niche Factor Analysis. *Ecological Modelling*.
- Garcia, S. & FAO. 2003. The ecosystem approach to fisheries : issues, terminology, principles, institutional foundations, implementation and outlook. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Garnaud, S. 2001. La sédimentation fine sur une plate-forme interne actuelle macrotidale: la baie de Seine sud-orientale (France). PhD thesis, Univ. Caen.
- Gelman, A., Carlin, J., Stern, H. & Rubin, D. 2004. Bayesian data analysis, 2 edition. Texts in Statistical Science, Chapman & Hall, New York.
- Gibson, R., Robb, L., Wennhage, H. & MT, B. 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.
- 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. 1997. Behaviour and the distribution of flatfishes. *Journal of Sea Research* 37:241-256.
- Gibson, R.N. & Robb, L. 2000. Sediment selection in juvenile plaice and its behavioural basis. *J. Fish. Biol.* 56:1258-1275.
- Gibson, R. 2005. Flatfishes : biology and exploitation. Blackwell Pub., Oxford UK.
- Gilliers, C., Amara, R., Bergeron, J. & Le Pape, O. 2004. Comparison of growth and condition indices of juvenile flatfish in different coastal nursery grounds. *Environmental Biology of Fishes* 71:189-198.
- Gilliers, C., Le Pape, O., Desaunay, Y., Morin, J., Guerault, D. & Amara, R. 2006. Are growth and density quantitative indicators of essential fish habitat quality ? An application to the common sole *Solea solea* nursery grounds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 69:96-106.
- Grioche, A., Harlay, X., Koubbi, P. & Fraga Lago, L. 2000. Vertical migrations of fish larvae: Eulerian and Lagrangian observations in the Eastern English Channel. *Journal of Plankton Research* 22:1813-1828.
- Grioche, A., Koubbi, P. & Harlay, X. 1999. Spatial patterns of ichthyoplankton assemblages along the Eastern English Channel French coast during spring 1995. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 49:141-152.
- Grover, J.J., Buckley, T.W. & Woodbury, D. 2002. Effects of the 1997-1998 El Niño on early-juvenile Pacific hake *Merluccius productus*: age, growth, abundance, and diet in coastal nursery habitats. *Marine Ecology - Progress Series* 240:235-247.
- Hall, S.J. 1998. The effects of fishing on marine ecosystems and community. Blackwell Science, Oxford.
- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R. & Watson, R. 2008. A global map of human impact on marine ecosystems.
- Hammond, T. & Trenkel, V. 2005. Censored catch data in fisheries stock assessment. *ICES Journal of Marine Science* 62:1118-1130.
- Harden Jones, F. 1968. Fish migration. Edward Arnold, London.
- Harwood, J. & Stokes, K. 2003. Coping with uncertainty in ecological advice: lessons from fisheries. *Trends in Ecology & Evolution* 18:617-622.
- Herzka, S., Holt, S. & Holt, G. 2002. Characterization of settlement patterns of red drum *Sciaenops ocellatus* larvae to estuarine nursery habitat: a stable isotope approach. *Marine ecology Progress series*:143-156.

- Hilborn, R. & Lierman, M. 1998. Standing on the shoulders of giants: learning from experience in fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 8:273-283.
- Hilborn, R. & Walters, C.J. 1992. Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty.
- Hill, M.F. & Caswell, H. 2001. The effects of habitat destruction in finite landscapes: a chain-binomial metapopulation model. *Oikos* 93:321-331.
- Hinrichsen, H., Kraus, G., Böttcher, U. & Köster, F. 2009. Identifying eastern Baltic cod nursery grounds using hydrodynamic modelling: knowledge for the design of Marine Protected Areas. *ICES Journal of Marine Science* 66:101-108.
- Hinrichsen, R. 2001. High variability in spawner-recruit data hampers learning. *Canadian journal of Fisheries and Aquatic sciences* 58:769-776.
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the year classes of important food fishes. *ICES Journal of Marine Science* 1:5-38.
- Hoch, T. & Garreau, P. 1998. Phytoplankton dynamics in the English Channel : a simplified three dimensional approach. *J Mar Sys* 16.
- Hoegh-Guldberg, O. 2006. Complexities of coral reef recovery. *Science* 311:42-43.
- Holbrook, S.J., Forrester, G.E. & Schmitt, R.J. 2000. Spatial patterns in abundance of a damselfish reflect availability of suitable habitat. *Oecologia* 122:109-120.
- Horwood, J. 1993. The bristol Channel Sole (*Solea solea* (L.)) : A fishery case study. *Advance in Marine biology* 29:215-367.
- Houde, E. 2008. Emerging from Hjort's shadow. *J Northw Atl Fish. Soc.* 41:53-70.
- Huret, M., Petitgas, P. & Woillez, M. 2010. Dispersal kernels and their drivers captured with a hydrodynamic model and spatial indices : a case study on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) early life stages in the Bay of Biscay. *Progress in Oceanography* 87:6-17.
- Hutchings, J. 2000. Collapse and recovery of marine fishes. *Nature* 406:882-885.
- Hutchinson, T., Williams, T. & Eales, G. 1994. Toxicity of cadmium, hexavalent chromium and copper to marine fish larvae (*Cyprinodon variegatus*) and copepods (*Tisbe battagliai*). *Marine Environmental Research* 38:275-290.
- ICES. 2009. Report of the Working Group on the Assessment of the Demersal Stocks in the North Sea and Skagerrak. ICES CM 2009.
- ICES. 2010. Report of the Working Group on the Assessment of the Demersal Stocks in the North Sea and Skagerrak. ICES CM 2010 ACOM 13.
- Iles, T.C. & Beverton, J.H. 2000. The concentration hypothesis: the statistical evidence. *ICES Journal of Marine Science* 57:216-227.

