

Projet Seine-Aval 5 **MODHANOUR**

« Modélisation des Habitats de Nourricerie en Baie de Seine »

Avril 2018

Coordination : Anik Brind'Amour

Co-Auteurs : Aurélie Chaalali, Adrien Tableau et Lucas Pinsivy



TABLE DES MATIERES

RESUME EXECUTIF	3
SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET	5
PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET	5
RESULTATS	6
Introduction	6
1 Standardisation des données de campagne et choix des espèces	8
2 Analyse mensuelle et interannuelle des relations poissons-habitats	12
2.1 Dynamique mensuelle des juvéniles et typologie d'utilisation de l'estuaire	12
2.2 Variabilité interannuelle des densités de juvéniles	17
3 Modélisation d'habitat en estuaire et baie de Seine	21
3.1 Une question de modèles	21
3.1.1 Modélisation d'habitat sur l'ensemble des jeux de données : approche Delta	22
3.2 Modèles d'habitat développés sur une courte période (2008-2010): approche Tweedie	28
3.3 Perspectives sur la modélisation d'habitat	31
Conclusion	33
BIBLIOGRAPHIE	35
ANNEXE 38	



RESUME EXECUTIF

Il s'agissait dans ce projet d'identifier les facteurs explicatifs de l'évolution, entre 1995 et 2010, des abondances d'espèces de poissons utilisant le secteur en aval du pont de Tancarville comme nourricerie. Pour répondre à cette question, le projet MODHANOUR s'est concentré sur la fonction de nourricerie de l'estuaire de Seine et s'est décliné en trois tâches. La première tâche a porté sur l'exploration des jeux de données à disposition. Dans cette partie du projet, nous avons procédé à une standardisation entre les deux grands jeux de données de poissons en baie de la Seine, c'est-à-dire celui de l'Ifremer et celui de la Cellule de Suivi du Littoral Normand (CSLN). Cette tâche a également permis de faire le constat du nombre limité de données environnementales disponibles sur la zone d'intérêt. Ce constat a été quelque peu handicapant pour la réalisation des objectifs suivants et en particulier pour la modélisation avec notamment des difficultés d'ajustement de modèles pour certaines espèces.

La deuxième tâche a porté sur la description fine (i.e. mensuelle et à l'échelle des cohortes) de l'utilisation de l'estuaire par les juvéniles. Une typologie d'utilisation y est d'ailleurs présentée avec quatre grands patrons d'occupation de l'espace. La variation des facteurs de condition en lien avec cette dynamique d'occupation spatiale suggère une réponse potentielle liée à des facteurs d'ordre trophiques. Afin de traiter de la variabilité interannuelle, des analyses préliminaires ont été effectuées avant le développement des modèles d'habitat. En effet, une approche de type SDM (Species Distribution Model) a été menée afin d'identifier les facteurs responsables de la variabilité spatio-temporelle des juvéniles de poissons et pouvoir ainsi comprendre et comparer les évolutions de l'estuaire. Dans cette partie, nous avons développé 36 modèles pour 12 espèces de juvéniles de poissons sur les 48 modèles possibles. Ceci est notamment dû à la rareté des variables environnementales nécessaires à la modélisation des espèces. Les modèles d'habitat basés sur les données de présence-absence ont souligné l'importance prépondérante des faciès sédimentaires et de la bathymétrie dans la distribution des espèces alors que les modèles basés sur des densités positives ont aussi mis en évidence l'importance de la température et de la salinité. Une projection cartographique avant-après Port 2000 pour le merlan, une espèce pour laquelle les modèles ont été jugés acceptables, est présentée en exemple dans le rapport.

La troisième tâche du projet visait à quantifier la contribution relative des différentes variables environnementales (trophiques et abiotiques) expliquant la distribution spatiale des poissons. Cette tâche a été réalisée à partir des données du projet Colmatage (2008-2009) dans lequel tous les compartiments (poissons, benthos, sédiments) ont été échantillonnés simultanément. Dans cette partie, moins étoffée que les précédentes, nous avons développé un ensemble de modèles GLM sous différentes hypothèses de contrôle environnemental pour chaque espèce de juvénile. Les résultats de la sélection des modèles ont montré une importance prépondérante des variables physico-chimiques en comparaison aux variables trophiques, dans le choix de l'habitat d'une espèce pour les deux années étudiées.

En conclusion, l'analyse conjointe de l'évolution saisonnière et interannuelle de la position des populations le long du gradient amont aval de l'embouchure de la Seine a abouti à des résultats pertinents qui méritent d'être valorisés. Toutefois, pour des raisons d'ordre de

fin de contrat prématuré, la valorisation n'a pas pu être menée à terme. Quatre grands patrons de la dynamique d'occupation du gradient estuaire-baie ont pu être mis en évidence. Le lien entre ces patrons et le débit hivernal de la Seine permet par ailleurs de proposer des hypothèses sur les mécanismes régissant cette dynamique d'occupation. Ces résultats ouvrent également une perspective intéressante en ce qui concerne l'étude de l'évolution saisonnière et inter-annuelle de la production de proies benthiques et de son lien avec la dynamique d'occupation de la Baie de Seine.

SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET

- **Equipe 1** : Ifremer, Département Ecologie et Modèles pour l'Halieutique (EMH)
Coordination scientifique : Anik Brind'Amour
Autres chercheurs (ou équivalents) : Aurélie Chaalali, Adrien Tableau et Lucas Pinsivy

- **Equipe 2** : Cellule de suivi du littoral
Coordination scientifique : Sylvain Duhamel

PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET

Personnes ayant contribué au suivi du projet ou ponctuellement à un atelier de travail.

Acteurs de l'estuaire : Barbara Leroy (AESN), Claire Berville (GPMR).

Scientifiques : Eric Feunteun (MNHN – CRESCO), Jérémy Lobry (Irstea), Jocelyne Morin (Ifremer).

Introduction

Les habitats estuariens-côtiers sont des zones parmi les plus productives de l'océan (Seitz et al., 2014). Ils sont notamment colonisés par les juvéniles de nombreuses espèces de poissons marins dites nourricerie-dépendantes. Cette étape de leur cycle de vie est caractérisée par une forte croissance et une mortalité supérieure aux adultes (Gibson, 1994). Ainsi, la fonction de nourricerie d'un habitat est définie par sa capacité à maximiser la croissance et la survie des juvéniles de poissons (Beck et al., 2001). Le nombre de recrues d'une espèce nourricerie-dépendante étant directement proportionnel à la superficie de ces habitats côtiers (Rijnsdorp et al., 1992), le maintien de la taille ainsi que de la qualité de tels habitats semble décisif dans le renouvellement de ces espèces de poissons. Or, les zones estuariennes-côtières subissent de fortes pressions anthropiques (McLusky et Elliott, 2006). Ainsi, leur qualité se trouve souvent détériorée (contamination, apports organiques, hypoxie; Gray et al., 2002) et leur superficie tend à diminuer par la poldérisation et les endiguements (Goeldner-Gianella, 2007). Afin de préserver la fonction de nourricerie de ces milieux, il est nécessaire d'en comprendre la dynamique d'occupation et d'identifier les facteurs déterminant la variabilité spatiale et temporelle de cette occupation.

L'estuaire de Seine est particulièrement représentatif de la situation globale des milieux estuariens-côtiers. Depuis les 30 dernières années, l'estuaire a subi de profondes modifications morphologiques dont les conséquences ont été, pour certaines, caractérisées par la réduction de l'espace disponible, des surfaces intertidales, du volume de l'estuaire et par un envasement significatif de l'estuaire aval. Or, cet estuaire assure une fonction de nourricerie indispensable au développement des jeunes poissons marins qui rejoignent ensuite les populations du large, contribuant ainsi au recrutement et donc au renouvellement des stocks de poissons adultes. De récents travaux ont estimé à plus de 40% la perte de production de juvéniles de soles en estuaire de Seine depuis 1850 (Rochette et al. 2013), la principale cause évoquée étant la forte diminution surfacique des nourriceries - estimée à près de 33% - pour cette espèce (Delsinne, 2005).

L'étude de la relation entre les poissons et leur habitat est un élément central dans la caractérisation des mécanismes déterminant la convenance (i.e. « suitability ») d'un habitat pour une espèce. Les modèles d'habitats (ou Species Distribution Models, SDM) dérivés de ces relations permettent non seulement de comprendre les mécanismes de distribution des espèces et d'identifier quantitativement les caractéristiques constituant un bon habitat pour les poissons, mais également de prédire la distribution géographique de ces espèces (Trimoreau et al., 2013). Ce dernier élément est particulièrement crucial dans la gestion des zones côtières afin d'identifier des aires de fortes et de moindre convenance pour les poissons.

Le projet MODHANOUR se proposait d'identifier les facteurs explicatifs de l'évolution, entre 1995 et 2010, des abondances d'espèces de poissons utilisant l'estuaire de la Seine pour sa fonction de nourricerie. Cet objectif s'est décliné en trois tâches et sur deux échelles temporelles (mensuelle et interannuelle). La première tâche était très exploratoire et a permis de standardiser les deux grands jeux de données de poissons en baie de Seine, c'est-à-dire celui de l'Ifremer et celui de la Cellule de Suivi du Littoral Normand (CSLN). La deuxième tâche s'est concentrée sur la description et l'explication des variabilités de



densités de juvéniles de poissons en estuaire-baie de Seine sur deux échelles temporelles (mensuelle et interannuelle). Ainsi, une typologie de l'utilisation mensuelle de l'estuaire a pu être développée ainsi que des modèles d'habitats pour certaines cohortes-espèces de poissons. La troisième tâche visait à quantifier la contribution relative des différentes variables environnementales (trophiques et abiotiques) expliquant la distribution spatiale des poissons pour deux années (2008- 2009). Ce rapport présente les grandes lignes des résultats phares associés à chacune des tâches du projet.

1 Standardisation des données de campagne et choix des espèces

Le projet MODHANOUR a reposé sur des données provenant de sources différentes et acquises ou modélisées au cours des deux dernières décennies. Le tableau A1 (en Annexe) décrit le type de données qui a été mobilisé pour répondre à chaque objectif du projet. Pour les données biologiques de poissons, les données proviennent principalement de deux organismes. Ainsi, la première phase a consisté à mettre en forme les données biologiques issues de deux bases de données acquises sur des périodes différentes et des emprises spatiales complémentaires. A partir de ces données, une description des communautés ichthyologiques colonisant la baie a été faite afin d'identifier les espèces principales.

Deux bases de données produites par Ifremer et la CSLN sont utilisées dans ce projet. Les années échantillonnées diffèrent en partie l'une de l'autre (Tableau 1) mais couvrent ensemble une période continue de 20 ans (1995-2014). Au milieu de cette période, l'extension du port du Havre (projet Port 2000) a pu avoir des influences sur l'utilisation des habitats de l'embouchure de la Seine par les espèces de poissons y séjournant.

Tableau 1 : Résumé des années d'échantillonnage des deux campagnes

Années	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014
Ifremer																				
CSLN																				
standardisation																				

Ces jeux de données diffèrent cependant à différents niveaux : emprise spatiale (Figure 1), moyens et fréquence d'échantillonnage (Tableau 2). L'enjeu était donc de standardiser les deux jeux de données pour avoir une information comparable sur les espèces étudiées. Nous disposons de 6 années communes avec un échantillonnage en septembre permettant de réaliser cette standardisation (Tableau 2).



Figure 1 : Emprise géographique de l'échantillonnage de l'Ifremer et de la CSLN

Tableau 2 : Protocoles d'échantillonnage de l'Ifremer et de la CSLN

Organisme	Ifremer		CSLN
	Fosse Nord (FN)	tout sauf FN	tout
Secteur	CP2	CP3	CP2
Engin	2 m	2.9 m	2 m
Largeur	15 min	15 min	10 min
Durée du trait	20 mm	20 mm	10 mm
Maille	Oui	Oui	Non
Racasseur	Sep.	Sep.	Mai à Oct.
Mois échantillonnés			

Une première étape a consisté à décrire les différentes communautés de poissons occupant la Baie de Seine. Les espèces échantillonnées ont été classées suivant des guildes écologiques établies par Franco et al. (2006). Les résultats sont présentés à la Figure 2.

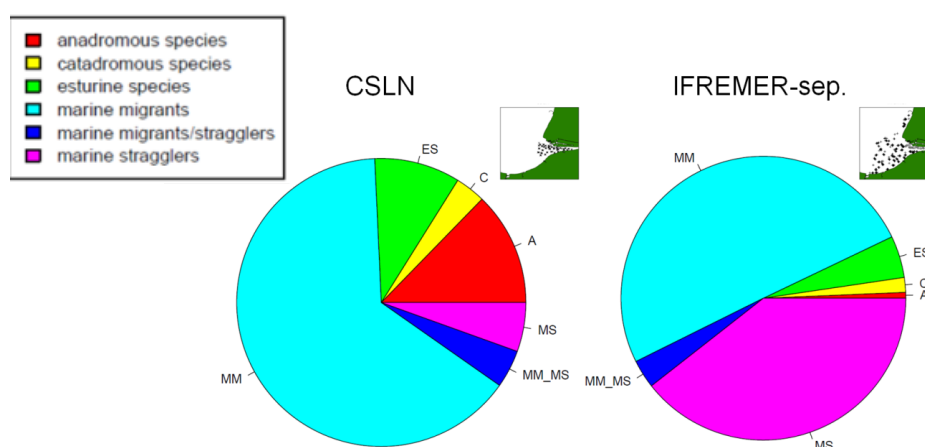


Figure 2 : Répartition de l'occupation de la Baie de Seine par guildes écologiques (en biomasse) en fonction de l'organisme en charge de l'échantillonnage

Ces résultats mettent en évidence une nette domination des migrants marins (en bleu ciel) dans l'embouchure de la Seine, c'est à dire des espèces nourricerie-dépendantes. Ceci appuie donc la fonction de nourricerie de la Baie de Seine. Dans le suivi d'Ifremer, la part plus importante des espèces marines occupant occasionnellement les estuaires (en rose) est logique compte tenu de la configuration de l'échantillonnage plus marin (Figure 1).

