



HAL
open science

Projet CRIJEST : Connectivité, cRoissance et Installation des Juvéniles de poissons dans les nourriceries ESTuariennes

Nils Teichert, Anne Lizé, Laure-Sarah Virag, Hélène Tabouret, Jézabel Lamoureux, Anthony Acou, Thomas Trancart, Françoise Daverat, Olivier Lepais, Christophe Pécheyran, et al.

► To cite this version:

Nils Teichert, Anne Lizé, Laure-Sarah Virag, Hélène Tabouret, Jézabel Lamoureux, et al.. Projet CRIJEST : Connectivité, cRoissance et Installation des Juvéniles de poissons dans les nourriceries ESTuariennes. Muséum national d'Histoire naturelle. 2024. hal-04803899

HAL Id: hal-04803899

<https://hal.science/hal-04803899v1>

Submitted on 26 Nov 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0
International License



STATION MARINE DINARD

Projet CRIJEST : Connectivité, croissance et Installation des Juvéniles de poissons dans les nourriceries ESTuariennes

Rapport FINAL

Nils TEICHERT, Anne LIZÉ, Éric FEUNTEUN et
Alexandre CARPENTIER

Avec la contribution de :

Laure-Sarah VIRAG, Hélène TABOURET, Jézabel LAMOUREUX, Anthony ACOU,
Thomas TRANCART, Henrique CABRAL, Françoise DAVERAT, Olivier LEPAIS et
Christophe PECHEYRAN

Remerciements

Ce projet de recherche a pu voir le jour grâce au soutien financier de l'Office Français de la Biodiversité (OFB), dans le cadre de l'appel à manifestations d'intérêt « Développements en matière de surveillance et d'évaluation de l'état des eaux et des milieux aquatiques continentaux, littoraux et marins dans le cadre des directives européennes » lancé le 12/07/19 (Convention n° OFB-20-0839). La station marine de Dinard du MNHN a assuré la conception, le portage, l'animation, et la coordination de ce projet. Nous remercions chaleureusement les opérateurs du réseau de suivi DCE des masses d'eau de transition pour leur aide et leur contribution à la collecte des échantillons.

Liste et affiliations des auteurs

Structure porteuse du projet : Station marine de Dinard, Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), 38 rue du port blanc, 35800 DINARD

Coordinateurs :

- Nils Teichert, MNHN, UMR BOREA, Station marine de Dinard
- Alexandre Carpentier, UMR BOREA, Université de Rennes
- Eric Feunteun, MNHN, UMR BOREA, Station marine de Dinard

Participants :

- Anne Lizé, MNHN, UMR BOREA, Station marine de Dinard
- Laure-Sarah Virag, Station marine de Dinard
- Hélène Tabouret, IPREM, UPPA/CNRS
- Jézabel Lamoureux, Station marine de Dinard
- Anthony Acou, UAR OFB-MNHN-CNRS-IRD PatriNat, Pôle OFB-INRAE-Institut Agro-UPPA MIAME
- Thomas Trancart, MNHN, UMR BOREA, Station marine de Dinard
- Henrique Cabral, INRAE, UR EABX
- Françoise Daverat, INRAE, UMR ECOBIOP
- Olivier Lepais, INRAE, UMR Biogeco
- Christophe Pecheyran, IPREM, UPPA/CNRS

Financement :

- Office Français de la Biodiversité
- Museum National d'Histoire Naturelle

Proposition de citation :

*Teichert N., Lizé A., Virag L., Tabouret H., Lamoureux J., Acou A., Trancart T., Cabral H., Daveat F., O. Lepais, Pecheyran C., Feunteun E. & Carpentier A. (2024). *Projet CRIJEST : Connectivité, cRoissance et Installation des Juvéniles de poissons dans les nourriceries ESTuariennes. Rapport de recherche MNHN, Station Marine de Dinard – Office Français de la Biodiversité.**

Résumé

Les estuaires sont des écosystèmes complexes à l'interface entre le milieu marin et l'eau douce, associés à de nombreuses fonctions écologiques et services écosystémiques. Malgré l'importance de ces habitats de nurserie dans la régulation de nombreux stocks de poissons présentant des enjeux écologiques et commerciaux, les estuaires sont globalement soumis à de multiples pressions d'origine anthropique. La mise en place de mesures de conservation ou de restauration de la fonction de nurserie estuarienne nécessite de déterminer des échelles de gestion adaptées aux caractéristiques écologiques des espèces. Par ailleurs, la qualité des nurseries pour la croissance, mais également le statut trophique des jeunes stades, sont susceptibles d'être altérés par des perturbations anthropiques. Il est également probable que les conditions de vie rencontrées en mer par les larves influencent la croissance et les capacités d'installation des juvéniles en estuaire. Le projet CRIJEST a pour objectif de mieux expliciter les traits de vie des espèces de poissons aux niveaux inter- et intra- spécifiques entre les estuaires de manière à apporter des informations supplémentaires quant aux échelles de gestion pour les principales espèces utilisant les écosystèmes estuariens comme zone de nurserie.

Ce projet a permis de mettre à profit les efforts d'échantillonnages mis en place dans le cadre du réseau de suivi DCE des masses d'eau de transition en apportant des connaissances nouvelles sur les liens fonctionnels entre les milieux marins et estuariens. L'analyse comparée de la structuration génétique entre populations d'espèces qui ne dispersent pas ou faiblement (*Pomatoschistus minutus* et *Syngnathus rostellatus*) et des espèces qui dispersent et migrent à une échelle spatiale supérieure (*Dicentrarchus labrax* et *Sprattus sprattus*) suggère l'existence de flux de gènes importants à l'échelle de la façade Manche-Atlantique, avec des différences interspécifiques en lien avec les traits d'histoire de vie des espèces. L'analyse des isotopes stables des muscles de quatre espèces (*D. labrax*, *P. minutus*, *S. sprattus* et de *Platichthys flesus*) a notamment mis en évidence l'importance des zones intertidales dans la régulation des relations trophiques, mais également pour soutenir la fonction de croissance des juvéniles. L'érosion de la fonctionnalité et des surfaces disponibles de zones intertidales apparaît ainsi comme une préoccupation majeure pour la gestion des écosystèmes estuariens afin de limiter la compétition entre les espèces et favoriser leur coexistence. Au-delà, l'analyse des microstructures des otolithes de bar (*D. labrax*) a souligné l'influence des pressions humaines au sein des bassins versants et des milieux littoraux sur les performances de croissance. Les résultats ont démontré que l'augmentation de la température était corrélée à une croissance larvaire plus élevée, ce qui entraîne une réduction significative de la durée de vie larvaire pélagique. Néanmoins, l'effet dominant des contraintes environnementales sur les caractéristiques post-installation (faible effet de report) apparaît comme un contexte favorable au succès des programmes de conservation et de restauration des nurseries côtières, car l'amélioration des conditions d'habitat devrait mécaniquement contribuer à améliorer les performances des juvéniles. Enfin l'analyse de la microchimie des otolithes a suggéré que le « portefeuille de dispersion larvaire », i.e. la diversité des stratégies utilisées, était positivement lié à l'abondance locale des juvéniles de bar, confortant l'hypothèse selon laquelle l'hétérogénéité des histoires de dispersion contribue à favoriser le succès du recrutement dans les nurseries. Ainsi, la prise en compte de l'hétérogénéité des histoires de vie larvaires dans la définition de plans de gestion, notamment la répartition spatiale des zones de protection, pourrait contribuer à favoriser la stabilité et la résilience des populations dans les nurseries.

Connectivité, cRoissance et Installation des Juvéniles de poissons dans les nourriceries ESTuariennes

Rapport final

Sommaire

1. Contexte et objectifs.....	5
2. Bilan des collectes d'individus dans le cadre de la DCE	9
3. Structure génétique des populations de quatre espèces	16
4. Niches isotopiques des espèces de poissons en estuaire.....	37
5. Influence de l'histoire de vie larvaire sur l'installation des bars en estuaire.....	55
6. Influence des trajectoires de dispersion sur l'abondance de bar en estuaire.....	76
7. Conclusion générale	96
8. Remerciements.....	99
9. Références.....	100
10. Annexes	120

1. Contexte et objectifs

1.1. Introduction

Les estuaires sont des écosystèmes complexes à l'interface entre le milieu marin et l'eau douce, associés à de nombreuses fonctions écologiques et services écosystémiques (Barbier et al., 2011). Les habitats estuariens procurent des niches diversifiées occupées par des espèces de poissons estuariens, dulcicoles, marins et amphihalins, qui profitent de la productivité des estuaires durant des étapes clés de leur cycle de vie (Potter et al., 2015; Sheaves et al., 2015). Les estuaires sont notamment fréquemment utilisés comme zones de nurricerie par les juvéniles de nombreuses espèces. En effet, leurs différents habitats offrent des conditions environnementales favorables à la survie et la croissance des jeunes stades à travers une disponibilité en nourriture accrue et la présence de zones peu profondes pouvant servir de refuge contre les prédateurs (Mathieson et al., 2000). Certains de ces habitats, tels que les vasières intertidales et les habitats littoraux (marais, chenaux...), peuvent jouer un rôle essentiel dans la croissance et l'installation des larves et ainsi, à terme, soutenir les populations locales et les stocks de poissons marins (Cattrijsse and Hampel, 2006).