- Jenkins, G., Black, K., Wheatley, M. & Hatton, D. 1997. Temporal and spatial variability in recruitment of a temperate seagrass associated fish is largely delimited by physical processes in the pre- and post settlement phases 148:23-35.
- Johnson, D. 2007. Habitat complexity modifies post-settlement mortality and recruitment dynamics of marine fish. *Ecology* 88(7):1716-1725.
- Johnson, L.L., Landahl, J.T., Kubin, L.A., Horness, B.H., Myers, M.S., Collier, T.K. & Stein, J.E. 1998. Assessing the effects of anthropogenic stressors on Puget Sound flatfish populations. *Journal of Sea Research* 39:125-137.
- Johnson, L., Sol, S., Lomax, D., Nelson, G., Sloan, C. & Casillas, E. 1997. Fecundity and egg weight in English sole, *Pleuronectes vetulus*, from Puget Sound, Washington: influence of nutritional status and chemical contaminants. *Fishery* 95:231-249.
- Jones, R.F., Baltz, D.M. & Allen, R.L. 2002. Patterns of resource use by fishes and macroinvertebrates in Barataria Bay, Louisiana. *Marine ecology progress series* 237:271-289.
- Juanes, F. 2007. Role of habitat in mediating mortality during the post-settlement transition phase of temperate marine fishes. *Journal of Fish Biology* 70:661-677.
- Kavanagh, E. 2007. A world without mangroves ? *Science* 317:41-42.
- Korotenko, K.A. & Sentchev, A.V. 2008. Effects of particle migration on the features of their transport by tidal currents in a region of freshwater influence. *Oceanology* 48:622-633.
- Kostecki, C., Rochette, S., Girardin, R., Blanchard, M. & Le Pape, O. 2011. Reduction of flatfish habitat as a consequence of the proliferation of an invasive mollusc, the American slipper limpet *Crepidula fornicata*: a focus on the Mont Saint-Michel Bay (France). *Estuarine Coastal and Shelf Science*.
- Kotthaus, A. 1963. Tagging experiments with the North Sea sole (*Solea solea*) in 1959 and 1960. *Spec. Publ. Int. Commn. NW. Atlant. Fish.*:123-129.
- Koutsikopoulos, C., Desaunay, Y., Dorel, D. & Marchand, J. 1989. The role of coastal areas in the life history of sole (*Solea solea* L.) in the Bay of Biscay. *Scientia marina* 53:567-575.
- Koutsikopoulos, C., Fortier, L. & Gagne, J.A. 1991. Cross-shelf dispersion of dover sole (*Solea solea* (L.)) eggs and larvae in Biscay Bay and recruitment to inshore nurseries. *Journal of plankton research* 13:923-945.
- Kuipers, B.R. 1975. On the efficiency of a two meter beam trawl for juvenile plaice (*Pleuronectes platessa*) in the Wadden sea. 9:69-85.