Les espèces d'intérêt pour la suite de l'étude sont sélectionnées sur des critères basés à la fois sur leur abondance et leur biomasse. Ces critères "arbitraires" sont les suivants : *si une espèce présente dans au moins deux traits de chalut une abondance supérieure à 1 individu par hectare et une biomasse supérieure à 0.1 kg par hectare, alors elle est retenue*. Les 16 espèces¹ sélectionnées sont présentées dans le Tableau 3. On retrouve parmi elles des espèces pélagiques non ciblées par les chaluts à perche. L'utilisation combinée de ces deux jeux de données permettra de mieux définir les préférences environnementales des différentes espèces de poissons (cf. Tâche 2).

¹espèces ou genres d'espèce lorsque l'identification n'a pas pu être faite à l'espèce

Tableau 3 : Tableau récapitulatif des résultats de standardisation et description des espèces sélectionnées. Le coefficient de standardisation correspond au ratio des captures d'Ifremer sur les captures de la CSLN.

Espèce	cohérence	différence de capturabilité	coefficient de standardisation ²	forme	compartiment
<i>Clupea harengus</i>	non	/	/	rond	pélagique
<i>Osmerus eperlanus</i>	oui	oui	0.52	rond	pélagique
<i>Sprattus sprattus</i>	non	/	/	rond	pélagique
<i>Dicentrarchus labrax</i>	oui	non	1	rond	démersal
<i>Merlangius merlangus</i>	oui	oui	2.13	rond	démersal
<i>Trisopterus luscus</i>	oui	non	1	rond	démersal
<i>Anguilla anguilla</i>	oui	non	1	rond	benthique
<i>Callionymus lyra</i>	oui	oui	2.52	rond	benthique
<i>Chelidonichthys lucerna</i>	oui	oui	0.28	rond	benthique
<i>Ciliata mustela</i>	oui	oui	0.77	rond	benthique
<i>Pomatoschistus sp.</i>	oui	oui	0.39	rond	benthique
<i>Buglossidium luteum</i>	oui	oui	4.62	plat	benthique
<i>Limanda limanda</i>	oui	non	1	plat	benthique
<i>Platichthys flesus</i>	oui	oui	2.81	plat	benthique
<i>Pleuronectes platessa</i>	oui	non	1	plat	benthique
<i>Solea solea</i>	oui	non	1	plat	benthique

La standardisation des données nécessite deux phases. Une première phase vise à déterminer s'il y a une cohérence entre les deux jeux de données : retrouve-t-on les mêmes variations interannuelles et spatiales de biomasse d'un jeu de données à l'autre? Si cette cohérence est avérée, une deuxième phase vise à déterminer si la capturabilité des individus entre les engins de pêche est similaire. La capturabilité d'un individu étant sa probabilité d'être retenue par un engin de pêche. Cette capturabilité varie en fonction des caractéristiques des engins, notamment du poids et de la présence ou absence d'un racasseur, qui influencent la profondeur de pénétration dans le sédiment. La taille de la maille du filet détermine quant à elle la taille des individus capturables : c'est la sélectivité. Ainsi, les deux étapes proposées (cohérence et capturabilité) nous amènent à déterminer si une standardisation est possible ; et si c'est le cas, un coefficient de standardisation est alors proposé.

Concrètement, un couple de données³ correspond à deux valeurs moyennes de biomasse pour une espèce dans un secteur donné, à une année donnée. Les secteurs sur lesquels les données moyennes sont calculées sont présentés en la Figure 3. Ces secteurs ont été établis par la CSLN.

² Un coefficient de standardisation correspond à l'espérance du ratio des captures d'Ifremer sur les captures de la CSLN

³ Une donnée de biomasse pour la campagne d'Ifremer, et une autre pour la campagne de la CSLN



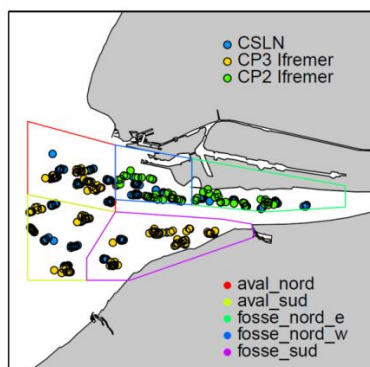


Figure 3 : Secteurs géographiques sur lesquels les données de biomasse sont moyennées chaque année: ils sont représentés par les polygones de couleur.

Les deux engins de pêche utilisés par Ifremer étant identiques à l'exception de leur largeur, on fait l'hypothèse qu'ils ont la même capturabilité. On les utilise donc conjointement pour la standardisation. La standardisation se fait donc entre les données récupérées par l'Ifremer et celles de la CSLN. En effet, les deux engins possèdent potentiellement des différences de capturabilité notamment dues à la présence/absence de racasseur et la taille des mailles de leur filet. Nous nous attendons à ce que les espèces/individus capturés par la CSLN soient de plus petites tailles que ceux de l'Ifremer (car taille de maille plus petite au chalut de la CSLN) et que les espèces benthiques capturées soient plus abondantes dans le filet de l'Ifremer que celui de la CSLN (car présence d'un racasseur à l'Ifremer).

Déterminer la cohérence des jeux de données (phase 1) consiste à observer simplement si la relation linéaire entre les jeux de données est positive et significative. Afin de déterminer si la capturabilité est significativement différente d'un engin à l'autre pour une espèce donnée (phase 2), il suffit de tester la significativité de la relation linéaire entre la différence des captures entre les engins (y) en fonction de la capture de l'un des engins⁴ (x). S'il y a effectivement une différence de capturabilité, le coefficient de régression estimé en phase 1 est utilisé comme coefficient de standardisation.

Les résultats sont présentés dans le Tableau 3. Pour la grande majorité des espèces, ils nous montrent que les campagnes d'Ifremer et de la CSLN captent les mêmes signaux de variations de biomasse. Il y a seulement une incohérence pour les 2 espèces pélagiques (*C. harengus* et *S. sprattus*), ce qui n'est pas forcément étonnant sachant que les chaluts à perche utilisés dans ces campagnes visent les espèces démersales et benthiques.

Une différence de capturabilité est observée pour 8 espèces sur les 14 restantes. Les coefficients de standardisation correspondent au ratio des captures d'Ifremer sur les captures de la CSLN. Si ce ratio est supérieur à 1, cela signifie que les chaluts d'Ifremer ont une meilleure capturabilité pour l'espèce concernée. Si le ratio est inférieur à 1, c'est le chalut de la CSLN qui a une meilleure capturabilité. Le chalut à perche d'Ifremer a une meilleure capturabilité pour deux espèces de poissons plats, ce qui est cohérent avec les caractéristiques du chalut (présence d'un racasseur⁵), et deux espèces de poissons ronds. Le chalut de la CSLN a une meilleure capturabilité pour deux petites espèces (*O. eperlanus* et *Pomatoschistus sp.*) ce qui est aussi cohérent avec ses caractéristiques (maille plus petite que celle des chaluts d'Ifremer), et deux espèces de poissons ronds.

⁴ Engin sui sera considéré comme référence

⁵ Chaîne placée à l'avant du chalut qui entre dans le sédiments pour soulever les poissons plats qui sont ainsi rendus capturables.



Les résultats nous montrent que 14 espèces ont pu être standardisées. Un travail quantitatif sur les données de poissons dans l'embouchure de la Seine peut être réalisé sur toute la période 1995-2014. Il faut cependant garder à l'esprit que cette standardisation n'est pas parfaite. En effet, elle est basée uniquement sur des données de biomasse des espèces, mais il existe sans doute des différences de capturabilité des engins suivant la taille des individus (sélectivités différentes). L'étude de l'ensemble de la série temporelle doit tenir compte de ce point. Ces coefficients ont servi dans la partie traitant de la modélisation des habitats.

2 Analyse mensuelle et interannuelle des relations poissons-habitats

2.1 Dynamique mensuelle des juvéniles et typologie d'utilisation de l'estuaire

Les positions étant de plus en plus marines avec l'âge des juvéniles (Dorel et al., 1991), l'analyse de la dynamique mensuelle des quantités de juvéniles a nécessité de distinguer les individus des différentes classes d'âge pour chaque espèce. Ceci a été réalisé à partir de l'analyse d'histogrammes en taille (Figure 4).

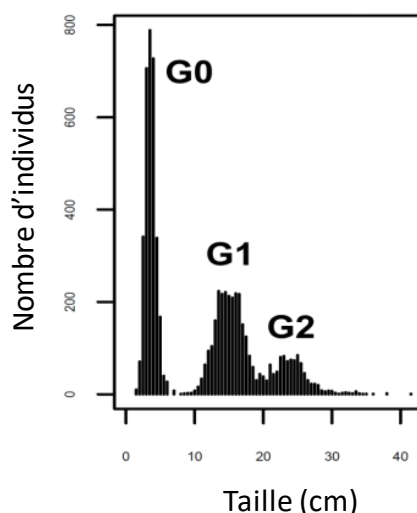


Figure 4 : Exemple d'un histogramme de tailles en cm pour la sole commune en Baie de Seine en Juin permettant de distinguer les cohortes d'âge 0, 1 et 2.

Une fois les densités par cohorte estimées, nous avons calculé le centre de gravité des cohortes. Le centre de gravité d'une population est un outil résumant la position moyenne d'une population dans une zone donnée (Woillez et al., 2007) comme le montre la Figure 5. Pour chaque cohorte d'une espèce nourricerie-dépendante observée lors d'une campagne, c'est à dire pour un mois d'une année donnée, le centre de gravité a été calculé, ainsi que la distance entre chaque centre de gravité et la station d'échantillonnage la plus en amont de l'embouchure. Cette distance, appelée *distance à l'estuaire* a été choisie pour fixer un point de comparaison entre les mois et pour interpréter la dispersion marine des cohortes. L'évolution saisonnière de la distance de chaque population d'un âge donné en fonction du mois d'échantillonnage a ensuite été analysée toutes années confondues (exemple en Figure 6).



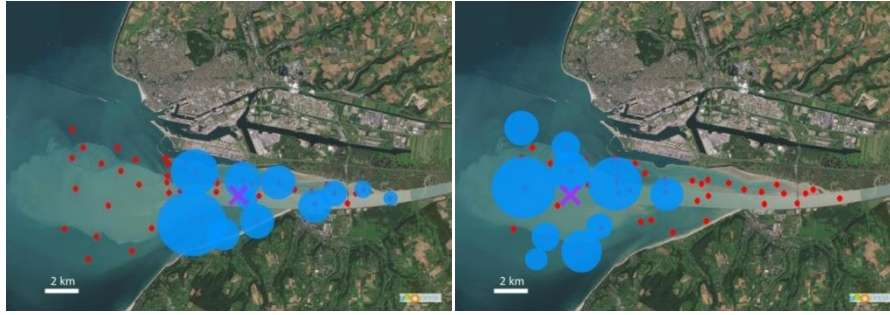


Figure 5 : Exemple de construction d'un centre de gravité: chaque point rouge est une station échantillonnée, chaque cercle bleu est proportionnel à la capture, la croix violette est le centre de gravité construit comme le barycentre de l'ensemble des points.

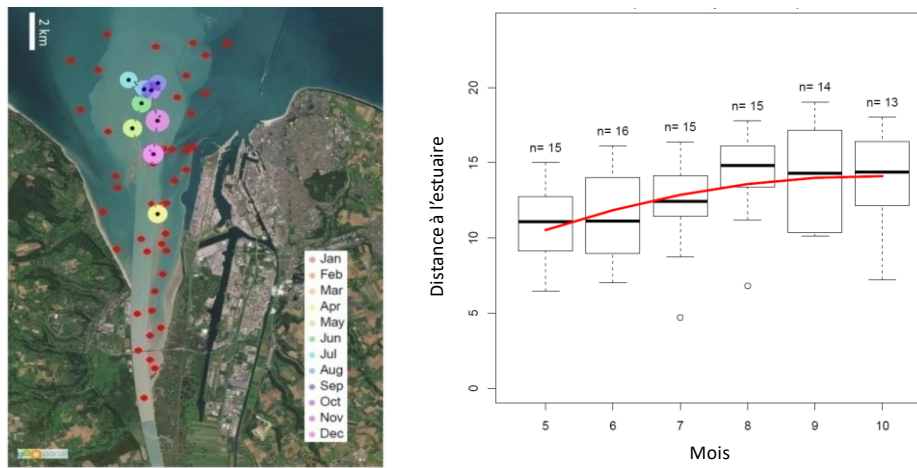


Figure 6 : Exemple de l'évolution du centre de gravité de la position de la plie G0 en 2002 à gauche. Projection de la distance à l'estuaire (en km) toutes années confondues en fonction du mois pour la plie G0 à droite.