Malgré l'importance des habitats de nurricerie dans la régulation de nombreux stocks de poissons présentant des enjeux écologiques et commerciaux (Beck et al., 2001), les estuaires sont globalement soumis à de multiples pressions d'origine anthropique (Lotze et al., 2006). L'altération quantitative et qualitative de ces habitats essentiels, ainsi que de leur accessibilité, sont donc une préoccupation majeure en écologie de la conservation en vue de maintenir la résilience et la stabilité des fonctions écologiques qui en dépendent. Historiquement, la qualité et les caractéristiques hydro-morphologiques des estuaires ont été largement modifiées sur la façade atlantique française, altérant leur état écologique notamment vis-à-vis de la fonction de nurricerie (Teichert et al., 2018a). Cependant, le contexte réglementaire actuel incite non seulement à l'arrêt des dégradations, mais également à la reconquête de ces espaces perturbés avec pour objectif l'atteinte du bon état écologique.

La mise en place de mesures de conservation ou de restauration de la fonction de nurricerie estuarienne nécessite notamment de déterminer des échelles de gestion adaptées aux caractéristiques écologiques des espèces, notamment au regard de leurs capacités de dispersion (Nagelkerken et al., 2015). En effet, avant de s'installer sur les sites de croissance en estuaire, la majorité des espèces, qu'elles soient marines, estuariennes ou amphihalines, passent par une phase de dispersion larvaire pélagique (Potter et al., 2015). Durant cette étape de leur histoire de vie, la dispersion des larves est principalement influencée par la courantologie marine, permettant de connecter des habitats potentiellement éloignés. Néanmoins, il existe une forte variabilité des traits de vie entre les espèces (ex. durée de vie larvaire, zone de ponte, taille larvaire, morphologie, etc.) qui influencent les capacités de dispersion et conditionnent les échanges entre sites à l'échelle de la façade Manche-Atlantique française. Ces processus doivent être appréhendés pour gérer de manière

optimale les populations de poissons, notamment au regard de la mise en place de zones de protections. Il est notamment attendu que la distance génétique entre populations (proxy du niveau de connexion) soit influencée par la distance géographique séparant les zones de nurricerie, mais également les capacités de dispersion et les modes de reproduction des espèces. Ainsi, la définition des stocks sur la base de la structure génétique des populations, elle-même dépendante des traits de vie spécifiques, est un prérequis nécessaire pour déterminer les échelles de gestion pertinentes en vue de mettre en place des mesures environnementales et d'en évaluer l'influence.

Par ailleurs, la qualité des nurriceries estuariennes pour la croissance des jeunes stades de poissons est susceptible d'être altérée par des perturbations anthropiques (Amara et al., 2009; Courrat et al., 2009), notamment celles liées aux conditions hydro-morphologiques. Par exemple, la perte de zones intertidales ou de mauvaises conditions d'accessibilité ont un impact négatif sur les abondances de poissons juvéniles observées en estuaire (Teichert et al., 2018a). Il est donc attendu que les altérations du milieu affectent la croissance, mais également le statut trophique des poissons juvéniles. Au-delà de ces aspects, il est probable que les conditions de vie rencontrées en mer par les larves influencent également la croissance et les capacités d'installation des juvéniles en estuaire (Thia et al., 2018). En effet, les facteurs génétiques, géographiques, ainsi que les conditions environnementales façonnent les traits de vie durant la phase larvaire en mer (ex. croissance larvaire, date, âge et taille à l'installation...), conduisant à une forte variabilité intra- et inter- spécifique. Ainsi, le succès de l'installation dans les zones de nurricerie dépend à la fois des caractéristiques des larves à leur arrivée en estuaire, mais aussi des conditions environnementales rencontrées sur les sites de nurricerie (ex. conditions d'habitat, perturbations anthropiques). L'analyse des covariations entre les traits de vie larvaire et les traits post-installation en estuaire est un moyen de quantifier la dépendance fonctionnelle entre le ou les habitats traversés pendant la migration larvaire et l'habitat de nurricerie (Thia et al., 2018). Ainsi, il est important d'évaluer conjointement l'influence des conditions locales en estuaire et la contribution du milieu marin sur la croissance des poissons en estuaire. Une telle approche permettra de mettre en évidence la dépendance fonctionnelle entre la qualité des milieux marin et estuarien sur la croissance des juvéniles, en fonction des stratégies d'histoire de vie des espèces. L'analyse de la diversité des signatures trophiques des jeunes stades de poissons en estuaire devrait permettre quant à elle d'évaluer l'influence des perturbations locales sur le fonctionnement trophique de la zone de nurricerie et y détecter d'éventuels dysfonctionnements (accessibilité, abondance et qualité des sources d'alimentation...).

1.2. Objectifs du projet

Ainsi, ce projet de recherche a pour objectif de mieux expliciter les traits de vie des espèces de poissons aux niveaux inter- et intra- spécifique entre différents estuaires de manière à apporter des informations supplémentaires quant aux échelles de gestion pour les principales espèces utilisant les écosystèmes estuariens comme zone de nurricerie. L'objectif de cette étude vise également à définir les liens fonctionnels entre les milieux marins et estuariens pour la croissance des jeunes stades en estuaire. Pour ce faire, trois méthodes complémentaires seront mises en place pour analyser la structure génétique des populations d'espèces représentatives et d'en évaluer les influences

biogéographiques et estuariennes sur les traits de vie et les performances individuelles des juvéniles, utilisés en tant que proxy de la qualité des nourriceries (Figure 1).

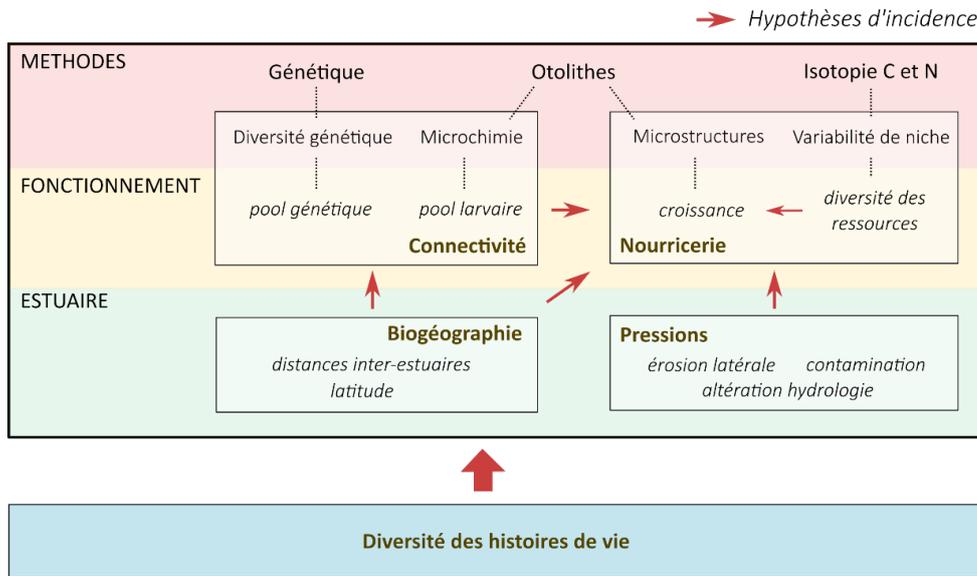


Figure 1 : Complémentarité des approches mises en place afin de tester l'influence de la biogéographie et des pressions anthropiques sur la connectivité entre estuaires, ainsi que la fonction de nourricerie.

Dans ce contexte, l'analyse de la structuration génétique des populations selon les estuaires permettra d'identifier des pools génétiques (stocks) similaires si les sous-populations sont reliées par des flux de gènes ou séparées génétiquement (en l'absence de flux de gènes) à l'échelle de la façade Manche-Atlantique. L'approche génétique par l'étude des flux de gènes permet également de quantifier la proportion de gènes dispersants entre les sous-populations et ainsi d'estimer la proportion d'individus migrants d'une sous-population à une autre et la taille des sous-populations. L'évaluation de la connectivité entre estuaires sera également affinée par une analyse de la microchimie des otolithes durant la période dispersive larvaire (signatures larvaires). Cette approche permettra de déterminer si les jeunes stades présents en estuaire sont issus de pools larvaires différents, c.-à-d. présentant des signatures microchimiques contrastées pouvant résulter de l'utilisation de masses d'eau différentes.