- Laegdsgaard, P. & Johnson, C. 2001. Why do juvenile fish utilise mangrove habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 257:229-253.
- Lagardère, F., Amara, R. & Joassard, L. 1999. Vertical distribution and feeding activity of metamorphosing sole, *Solea solea*, before immigration to the Bay of Vilaine nursery (northern Bay of Biscay, France). *Environmental Biology of Fishes* 56:213-228.
- van der Land, M.A. 1991. Distribution of flatfish eggs in the 1989 egg surveys in the Southeastern North Sea, and mortality of plaice and sole eggs. *Netherlands Journal of Sea Research* 27:277-286.
- Larsonneur, C., Bouysse, P. & Auffret, J. 1982. The superficial sediments of the English Channel and its western approaches. *Sedimentology* 29.
- Laurent, A.G. 1963. The log-normal distribution and the translation method: description and estimation problems. *Journal of American Statistical association* 58:231-235.
- Lazure, P. & Dumas, F. 2008. An external-internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Advances in Water Resources* 31:233-250.
- Lee, A. & Ramster, J. 1979. Atlas of the seas around the British Isles, 20 edition.
- Lenanton, R.C. & Potter, I.C. 1987. Contribution of estuaries to commercial fisheries in temperate Western Australia and the concept of estuarine dependence. *Estuar.* 10:28-35.
- Le Pape, O., Baulier, L., Cloarec, A., Martin, J., Le Loc'h, F. & Desaunay, Y. 2007. Habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France): A quantitative description using indicators based on epibenthic fauna. *Journal of Sea Research* 57:126-136.
- Le Pape, O. & Bonhommeau, S. Density dependence and trophic limitation on coastal and estuarine nursery grounds for marine fishes.
- Le Pape, O., Chauvet, F., Desaunay, Y. & Guerault, D. 2003a. Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *Journal of Sea Research* 50:177-185.
- Le Pape, O., Chauvet, F., Mahevas, S., Lazure, P., Guerault, D. & Desaunay, Y. 2003b. Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France) and the contribution of different habitats to the adult population. *Journal of Sea Research* 50:139-149.

- Le Pape, O., Gilliers, C., Riou, P., Morin, J., Amara, R. & Desaunay, Y. 2007. Convergent signs of degradation in both the capacity and the quality of an essential fish habitat: state of the Seine estuary (France) flatfish nurseries. *Hydrobiologia* 588:225-229.
- Le Pape, O., Guerault, D. & Desaunay, Y. 2004. Effect of an invasive mollusc, American slipper limpet *Crepidula fornicata*, on habitat suitability for juvenile common sole *Solea solea* in the Bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series* 277:107-115.
- Le Pape, O., Holley, J., Guerault, D. & Desaunay, Y. 2003. Quality of coastal and estuarine fish habitats: estimations based on the size of juvenile common sole (*Solea solea* L.). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58:793-803.
- Lesueur, P. 1999. Sables chenaux et vasières, Dynamique des sédiments et évolution morphologique. 3:38.
- Levin, P.S. & Stunz, G.W. 2005. Habitat triage for exploited fishes: can we identify essential fish habitat? *Estuarine Coastal and shelf science* 64:70-78.
- Lewy, P. & Nielsen, A. 2003. Modelling stochastic fish stock dynamics using Markov Chain Monte Carlo. *ICES Journal of Marine Science* 60:743-752.
- Loots, C., Vaz, S., Planque, B. & Koubbi, P. 2009. What controls the spatial distribution of the North Sea plaice spawning population? Confronting ecological hypotheses through a model selection framework. *ICES Journal of Marine Science* 67:244-257.
- Lotze, H.K., Lenihan, H.S., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R.G., Kay, M.C., Kidwell, S.M., Kirby, M.X., Peterson, C.H. & Jackson, J.B.C. 2006. Depletion, Degradation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal Seas. *Science* 312:1806-1809.
- Loubrieu, B., Bourillet, J. & Moussat, E. 2008. Bathy-morphologie régionale du Golfe de Gascogne et de la Manche, Modèle numérique 2008.
- Ludwig, D., Hilborn, R. & Walters, C. 1993. Uncertainty, Resource Exploitation, and Conservation: Lessons from History. *Science* 260:17-36.
- Ludwig, D., Mangel, M. & Haddad, B. 2001. Ecology, conservation and public policy. *Annual review of Ecology and Systematics* 32:481-517.
- Lund, I., Steinfeldt, S., Suhr, K. & Hansen, B. 2008. A comparison of fatty acid composition and quality aspects of eggs and larvae from cultured and wild broodstock of common sole (*Solea solea* L.). *Aquaculture Nutrition* 14:544-555.
- Lunn, D., Spiegelhalter, D., Thomas, A. & Best, N. 2009. The BUGS project: Evolution, critique and future directions. *Statistics in Medicine* 28:3049-3067.