Les résultats montrent qu'il y a une homogénéité saisonnière pour la majeure partie des classes d'âge de juvéniles. Plusieurs patrons d'évolution saisonnière de la distance à l'estuaire ont été identifiés (Figure 7). L'ajustement de différents modèles statistiques a permis d'identifier quatre patrons d'occupation spatiale de l'estuaire au cours des mois de forte croissance des juvéniles, c'est-à-dire entre les mois de mai et octobre. Les patrons sont en partie liés à des groupes d'âge, suggérant des préférences écologiques, notamment au degré de tolérance à la dessalure et peut-être à la distribution des proies préférentielles (Burke 1995). La majorité des espèces présente des patrons soit sortant de l'estuaire en été et/ou sortant et revenant en automne ("Sortant" et "Migrant externe"). Ces patrons sont pour certaines espèces (e.g. *Solea solea*) décrits dans la littérature et quelques exemples sont explicités ci-bas. Aucune tendance d'évolution saisonnière n'est observée pour plusieurs espèces ou cohortes ("Stable"). Ce groupe peut s'expliquer par (i) des espèces ayant une position plus marine et un centre de gravité se trouvant à la limite de la zone échantillonnée (*Callionymus lyra* G0), (ii) des individus G1 d'espèces migrantes marines (*Pleuronectes platessa* G1, *Solea solea* G1), ou alors (iii) par des espèces résidentes estuariennes (*Pomatoschistus* spp.). Parmi les espèces montrant un patron sortant ou migrant vers l'embouchure de la Seine, nous retrouvons notamment les G0 d'espèces marines telles les merlans, les soles et les plies et les G1 d'espèces amphihalines (éperlans et flets). Ces résultats sont en accord avec ceux de Primo et al. (2013) qui ont étudié la distribution spatiale de 3 espèces de poissons plats (sole commune, sole sénégalaise et flet) à différents



stades de vie au sein de l'estuaire du Tage (Portugal). Ils ont montré notamment que les G0 de la sole commune se distribuait sur des zones estuariennes alors que les G1 préféraient les habitats avec des salinités plus élevées près de l'embouchure du Tage. Parallèlement, van der Veer et al. (2001) ont également montré pour les G0 de soles, une migration des zones intertidales vers l'aval de la nourricerie de la Mer de Wadden. Ces auteurs suggèrent l'hypothèse trophique, i.e. une migration des soles due à des modifications de composition spécifique des proies préférentielles sur les zones intertidales.

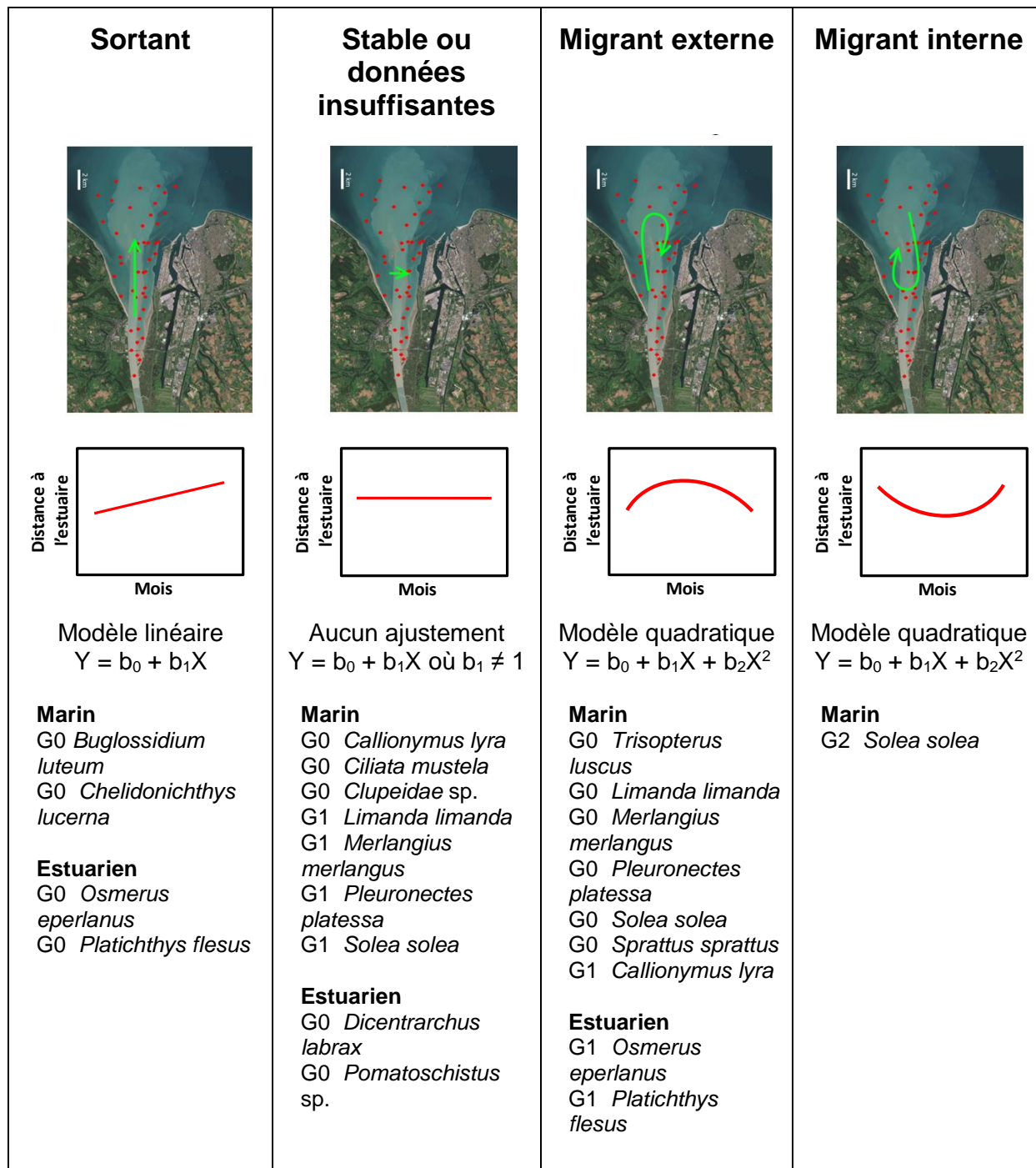


Figure 7: Typologie d'utilisation du gradient estuaire-baie par différentes espèces et cohortes d'espèces. Les caractéristiques des modèles statistiques ayant servi à la caractérisation des patrons spatiaux y sont présentées. La typologie divise les espèces dont les patrons de distribution se dessine sur la partie marine ou estuarienne.



La migration progressive vers le large est une tendance cohérente avec la littérature mais le retour vers une position plus en amont en fin d'été pour certaines espèces est un résultat original qui reste à interpréter (Figure 7, G2 *Solea solea*). La mauvaise capturabilité de cette cohorte de sole explique fort probablement ce résultat.

Aucun lien avec l'évolution des paramètres environnementaux disponibles n'a pu être établi. Il est possible que l'absence de lien soit dû au choix et/ou la disponibilité des variables environnementales, à l'échelle d'intégration temporelle et/ou spatiale des variables environnementales. Une autre explication pourrait être l'évolution saisonnière de la disponibilité alimentaire. La diminution de l'accessibilité des proies benthiques durant l'été (van der Veer et al., 2016) pourrait être en effet une des causes de ce patron de migration en Baie de Seine. Selon ces auteurs, le macrozoobenthos en zone estuarienne diminuerait son activité physiologique après les blooms printaniers, diminuant ainsi son accessibilité et sa disponibilité. Ils ont ainsi observé des diminutions de croissance chez certains juvéniles de plies sur des nourriceries de la Mer du Nord. Nous émettons l'hypothèse qu'en réponse à cette diminution d'activité benthique intertidale et estuarienne, les poissons entameraient des migrations vers l'embouchure pour maintenir un niveau d'apports énergétiques suffisant à leur croissance estivale (Burke 1995, van der Veer et al. 2001). Cette hypothèse est notamment étudiée dans le cadre d'un projet en cours (CAPES) qui vise à identifier la variabilité temporelle de la disponibilité alimentaire (i.e. espèces benthiques) pour les juvéniles de poissons en baie de Seine.

Variabilité mensuelle de la condition physique des individus

Afin d'approfondir la piste de l'accessibilité alimentaire, nous nous sommes intéressés à l'évolution de la condition des poissons. Sous l'hypothèse que le manque de nourriture peut être directement reflété par une diminution de la condition des juvéniles de poissons, nous avons étudié l'évolution de ce paramètre en fonction de la saison. Cet indicateur a donc été calculé à partir des données d'observation selon la méthode suivante :

La relation entre le poids en g et la taille d'un individu en cm est :

$$P = a \cdot L^b$$

Le coefficient b est un coefficient d'allométrie propre à chaque espèce qui varie autour de la valeur 3. Le coefficient a est le facteur net de condition moyenne (Fréon, 1979).

Dans le jeu de données ici, nous avons des poids totaux par trait et des longueurs individuelles par espèce par trait. Nous avons utilisé une approche par optimisation des moindres carrés pour estimer les coefficients a et b de la relation taille-poids de la manière suivante:

Des couples de données longueurs-poids sont disponibles par station. Ainsi, si on note ij , l'individu i du trait j , avec L_{ij} sa longueur, P_j le poids relevé dans le trait j et a et b les coefficients décrit ci-haut, nous pouvons écrire :

$$P_j = \sum_i a \cdot L_{ij}^b$$

Par une approche d'optimisation (Byrd *et. al.* 1995) des moindres carrés, consistant à minimiser la somme des carrés des écarts entre le poids total à chaque trait P_j et le poids total estimé à partir des longueurs individuelles :

$$\sum_j (P_j - \sum_i a \cdot L_{ij}^b)^2$$



Nous avons donc ainsi estimé le coefficient d'allométrie b pour l'ensemble des mois et des années disponibles. Le facteur net de condition moyenne a a été ajusté pour chaque mois de chaque année (Figure 8) et une focale sur les poissons plats a été effectuée (Figure 9). Une fois les coefficients a et b estimés, nous avons estimé les poids individuels pour l'ensemble des espèces sélectionnées:

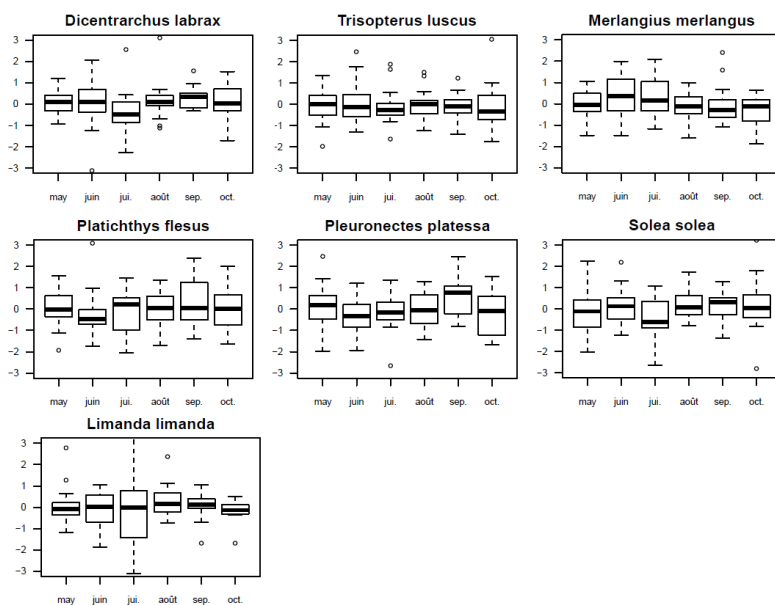


Figure 8 : Exemple de variabilité mensuelle des facteurs nets de condition moyenne pour les juvéniles de sept espèces de poissons sélectionnés. Les facteurs de conditions ont été centrés-réduits pour permettre la comparaison inter-mensuelle

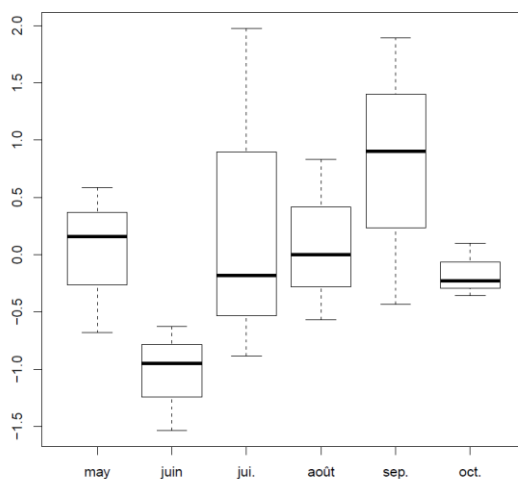


Figure 9 : Facteur de condition moyen (axe des Y) pour l'ensemble des poissons plats en fonction du mois

A partir de l'analyse des résultats, il semble se dessiner une tendance à des valeurs de condition plus faibles en juin et/ou juillet (au moins pour certaines années) pour les poissons plats et pour le bar. Ce point vient donc appuyer qu'il pourrait y avoir une diminution de la disponibilité alimentaire en été et montre donc l'intérêt d'étudier l'évolution saisonnière de la disponibilité en proies benthiques.



Toutefois, il est à noter que le facteur de condition d'un individu peut varier en fonction de différents paramètres liés à l'état propre des individus : la morphologie, l'état d'engraissement, le stage sexuel des gonades, la densité propre, le niveau de contamination et l'état de réplétion du tube digestif (son influence peut être supprimée en utilisant le poids éviscéré lors du calcul). L'utilisation de différents indicateurs de condition pourrait permettre d'éliminer certains paramètres externes influençant l'estimation de la condition des individus.