L'analyse de la microstructure des otolithes (stries d'accroissement journalier) sera également utilisée pour estimer le taux de croissance des jeunes stades en estuaire. Une comparaison entre estuaires permettra alors de déterminer l'influence de la biogéographie et du niveau de pression anthropique sur la croissance des juvéniles. En complément, l'étude de la diversité des signatures isotopiques (étendue et dispersion de niche) sera utilisée en tant que proxy de la diversité trophique disponible dans les différents estuaires. En effet, il est possible que la diversité des proies soit affectée par le niveau de pression anthropique et, en conséquence, impacte la croissance des jeunes stades. Nous testerons l'implication de l'accessibilité / diversité des ressources trophiques (signatures

isotopiques) dans la croissance et l'abondance des juvéniles en estuaire, en lien avec le niveau de pression.

L'analyse de la connectivité entre les estuaires et de l'influence des différents facteurs sur la croissance des jeunes stades permettra de formuler des recommandations de gestion à des échelles adaptées selon les espèces et/ou leurs traits d'histoire de vie considérés. Il s'avère en effet qu'une implication dominante de l'origine larvaire et de la biogéographie suggère la nécessité d'une gestion à large échelle, souvent contraignante à mettre en place. En revanche, une implication dominante des facteurs de pression estuariens amène à privilégier une gestion plus locale, avec potentiellement des gains à court-terme sur la fonction de nurserie. L'analyse de la connectivité, des taux de croissance et des niches isotopiques permettra d'affiner la compréhension du fonctionnement de ces zones de nurseries sur les estuaires étudiés, en complément des informations déjà obtenues par ailleurs dans le cadre du réseau de surveillance DCE.

2. Bilan des collectes d'individus dans le cadre de la DCE

2.1. Sélection des espèces et des sites d'intérêt

La mise en place du projet a nécessité de sélectionner une liste d'espèces cibles et de choisir les estuaires représentatifs, répartis sur la façade Manche-Atlantique. Le choix des espèces et des sites a été réalisé en s'appuyant sur les chroniques de données récoltées lors des précédentes campagnes DCE en estuaire (base de données POMET, Inrae), ainsi que sur les données acquises dans des projets antérieurs (base de données des pressions, inter-calibration DCE METs, cartographie des zones intertidales, base de données des traits d'histoire de vie). Ce travail a fait l'objet d'un précédent rapport (Teichert et al., 2020b) et les principaux éléments sont synthétisés dans les deux paragraphes suivants (2.1.1. et 2.1.2.)

L'objectif initial était d'étudier 4 espèces présentant des traits de vie différents sur 8 estuaires. En conséquence, le nombre maximal d'individus collectés aurait été de 1280 individus par saison (8 estuaires x 4 espèces x 40 individus). Néanmoins, la forte hétérogénéité des effectifs entre espèces et entre estuaires (certaines espèces sont absentes ou présentent des effectifs très faibles sur certains estuaires) a conduit à une forte variabilité des effectifs capturés. L'effort d'échantillonnage (protocole DCE) n'étant pas modulé par les besoins de l'étude, il existe un caractère aléatoire pour le prélèvement de plusieurs espèces. Afin de s'assurer d'obtenir des effectifs suffisants, il a donc été choisi d'étendre les prélèvements à 5 espèces dans 9 estuaires.

2.1.1. Choix des espèces

Le choix des espèces a été réalisé sur la base des traits d'histoire de vie et en fonction de la disponibilité en matériel biologique sur les estuaires. Cette première analyse a guidé implicitement la sélection des espèces afin d'optimiser les chances de collecter un nombre d'individus statistiquement fiable. Ainsi, **le gobie buhotte** (*Pomatoschistus minutus*), **le bar** (*Dicentrarchus labrax*), **le sprat** (*Sprattus sprattus*) et **le flet** (*Platichthys flesus*) ont été sélectionnés dans le cadre du projet. Ces espèces appartiennent à des guildes différentes (juvéniles marins, espèces amphihalines et espèces résidentes) et présentent des histoires de vie différentes en termes de stratégie de reproduction et de dispersion des jeunes stades. Bien que moins abondant, **le syngnathe de Duméril** (*Syngnathus rostellatus*) a également été sélectionné afin d'inclure une espèce singulière en termes de stratégie de reproduction qui limite son temps de dispersion (absence du stade œuf et de larve planctonique).

2.1.2. Choix des sites

Le choix des estuaires a été réalisé afin de couvrir une large étendue biogéographique et de maximiser un gradient de perturbations hydro-morphologiques, notamment en termes de couverture intertidale. Un croisement entre les effectifs des espèces cibles et leurs disponibilités dans chaque estuaire a été réalisé afin de déterminer un lot de 9 estuaires qui maximise les probabilités de capture afin d'obtenir suffisamment de matériel biologique. Finalement, des estuaires ont été sélectionnés sur chaque bassin biogéographique (Artois-Picardie, Seine-Normandie, Loire-Bretagne et Adour-Garonne)

afin de maximiser l'étendue de la zone d'étude à savoir : la baie de Somme, l'estuaire de l'Orne, la baie des Veys, la baie du Mont St-Michel, l'estuaire du Léguer, l'estuaire de la Laïta, l'estuaire de la Sèvre Niortaise, l'estuaire de la Charente et l'estuaire de l'Adour (Figure 2).

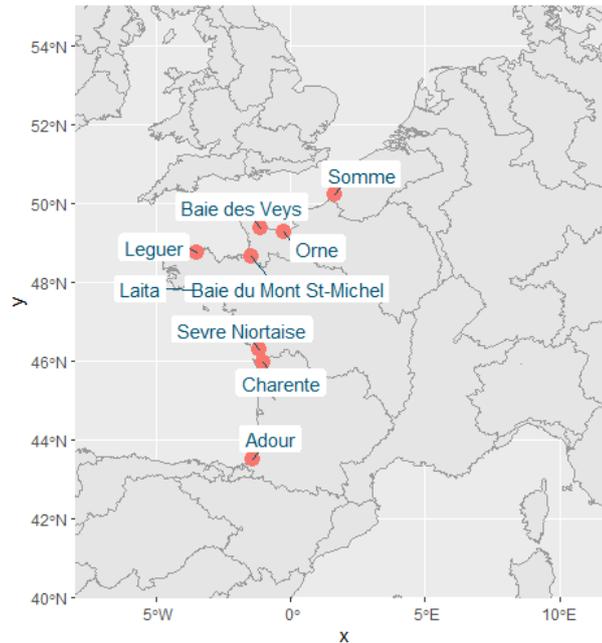


Figure 2 : Localisation géographique des neuf estuaires échantillonnés dans le cadre du réseau de surveillance DCE.

2.2. Organisation et mise en place d'un protocole de collecte

2.2.1. Organisation et protocole de collecte

En accord avec les agences de l'eau, les prélèvements biologiques ont été mutualisés avec les captures réalisées dans le cadre du réseau de surveillance de la Directive Cadre Européenne sur l'Eau pour les masses d'eau de transition de la façade Manche-Atlantique. Dans ce contexte, les opérateurs en charge des suivis DCE pour le compartiment poisson ont été contactés afin de coordonner la collecte des échantillons nécessaires à la réalisation du projet. Un protocole de collecte a été mis en place afin de guider les opérateurs pour réaliser les prélèvements, l'euthanasie éthique des individus, et assurer une bonne conservation des échantillons (protocole détaillé dans Teichert et al., 2020a). Le matériel nécessaire à la collecte des poissons a été fourni aux opérateurs pour chaque masse d'eau en fonction de la quantité d'échantillons espérée (estimée par rapport aux années précédentes et avec l'expertise de l'opérateur).

La collecte des individus a été réalisée lors de trois campagnes (automne 2020, printemps 2021 et automne 2021) pour l'ensemble des masses d'eau ciblées, à l'exception des masses d'eau du

bassin Adour-Garonne dont l'échantillonnage n'a débuté qu'au printemps 2021. **Au total, 1555 individus ont été collectés** sur l'ensemble du projet (i.e. 445 bars, 310 flets, 452 gobies buhotte, 251 sprats et 97 syngnathes de Duméril). Le détail des prélèvements a fait l'objet de deux rapports de synthèse (Teichert et al., 2021, 2020a), dont les principaux éléments seront synthétisés dans les trois paragraphes suivants.

2.2.2. Prélèvements à l'automne 2020

A l'automne 2020, sept des neuf masses d'eau ciblées par le projet ont fait l'objet d'un échantillonnage de la faune piscicole dans le cadre du réseau de surveillance DCE (Tableau 1). Au total, 607 individus ont été prélevés (i.e. 258 bars, 217 gobies buhotte, 66 sprats, 49 flets et 17 syngnathes). Les effectifs de bars (juvéniles d'origine marine) et de gobies buhotte (espèce résidente estuarienne) sur chaque estuaire apparaissent suffisant pour décrire les processus de croissance et la structuration génétique des populations à l'échelle des sept masses d'eau. En revanche, les effectifs de flets (espèce amphihaline) et de sprats (juvéniles d'origine marine) sont plus faibles et aléatoires.

Tableau 1 : Effectifs prélevés pour les cinq espèces cibles dans le cadre des échantillonnages DCE à l'automne 2020 dans les différentes masses d'eau de transition retenues.