- Macerlean, A.J., O'Connor, S.G., Mihursky, J.A. & Gibson, C.I. 1973. Abundance, diversity and seasonal patterns of estuarine fish population. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 1:19-36.
- Macpherson, E. & Duarte, C. 1991. Bathymetric trends in demersal fish size: Is there a general relationship? *Marine Ecological Progress Series* 71:103-112.
- Manderson, J., Pessutti, J., Hilbert, J. & Juanes, F. 2004. Shallow water predation risk for a juvenile flatfish (winter flounder; *Pseudopleuronectes americanus*, Walbaum) in a northwest Atlantic estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 304:137-157.
- Marchand, J. 1992. Métamorphose et passage pelagos/benthos chez la sole (*Solea solea*): synthèse des données acquises dans le site atelier de la Vilaine (1986- 1990) et perspectives de recherche. *Ann. Inst. Océanogr. Paris* 68:141-150.
- Martin, T.G., Wintle, B.A., Rhodes, J.R., Kuhnert, P.M., Field, S.A., Low-Choy, S.J., Tyre, A.J. & Possingham, H.P. 2005. Zero tolerance ecology: improving ecological inference by modelling the source of zero observations. *Ecology Letters* 8:1235-1246.
- May, R. 1974. Larval Mortality in Marine Fishes and the Critical Period Concept. In : *The Early Life History of Fish. Vol. I 1974. Proceedings of an International Symposium held at the Dunstaffnage Marine Research Laboratory, Oban, Scotland, May 17-23:3-19.*
- McAllister, M.K. & Kirkwood, G.P. 1998. Bayesian stock assessment: a review and example application using the logistic model. *ICES Journal of Marine Science* 55:1031-1060.
- McAllister, M., Hill, S., Agnew, D., Kirkwood, G. & Beddington, J. 2004. A Bayesian hierarchical formulation of the De Lury stock assessment model for abundance estimation of Falkland Islands' squid (*Loligo gahi*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61:1048-1059.
- Meng, L., Gray, C., Talpin, B. & Kupcha, E. 2000. Using winter flounder growth rates to assess habitat quality in Rhode Islands coastal lagoons. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 201:287-299.
- Meyer, R. & Millar, R.B. 1999. BUGS in Bayesian stock assessments. *Canadian Journal of Fish and Aquatic Science* 56:1078-1086.
- Michel, S., Treguier, A. & Vandermeirsch, F. 2009. Temperature variability in the Bay of Biscay during the past 40 years, from an in-situ analysis and a global simulation. *Continental Shelf Research* 29:1070-1087.

- Millar, R.B. & Meyer, R. 2000. Bayesian state-space modeling of age-structured data: fitting a model is just the beginning. *Canadian Journal of Fishing and aquatic Science* 57:43-50.
- Millar, R. 2002. Reference priors for Bayesian fisheries models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59:1492-1502.
- Miller, J.M., Reed, J.P. & Pietrafesa, L.J. 1984. Patterns, mechanisms and approaches to the study of migrations of estuarine dependent fish larvae and juveniles. J.D. McCleave, G.P. Arnold, J.J. Dodson, W.H. Neill (eds), *Mechanisms of migration in fishes* Plenum Press, New York:209-225.
- Miller, T. 2007. Contribution of individual-based coupled physical-biological models to understanding recruitment in marine fish populations. *Marine Ecology progress series* 347:127-138.
- Millner, R., Whiting, C., Walker, M. & Witthames, P. 1991. Growth increment, condition and fecundity in sole (*Solea solea* (L.)) from the north sea and eastern english channel. *Netherlands Journal of Sea Research* 27:433-439.
- Millner, R.S. & Whiting, C.L. 1990. Distribution and abundance of juvenile sole and plaice in the eastern english Channel from young fish surveys. *ICES C.M. G*:38:12.
- Mouny, P., Dauvin, J.C., Bessineton, C. & Elkaim, B. 1998. Biological components from the Seine Estuary: first results. *Hydrobiologia* 373/374:333-347.
- Mumby, P.J., Hastings, A.H. & Edwards, J.E. 2007. Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature* 450:98-101.
- Muradian, R. 2001. Ecological treshholds: a survey. *Ecological economics* 38:7-24.
- Myers, R.A. & Barrowman, N.J. 1996. Is fish recruitment related to spawner abundance? *Fishery Bulletin* 94:707-724.
- Nash, R., Geffen, A., Burrows, M. & Gibson, R. 2007. Dynamics of shallow-water juvenile flatfish nursery grounds: application of the shelf-thinning rule.
- Newman, K.B., Fernández, C., Thomas, L. & Buckland, S.T. 2009. Monte Carlo Inference for State-Space Models of Wild Animal Populations. *Biometrics* 65:572-583.
- Nicolas, D., Le Loc'h, F., Desaunay, Y., Hamon, D., Blanchet, A. & Le Pape, O. 2007. Relationship 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.