2.2 Variabilité interannuelle des densités de juvéniles

Variation de la taille des cohortes

Nous observons de très fortes variations interannuelles de la taille des populations (cf. exemple en Figure 10). Le rapport entre les tailles maximales et minimales varie de 8 à 2600 suivant les espèces d'un âge donné sur la période 2000-2014.

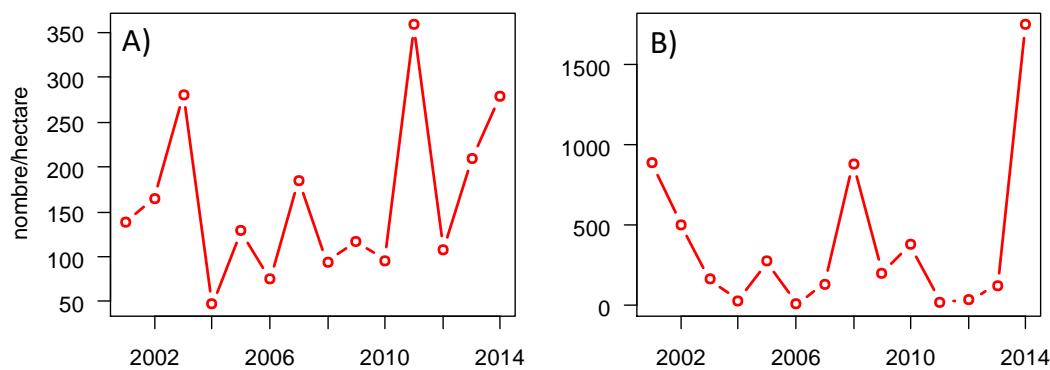


Figure 10 : Exemple des fluctuations interannuelles d'abondance (nombre/ha) observées en Septembre à l'échelle de l'ensemble de la Baie de Seine pour le flet (A) et le bar (B).

Comprendre la dynamique de ces fluctuations est un enjeu majeur pour la compréhension du fonctionnement de la Baie de Seine. Une première étape a consisté à définir s'il y avait des cohérences entre les fluctuations d'abondance de ces populations (Figure 11). Une diversité de réponses est observée. Plusieurs points peuvent expliquer cette diversité. Tout d'abord, l'étendu des variations de biomasses sur la série de données peut s'expliquer par des raisons écologiques/biologiques. Les individus d'une nouvelle génération ne naissent pas et ne se métamorphosent pas forcément au même moment d'une espèce à l'autre. Ainsi les conditions environnementales subies par les nouvelles générations peuvent varier entre espèces et donc avoir des conséquences différentes sur la taille de ces populations.



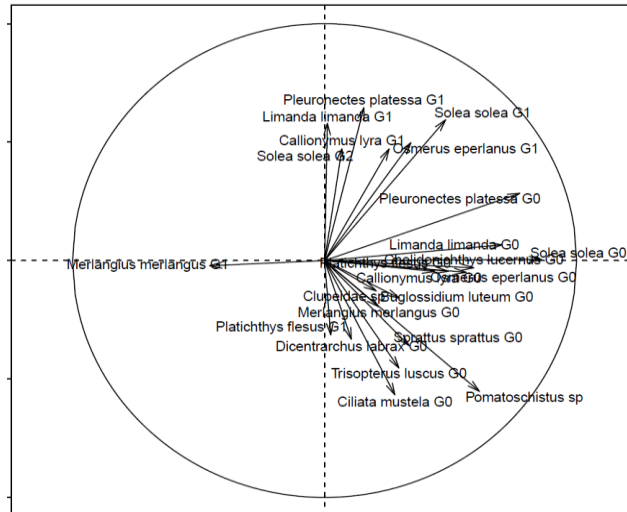


Figure 11 : Analyse en composantes principales des données de biomasses de l'ensemble des espèces retenues (clé de lecture : deux flèches adjacentes et proches du cercle des corrélations montrent que les espèces correspondantes ont des variations similaires, deux flèches opposées par rapport au centre montrent que ces espèces ont des fluctuations inverses, deux flèches qui forment un angle de 90° reflètent l'indépendance totale des fluctuations des deux espèces concernées)

Les variations observées peuvent aussi s'expliquer par un biais d'échantillonnage. La zone échantillonnée n'est pas forcément représentative de la distribution de l'ensemble des populations. Par exemple, le flet est une espèce qui se retrouve à plusieurs dizaines de kilomètres en amont de la zone échantillonnée, alors que la limande se retrouve quant à elle beaucoup plus au large de la baie (Figure 12). Nous n'avons donc, pour certaines populations de juvéniles, qu'une image partielle de la taille de ces populations, ce qui peut potentiellement être un proxy biaisé de leur abondance totale si leur position moyenne varie d'une année à l'autre.

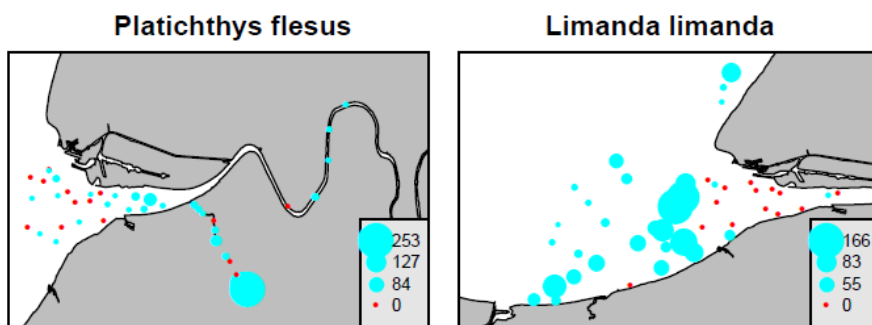


Figure 12 : Exemple pour deux espèces dont les distributions dépassent en amont et en aval la zone échantillonnée par la CSLN (exemple établi à partir de données DCE et Ifremer).

Bien que ce point limite la suite des analyses, nous avons tout de même étudié le lien entre la taille de ces populations et les facteurs environnementaux pour lesquels nous avons des informations. Afin de réaliser une analyse la plus complète possible, une série de variables a été générée à partir de chaque paramètre : pour chaque saison, la moyenne, la médiane, le quantile 90%, le quantile 10%, et le coefficient de variation sont calculés. Il y a donc 4 x 5, soit 20 variables développées par paramètre, à raisons de 4 paramètres



différents (chlorophylle, température, spim, débit). Parmi l'ensemble des analyses réalisées, seul le débit moyen hivernal est corrélé négativement à la taille des populations de plie G0 et G1. Ce résultat est en opposition avec la littérature et est trop anecdotique pour pouvoir être interprété rigoureusement à ce stade. L'absence générale de lien avec les données environnementales est sans doute principalement due à la rareté des données environnementales et au manque de visibilité que nous avons sur les tailles totales des populations étudiées. En aucun cas, nous ne pouvons conclure que ces paramètres n'influencent pas ces populations.

Des caractéristiques des populations autres que leur taille, sont tout de même accessibles. Nous reprenons dans la suite du rapport les indicateurs développés dans l'analyse de l'évolution saisonnière de la Baie de Seine, soit la position moyenne des populations et leur condition.

Capacité d'accueil de la Baie de Seine

Les milieux estuariens soutiennent la croissance et la survie des juvéniles de nombreuses espèces de poissons. La réalisation du cycle de vie de ces espèces est donc dépendante de ces habitats de nourricerie qui ont pour particularité d'avoir une surface limitée. Le renouvellement est donc susceptible d'être déterminé par le potentiel d'accueil de ces habitats spatialement restreints : on parle alors de "capacité d'accueil" de ces habitats.

Plusieurs facteurs sont identifiés pour leur influence sur le développement des juvéniles de poissons, mais il est à l'heure actuelle impossible d'estimer le nombre maximum de juvéniles pouvant potentiellement se développer au sein d'un habitat de nourricerie à partir de connaissances sur ces facteurs. Afin de vérifier si les habitats côtiers atteignent leur maximum de productivité et déterminent donc le niveau de renouvellement des populations adultes de poissons, il est nécessaire de trouver des moyens détournés pour détecter si leur potentiel d'accueil est atteint.

Une méthode développée en écologie végétale consiste à observer conjointement l'évolution démographique et la croissance d'une classe d'âge⁶ colonisant un milieu pour déterminer si la capacité d'accueil de ce milieu est atteinte. L'hypothèse générale sur laquelle repose cette méthode est que lorsque la capacité d'accueil d'un milieu est atteinte, la mortalité de la classe d'âge est bien supérieure à sa mortalité dans un contexte où la démographie de la classe d'âge est beaucoup plus faible⁷; on parle alors de mortalité densité-dépendante. Cette méthode de détection du "self-thinning" (que pourrait être traduite par auto-éclaircissement) est applicable aux populations animales et est présentée dans la Figure 13 : a) Schéma illustrant la trajectoire dans le temps d'une classe d'âge d'une espèce d'arbre colonisant un terrain lorsque la capacité d'accueil du terrain a) n'est pas atteinte; la tangente à la trajectoire est proche de la verticale car le potentiel d'accueil du terrain n'est pas atteint, la mortalité est donc faible malgré l'occupation croissante de l'espace due à la croissance des arbres. b) la capacité d'accueil du terrain est atteinte (en orange); la tangente à la trajectoire suit une pente forte (établie dans la littérature à $-4/3$) car la compétition pour l'espace due au grand nombre d'individus augmente avec la croissance des arbres et induit une surmortalité dite densité-dépendante qui traduit la saturation d'occupation du milieu.

⁶ Nous parlons de cohorte pour les poissons

⁷ Dans ce contexte, la productivité maximale du milieu est alors loin d'être atteinte



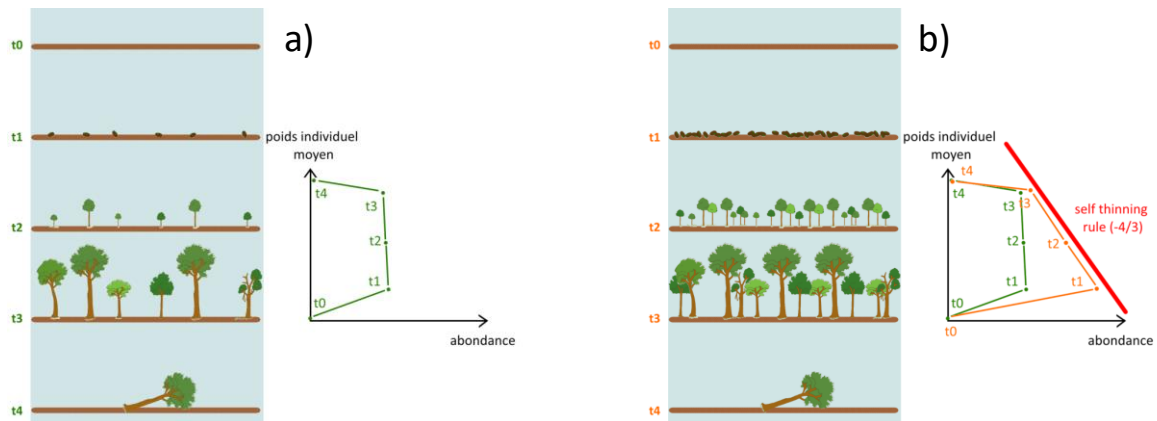


Figure 13 : a) Schéma illustrant la trajectoire dans le temps d'une classe d'âge d'une espèce d'arbre colonisant un terrain lorsque la capacité d'accueil du terrain a) n'est pas atteinte; la tangente à la trajectoire est proche de la verticale car le potentiel d'accueil du terrain n'est pas atteinte, la mortalité est donc faible malgré l'occupation croissante de l'espace due à la croissance des arbres. b) la capacité d'accueil du terrain est atteinte (en orange); la tangente à la trajectoire suit une pente forte (établie dans la littérature à $-4/3$) car la compétition pour l'espace due au grand nombre d'individus augmente avec la croissance des arbres et induit une surmortalité dite densité-dépendante qui traduit la saturation d'occupation du milieu.

Application à la Baie de Seine

A partir du jeu de données de la CSLN pour lequel des relevés mensuels sont disponibles, nous avons appliqué la méthode précédemment décrite pour les 3 espèces de poissons plats principales. A partir des données d'abondance et du poids individuel moyen par classe d'âge, il est possible de projeter les trajectoires de ces classes d'âge dans un plan dont l'abscisse est l'abondance et l'ordonnée est le poids individuel moyen. On observe alors si la tangente de la trajectoire a une pente qui atteint les $-4/3$ (exemple avec les données de la CSLN Figure 14). Nous pouvons alors statuer sur l'existence ou non d'une mortalité densité-dépendante et donc essayer de déterminer si la capacité d'accueil de la baie de Seine pour cette classe d'âge est atteinte ou non à une année donnée.