Masse d'eau	Code	<i>D. labrax</i>	<i>P. flesus</i>	<i>P. minutus</i>	<i>S. sprattus</i>	<i>S. rostellatus</i>
Baie de Somme	FRAT01	43	2	9	28	9
Orne	FRHT04	45	14	35	10	0
Baie des Veys	FRHT06	47	9	44	0	2
Mont-Saint-Michel	FRHT05	47	12	42	28	5
Léguer	FRGT05	20	0	40	0	0
Laïta	FRGT18	3	0	3	0	0
Sèvre Niortaise	FRGT31	53	12	44	0	1

2.2.3. Prélèvements au printemps 2021

Bien que non prévus initialement dans le cadre du projet CRIJEST, des prélèvements ont été réalisés au printemps 2021 afin de maximiser le nombre d'échantillons récoltés et de disposer d'effectifs suffisants pour caractériser la diversité génétique des espèces au sein des estuaires. Ainsi, un total de 300 individus a été prélevé au cours de ces campagnes sur les neuf masses d'eau (i.e. 46 gobies buhotte, 63 sprats, 144 flets et 47 syngnathes). Dans l'ensemble, les échantillonnages de printemps ont permis de compléter de manière satisfaisante les prélèvements pour les flets (jusqu'à 48 individus prélevés) en vue de réaliser des analyses génétiques. Les captures de sprats et de syngnathes de Duméril étaient plus hétérogènes en fonction des estuaires, mais ont permis d'accroître significativement les effectifs collectés (Tableau 2).

Tableau 2 : Effectifs prélevés pour les cinq espèces cibles dans le cadre des échantillonnages DCE au printemps 2021 dans les différentes masses d'eau de transition retenues.

Masse d'eau	Code	<i>D. labrax</i>	<i>P. flesus</i>	<i>P. minutus</i>	<i>S. sprattus</i>	<i>S. rostellatus</i>
Baie de Somme	FRAT01	-	48	0	11	25
Orne	FRHT04	-	5	0	14	0
Baie des Veys	FRHT06	-	23	5	0	11
Mont-Saint-Michel	FRHT05	-	35	0	18	7
Léguer	FRGT05	-	0	0	0	0
Laïta	FRGT18	-	5	0	0	0
Sèvre Niortaise	FRGT31	-	13	0	3	3
Charente	FRFT01	-	1	40	17	1
Adour	FRFT06, FRFT07	-	14	1	0	0

2.2.4. Prélèvements à l'automne 2021

Au cours des campagnes d'échantillonnage d'automne 2021, un total de 649 individus a été prélevé sur les neuf masses d'eau ciblées (i.e. 187 bars, 189 gobies buhotte, 122 sprats, 117 flets et 34 syngnathes). Le gobie buhotte présente des effectifs supérieurs à 25 individus pour 5 estuaires. Les flets et les sprats ont été capturés sur 5 estuaires, mais le nombre d'individus est très hétérogène. Les captures de syngnathes de Duméril ont été très hétérogènes avec des effectifs compris entre 1 et 24 individus quand l'espèce était présente (Tableau 3).

Tableau 3 : Effectifs prélevés des cinq espèces cibles dans le cadre des échantillonnages DCE à l'automne 2021 dans les différentes masses d'eau de transition retenues.

Masse d'eau	Code	<i>D. labrax</i>	<i>P. flesus</i>	<i>P. minutus</i>	<i>S. sprattus</i>	<i>S. rostellatus</i>
Baie de Somme	FRAT01	40	36	0	41	2
Orne	FRHT04	41	42	3	0	0
Baie des Veys	FRHT06	39	4	40	1	24
Mont-Saint-Michel	FRHT05	40	23	40	40	6
Léguer	FRGT05	10	0	0	0	0
Laïta	FRGT18	0	0	25	0	1
Sèvre Niortaise	FRGT31	17	0	40	34	1
Charente	FRFT01	0	12	40	6	0
Adour	FRFT06, FRFT07	0	0	1	0	0

2.2.5. Bilan des trois campagnes de prélèvement

Au total, 1555 individus ont été prélevés en regroupant les individus capturés à l'automne 2020, au printemps 2021 et à l'automne 2021 (Tableau 4). Ainsi, un effectif supérieur à 30 individus a été obtenu pour 6 estuaires en ce qui concerne le bar et le gobie buhotte, 4 estuaires pour le flet, 3 estuaires pour le sprat et seulement 2 estuaires pour le syngnathe de Duméril. Ces sites pourront être retenus afin de décrire la diversité et la structuration génétique pour les espèces concernées. Certains

sites présentant des effectifs inférieurs pourront également être intégrés dans les analyses en fonction de leur pertinence, notamment le long du gradient géographique.

Contrairement à l'analyse de la génétique des populations, l'étude des traits d'histoire de vie (ex. croissance inférée par otolithométrie) sera uniquement focalisée sur les individus capturés en automne afin de minimiser l'influence de la variabilité saisonnière. Par sa bonne représentativité dans l'échantillonnage, le bar apparaît comme un bon candidat pour caractériser la variabilité des traits de vie (larvaire et estuarien) dans les estuaires sélectionnés. De même, le gobie buhotte est largement représenté et pourrait faire l'objet d'une analyse similaire. Cependant, les individus capturés dans le cadre de l'étude ne sont pas tous des juvéniles et ne permettent pas une estimation de l'âge à l'échelle journalière. Par ailleurs, la méthodologie d'estimation de l'âge à partir des otolithes n'est pas totalement validée pour cette espèce et nécessiterait des investigations supplémentaires pour déterminer le rythme de dépôt des sites d'accroissement et notamment l'influence des cycles de marées, ce qui n'est pas le cas pour le bar.

Tableau 4 : Effectifs prélevés des cinq espèces cibles dans le cadre des échantillonnages DCE en 2020 et 2021 dans les différentes masses d'eau de transition retenues. Les effectifs supérieurs ou égaux à 30 sont indiqués en surbrillance.

Masse d'eau	Code	<i>D. labrax</i>	<i>P. flesus</i>	<i>P. minutus</i>	<i>S. sprattus</i>	<i>S. rostellatus</i>	TOTAL
Baie de Somme	FRAT01	83	86	9	80	36	294
Orne	FRHT04	86	61	38	24	0	209
Baie des Veys	FRHT06	86	36	89	1	37	249
Mont-St-Michel	FRHT05	87	70	82	86	17	342
Léguer	FRGT05	30	0	40	0	0	70
Laïta	FRGT18	3	5	28	0	1	37
Sèvre Niortaise	FRGT31	70	25	84	37	5	221
Charente	FRFT01	0	13	80	23	1	117
Adour	FRFT06	0	14	2	0	0	16
TOTAL		445	310	452	251	97	1555

2.3. Biométrie et prélèvements de matériel biologique

Les 1555 individus collectés ont été conservés afin de réaliser les prélèvements de tissu biologique nécessaires à la réalisation de l'étude. Bien que l'ensemble des échantillons ne soit pas traité dans le cadre du projet, les prélèvements ont été réalisés sur tous les individus afin constituer une collection pouvant être mise à profit par la suite dans le cadre d'études complémentaires. L'ensemble des informations a été compilé dans une base de données.

2.3.1. Biométrie

Pour chaque individu, des paramètres biométriques ont été recueillis afin de déterminer sa taille (longueur totale et longueur standard, précision ± 1 mm), ainsi que son poids (poids total, précision ± 0.001 g). Une prise de vue photographique a également été réalisée afin de garder une trace de chaque individu avant la dissection et de réaliser des mesures morphométriques (Figure 3). L'analyse des photographies en vue de décrire la variabilité de morphométrie entre estuaires n'a pas été envisagée dans le cadre du présent projet, mais les données collectées pourront être mises à profit dans des études complémentaires. En effet, au regard de l'effort important de collecte mis en place, il est apparu pertinent de maximiser la quantité d'information recueillie pour chaque échantillon.



Figure 3 : Exemple d'une photographie de bar capturé sur l'estuaire de l'Orne à l'automne 2021

2.3.2. Prélèvements de tissu biologique

Pour chaque poisson, un prélèvement de nageoire et de muscle a été réalisé afin de collecter le matériel biologique nécessaire aux analyses génétiques. Ces échantillons ont été conservés individuellement dans de l'alcool absolu dans l'attente de la réalisation des extractions d'ADN. Un échantillon de muscle supplémentaire a également été collecté, puis conservé individuellement au congélateur, afin d'en analyser la signature isotopique. Les deux otolithes sagittaux ont été extraits des cavités otiques et conservés individuellement à sec afin de réaliser l'analyse des microstructures et de la microchimie.

2.3.3. Bilan des espèces analysées dans le projet

Les individus des cinq espèces échantillonnées durant le projet ont été mis à profit pour évaluer la structure génétique des populations, la diversité des niches trophiques, la croissance et les trajectoires de dispersion, inférées par les otolithes (Tableau 5). L'ensemble des espèces (et individus) n'a pas été analysé pour chaque volet en raison de temps de préparation des échantillons et du coût

des analyses. Ainsi, un compromis a été trouvé afin de focaliser les analyses sur les espèces présentant un fort intérêt scientifique (ex. manque de données) ou commerciale (ex. bar).