- Nielsen, E., Bagge, O. & MacKenzie, B.R. 1998. Wind-induced transport of plaice (*Pleuronectes platessa*) early life- history stages in the Skagerrak-Kattegat. *Journal of Sea Research* 39:11-28.
- Olsen, E.M., Heino, M., Lilly, G.R., Morgan, M.J., Brattey, J., Ernande, B. & Dleckmann, U. 2004. Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature* 428:932-935.
- Parrett, A. 1998. Pollution impacts on North sea fish stocks. Page 122 *in* European Commission, DG XIV - Fisheries. UK, Surrey, England.
- Pauly, D., Watson, R. & Alder, J. 2005. Global trends in world fisheries: impacts on marine ecosystems and food security. *Phil. Trans. R. Soc. B* (2005) 360, 5:12 360:5-12.
- Peterson, C., Grabowski, J. & Powers, S. 2003. Estimated enhancement of fish production resulting from restoring oyster reef habitat: quantitative valuation. *Marine Ecology Progress Series* 264:249-264.
- Peterson, C.H., Summerson, H.C., Thomson, E., Lenihan, H.S., Grabowski, J., Manning, L., Micheli, F. & Johnson, G. 2000. Synthesis of linkages between benthic and fish communities as key to protecting essential fish habitat. *Bulletin of Marine Science* 66:759-774.
- Peterson, M. 2003. A conceptual view of environment-habitat-production linkages in tidal river estuaries. *Reviews in Fisheries science* 11:291-313.
- Phelan, B.A., Goldberg, R., Bejda, A.J., Pereira, J., Hagan, S., Clark, P., A.L., S., Calabrese, A. & Able, K.W. 2000. estuarine and habitat related differences in growth rates of young of the year winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) and tautog (*Tautoga onitis*) in three northeastern US estuaries. *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 247:1-28.
- Pihl, L., Baden, S., Kautsky, N., Ronnback, P., Soderqvist, T., Troell, M. & Wennhage, H. 2006. Shift in assemblage structure due to loss of seagrass *Zostera marina* habitat sin Sweden. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67:123-132.
- Pihl, L. & van der Veer, H. 1992. Importance of exposure and habitat structure for the population density of 0-group plaice, *Pleuronectes platessa* L., in coastal nursery areas. *Netherlands Journal of Sea Research* 29:145-152.
- 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. *JMS* 79:403-417.

- Punt, A., Smith, D., Tuck, G. & Methot, R. 2006. Including discard data in fisheries stock assessments: Two case studies from south-eastern Australia. *Fisheries Research* 79:239-250.
- Quinn, T. & Deriso, R.B. 1999. *Quantitative fish dynamics*. Oxford University Press, New York.
- Ramzi, A., Arino, O., Koutsikopoulos, C., Boussouar, A. & Lazure, P. 2001a. Modelling and numerical simulations of larval migration of the sole (*Solea solea* (L.)) of the Bay of Biscay. Part 1: modelling. *Oceanologica acta* 24:101-112.
- Ramzi, A., Arino, O., Koutsikopoulos, C., Boussouar, A. & Lazure, P. 2001b. Modelling and numerical simulations of larval migration of the sole (*Solea solea* (L.)) of the Bay of Biscay. Part 2: numerical simulations. *Oceanologica acta* 24:113-124.
- Reiss, H., Hoarau, G., Dickey-Collas, M. & Wolff, W. 2009. Genetic population structure of marine fish: mismatch between biological and fisheries management units. *Fish and Fisheries* 10:361-395.
- Rijnsdorp, A. & Vingerhoed. 1994. Ecological significance of geographical and seasonal differences in egg size in sole *solea solea* (L.). *Netherlands Journal of Sea Research*.
- Rijnsdorp, A.D., van Beek, F.A., Flatman, S., Millner, R.M., Riley, J.D., Giret, M. & De Clerck, R. 1992. Recruitment of sole stocks, *Solea solea* (L.), in the northeast Atlantic. *Netherlands Journal of Sea Research* 29:173-192.
- Rijnsdorp, A.D. & Stralen, M.V. 1985. Selective tidal migration of plaice larvae (*Pleuronectes platessa* L.) in the easter scheldt and the wesetrn waddensea:10pp.
- Riley, J.D., Symonds, D.J. & Woolner, L. 1981. On the factors influencing the distribution of 0-group demersal fish in coastal waters. *Rapport P.V. CIEM* 178:223-228.
- Riou, P. 1999. *Etude des nourriceries côtières et estuariennes de sole *Solea solea* et de plie *Pleuronectes platessa* en Manche Est. Importance écologique de l'estuaire de Seine*. Thèse de doctorat, .
- Riou, P., Le Pape, O. & Rogers, S. 2001. Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adult population in the Eastern Channel: application of a combined method using generalized linear models and a geographic information system. *Aquatic Living Resources* 14:125-135.
- Rivot, E., Prevost, E., Parent, E. & Bagliniere, J.L. 2004. A Bayesian state-space modelling framework for fitting a salmon stage-structured population dynamic model to multiple time series of field data. *Ecological Modelling* 179:463-485.