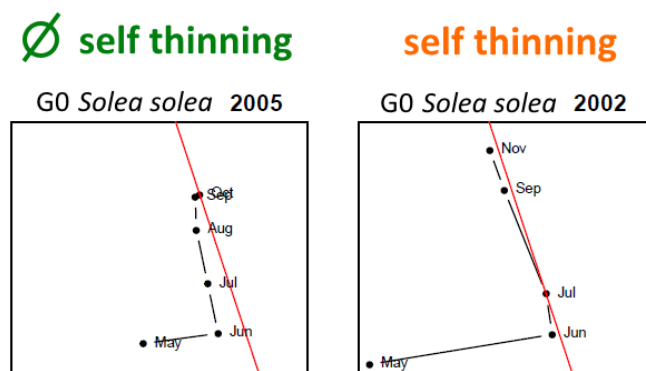


Figure 14 : Deux exemples de trajectoires des classes d'âge 0 (G0) de la sole ; la ligne rouge a une pente de $-4/3$ et permet de conclure si oui ou non la trajectoire est tangente à une pente de $-4/3$ qui traduit un phénomène de mortalité densité-dépendante, ou "self-thinning". (abscisse : abondance de sole; ordonnée : poids individuel moyen).

Les premiers résultats montrent que les trajectoires atteignant cette tangente du « self thinning » sont nombreuses (Figure 15). Il semblerait donc que la capacité d'accueil de

la Baie de Seine soit atteinte régulièrement. La capacité d'accueil est ici abordée par des variations de densités engendrées par une mortalité d'individus. Les diminutions de densité observées peuvent-être générées par des processus autres que celui de la mortalité comme par exemple des artéfacts du protocole d'échantillonnage. Par exemple, il est possible qu'une cohorte migre vers des zones hors du secteur échantillonné à la période hivernale, ce qui aurait comme conséquence de diminuer les densités observées. Par conséquent, ce type d'analyse doit s'effectuer sur des cohortes pour lesquelles les migrations mensuelles sont connues.

Des analyses ont été menées pour corrélérer les variables environnementales aux variations du nombre d'espèces semblant avoir atteint la capacité d'accueil du milieu. Toutefois, aucune variable environnementale n'a pu être sélectionnée. Un projet de thèse proposé dans le cadre du projet CAPES (programme Seine-Aval 6) se propose d'approfondir cette question en estimant différemment la capacité trophique de la nurricerie de la baie de Seine et en tentant de comprendre les processus sous-jacents à ces estimations (production benthiques, variabilité environnementale, ...).

	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014
<i>S. solea</i> G0															
<i>P. platessa</i> G0															
<i>P. flesus</i> G0															
<i>S. solea</i> G1															
total	0	3	4	2	2	3	1	2	4	3	2	4	3	3	3

Figure 15 : Résultats des analyses de trajectoire pour 4 groupes de poissons; en orange, la trajectoire atteint la tangente du self thinning. Le total indique les années pour lesquelles au moins une espèce atteint la capacité d'accueil.

3 Modélisation d'habitat en estuaire et baie de Seine

3.1 Une question de modèles

L'étude de la relation entre les poissons et leur habitat est un élément central dans la caractérisation des mécanismes déterminant la convenance (i.e. suitability) de ces habitats pour les espèces. Les modèles d'habitat (ou species distribution models, SDM) dérivés de ces relations permettent de comprendre les mécanismes de distribution des espèces et d'identifier quantitativement les caractéristiques constituant un bon habitat pour les poissons. Ils permettent également de prédire la distribution géographique de ces espèces (Trimoreau et al., 2013).

Parmi la variété de SDM existants, l'emploi de modèles linéaires généralisés (GLM) a été retenu pour la possibilité de réutilisation facilitée des relations poissons-habitats et des courbes de préférences des espèces, notamment par les acteurs du projet « Habitats fonctionnels du GIP ». Les GLM sont une extension des modèles linéaires dont l'utilisation est limitée à certaines conditions, notamment la normalité des résidus. Les GLM testent un lien entre une variable à expliquer (densité) et plusieurs variables explicatives (données environnementales décrites précédemment), qui peuvent être de nature quantitative ou

qualitative (contrairement au modèle linéaire classique). Le modèle ajusté aux données est une représentation mathématique de la relation entre ces variables.

Les données de campagnes scientifiques sur les compartiments biologiques (e.g. poissons) contiennent régulièrement une masse importante de zéros (i.e. « zero inflated ») et des valeurs positives. Il existe différentes méthodes pour modéliser ce type de données (Lecompte et al., 2013) et parmi ces méthodes, l'utilisation de modèles Delta ou d'une distribution Tweedie (1984) est souvent appropriée. Les modèles Delta sont parmi les plus utilisés en halieutique. Ils consistent à recourir à deux sous-modèles, l'un pour modéliser les présence/absence et l'autre pour modéliser les valeurs de densités positives (i.e. non nulles) de l'espèce modélisée (Le Pape et al., 2003 ; Rochette et al., 2010 ; Meisse, 2013 ; Trimoreau et al., 2013). La combinaison des deux sous-modèles conduit à l'obtention d'un modèle Delta (Stefansson, 1996).

La distribution Tweedie fait partie de la famille des distributions exponentielles et peut donc être mise en place aussi avec des GLMs. Elle consiste à définir un ensemble de paramètres définissant la moyenne, $E(Y_i)$ et la variance, $Var(Y_i)$ de cette distribution:

$$E(Y_i) = \mu_i \quad \text{et} \quad Var(Y_i) = \varphi \mu_i^p$$

où φ est le paramètre de dispersion et p est un paramètre supplémentaire contrôlant la variance de la distribution. Le développement des modèles avec ce type d'approche s'effectue notamment par l'ajustement des paramètres de la distribution.

Dans cette tâche 3, nous avons mis en œuvre les deux types de GLMs (modèles Delta et distribution Tweedie) sur des périodes différentes et à l'aide de différentes variables environnementales (physiques, chimiques et biologiques). Ces différents choix de modélisation ont été effectués selon la disponibilité des variables environnementales et préférences de modélisateurs.

3.1.1 Modélisation d'habitat sur l'ensemble des jeux de données : approche Delta

Pour réaliser ce travail, l'approche à l'aide de modèles Delta a été utilisée. L'emploi de ces modèles nécessite la réalisation de deux conditions fondamentales. Les données d'échantillonnage servant à la construction des modèles doivent comprendre une variabilité de conditions environnementales suffisamment importante pour inclure la gamme de conditions définissant la niche de l'espèce modélisée. De plus, l'échantillonnage doit comporter des points d'occurrence (présence) et de non-occurrence (absence) de l'espèce associés à une acquisition de paramètres environnementaux. Si le projet MODHANOUR avait pour avantage de se concentrer sur une zone de gradient environnemental en milieu estuarien, maximisant de fait les gammes de variabilité des paramètres environnementaux acquis, l'une des premières difficultés de ce travail était le nombre important de données environnementales manquantes. Afin de maximiser les données disponibles pour la construction des SDM, une mise en commun de l'ensemble des données issues des suivis de l'Ifremer et de la CLSN a par conséquent été décidée.

Ce choix avait plusieurs implications :

- (i) la nécessité d'une standardisation des données biologiques (engins différents, période d'échantillonnage différentes, ...),
- (ii) un choix des variables environnementales exploitables communes aux deux suivis,
- (iii) et une sélection des juvéniles (groupes d'âge G0 et G1) sur un même référentiel commun indépendant du mois d'échantillonnage.



Le travail sur la standardisation des données est décrit en détails à la tâche 1. Un coefficient par espèce a été appliqué pour corriger les données de densité sur la référence des données du CSLN (Tableau 3).

Les variables environnementales ponctuelles associées aux acquisitions biologiques exploitables sont la température (°C), la salinité (P.S.U.), la turbidité ou concentration de matières en suspension (mg.L⁻¹), la profondeur (m) recodée en variable qualitative de bathymétrie (classes de profondeur : 0 – 5 m, 5 – 10 m, 10 – 20 m, 20 – 30 m et 30 – 50 m) et le faciès sédimentaire (sable grossier, sable fin, sable vaseux, vase, vase sableuse). Trois variables acquises uniquement par l'un des suivis (Ifremer) n'ont pas été retenues pour l'analyse (température et salinité de surface et oxygène dissous). Des tests (essais de construction de modèles SDM) ont néanmoins été réalisés pour certaines espèces et démontré l'intérêt notable d'une acquisition à l'avenir de données d'oxygène dissous, la sensibilité de certains juvéniles de poissons aux faibles concentrations en oxygène dissous n'étant plus à démontrer (Craig et al., 2012). Bien qu'actuellement dans la baie de Seine, les concentrations en oxygène dissous ne soient pas problématiques (voir détails ci-bas), le suivi d'une telle variable serait pertinente compte tenu des effets climatiques potentiels sur les modifications de débits et stratification thermique (Kennedy et al., 2002). Les données de débit, bien que disponibles, n'étant pas spatialisées, n'ont également pas été utilisées.

Afin de construire des modèles d'habitat par espèce et/ou par espèce et groupe d'âge (G0 et G1) si un effet 'cohorte' était avéré, des seuils de taille maximale ont été établis par espèce. Le tableau 4 présente les seuils établis à partir d'analyses de spectre de taille ou de la littérature (Dorel, 1986 ; Ravard et al. 2014 ; Morin et al., 2015 ; Froese et Pauly, 2016).

Tableau 4 : Seuils de taille maximale définissant les groupes d'individus G0 et G1 par espèce

Espèce	Seuil de taille (cm)	
	G0	G1
<i>Anguilla anguilla</i>	14	24
<i>Buglossidium luteum</i>	6,5	12
<i>Callionymus lyra</i>	12	24
<i>Chelidonichthys lucerna</i>	11	27
<i>Ciliata mustela</i>	24	0
<i>Dicentrarchus labrax</i>	11	20
<i>Limanda limanda</i>	14	21
<i>Merlangius merlangus</i>	21	35
<i>Osmerus eperlanus</i>	16	26
<i>Platichthys flesus</i>	15	23
<i>Pleuronectes platessa</i>	17	28
<i>Pomatoschistus</i> sp.	7,2	0
<i>Solea solea</i>	13	29
<i>Trisopterus luscus</i>	12	24

Les individus de taille supérieure au seuil des G1 ont été écartés, les modèles étant construits pour des individus juvéniles uniquement. En conséquence, après sélection des individus juvéniles, les jeux de données disponibles pour la construction des modèles se présentaient sous la forme suivante (colonnes des matrices) :

[année, mois, longitude, latitude] [espèce / espèce.cohorte] [densité / occurrence] [variables environnementales]

Enfin, pour satisfaire la condition de données de non-occurrence nécessaire à la réalisation d'une approche Delta, nous avons fait le postulat qu'une absence d'échantillonnage



d'espèce (ou 0 d'observation) était à considérer comme une absence et nous avons de sorte pu intégrer des non-occurrences à nos jeux de données. Cette hypothèse, généralement faite dans les modèles d'habitat a aussi servi à la Tâche 3.

Méthodologie

L'approche par modèle Delta a été mise en œuvre dans cette partie du travail. Sur ce principe, la méthodologie suivante a été appliquée à chaque espèce :

- Une analyse de variance (ANOVA) a d'abord été réalisée pour tester l'effet du groupe d'âge sur la densité, cette analyse ayant pour hypothèse nulle une égalité des moyennes de densités (log-transformées) des deux groupes d'âge.

Cette première étape visait à déterminer, pour chacune des 14 espèces modèles, si les GLM devraient être construits à l'espèce ou à l'espèce et par groupe d'âge.

- Un premier sous-modèle visant à décrire une information binaire de présence/absence par un GLM avec une distribution binomiale et une fonction de lien logit a d'abord été construit :

$$\text{Logit}(Y_{0/1}) \approx \mu_{0/1} + F_{\text{Température}} + F_{\text{Salinité}} + F_{\text{Turbidité}} + F_{\text{Bathymétrie}} + F_{\text{Faciès}} + \varepsilon_{0/1}$$

- Un second sous-modèle a été construit pour décrire les densités positives (> 0) log-transformées, par un GLM gaussien :

$$\text{Ln}(Y_+) \approx \mu_+ + F_{\text{Température}} + F_{\text{Salinité}} + F_{\text{Turbidité}} + F_{\text{Bathymétrie}} + F_{\text{Faciès}} + \varepsilon_+$$

Une procédure pas-à-pas (« stepward ») a été utilisée pour effectuer une sélection du meilleur GLM (ainsi que les variables explicatives associées) sur un critère de parcimonie (pour la sélection du nombre de variables conservées) en se basant sur les valeurs d'AIC (Akaike Information Criterion) et de gain de déviance expliquée, après avoir évalué la qualité de l'ajustement des modèles par un test du Chi² (seuil de 0,05).

- Enfin les deux sous-modèles (GLM binomial et gaussien) ont été combinés (obtention du modèle Delta) en tenant compte de la correction de Laurent (1963) pour obtenir une estimation non-biaisée des densités positives log-transformées :

$$\hat{Y} = \hat{Y}_0 \times e^{\ln(\hat{Y}_+)} \times e^{\frac{\hat{\sigma}^2(+)}{2}}$$

Résultats des modèles Delta

En suivant la méthodologie précédemment décrite, les analyses de variance ont conduit à construire des modèles par groupe d'âge pour l'ensemble des espèces (au seuil de décision *alpha* de 0.05).

La construction des GLM (gaussiens ou binomiaux) a conduit à écarter 2 espèces de l'analyse pour cause de données limitantes : l'anguille européenne, *Anguilla anguilla* et le grondin perlon, *Chelidonichthys lucerna* et uniquement pour le groupe d'âge des G1, une troisième espèce, la motelle à cinq barbillons, *Ciliata mustela*. Plusieurs modèles n'ont par ailleurs pas été analysés ne satisfaisant pas le test du Chi² de bonne qualité de l'ajustement des modèles. Ainsi après l'ensemble de ces restrictions, un total de 36 modèles pour 12 espèces a pu être développé et analysé (sur les 48 possibles). Sauf cas particuliers précédemment décrits, l'ensemble des modèles GLM construits pour chaque espèce ont été décrits par un tableau présentant l'analyse de déviance des modèles et des tableaux reprenant les valeurs des coefficients des GLM construits (Ces tableaux sont disponibles sur



demande au GIP Seine-Aval). Par ailleurs, l'exemple modèle du merlan sera détaillé ci-contre (Tableaux 5 et 6).