Ainsi, la structure génétique des populations a été étudiée pour quatre espèces (le bar, le gobie, le sprat et le syngnathe), mais pas pour le flet qui a déjà fait l'objet d'une étude à l'échelle de l'Atlantique nord (Reis-Santos et al., 2018a). Les analyses ont été réalisées à partir des individus collectés à l'automne 2020 et printemps 2021 sur 8 estuaires (Tableau 5).

L'analyse de la diversité des régimes trophiques a également été réalisée pour quatre espèces (le bar, le flet, le gobie et le sprat) issues de guildes écologiques différentes et qui présentent des effectifs suffisamment importants pour calculer des niches trophiques ($n > 9$). Les analyses ont été réalisées à partir des individus collectés à l'automne 2020 et 2021 sur 8 estuaires (Tableau 5).

Enfin, le bar a été choisi pour refléter les conditions de croissance dans les nourriceries et déterminer la diversité des trajectoires de dispersion des larves marines, par le biais de l'analyse des otolithes. L'analyse des microstructures des otolithes de bar a été réalisée à partir des individus collectés à l'automne 2020 et 2021 sur 6 estuaires, alors que l'analyse de la microchimie des otolithes a été focalisée sur les poissons collectés en 2020 (Tableau 5).

Tableau 5 : Récapitulatif des espèces étudiées dans les différents volets du projet CRIJEST : la structure génétique des population (en violet), la diversité des niches trophiques (en bleu), la croissance et les trajectoires de dispersion, inférées par les otolithes (en rouge).

Masse d'eau	<i>D. labrax</i>	<i>P. flesus</i>	<i>P. minutus</i>	<i>S. sprattus</i>	<i>S. rostellatus</i>
Baie de Somme	● ● ●	●		● ●	●
Orne	● ● ●	●	● ●	● ●	
Baie des Veys	● ● ●	●	● ●		●
Mont-Saint-Michel	● ● ●	●	● ●	● ●	●
Léguer	● ● ●		● ●		
Laïta			● ●		
Sèvre Niortaise	● ● ●	●	● ●	● ●	●
Charente		●	● ●	●	
Adour					
	6 6 6	0 7 0	7 7 0	5 5 0	4 0 0

3. Structure génétique des populations de quatre espèces

3.1. Contexte et objectifs

La dispersion se définit comme un mouvement individuel unidirectionnel pouvant induire des flux de gènes (Ronce, 2007). En d'autres termes, des individus peuvent quitter leur population de naissance vers une autre population, et ce pour diverses raisons. Lorsqu'un individu disperse sans se reproduire (i.e. dispersion écologique), ce phénomène n'engendre pas de flux de gènes entre les populations et n'induit donc pas de brassage génétique. A l'inverse, lorsqu'il y a dispersion et reproduction ou reproduction et dispersion (i.e. dispersion efficace), il y a alors un brassage génétique entre les populations (flux de gènes). La dispersion des organismes permet de limiter les effets de la dérive génétique et le risque de consanguinité, ce qui réduit le risque d'extinction des populations. Par conséquent, la dispersion est un processus essentiel au maintien à long terme des populations et ce à tous les niveaux d'organisation biologique (Ronce, 2007).

Dans le milieu marin, les discontinuités sont peu apparentes, et la majorité des organismes présente des capacités de dispersion élevées. Ces capacités de dispersion élevées, liées à la dispersion des larves planctoniques ou à la migration des adultes, sont généralement associées à une forte fécondité. En théorie, cela implique des flux de gènes et un brassage génétique importants. Ainsi, les espèces de poissons marins qui dispersent beaucoup devraient présenter de faibles variations génétiques sur de grandes distances (Gyllensten, 1985; Ward et al., 1994) et donc une homogénéité entre populations spatialement distantes (Bonhomme et al., 2002; Grant et al., 1987; Grant and Utter, 1984; Shaklee and Samollow, 1984). A l'inverse, certaines espèces de poissons dispersent peu ou pas et réalisent leur cycle de vie dans un périmètre géographique restreint. Cette dispersion limitée est souvent associée à une faible fécondité, et parfois des soins parentaux. De ce fait, les espèces de poissons marins dont la dispersion est limitée sont susceptibles de présenter des variations génétiques importantes et une hétérogénéité des populations spatialement distantes. La divergence génétique devrait ainsi augmenter avec la distance entre les populations. Plusieurs facteurs peuvent expliquer une dispersion limitée de certaines espèces de poissons comme les facteurs intrinsèques (taille, capacités de nage, etc.), mais aussi les courants, les différences de masse d'eau (température et salinité). D'autres facteurs qu'une dispersion limitée, peuvent également augmenter la divergence génétique entre populations. C'est le cas par exemple lorsque la fécondation des gamètes ou le choix du partenaire sexuel ne se font pas au hasard, ou encore lorsqu'il y a des variations de la période de reproduction et/ou de ponte entre les populations. Ces facteurs limitent ainsi la probabilité de rencontre et de brassage génétique entre populations adjacentes.

Les estuaires sont particulièrement importants pour le développement, la croissance et la vie adulte d'un certain nombre d'espèces de poissons, qui peuvent y effectuer l'ensemble de leur cycle de vie, ou un stade particulier de leur développement (e.g. Blaber, 1991; Elliott et al., 2007; Haedrich R.L., 1983; McHugh, 1967). Certaines espèces comme le bar *D. labrax* et le sprat *S. sprattus* passent leur stade juvénile en estuaire, profitant ainsi de conditions optimales de croissance et de développement (température, alimentation etc.). Les adultes de ces espèces se reproduisent en mer par fécondation externe des gamètes. Les larves rejoignent ensuite les estuaires pour y grandir. D'autres espèces

comme le gobie buhotte *P. minutus* et le syngnathe de Duméril *S. rostellatus* ne migrent pas et passent l'ensemble de leur cycle de développement en estuaire ou en zone côtière (Leitão et al., 2006). La dispersion de ces espèces résidentes est ainsi limitée. La reproduction de type ovipare de *P. minutus* se fait par fécondation externe, mais le mâle construit un nid. Chez *S. rostellatus*, la femelle dépose ses gamètes dans la poche incubatrice d'un mâle où la fécondation a lieu. Le développement chez *S. rostellatus* est ovovivipare et le mâle garde les œufs et les embryons jusqu'à l'éclosion. Ces quatre espèces présentent ainsi des traits d'histoire de vie contrastés en termes de dispersion, migration et systèmes de reproduction.

La structuration et la divergence génétiques des populations entre estuaires devraient ainsi être supérieures pour les espèces qui dispersent peu ou pas (*P. minutus* et *S. rostellatus*), en comparaison avec les espèces qui dispersent et migrent à une échelle spatiale supérieure (*D. labrax* et *S. sprattus*). Dans ce contexte, nous avons analysé la structure génétique des populations de ces quatre espèces échantillonnées dans les 8 estuaires (Baie de Somme, Orne, Baie des Veys, Baie du Mont-Saint-Michel, Léguer, Laïta, Sèvre niortaise, et la Charente) de la côte Manche-Atlantique française.

3.1.1. Origine des individus analysés

Les poissons de ces quatre espèces ont été collectés au printemps et à l'automne 2020 et 2021 dans le cadre des échantillonnages menés par la directive cadre sur l'eau (DCE) en estuaires. Seuls les estuaires dans lesquels un nombre collecté d'individus par espèces supérieur à 5 ont été retenus dans cette analyse. Les populations de ces quatre espèces proviennent ainsi de la baie de Somme, l'Orne, la baie des Veys, la baie du Mont-Saint Michel, le Léguer, la Laïta, la Sèvre nortaise et la Charente. Le nombre d'individus par estuaire étant parfois assez faible, particulièrement pour *S. rostellatus*, les individus collectés en 2020 et 2021 ont été regroupés par espèce et par estuaire (Tableau 6). Au moment de l'échantillonnage de la DCE, les individus ont été stockés par espèce et par estuaire dans de l'éthanol absolu (AnalaR NORMAPUR® ACS). En laboratoire, chaque individu a ensuite été mesuré (longueur totale moyenne \pm s.d. en mm de *D. labrax* : 88.9 ± 21.1 , *S. sprattus* : 70.7 ± 20.5 , *P. minutus* : 53.8 ± 9.8 , et *S. rostellatus* : 95.3 ± 16.1) et pesé (poids moyen \pm s.d. en g de *D. labrax* : 6.191 ± 4.870 , *S. sprattus* : 1.938 ± 1.565 , *P. minutus* : 1.110 ± 0.546 , et *S. rostellatus* : 0.337 ± 0.294), avant qu'un petit morceau de muscle ne soit prélevé pour les analyses moléculaires.

Tableau 6 : Nombre d'individus par espèce utilisé dans l'analyse de la structure génétique et collecté lors des campagnes d'échantillonnages de la directive cadre sur l'eau (DCE) en 2020 et 2021 menées dans huit estuaires de la côte Atlantique nord-est française.