- Rivot, E. & Prévost, E. 2002. Hierarchical Bayesian analysis of capture–mark–recapture data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 59:1768-1784.
- Rivot, E., Prévost, E., Cuzol, A., Baglinière, J. & Parent, E. 2008. Hierarchical Bayesian modelling with habitat and time covariates for estimating riverine fish population size by successive removal method. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65:117-133.
- Robert, M., Faraj, A., McAllister, M.K. & Rivot, E. 2010. Bayesian state-space modelling of the De Lury depletion model: strengths and limitations of the method, and application to the Moroccan octopus fishery. *ICES Journal of Marine Science* 67:1272-1290.
- Rochette, S., Rivot, E., Morin, J., Riou, P. & Le Pape, O. 2010. Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: Application to *Solea solea* in the Eastern Channel (Western Europe). *Journal of Sea Research* 64:34-44. doi: Publisher's official version : <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2009.08.003> , Open Access version : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00008/11921/>.
- Rochette, S., Huret, M., Rivot, E. & Le Pape, O. 2011. Using hydrodynamic models to disentangle the relative influence of larval supply and nursery habitat capacity on flatfish recruitment. *Fisheries Oceanography*.
- Rogers, S.I. 1992. Environmental factors affecting the distribution of sole (*Solea solea*(L.)) within a nursery area. *Netherlands Journal of Sea Research* 29:153-161.
- Rooper, C., Gunderson, D. & Armstrong, D. 2004. Application of the concentration hypothesis to English sole in nursery estuaries and potential contribution to coastal fisheries. *Estuaries* 27:102-111.
- Ruiz, G.M., Hines, A.H. & Posey, M.H. 1993. Shallow water as a refuge habitat for fish and crustaceans in non- vegetated estuaries: an example from Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 99:1-16.
- Ruiz, J., González-Quirós, R., Prieto, L. & Navarro, G. 2009. A Bayesian model for anchovy (*Engraulis encrasicolus*): the combined forcing of man and environment. *Fisheries Oceanography* 18:62-76.
- Savina, M., Lacroix, G. & Ruddick, K. 2010. Modelling transport of common sole larvae in the Southern North Sea: Influence of hydrodynamics and larval vertical movements. *Journal of Marine Systems* 81:86-98.
- Scharf, F. 2000. Patterns in abundance, Growth, and Mortality of Juvenile red drum across estuaries on the Texas coast with Implications for recruitment and stock enhancement. *Transactions of the American Fisheries society* 129:1207-1222.

- Schnute, J.T. & Richards, L. 2001. Use and abuse of fishery models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 58:1-8.
- Secor, H. & Rooker, J.R. 2005. Connectivity in the life history of fishes that use estuaries. *Estuarine coastal and Shelf science* 64:1-5.
- Selkoe, K., Henzler, C. & Gaines, S. 2008. Seascape genetics and the spatial ecology of marine populations. *Fish and fisheries* 9:363-377.
- Sentchev, A. & Korotenko, K. 2007. Modelling distribution of flounder larvae in the eastern English Channel: sensitivity to physical forcing and biological behaviour. *Marine Ecology Progress Series* 347:233-245.
- Sentchev, A. & Korotenko, K. 2004. Stratification and tidal current effects on larval transport in the Eastern English Channel: Observations and 3D modeling. *Environmental Fluid Mechanics* 4:305-331.
- Sentchev, A. & Korotenko, K. 2005. Dispersion processes and transport pattern in the ROFI system of the eastern English Channel derived from a particle-tracking model. *Continental Shelf Research* 25:2294-2308.
- Shepherd, J. 1999. Extended survivors analysis: An improved method for the analysis of catch-at-age data and abundance indices. *ICES Journal of Marine Science* 56:584-591.
- Shimps, E.L., Rice, J.A. & Osborne, J.A. 2005. Hypoxia tolerance in two juvenile estuary-dependent fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 325:146-162.
- Simmonds, E.J., Portilla, E., Skagen, D., Beare, D. & Reid, D.G. 2010. Investigating agreement between different data sources using Bayesian state-space models: an application to estimating NE Atlantic mackerel catch and stock abundance. *ICES Journal of Marine Science* 67:1138-1153.
- Sogard, S.M. 1997. Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. *Bulletin of Marine Science* 60:1129-1157.
- Spiegelhalter, D.J., Best, N.G., Carlin, B.P. & van der Linde, A. 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)* 64:583-639.
- Stefanson, G. 1996. Analysis of groundfish survey abundance data: combining the GLM and delta approaches. *ICES Journal of Marine science* 53:577-588.
- Stoner, A.W., Spencer, M.L. & Ryer, C.H. 2007. Flatfish-habitat associations in Alaska nursery grounds: Use of continuous video records for multi-scale spatial analysis. *Journal of Sea Research* 57:137-150.