Tableau 5 : Analyse de déviance des GLM construits pour le cas d'étude du merlan (groupe G1), avec 'D.o.F', degrés de liberté et 'exp. deviance %', le pourcentage de déviance expliquée.

<i>M. merlangus (G1)</i>	Binomial on Presence/Absence data				<i>M. merlangus (G1)</i>	Gaussian on log (positive densities)			
	D.o.F	Deviance	Pr (> Chi)	AIC		D.o.F	Deviance	Pr (> Chi)	AIC
Null	1118	456,3		458,3	Null	57	25,8		121,7
+ Temperature	1117	414,1	8,51 . 10 ⁻¹¹	418,1	+ Temperature	56	21,2	3,11 . 10 ⁻⁴	112,2
+ Facies	1113	403,4	0,03	415,4	+ Salinity	55	19,6	0,04	109,8
Exp. deviance %		11,6			Exp. deviance %		24		

Tableau 6 : Détails des GLM construits pour le cas d'étude du merlan (groupe G1), avec 'estimates' les coefficients estimés pour chaque variable explicative conservée et les détails de significativité des effets conservés (p-values et seuil alpha '**' pour 0.001, '***' pour 0.01, '**' pour 0.05 et '.' pour 0.1).**

<i>M. merlangus (G1)</i>	Binomial on Presence/Absence data			<i>M. merlangus (G1)</i>	Gaussian on log (positive densities)		
	Estimates	p-values	Significance level		Estimates	p-values	Significance level
Intercept	-13,28	0,99		Intercept	3,04	3,88 . 10 ⁻³	**
Temperature	-0,22	1,98 . 10 ⁻¹¹	***	Temperature	0,06	9,99 . 10 ⁻³	**
Facies SF	13,84	0,99		Salinity	-0,06	0,04	*
Facies SV	13,18	0,99					
Facies V	13,89	0,99					
Facies VS	14,43	0,99					

Compte tenu des résultats présentés dans le Tableau 7, relatifs à la qualité des modèles construits (valeur d'AUC obtenue à partir de la courbe ROC pour le modèle binomial et détail des modèles linéaires des données de densités positives estimées par rapport aux observées), les GLM obtenus semblent toutefois peu fiables.

Malgré les limites des ajustements des modèles (discutées ici-bas), nous pouvons souligner quelques éléments sur l'importance des différentes variables forçantes dans les modèles binomiaux et gaussiens. Pour ce faire, nous utiliserons la théorie des niches écologiques potentielle et réalisée de Hutchinson (1957). Ici, la niche potentielle d'une espèce est définie comme étant l'ensemble des conditions environnementales permettant l'existence (ou la présence) d'une espèce. Cet ensemble de conditions environnementales se concrétise dans l'espace sous la forme d'un habitat. Nous associons ici le modèle binomial à la définition de l'habitat "potentiel" des juvéniles en estuaire-baie de Seine. L'analyse de l'ensemble des données de présence-absence entre 1995 et 2014 suggère que l'habitat des potentiels des espèces sélectionnées est définie par les faciès sédimentaires (85% des modèles) et la bathymétrie (80%). Par ailleurs, si nous définissons l'habitat "réalisé" comme étant un espace potentiel réellement occupé par une espèce, nous pouvons donc modéliser cet habitat à partir des densités positives. Les résultats des GLM sur densités positives suggèrent ainsi que les variables chimiques telles la température (69%) et



la salinité (63%) sont aussi importantes que les faciès (69%). Bien entendu ces résultats varient en fonction des espèces (Tableau A2).

Tableau 7 : AUC (« Area Under Curve »), équations ajustées entre densités positives prédites et observées et coefficient de corrélation de Pearson associés, avec y : données prédites et x : données observées. 'X' indique les modèles écartés car ne satisfaisant pas une bonne qualité de l'ajustement (test du Chi²).

Species (Age group)	AUC	Densités prédites (y) ~ densités observées (x)	
	$N = 1120$	Equations ajustées	Corrélation de Pearson
<i>B. luteum</i> (G1)	0,851	X	X
<i>B. luteum</i> (G0)	0,821	$y = 0,34 x + 1,59$	0,59 (N = 169)
<i>C. lyra</i> (G1)	0,879	$y = 0,32 x + 1,76$	0,57 (N = 118)
<i>C. lyra</i> (G0)	X	$y = 0,32 x + 1,76$	0,57 (N = 144)
<i>C. mustela</i> (G0)	0,5	$y = 0,07 x + 2,51$	0,27 (N = 321)
<i>D. labrax</i> (G1)	0,846	$y = 0,08 x + 2,34$	0,27 (N = 132)
<i>D. labrax</i> (G0)	X	X	X
<i>L. limanda</i> (G1)	0,906	$y = 0,23 x + 1,79$	0,48 (N = 118)
<i>L. limanda</i> (G0)	0,688	X	X
<i>M. merlangus</i> (G1)	0,789	$y = 0,34 x + 1,52$	0,49 (N = 58)
<i>M. merlangus</i> (G0)	0,668	$y = 0,15 x + 2,17$	0,39 (N = 253)
<i>O. eperlanus</i> (G1)	0,674	$y = 0,03 x + 2,55$	0,18 (N = 702)
<i>O. eperlanus</i> (G0)	X	$y = 0,12 x + 3,18$	0,35 (N = 702)
<i>P. minutus</i> (G1)	0,723	$y = 0,07 x + 2,43$	0,27 (N = 281)
<i>P. minutus</i> (G0)	0,603	X	X
<i>P. platessa</i> (G1)	0,77	$y = 0,32 x + 1,55$	0,56 (N = 211)
<i>P. platessa</i> (G0)	0,752	$y = 0,16 x + 2,50$	0,40 (N = 487)
<i>P. flesus</i> (G1)	0,613	$y = 0,19 x + 1,74$	0,44 (N = 265)
<i>P. flesus</i> (G0)	0,725	$y = 0,20 x + 2,19$	0,45 (N = 457)
<i>S. solea</i> (G1)	0,649	$y = 0,07 x + 2,66$	0,26 (N = 534)
<i>S. solea</i> (G0)	0,632	X	X
<i>T. luscus</i> (G1)	0,666	X	X
<i>T. luscus</i> (G0)	0,658	X	X

L'analyse du Tableau 7 nous informe de la mauvaise validation des modèles construits :

- l'indicateur utilisé pour les modèles binomiaux est l'AUC dont la moyenne, assez faible, pour les différents GLM ajustés de seulement 0,720 témoigne d'un grand nombre de faux positifs (mauvaise prédiction).
- l'analyse des modèles gaussiens s'est faite par construction d'ajustements de modèles linéaires entre données prédites et données observées. Ces derniers s'écartent beaucoup d'un modèle idéal de droite affine d'équation $y = x$ et une pente faible a été systématiquement estimée (maximum ajusté de 0,34) avec une ordonnée à l'origine non-significativement différente de 0. Les valeurs de coefficients de Pearson soutiennent ce même constat ; les corrélations, bien que significatives sont faibles (coefficients compris entre 0,17 et 0,59).



Limites des modèles

Les GLM par approche Delta construits ne permettent pas de prédire suffisamment bien les vraies présences ainsi que les densités positives des différentes espèces, le principal problème venant d'une large sous-estimation des données de densités par les GLM et d'un échec à prédire suffisamment de variabilité (valeurs prédites très bornées). En fait, les résultats illustrent une couverture insuffisante d'échantillonnage des conditions environnementales (gamme de variabilité limitée et trop grand nombre de données manquantes) pour aboutir à des modèles suffisamment informatifs. Ce constat est probablement à associer au manque d'acquisition de variables importantes pour expliquer la densité de peuplement de poissons juvéniles en baie de Seine. Une piste intéressante serait d'intégrer les variables sur différentes échelles temporelles (détails à la section des modèles sur courte période).

Projections avant et après Port 2000 : Exemple du merlan

A titre exploratoire, afin de présenter la finalité du travail, un modèle Delta a été ajusté pour le cas d'étude du merlan (groupe d'âge G1). Cette partie fait suite à l'étape de combinaison des GLM binomiaux et gaussiens (Tableaux 5 et 6), les résultats sont donnés sous la forme d'une présentation des courbes de préférences (Figure 16) et d'une cartographie potentielle des habitats du merlan avant et après Port 2000 (Figure 17).

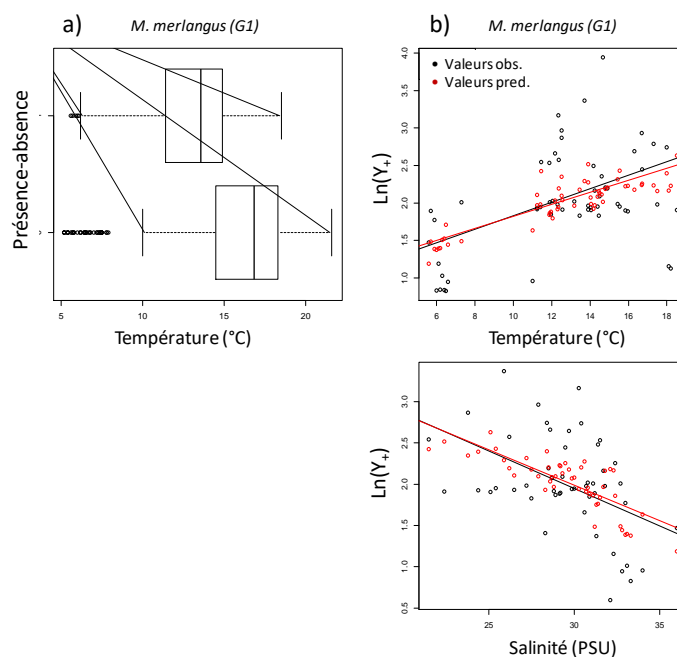


Figure 16 : Courbes de préférences pour le merlan a) pour la température partir de l'ajustement du modèle binomial et b) de la température et de la salinité à partir de l'ajustement du modèle Gaussien sur les données de densités positives.



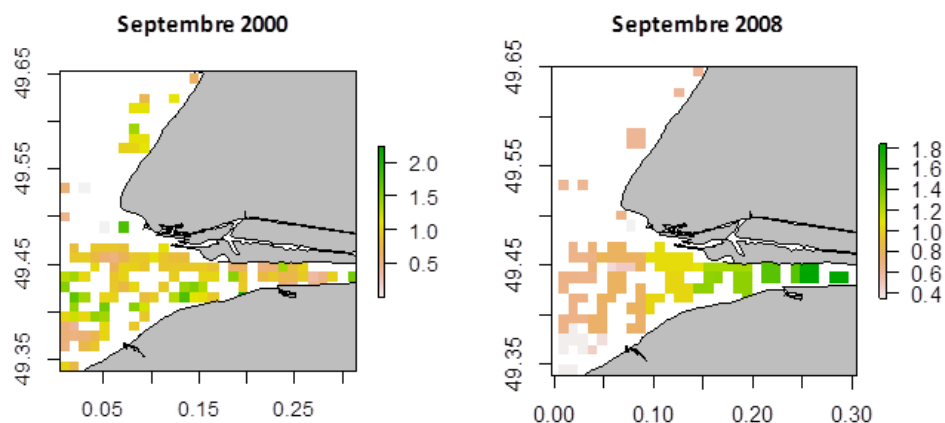


Figure 17 : Cartographie des densités prédites de merlan en septembre 2000 et 2008

Bien que le merlan ne soit pas un exemple type de l'estuaire de la Seine, nous observons une légère diminution des densités estuariennes après Port2000 et un décalage du centre de distribution vers l'amont de l'estuaire. Une légère hausse de température et des salinités plus faibles seraient responsables de cette modification. Ce résultat, intéressant en soi, ne sera pas commenté plus en détails. L'objectif ici étant de présenter le type de poursuite éventuelle possible à condition de disposer d'un enrichissement de données environnementales et de modèles avec une meilleure qualité d'explication.

3.2 Modèles d'habitat développés sur une courte période (2008-2010): approche Tweedie

La distribution des espèces est influencée par l'environnement physique et par la disponibilité des ressources trophiques (Tableau et al., 2016; Le Pape et al., 2007). La tâche 3 visait donc à quantifier la part de la variabilité liée aux proies et celle liée aux variables physiques dans la distribution spatiale des poissons. Cette partie a été réalisée à partir des données du projet Colmatage (2008-2009) dans lequel tous les compartiments (poissons, benthos, sédiments) ont été échantillonnés simultanément.