	<i>Dicentrarchus labrax</i>		<i>Sprattus sprattus</i>		<i>Pomatoschistus minutus</i>		<i>Syngnathus rostellatus</i>	
	2020	2021	2020	2021	2020	2021	2020	2021
Somme	34	26	28	49			9	27
Orne	31	28	9	13	12			
Veys Bay	30	30			10	21	1	35
Mont-St-Michel Bay	30	33	22	28	27	25	4	13
Léguer	19	11			14			
Laïta						24		
Sèvre	28	16		34	20	28	1	4
Charente				20		44		
Total	172	144	59	144	83	142	15	79
N	316		203		225		94	

3.1.2. Méthode d'analyse moléculaire

L'ADN des échantillons de muscle a été extrait à l'aide du kit d'extraction NucleoSpin 96 Tissue, 96-well kit for DNA from cells and tissue (Macherey-Nagel) en suivant le protocole du constructeur. L'ADN extrait de chaque individu a ensuite été quantifié, normalisé et génotypé par la plateforme de génome et transcriptome de l'INRAE (PTGB) de Bordeaux (UMR Biogeco). La plateforme PGTB a développé une méthode de génotypage de microsatellites par séquençage haut-débit qui présente deux grands avantages : (1) pouvoir révéler l'ensemble des types de polymorphismes présents dans le motif répété ainsi que dans la zone environnante et (2) se baser sur la séquence d'ADN des allèles permettant ainsi une qualification absolue de la nature des allèles facilitant le partage de données génotypiques entre projets ou laboratoires (Lepais et al., 2020). Les marqueurs microsatellites ont ainsi été analysés par séquençage haut débit (SSRSeq) permettant de produire des génotypes de haute qualité pour 10 à 40 loci (Lepais et al., 2020). Les loci ayant un taux de données manquantes ou un taux d'erreur trop élevé seront enlevés du jeu de données. De la même manière, les individus pour lesquels il y a trop de données manquantes seront retirés du jeu de données. Après le nettoyage des séquences, 15 loci microsatellites ont été retenus pour génotyper 377 *D. labrax* avec un total de 534 allèles, 21 loci microsatellites avec un total de 648 allèles pour 231 individus *S. sprattus*, 11 loci microsatellites avec un total de 767 allèles pour 332 individus *P. minutus*, et 29 loci microsatellites avec un total de 785 allèles pour 95 *S. rostellatus* (Tableau 7).

Tableau 7 : Caractéristiques des loci microsatellites séquencés et à l'équilibre de Hardy-Weinberg par espèce. Nombre de loci microsatellites, d'allèles, nombre moyen d'allèles par locus, taille moyenne des allèles, pourcentage moyen de données manquantes et d'erreur allélique et nombre d'individus génotypés et retenus.

		<i>Dicentrarchus labrax</i>	<i>Sprattus sprattus</i>	<i>Pomatoschistus minutus</i>	<i>Syngnathus rostellatus</i>
Loci microsatellites	Nombre d'individus génotypés	377	231	332	95
	Nombre de loci microsatellites	15	21	11	29
	Nombre d'allèles	534	648	767	785
	Nombre moyen d'allèles par locus	35,6	30,9	69,7	27,1
	Taille moyenne des allèles	18,0	13,0	22,6	15,3
	Données manquantes (%)	6,4	13,5	28,2	7,3
	Erreur allélique (%)	1,4	0,9	2,1	2,2
A l'équilibre de Hardy-Weinberg	Nombre d'individus retenus	316	203	225	94
	Nombre de loci microsatellites	10	21	8	29
	Nombre d'allèles	221	618	519	752
	Nombre moyen d'allèles par locus	22,1	29,4	64,9	25,9
	Données manquantes (%)	2,3	3,1	7,2	3,7

La déviation de chaque loci microsatellites à l'équilibre de Hardy-Weinberg (Fis) a ensuite été analysée en utilisant un test de χ^2 et un test exact de permutation aléatoire de Monte-Carlo (1000 permutations), corrigés par la méthode Bonferroni pour prendre en compte l'utilisation de tests multiples. Ces analyses ont été réalisées sur R version 4.2.1 (R Core Team, 2022), en utilisant les paquets *adegenet* (v2.1.10, Jombart, 2008), *poppr* (v2.9.4, Kamvar et al., 2014), et *pegas* (v1.2, Paradis, 2010). Pour le bar *D. labrax* (N=316), 5 loci déviaient de l'équilibre de Hardy-Weinberg, donc

10 loci pour un total de 221 allèles ont été sélectionnés pour la suite des analyses. Pour le sprat *S. sprattus* (N=203), 21 loci pour un total de 618 allèles ont été retenus. Pour le gobie buhotte *P. minutus* (N=225), 8 loci pour un total de 519 allèles, et pour le syngnathe de Duméril *S. rostellatus* (N=94), 29 loci pour un total de 752 allèles ont été retenus pour la suite des analyses (Tableau 7).

Comme la présence d'apparentés et particulièrement de pleins frères/sœurs dans les jeux de données peut influencer la structure des populations (Goldberg and Waits, 2010), et ce particulièrement pour les espèces qui dispersent peu comme *P. minutus* et *S. rostellatus*, les pleins frères/sœurs de l'année au sein de chaque estuaire ont été analysés en utilisant le programme COLONY version 2.0.6.7 (Jones and Wang, 2010). En utilisant le seuil de détection de 0,75, 5 paires de plein frères/sœurs ont été identifiées pour *P. minutus* dans les estuaires de la Sèvre niortaise (2), la Charente (1), et la baie du Mont-Saint-Michel (2). En utilisant le même seuil de détection pour *S. rostellatus*, aucune paire de plein frère/sœur n'a été identifiée. La structure génétique des populations de *P. minutus* a ensuite été étudiée en incluant les 5 paires de plein frères/sœurs et en excluant un individu par paire de plein frère/sœur.

3.1.3. Diversité génétique, différenciation et structure des populations

Dans une population subdivisée ou structurée, on distingue 3 niveaux de complexité : l'individu, la sous-population (par exemple ici au niveau de l'estuaire) et la population totale (ici à l'échelle de la façade atlantique nord-est française). Plusieurs indices permettent d'estimer le niveau de structuration d'une population (Wright, 1969) : l'hétérozygotie observée au sein des populations (H_o), l'hétérozygotie attendue au sein des populations (H_e) et l'hétérozygotie attendue de la population totale (H_t). Le déficit d'hétérozygotes ou coefficient de consanguinité (F_{is}) est calculé à l'intérieur des populations par $F_{is} = (H_e - H_o) / H_e$. Un F_{is} de 0 correspond à une population panmictique, alors qu'un F_{is} de 1 correspond à l'absence d'hétérozygotes dans la population. Pour estimer la différenciation génétique entre les populations (ici les estuaires), on utilise l'indice de fixation F_{st} , qui se calcule avec la formule $F_{st} = (H_t - H_e) / H_t$ (Weir and Cockerham, 1984; Wright, 1969). Le F_{st} exprime la diminution de l'hétérozygotie liée à la divergence entre la sous-population et la population totale. Lorsqu'il y a de nombreux échanges génétiques entre les populations (peu de différenciation génétique, population panmictique), le F_{st} est égal ou proche de 0. A l'inverse, si le F_{st} est proche de 1, cela se traduit par une forte différenciation génétique entre les populations, avec peu voire aucun flux de gènes entre les populations. Un F_{st} compris entre 0 et 0.05 correspond à une différenciation faible, entre 0.05 et 0.15 cela traduit une différenciation modérée, entre 0.15 et 0.25 c'est une différenciation importante et au-delà de 0.25, c'est une différenciation très importante (Wright, 1978). L'indice $F_{it} = (H_t - H_o) / H_t$, reflète l'effet Wahlund, qui correspond à un déficit en hétérozygotes par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg, et traduit la subdivision de la population étudiée en plusieurs sous-populations qui n'échangent pas ou peu de gènes. Enfin, la taille efficace d'une population est un paramètre en génétique des populations, différents de la taille d'une population au sens propre, qui mesure la dérive génétique de la population ainsi que l'influence d'autres facteurs tels que le goulot d'étranglement, les biais de sexe-ratio, et/ou une large variance dans le succès reproducteur des mâles et/ou des femelles.

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R, excepté lorsque spécifié ci-dessous. La diversité génétique a été estimée par l'analyse du nombre moyen d'allèles et la richesse allélique moyenne et totale par estuaire. La richesse allélique correspond au nombre moyen d'allèles par locus, estimé pour une taille de population théorique, commune à l'ensemble des populations, elle permet une comparaison plus fiable de la diversité entre populations. Le nombre d'allèles privés correspondant au nombre d'allèles présents dans une population (ici estuaire) et absents dans toutes les autres, a été analysé avec le paquet *PopGenReport* (v3.1, Adamack and Gruber, 2014). La taille efficace des populations à l'échelle de la façade atlantique nord-est a été analysée avec la méthode de Nomura (2008) en assumant des accouplements aléatoires, à l'aide du logiciel *NeEstimator* (v2.1, Do et al., 2014).