- Suthers, I.M. 1998. Bigger? Fatter? Or is faster growth better? Considerations on condition in larval and juvenile coral-reef fish. *Australian Journal of Ecology* 23:265-273.
- Swain, D. 2010. Life history evolution and elevated natural mortality in a population of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Evolutionary applications* 4:18-29.
- Swain, D., Jonsen, I., Simon, J.E. & Myers, R. 2009. Assessing threats to species at risk using stage-structured state-space models: mortality trends in skate populations. *Ecological Applications* 19:1347-1364.
- Thomas, A., Spie, D. & Gilks, W. 1992. BUGS: A program to perform Bayesian inference using Gibbs sampling. Bernardo, In Bernardo, J., Berger, J., Dawid, A. & Smith, A. (Eds). Pages 837-842 in Oxford University Press.
- Thomas, L., Buckland, S., Newman, K. & Harwood, J. 2005. A unified framework for modelling wildlife population dynamics. *Australian and New Zealand Journal of statistics* 47:19-34.
- Thrush, S.F., Halliday, J., Hewitt, J.E. & Lohrer, A.M. 2008. The effects of habitat loss, fragmentation, and community homogenization on resilience in estuaries. *Ecological Applications* 18:12-21.
- van der Veer, H., Bergham, R., Miller, J. & Rijnsdorp, A. 2000a. Recruitment in flatfish, with special emphasis on North atlantic species: Progress made by the Flatfish Symposia. *Ices Journal of Marine Science* 57:202-215.
- van der Veer, H.W., Geffen, A. & Witte, J. 2000b. Exceptionnaly strong year classes in plaice *Pleuronectes platessa*: are they generated during the pelagic stage only, or also in the juvenile stage ? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 199:255-262.
- Vinagre, C., Fonseca, V., Cabral, H. & Costa, M. 2006. Habitat suitability index models for juvenile soles, *Solea solea* & *S. senegalensis*, in the Tagus estuary: defining variables for species management. *Fisheries research* 82:140-149.
- Vinagre, C., Maia, A., Reis-Santos, P., Costa, M.J. & Cabral, H.N. 2009. Small-scale distribution of *Solea solea* and *Solea senegalensis* juveniles in the Tagus estuary (Portugal). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81:296-300.
- Walsh, M., Skogen, M., Reid, D.G., Svendsen, E. & McMillan, J.A. 1996. The relation ship between the location of western mackerel spawning, larval drift and recruit distributions : a modelling study.:12 p + annexes.
- Werner, F.E., Quinlan, J.A., Blanton, B.O. & Luetlich, R.A.J. 1997. The role of hydrodynamics in explaining variability in fish populations. *Journal of Sea Research* 37:195-212.

- Whitfield, A.K. & Elliot, 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.
- Wilson, J.G. & Elkaim, B. 1991. A comparison of the pollution status of twelve Irish and French estuaries:317-322.
- Worm, B., Barbier, E., Beaumont, N., Duffy, J., Folke, C., Halpern, B., Jackson, J., Lotze, H., Micheli, F., Palumbi, S., Sala, E., Selkoe, K., Stachowicz, J. & Watson, R. 2006. Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science* 314:787-790.

SUMMARY

Marine fish populations face various natural and anthropogenic pressures occurring at all stages of their life cycle. These pressures determine survival rates of individuals and populations size. Accounting for the consequences of these different pressures remains a fundamental ecological question and a requirement for sound management in the context of the Ecosystem Approach to Fisheries. The complex underlying ecological mechanisms and the difficulty to observe all life stages of populations require the use of models to address these challenges.

Through the example of the common sole (*Solea solea*) population in the eastern Channel, this Ph.D. thesis combined different modelling approaches to quantify natural and human-induced mortalities at different stages of the life cycle and to evaluate their combined consequences.

For flatfishes, the size and the quality of juvenile habitats determine the amount of recruits. The first part of this project aimed at building quantitative maps of coastal and estuarine sole nurseries in the eastern Channel by coupling a habitat suitability model to a geographical information system. The consequences of habitat destruction in the Seine estuary during the last 150 years were evaluated. This showed that the destruction of estuarine muddy grounds induced a 40% loss of nurseries capacity in this estuary. Moreover, juvenile densities estimated from the suitability model were low in this highly contaminated sector. The combination of muddy grounds loss with low densities on residual habitats in the Seine estuary had significant consequences on the total amount of juveniles provided by coastal and estuarine nurseries at the scale of the population in the Eastern Channel.