Méthodologie

Des GLM ont été ajustés sur les données de biomasse de juvéniles ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) pour les juvéniles des espèces sélectionnées à la Tâche 1. Pour cet objectif, nous avons dû combiner les cohortes de chaque espèce et les données des deux années afin d'obtenir un nombre de données suffisant pour ajuster les modèles. Les variables environnementales utilisées proviennent en partie du projet COLMATAGE (poissons et benthos), des travaux de modélisation de Philippe Cugier (MANGA sur la période 2000-2010: salinité, température et oxygène dissous) et du GIP SA (faciès et bathymétrie). Concernant les données issues des modèles MANGA, nous avons extrait le minimum, maximum, la moyenne et l'écart-type pour chaque variable annuellement. Pour les besoins de cette tâche nous avons sélectionné *a priori* les statistiques associées. Ainsi les jeux de données disponibles pour la construction des modèles se présentaient sous la forme suivante (colonnes des matrices) :

[stations, année, longitude, latitude] [espèce] [densité / biomasse] [variables
environnementales biotiques et abiotiques]



Tel que mentionné précédemment dans la section des SDM, les données de campagnes scientifiques sur les compartiments biologiques (e.g. poissons) contiennent régulièrement une masse importante de zéros et des valeurs positives. Dans le cadre de cette section du projet nous avons utilisé une approche par GLM en privilégiant une famille des distributions exponentielles, i.e. la distribution Tweedie. Pour rappel, les paramètres de la moyenne, $E(Y_i)$ et de la variance, $Var(Y_i)$ de cette distribution sont les suivants:

$$E(Y_i) = \mu_i \text{ et } Var(Y_i) = \phi \mu_i^p$$

où ϕ est le paramètre de dispersion et p est un paramètre supplémentaire contrôlant la variance de la distribution. Quand $p = 0$, la distribution est équivalente à une distribution Normale, quand $p = 1$ elle s'apparente à une distribution de Poisson et quand $p = 2$, elle devient une distribution Gamma. Ainsi, pour la section portant sur le développement des modèles d'habitat à partir des données sur une courte période, nous avons ajusté les modèles avec $[1 < p < 2]$. Une méthode itérative de sélection du meilleur ajustement de p a été mise en place pour chaque espèce.

Pour l'ajustement des GLMs de cette tâche il nous était impossible d'utiliser une méthode de sélection pas à pas (non compatible avec l'utilisation des modèles *Tweedie*). Nous avons donc opté pour une définition *a priori* de 9 modèles composés de variables environnementales physiques, chimiques et/ou biotiques trophiques, seuls ou combinées. Le choix des variables est associé à une hypothèse d'un type de contrôle environnemental, par exemple un contrôle par des variables trophiques (Modèle 2), par un environnement physique (Modèle 6), ou physico-trophique (Modèle 5). La significativité des modèles (Ch^2) et les modalités d'ajustement utilisées étant exactement les mêmes que celles utilisées pour les SDM, nous ne les répétons pas ici. Seul le calcul Pseudo- R^2 de Nagelkerke (1991) a été ajouté. Celui-ci est calculé de la façon suivante:

$$\text{Pseudo-}R^2 = \frac{1 - \{L(M_{\text{null}}) / L(M_{\text{best}})\}^{2/N}}{1 - L(M_{\text{null}})^{2/N}}$$

où $L(M_{\text{null}})$ est le modèle sans variable explicative et le $L(M_{\text{best}})$ est celui retenu dans la procédure itérative basée sur l'AIC. Les modèles testés sont les suivants et les ajustements sont résumés au Tableau 8:

Modèle 1 : Modèle saturé (i.e. avec toutes les variables)

$$\text{Ln}(Y_+) \approx \mu_+ + F_{nrj1} + F_{nrj2} + F_{nrj3} + F_{nrj4} + F_{Dep} + F_{DepSusp} + F_{Susp} + F_{Pred} + F_{Omn} + F_{nbTot} + F_{kgTot} + \varepsilon_+$$

Modèle 2 : Modèle trophique (basé sur des guildes énergétiques de proies, adapté de Tableau *et al.* 2015)

$$\text{Ln}(Y_+) \approx \mu_+ + F_{nrj1} + F_{nrj2} + F_{nrj3} + F_{nrj4} + \varepsilon_+$$

Modèle 3 : Modèle trophique (basé sur les guildes trophiques des proies)

$$\text{Ln}(Y_+) \approx \mu_+ + F_{Dep} + F_{DepSusp} + F_{Susp} + F_{Pred} + F_{Omn} + \varepsilon_+$$

Modèle 4 : Modèle de densité-dépendance

$$\text{Ln}(Y_+) \approx \mu_+ + F_{nbTot} + F_{kgTot} + \varepsilon_+$$

Modèle 5 : Modèle biotique (modèle 2 + modèle 4)

$$\text{Ln}(Y_+) \approx \mu_+ + F_{nrj1} + F_{nrj2} + F_{nrj3} + F_{nrj4} + F_{nbTot} + F_{kgTot} + \varepsilon_+$$

Modèle 6 : Modèle biotique (modèle 3 + modèle 4)

$$\ln(Y_+) \approx \mu_+ + F_{Dep} + F_{DepSusp} + F_{Susp} + F_{Pred} + F_{Omn} + F_{nbTot} + F_{kgTot} + \varepsilon_+$$

Modèle 7 : Modèle chimique

$$\ln(Y_+) \approx \mu_+ + F_{Température} + F_{Salinité} + F_{oxygène\ dissous} + \varepsilon_+$$

Modèle 8 : Modèle physique

$$\ln(Y_+) \approx \mu_+ + F_{Bathymétrie} + F_{Faciès} + \varepsilon_+$$

Modèle 9 : Modèle abiotique (modèle 7 + modèle 8)

$$\ln(Y_+) \approx \mu_+ + F_{Température} + F_{Salinité} + F_{oxygène\ dissous} + F_{Bathymétrie} + F_{Faciès} + \varepsilon_+$$

Résultats des modèles Tweedie

Les résultats des modèles ont montré l'importance prépondérante des variables physico-chimiques, en particulier la bathymétrie et la salinité. Les variables trophiques identifiées par la guildes énergétique des proies ne sont significatives que pour les *gobiidae*. A la différence des autres objectifs, ici nous avons une large gamme de variables environnementales. L'oxygène dissous est une variable qui ressort comme importante dans certains modèles, dont celui du *Buglossidium luteum*. Les données d'oxygène dissous ne comportent toutefois pas de problème en termes d'hypoxie. En effet, la plage de distribution des d'oxygène dissous varie entre 6,8 et 13,8 mg.L⁻¹ avec une moyenne oscillant à 8,5 mg.L⁻¹. Or, les conditions hypoxiques sont reconnues à partir d'un seuil de 2.86 mg.L⁻¹. La significativité de cette variable, pour certaine espèce, est vraisemblablement liée à sa variabilité spatiale plutôt qu'à une réponse écologique.

Tableau 8 : Résumé des ajustements des meilleurs modèles sélectionnés à partir d'un critère d'AIC.

Espèce	Pseudo R ² [pvalue]	Modèle sélectionné
<i>Callionymus lyra</i>		
Density (nb.h ⁻¹)	0.913 [<0.001]	Modèle physico-chimique (n°9)
Biomass (kg.h ⁻¹)	0.533 [<0.001]	Modèle physico-chimique (n°9)
<i>Osmerus eperlanus</i>		
Density (nb.h ⁻¹)	X	X
Biomass (kg.h ⁻¹)	X	X
<i>Buglossidium luteum</i>		
Density (nb.h ⁻¹)	0.922 [<0.001]	Modèle physico-chimique (n°9)
Biomass (kg.h ⁻¹)	0.266 [<0.001]	Modèle physico-chimique (n°9)
<i>Platichthys flesus</i>		
Density (nb.h ⁻¹)	X	X
Biomass (kg.h ⁻¹)	0.01 [0.001]	Modèle physico-chimique (n°9)
<i>Clupea harengus</i>		
Density (nb.h ⁻¹)	X	X
Biomass (kg.h ⁻¹)	X	X
<i>Chelidonichthys lucerna</i>		
Density (nb.h ⁻¹)	X	X
Biomass (kg.h ⁻¹)	0.001 [<0.001]	Modèle physico-chimique (n°9)
<i>Limanda limanda</i>		
Density (nb.h ⁻¹)	X	X
Biomass (kg.h ⁻¹)	0.016 [<0.001]	Modèle physico-chimique (n°9)
Gobiidae		
Density (nb.h ⁻¹)	0.862 [<0.001]	Modèle trophique énergétique (n°2)
Biomass (kg.h ⁻¹)	0.040 [0.001]	Modèle trophique énergétique (n°2)



Dicentrarchus labrax

¹

Density (nb.h ⁻¹)	0.99 [<0.001]	Modèle saturé (n°1)
Biomass (kg.h ⁻¹)	0.798 [<0.001]	Modèle saturé (n°1)
Pleuronectes		
platessa		
Density (nb.h ⁻¹)	0.260 [0.003]	Modèle chimique (n°7)
Biomass (kg.h ⁻¹)	0.173 [<0.001]	Modèle physico-chimique (n°9)
Sprattus sprattus		
Density (nb.h ⁻¹)	X	X
Biomass (kg.h ⁻¹)	0.001 [0.001]	Modèle physique (n°8)
Solea solea		
Density (nb.h ⁻¹)	0.249 [0.016]	Modèle chimique (n°7)
Biomass (kg.h ⁻¹)	0.047 [<0.001]	Modèle physico-chimique (n°9)
Trisopterus luscus		
Density (nb.h ⁻¹)	X	X
Biomass (kg.h ⁻¹)	X	X

¹: Problème de sur-paramétrisation

Une perspective de cette tâche, qui n'est pas aussi étoffée que nous l'aurions souhaité, il serait intéressant de modéliser à nouveau les espèces avec une définition des variables continues (ici les variables chimiques) en classes. Cette alternative nécessiterait comme mentionné plus haut de confronter ces modèles alternatifs à d'autres sites pour s'assurer que cette approche très empirique ne soit pas biaisée (très espèce- et site-dépendante). Par ailleurs, nous pourrions également utiliser une sélection pas à pas des variables, ce qui permettrait au modèle de choisir une variable et non pas un groupe de variables comme c'est présentement le cas. Cette procédure étant inexistante, il faudrait toutefois la coder.

3.3 Perspectives sur la modélisation d'habitat

Les travaux réalisés constituent une avancée dans la définition de modèle d'habitat des espèces sélectionnées et ont permis d'illustrer un besoin d'acquisition de données conséquent, notamment environnementales, encore trop limitantes.

Une réflexion importante serait à mettre en œuvre pour essayer de limiter le plus possible les données manquantes des jeux de données existants, très riches pour la partie biologique. Ainsi des approches d'interpolation, par exemple par méthode de krigeage, pourraient constituer une possibilité de compenser certains manques de données mais cela constituerait un travail en soi.

Une autre possibilité, cette fois-ci pour améliorer l'explication des modèles actuels pourrait venir, à condition d'en disposer, d'un emploi de données environnementales à différentes échelles d'intégration, non seulement ponctuelles :

- (i) à savoir des données intégrées sur des échelles temporelles différentes (pour intégrer un effet environnemental différé sur la biologie), par exemple telles que la température minimale hivernale ou maximum estivale pouvant agir sur les densités de juvéniles
- (ii) ou sur des échelles spatiales différentes. Ainsi, des variables forçantes importantes, climatiques par exemple, peuvent agir à méso-échelle et pourraient aider à une meilleure explication des modèles, en ne considérant pas que des variables locales (par



exemple des indices climatiques régionaux ou des variables intégrées pour estimer l'effet de modifications de régime de vents).

Enfin une dernière poursuite envisageable, nécessitant la mise en place de collaborations entre collègues travaillant sur différentes nourriceries, se rapprochant de ce qui est généralement mis en œuvre pour des approches de modélisation de niche écologique, pourrait passer par la construction de modèles intégrant plusieurs jeux de données pour maximiser la représentation de gammes de variabilité de paramètres environnementaux. Les modèles seraient alors testés et validés sur notre cas d'étude. Une autre alternative, proche de la précédente mais avec la même contrainte, pourrait venir d'essais de construction de modèles Delta, dans la continuité du travail réalisé, mais avec des variables explicatives qualitatives uniquement comme réalisé par Trimoreau et al. (2013). Cette approche nécessiterait néanmoins de tester la définition de différentes classes (codage des variables), avec probablement une sensibilité possible des modèles à la définition de ces classes (espèce par espèce ou par groupes d'espèces de tolérances proches) et une nécessité de confronter ces modèles alternatifs à d'autres sites pour s'assurer que cette approche très empirique ne soit pas biaisée (très espèce- et site-dépendante).

Finalement, l'ajustement d'autres modèles d'habitats, par exemple des modèles additifs généralisés (GAM) ou des GLM avec emploi d'une distribution tweedie (sur le modèle de ceux construits pour la dernière section de la tâche 3), nécessiterait certes un important travail supplémentaire mais se serait vraisemblablement heurté aux mêmes limites que celles que nous avons rencontrées.



Conclusion

Le projet MODHANOUR avait comme objectif d'identifier les facteurs explicatifs de l'évolution, entre 1995 et 2014, des abondances d'espèces de poissons utilisant l'estuaire de la Seine comme nourricerie. La caractérisation de ces facteurs environnementaux a été réalisée à deux échelles temporelles, soit à l'échelle mensuelle et interannuelle. Le choix de ces échelles s'est fait en fonction de la disponibilité des données biologiques disponibles pour le projet. L'analyse de la variabilité mensuelle a permis d'établir une typologie d'utilisation mensuelle des juvéniles de poissons. Cette typologie est décrite par quatre grands patrons d'occupation de l'espace. La variation des facteurs de condition en lien avec cette dynamique d'occupation spatiale n'a pu être liée avec aucun des paramètres environnementaux disponibles. Il est possible que l'absence de lien soit dû au choix et/ou la disponibilité des variables environnementales. La piste d'une réponse potentielle liée à des facteurs d'ordre trophiques est suggérée et sera étudiée dans le cadre du projet Seine-Aval 6 CAPES.