La déviation par rapport aux proportions d'Hardy-Weinberg (structure attendue dans une population panmictique) est estimée pour chaque estuaire par le calcul du déficit d'hétérozygotes ou coefficient de consanguinité (F_{is}) par la méthode de Nei (1987). Ces analyses ont été réalisées avec les paquets *adegenet* (v2.1.10, Jombart, 2008) et *hierfstat* (v0.5-11, Goudet, 2005). La différenciation des populations a été étudiée globalement et entre estuaires par l'indice de F_{st} et la méthode de Weir and Cockerham (1984) en utilisant les paquets *adegenet* (v2.1.10, Jombart, 2008) et *PopGenReport* (v3.1, Adamack and Gruber, 2014). La structure génétique des populations de chaque espèce dans les estuaires a été étudiée à l'aide d'une analyse de variance moléculaire au sein des individus, entre individus d'un même estuaire et entre estuaires en utilisant la fonction *amova* du paquet *poppr* (v2.9.4, Kamvar et al., 2014). Une analyse discriminante des composantes principales (DAPC) a également été réalisée avec *adegenet* (v2.1.10, Jombart, 2008). Cette approche est particulièrement intéressante pour évaluer la structuration génétique sans *a priori* grâce au regroupement d'individus génétiquement proches, représentant de potentielles populations (groupe d'individus se reproduisant préférentiellement entre eux). Dans une DAPC, le K-moyen permet d'identifier le nombre de clusters le plus probable. La valeur optimale de K retenue correspond à la valeur de K associée au plus faible BIC (Bayesian Importance Criterion). Après avoir défini le nombre de clusters (K) en utilisant la fonction *find.clusters* du paquet *adegenet* (v2.1.10, Jombart, 2008), la fonction *xvalDapc* a permis de définir le nombre de composantes principales (CP) à retenir dans la DAPC.

Enfin, la corrélation entre la distance génétique (matrice de F_{st}) et la distance géographique inter-estuaires a été analysée par un test de Mantel (Mantel, 1967), randomisé à l'aide de la fonction *mantel* du paquet *ecodist* (v2.1.3, Goslee and Urban, 2007). Cette fonction *mantel*, permet de tester l'hypothèse nulle qu'il y a une corrélation spatiale négative (p_1), positive (p_2), ou qu'il n'y a pas de corrélation spatiale (p_3) avec la distance génétique. Les distances géographiques utilisées ici correspondent aux trajets les plus courts en mer entre deux estuaires (i.e. distance géographique maritime) et à la distance entre estuaires à vol d'oiseau (i.e. distance géographique à vol d'oiseau) (Tableau 8). Ces deux types de distances sont significativement corrélés (Test de Mantel, $R=0,900$, $p=0,001$).

Tableau 8 : Matrice de distances géographiques maritimes au-dessus de la diagonale et à vol d'oiseau en dessous de la diagonale, en kilomètres et entre estuaires.

	SOM	ORN	VEY	BDM	LEG	LAI	SEV	CHA
SOM	NA	166,439	217,886	386,244	429,194	671,031	903,089	930,656
ORN	136,700	NA	67,081	260,778	303,728	545,921	777,978	805,545
VEY	144,100	18,040	NA	205,536	248,486	490,679	722,737	750,304
BDM	171,600	129,400	114,300	NA	168,367	415,415	647,473	675,040
LEG	214,500	259,400	249,400	151,500	NA	251,738	483,795	511,362
LAI	304,800	309,500	295,100	180,900	108,300	NA	248,139	275,706
SEV	452,500	358,000	340,100	266,300	327,100	243,800	NA	32,156
CHA	473,200	391,300	373,400	301,700	360,100	273,000	35,000	NA

3.2. Résultats

3.2.1. Structure des populations de bar *D. labrax*

Les 10 loci microsatellites retenus (221 allèles) ont été analysés pour les 316 individus de *D. labrax*. L'hétérozygotie moyenne observée ($H_o : 0,764 \pm 0,069$) est significativement inférieure à l'hétérozygotie attendue ($H_e : 0,791 \pm 0,07$) (Test t Student, $t=2,836$, d.d.l.=9, $p=0,009$), ce qui suggère un déficit en hétérozygotes à l'échelle de la façade atlantique nord-est française (Tableau 9A). C'est particulièrement le cas pour le Léguer où l'hétérozygotie moyenne observée (0,732) est inférieure à l'hétérozygotie moyenne attendue (0,795). Les richesses alléliques moyenne et totale varient entre estuaires respectivement de 10,046 et 100,462 pour le Léguer à 11,277 et 112,776 pour la Sèvre niortaise (Tableau 9A). Le nombre d'allèles privés va de 6 pour l'Orne et le Léguer à 17 pour la Sèvre niortaise (Tableau 9A).

Les mesures de différenciation génétique (F_{st}) entre paires d'estuaires vont de -0,003 entre la Somme et l'Orne à 0,003 entre la Sèvre niortaise et le Léguer avec un F_{st} moyen de -0,001 (Tableau 9A et B). Le coefficient de consanguinité global F_{is} est de 0,034 avec des valeurs allant de 0,007 pour la Baie des Veys à 0,082 pour le Léguer (Tableau 9A et B). Le F_{it} est de 0,028 pour l'ensemble des populations des estuaires (Tableau 9A). L'analyse de variance moléculaire au sein des individus, entre individus d'un même estuaire et entre estuaires, montre que la variance génétique est plus importante au sein des individus et des estuaires qu'entre eux (AMOVA, individus : 96,95%, $p=0,0009$; estuaires : 3,07%, $p=0,0009$; entre estuaires : -0,03%, $p=0,6703$). Enfin, la distance géographique maritime n'est pas corrélée à la distance génétique entre les populations de ces différents estuaires (Test de Mantel, $R=0,674$, $p_1=0,062$, $p_2=0,938$, $p_3=0,062$), alors que la distance géographique à vol d'oiseau est positivement corrélée à la distance génétique (Test de Mantel, $R=0,689$, $p_1=0,041$, $p_2=0,960$, $p_3=0,041$) (Figure 4).

Tableau 9 : Analyse de la structure génétique des populations estuariennes de *Dicentrarchus labrax*. A) Indices de fixation (cf. 3.1.3) à l'échelle de la façade atlantique nord-est française (Total) et des estuaires (SOM : Somme, ORN : Orne, VEY : Baie des Veys, BDM : Baie du Mont-Saint-Michel, LEG : Léguer, SEV : Sèvre niortaise) ainsi que les richesses alléliques moyenne et totale par estuaire. B) Matrice de *Fst* entre les populations d'estuaires. C) Estimation de la taille efficace et intervalles de confiance à 95% de la population à l'échelle de la façade atlantique nord-est française (Total).

A) Total							
Ht	0,790	<i>Dicentrarchus labrax</i>					
Fit	0,028						
Fst	-0,001	Estuaires					
		SOM	ORN	VEY	BDM	LEG	SEV
Ho	0,764	0,773	0,761	0,781	0,768	0,732	0,766
He	0,791	0,787	0,785	0,785	0,793	0,795	0,799
Fis	0,034	0,016	0,028	0,007	0,031	0,082	0,038
RA moyenne	10,119	10,209	10,546	10,507	10,046	11,277	
RA totale	101,198	102,095	105,644	105,072	100,462	112,776	
Nb allèles privés	9	6	12	10	6	17	

B)						
Fst	SOM	ORN	VEY	BDM	LEG	
ORN	-0,003	NA				
VEY	-0,001	-0,002	NA			
BDM	0,000	-0,001	0,001	NA		
LEG	-0,002	-0,002	0,000	-0,003	NA	
SEV	0,002	0,000	0,001	0,000	0,003	

C)				
NeEstimator	Valeur critique	Ne	IC95% paramétrique	IC95% Jack-Knife
N=316	0,05	3216,6	799,8-Infini	553,3-Infini
	Tous les allèles	141,8	135,0-149,1	34,8-Infini

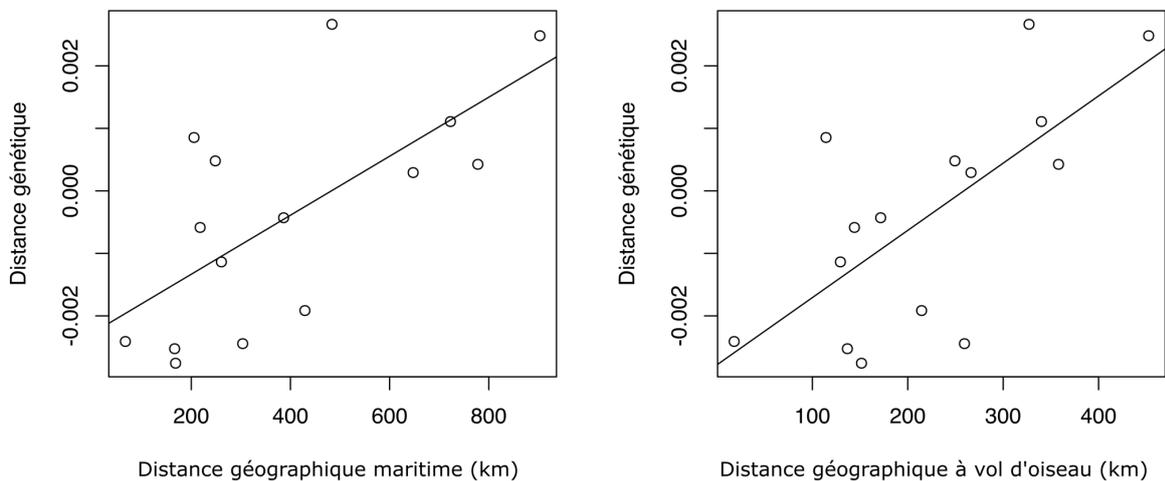


Figure 4 : Corrélation entre la distance génétique (*Fst*) des populations (estuaires) de *Dicentrarchus labrax* et la distance géographique maritime (à gauche) à vol d'oiseau en kilomètres entre les estuaires (à droite).