The second part focused on larval dispersal, from spawning to settlement over nurseries, thanks to a particle transport model simulating hydro-climatic conditions of the eastern Channel and including individual-based life history. This model showed that the amount of larvae reaching nursery grounds fluctuated mainly because of hydrodynamical conditions ; the fluctuations of the spawning stock biomass and the resulting amount of eggs having a lesser influence. Moreover, low juvenile densities observed in the Seine estuary may not be explained by a lower larval supply and the hypothesis of higher mortalities linked to lower habitat quality in this estuary were underlined.

Last, the previous results, as well as effects of fishing on the adult part of the population, were merged in a Bayesian state-space model. This spatially-explicit age-structured model described the whole life cycle and quantified the effects of different human pressures. It allowed to take into account different sources of uncertainty and sensitivity and to identify critical points to be explored for a better understanding of populations dynamics processes. The combination of the previous models within this life cycle model laid the foundations of a methodological framework offering interesting developments and new perspectives to disentangle the consequences of different pressures and to help decision – making for suitable spatially-structured management.

RÉSUMÉ

Les populations de poissons marins sont sous l'influence de diverses pressions naturelles et anthropiques intervenant à tous les stades du cycle de vie et déterminant les taux de survie des individus et la taille des populations. Appréhender les conséquences de ces différentes pressions est un point d'entrée essentiel de l'approche écosystémique des pêches. La complexité des processus et la difficulté d'observation de ces populations en milieu naturel à tous les stades du cycle de vie font de la modélisation une approche privilégiée pour relever ce défi.

Au travers de l'exemple de la sole commune (*Solea solea*) en Manche Est, cette thèse conjugue différentes approches de modélisation permettant de quantifier les mortalités d'origine naturelle ou anthropique à différents stades du cycle de vie et d'évaluer leurs conséquences à l'échelle de la population.

Chez les poissons plats, la taille et la qualité des habitats de juvéniles déterminent le niveau du recrutement. La cartographie quantitative de la production des nourriceries de la Manche Est par couplage entre un modèle d'habitat et un système d'information géographique a constitué la première phase de ce travail. Les conséquences de la dégradation des habitats dans l'estuaire de Seine au cours des 150 dernières années ont notamment été évaluées, montrant ainsi que la destruction de ses vasières estuariennes a entraîné une perte de 40% de sa capacité de production. Par ailleurs, la faible productivité en juvéniles de ce secteur pourrait être liée à la contamination chimique des eaux. La conjonction de la réduction de surface des vasières et des faibles densités sur les habitats résiduels de cet estuaire a des conséquences significatives à l'échelle de la Manche Est, en terme de production de juvéniles sur des nourriceries qui alimentent une population commune.

La seconde phase de cette thèse s'est intéressée à la dispersion larvaire depuis la ponte jusqu'à l'établissement sur les nourriceries grâce à un modèle de transport de particules simulant les conditions hydro-climatiques de la Manche Est et incluant l'histoire de vie individu – centrée de ces jeunes stades. Ce modèle a permis de montrer que les variations d'abondance de larves parvenant sur les nourriceries sont fortement déterminées par les conditions hydrodynamiques, leur influence étant notamment supérieure à celle des variations de la biomasse féconde et du volume de ponte. Par ailleurs, les faibles densités de juvéniles constatées en estuaire de Seine dans la première phase du travail ne peuvent s'expliquer par des apports larvaires inférieurs, ce qui met l'accent sur des mortalités plus fortes qui pourraient être liées à la qualité du milieu.

Enfin, ces acquis, ainsi que les effets de la pêche sur la partie adulte de la population, ont été inclus dans un modèle de cycle de vie Bayésien à espace d'états. Ce modèle, structuré en âge et spatialisé pour les stades juvéniles, permet la description du cycle de vie dans son intégralité et la quantification de l'effet des différentes pressions anthropiques. Il permet de quantifier les sources d'incertitudes et de sensibilité afin d'identifier les zones d'incohérence et les points à explorer pour une meilleure compréhension des processus régissant la dynamique des populations. Cette combinaison de modèles a permis de poser des fondements méthodologiques permettant de nombreux développements et offrant des perspectives pour quantifier l'effet respectif des différentes pressions et envisager les conséquences de mesures de gestion spatialisées des milieux, des ressources et de leur exploitation.