L'analyse de la variabilité interannuelle s'est faite via l'analyse des biomasses par cohorte de juvéniles et suggère l'importance du débit hivernal comme variable explicative de la variabilité interannuelle, en particulier pour certaines espèces de poissons plats. Le débit étant lié à la production benthique, ce résultat nous a mené à regarder la variabilité interannuelle de la capacité d'accueil. C'est dans ce contexte que l'importance trophique émerge comme variable structurante au sein de la nourricerie de la baie de Seine.

Dans la troisième partie, moins étoffée que les précédentes, nous avons développé un ensemble de modèles GLM sous différentes hypothèses de contrôle environnemental pour chaque espèce de juvénile sur des séries de données à longueur différente. D'une part, les modèles construits à partir des très longues séries de données ont souligné l'importance prépondérante des faciès sédimentaires et de la bathymétrie dans l'habitat potentiel des espèces ainsi que la température et la salinité dans l'habitat réalisé des espèces. D'autre part, les modèles sur des séries très courtes ont aussi montré une importance prépondérante des variables physico-chimiques en comparaison aux variables trophiques, dans le choix de l'habitat d'une espèce sur les deux années étudiées. Etant donné les hypothèses émises plus haut sur l'importance du facteur trophique, nous nous attendions à ce que ce dernier ressorte avec plus de significativité dans les modèles. Cette absence de résultat peut s'expliquer d'une part par la disponibilité des données utilisées dans les modèles d'habitat. En effet, les modèles développés à partir de l'ensemble de la série de données d'échantillonnage de poissons (1995-2014) ne comprenaient pas de variables trophiques. Lorsque les données trophiques ont pu être intégrées, ces dernières ne portaient que sur deux années. Il est à noter que nous n'avons pu développer des modèles robustes d'habitat que pour un très faible nombre d'espèces, des perspectives d'amélioration ont donc été proposées afin d'augmenter ce nombre.

En conclusion, l'analyse conjointe de l'évolution saisonnière et interannuelle de la position des populations le long du gradient amont aval de l'embouchure de la Seine a conduit à des résultats intéressants et pertinents qui méritent d'être valoriser. Toutefois, pour des raisons administratives (fin de contrat prématuré) la valorisation n'a pas pu être menée à terme. Ces résultats ouvrent une perspective intéressante en ce qui concerne l'étude de



l'évolution saisonnière et interannuelle de la production benthique et le lien avec la dynamique d'occupation de la Baie de Seine.

BIBLIOGRAPHIE

- Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B.S., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P.F., Weinstein, M.P. (2001). The Identification, Conservation, and Management of Estuarine and Marine Nurseries for Fish and Invertebrates. *Bioscience* 51, 633–641.
- Burke, J. S. (1995), Role of feeding and prey distribution of summer and southern flounder in selection of estuarine nursery habitats. *Journal of Fish Biology*, 47: 355–366.
- Byrd, R. H., Lu, P., Nocedal, J. and Zhu, C. (1995). A limited memory algorithm for bound constrained optimization. *SIAM J. Scientific Computing* 16, 1190–1208.
- Craig, J.K. (2012). Aggregation on the edge: effects of hypoxia avoidance on the spatial distribution of brown shrimp and demersal fishes in the Northern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series* 445 75-95
- Delsinne N., (2005). Evolution pluri-millénaire à pluri-annuelle du prisme sédimentaire d'embouchure de la Seine. Facteurs de contrôle naturels et d'origine anthropique. Thèse de doctorat, Université de Caen. 185p
- 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). *Neth. J. Sea Res.* 27, 297–306.
- Dorel, D. (1986). Poissons de l'Atlantique Nord-Est : Relations Taille-Poids. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/1289/>
- Elith, J., Leathwick, J. (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 677-697.
- Franco, A., Franzoi, P., Malavasi, S., Riccato, F., Torricelli, P. (2006). Fish assemblages in different shallow water habitats of the Venice Lagoon. *Hydrobiologia* 555, 159–174.
- Fréon, P. (1979). Relations tailles-poids, facteurs de condition, et indices de maturité sexuelle: rappels bibliographiques, interprétations, remarques et applications.
- Froese, R. and D. Pauly. Editors. (2016). FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (06/2016).
- Gibson, R. (1994). Impact of Habitat Quality and Quantity on the Recruitment of Juvenile Flatfishes. *Neth. J. Sea Res.* 32, 191–206.
- Goeldner-Gianella, L. (2007). Perceptions and Attitudes Toward De-polderisation in Europe: A Comparison of Five Opinion Surveys in France and the UK. *J. Coast. Res.* 1218–1230.
- Gray, J.S., Wu, R.S., Or, Y.Y. (2002). Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 238, 249–279.
- Laurent, A.G. (1963). The log-normal distribution and the translation method: description and estimation problems. *Journal of the American Statistical Association* 58 : 231–235
- Lecomte, J-B., Benoît, H.P., Ancelet, S., Etienne, M-P., Bel, L., and Parent, E. (2013). Compound Poisson-gamma vs. delta-gamma to handle zero-inflated continuous data under a variable sampling volume. *Methods in Ecology and Evolution*: 1159-1166
- Le Pape, O. Chauvet, F. Mahevas, S. Lazure, P. Guerault, D. Desaunay, Y. (2003). Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) and contribution of different habitats to the adult population in the Bay of Biscay (France). *Journal of Sea Research* 2/3 : 139-149
- Meisse, B. (2013). Dynamique des ressources demersales dans l'écosystème marin mauritanien : vulnérabilité des ressources et impacts de la pêche. Thèse de doctorat, Agrocampus Ouest, Rennes, 220 p.



- McLusky, D.S., Elliott, M. (2006). *The Estuarine Ecosystem - ecology, threats and management*, 3rd ed. Oxford University Press.
- Morin, J., Brind'Amour, A., Fisson, C., Bacq, N., Boulet, M., Guillerme, D., Berthele, O., Martin, J. (2015). Peuplements halieutiques en estuaire de Seine et baie de Seine orientale - Distribution et évolution des abondances des principales espèces capturées au chalut à perche lors des campagnes scientifiques réalisées par l'Ifremer entre 1995 et 2010. 74 p.
- Nagelkerke, (1991) A Note on a General Definition of the Coefficient of Determination. *Biometrika*, 691-692.
- Nicolas, D. Le Loc'h, F. Desaunay, Y. Hamon, D. Blanchet, A. Le Pape, O. (2007). Relationships between benthic macrofauna and habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Vilaine estuary (Bay of Biscay, France) nursery ground. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 639-650
- Primo, A.L., U.M. Azeiteiro, S.C. Marques, F. Martinho, J. Baptista, M.A. Pardal. (2013). Colonization and nursery habitat use patterns of larval and juvenile flatfish species in a small temperate estuary. *Journal of Sea Research* 76, 126-134.
- Ravard, D., Brind'Amour, A., and Trenkel, V.M. (2014). Evaluating the potential impact of fishing on demersal species in the Bay of Biscay using simulations and survey data. *Fisheries Research* 157, 86–95.
- 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. *Neth. J. Sea Res.* 29, 173–192.
- Rochette, S., Rivot, E., Morin, J., Mackinson, S., Riou, P., Le Pape, O. (2010). Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: Application to *Solea solea* in the Eastern Channel (Western Europe). *Journal of Sea Research* 64: 34–44.
- Rochette S., Le Pape O., Vigneau J., Rivot E. (2013). A hierarchical Bayesian model for embedding larval drift and habitat models in integrated life cycles for exploited fish. *Ecological Applications*, 23(7), 1659-1676
- Salen-Picard, C., Darnaude, A.M., Arlhac, D., Harmelin-Vivien, M.L. (2002). Fluctuations of macrobenthic populations: a link between climate-driven river run-off and sole fishery yields in the Gulf of Lions. *Oecologia* 133, 380–388.
- Seitz, R.D., Wennhage, H., Bergström, U., Lipcius, R.N., Ysebaert, T. (2014). Ecological value of coastal habitats for commercially and ecologically important species. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 71, 648–665.
- Stefansson, G. (1996). Analysis of groundfish survey abundance data: combining the GLM and delta approaches. *ICES Journal of Marine Science* 53: 577–588.
- Tableau A., Le Bris H., Brind'Amour A. (2015). Available Benthic Energy Coefficient (ABEC): a generic tool to estimate the food profitability in coastal fish nurseries. *Marine Ecology Progress Series* 522: 203-218
- Tableau A., Brind'Amour A., Woillez M., Le Bris H. (2016) Influence of food availability on the spatial distribution of juvenile fish within soft sediment nursery habitats. *Journal of Sea Research* 111: 76–87
- Trimoreau, E., Archambault, B., Brind'Amour, A., Guitton, J., Le Pape, O. (2013). Quantitative estimate of the function of soft sheltered productive coastal areas as essential flatfish nursery habitat. *Estuarine, Coastal, and Shelf Science* 133: 193-205.
- Tweedie, M. C. K. (1984), "An Index Which Distinguishes between Some Important Exponential Families," in J. K. Ghosh and J. Roy, eds., *Statistics: Applications and New Directions—Proceedings of the Indian Statistical Institute Golden Jubilee International Conference*, 579–604.
- Van der Veer, H.W., R. Dapper, J.I.J. Witte. (2001). The nursery function of the intertidal areas in the western Wadden Sea for 0-group sole *Solea solea* (L.). *J. Sea Res.*, 45: 271-279

- Van der Veer, H.W., Jung, A.S., Freitas, V., Philippart, C.J.M., Witte, J.I. (2016). Possible causes for growth variability and summer growth reduction in juvenile plaice *Pleuronectes platessa* L. in the western Dutch Wadden Sea. *J. Sea Res.*, 111:97-106
- Woillez, M., Poulard, J.-C., Rivoirard, J., Petitgas, P., Bez, N. (2007). Indices for capturing spatial patterns and their evolution in time, with application to European hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 64: 537–550.

ANNEXE

Tableau A1 : Présentation des données mobilisées dans le cadre du projet MODHANOUR. Les besoins en termes d'acquisition de données pour une meilleure mise en œuvre des modèles d'habitat développés dans le projet sont également proposés.

	Tâche 1	Tâche 2		Tâche 3	
	Standardisation des données de campagnes scientifiques	Analyse mensuelle de la distribution et de la condition des poissons	Variabilité interannuelle de la distribution des poissons	Modélisation des relations poissons-environnement (1995-2014)	Modélisation des relations poissons-environnement (2008-2009)
Données biologiques (poissons)	Zones communes Ifremer: sept. 1995-2002; 2008-2010 CSLN : sept. 2000-2014	CSLN: données mensuelles entre mai et octobre sur la période de 2000 à 2014	CSLN: données mensuelles entre mai et octobre sur la période de 2000 à 2014	Toutes les données Ifremer: sept. 1995-2002; 2008-2010 CSLN : sept. 2000-2014	Ifremer: sept. 2008-2009
Données environnementales (environnement physique, chimique et proies benthiques)	Aucune	Aucune	<u>Données journalières non-spatialisées</u> 1990-2015: - débit 1998-2014: - chla; spim; sst	<u>Données ponctuelles spatialisées</u> - température, salinité, turbidité <u>Données spatialisées</u> Post Port2000 - bathymétrie, faciès sédimentaires	Données ponctuelles spatialisées 2008-2010 - Invertébrés benthiques (bennes)
Sources données environnementales			Modèles ECOMARS3D (1998-2014)	Données <i>in situ</i> provenant des campagnes à la mer du CSLN et Ifremer GIP SA: Faciès sédimentaires et bathymétrie	Modèle MGA4BIO de P. Cugier (2000-2014) : salinité, température et oxygène dissous Données des campagnes



Format et traitement des données environnementales	Tableau excel Shapefile	Colmatage ncdf
Autres données environnementales disponibles mais non utilisées dans MODHANOUR	<u>Données journalières non-spatialisées</u> 2008-2015: - vent; salinité	
Besoins d'acquisition de données	Les besoins en termes d'acquisition de données portent sur les sorties de modèles qui produiraient des informations mensuelles sur une grille suffisamment fine (e.g. 1 x 1 km ou 2 x 2 km) pour la température, salinité, oxygène dissous, turbidité et vents sur une période s'étalant de 1995 à 2014 (voire 2017 pour la suite des projets des AO GIP-SA). L'étendue spatiale de ces modèles serait conforme à celle des échantillonnages poissons de l'Ifremer, de la CSLN et de la DCE.	



POUR PLUS D'INFORMATIONS SUR LE GIP SEINE-AVAL

www.seine-aval.fr

CONTACT

Groupement d'Intérêt Public Seine-Aval
Pôle Régional des Savoirs
115, Boulevard de l'Europe
76100 ROUEN
Tél : 02 35 08 37 64
gipsa@seine-aval.fr

En cas d'utilisation de données ou d'éléments de ce rapport, il devra être cité sous la forme suivante :

Brind'Amour A. (coord.), Chaalali A., Tableau A. et Pinsivy L., 2018. Projet MODHANOUR ,« Modélisation des Habitats de Nourricerie en Baie de Seine». Rapport de recherche du programme Seine-Aval 5, 40 p.

Le GIP Seine-Aval ne saurait être tenu responsable d'évènements pouvant résulter de l'utilisation et de l'interprétation des informations mises à disposition.
Pour tout renseignement, veuillez contacter le GIP Seine-Aval.

Les membres financeurs du GIP Seine-Aval sont :