L'analyse discriminante des composantes principales (DAPC) a permis d'identifier 4 groupes

ou clusters (K=4) (Figure 5A). Cependant, les populations des estuaires ne se regroupent pas dans ces clusters (Figure 5B et C). Avec le logiciel *NeEstimator*, la taille efficace de la population de *D. labrax* à l'échelle de la façade atlantique nord-est est estimée à 3216,6 avec un IC95% paramétrique de [799,8-Infini] au seuil de 0,05 (Tableau 9C).

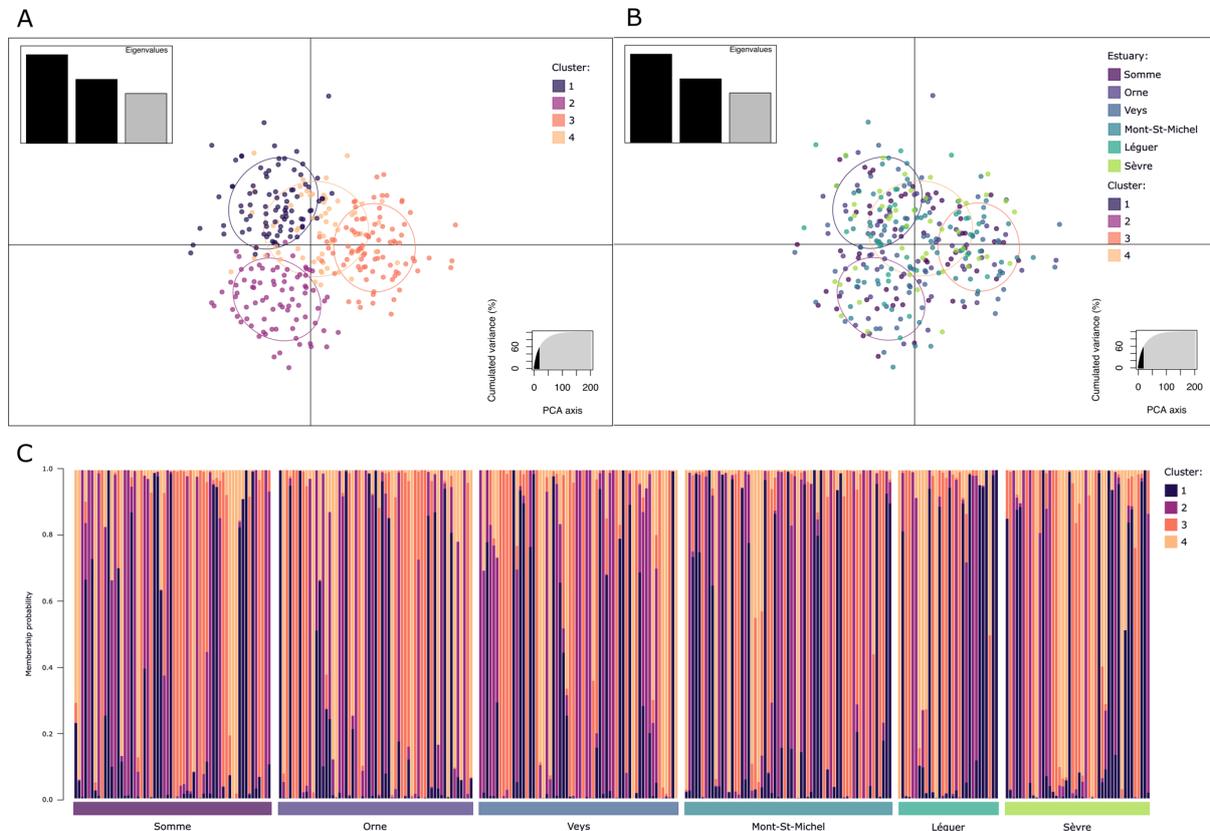


Figure 5 : Structure des populations de *Dicentrarchus labrax* sur la façade atlantique nord-est française – A) Analyse discriminante des composantes principales (DAPC) pour K=4 et 20 composantes principales selon les clusters identifiés (A) et selon les populations estuariennes françaises (B). Les points de couleurs représentent l'assignation des individus aux clusters (A) ou aux estuaires (B). Probabilité d'appartenance des individus aux différents clusters selon les estuaires des populations échantillonnées (C).

3.2.2. Structure des populations de sprat *S. sprattus*

Les 21 locus microsatellites retenus (618 allèles) ont été analysés pour les 203 individus de *S. sprattus*. L'hétérozygotie moyenne observée ($H_o : 0,663 \pm 0,146$) est significativement inférieure à l'hétérozygotie attendue ($H_e : 0,707 \pm 0,155$) (Test t Student, $t=2,564$, d.d.l.=20, $p=0,009$), ce qui suggère un excès en homozygotes et un déficit en hétérozygotes à l'échelle de la façade atlantique nord-est française (Tableau 10A). C'est particulièrement le cas pour l'Orne et la Charente où l'hétérozygotie moyenne observée (0,651 et 0,650 respectivement) est inférieure à l'hétérozygotie

moyenne attendue (0,715 et 0,700 respectivement). Les richesses alléliques moyenne et totale varient entre estuaires de 8,019 et 168,411 pour la Charente à 9,305 et 195,422 pour la baie du Mont-Saint-Michel (Tableau 10A). Le nombre d'allèles privés va de 29 pour l'Orne à 135 pour la Somme (Tableau 10A).

Les mesures de différenciation génétique (Fst) entre paires d'estuaires vont de -0,003 entre la Somme et l'Orne, et entre l'Orne et la Baie du Mont-Saint-Michel à 0,005 entre la Sèvre niortaise et la Charente avec un Fst moyen de -0,001 (Tableau 10A et B). Le coefficient de consanguinité global Fis est de 0,053 avec des valeurs allant de 0,027 pour la Sèvre niortaise à 0,088 pour l'Orne (Tableau 10A et B). Le Fit est de 0,052 pour l'ensemble des populations des estuaires (Tableau 10A). L'analyse de variance moléculaire au sein des individus, entre individus d'un même estuaire et entre estuaires montre que la variance génétique est plus importante au sein des individus et des estuaires qu'entre eux (AMOVA, individus : 93,94%, p=0,0009 ; estuaires : 6,11%, p=0,0009 ; entre estuaires : -0,05%, p=0,6713). Enfin, la distance géographique maritime n'est pas corrélée à la distance génétique entre les populations de ces différents estuaires (Test de Mantel, R=-0,059, p1=0,614, p2=0,400, p3=0,748), comme la distance géographique à vol d'oiseau (Test de Mantel, R=-0,080, p1=0,605, p2=0,409, p3=0,740) (Figure 6).

Tableau 10 : Analyse de la structure génétique des populations estuariennes de *Sprattus sprattus*. A) Indices de fixation (cf. 3.1.3) à l'échelle de la façade atlantique nord-est française (Total) et des estuaires (SOM : Somme, ORN : Orne, BDM : Baie du Mont-Saint-Michel, SEV : Sèvre niortaise, CHA : Charente) ainsi que la richesse allélique moyenne par estuaire. B) Matrice de Fst entre les populations (estuaires). C) Estimation de la taille efficace et intervalles de confiance à 95% de la population à l'échelle de la façade Atlantique nord-est française (Total).

A) Total							B) Fst					
<i>Sprattus sprattus</i>							SOM	ORN	BDM	SEV		
Ht	0,707						ORN	-0,003	NA			
Fit	0,052						BDM	-0,001	-0,003	NA		
Fst	-0,001	Estuaires					SEV	0,002	-0,001	0,000	NA	
		SOM	ORN	BDM	SEV	CHA	CHA	0,000	-0,003	0,001	0,005	
Ho	0,663	0,670	0,651	0,669	0,673	0,650						
He	0,707	0,707	0,715	0,714	0,700	0,700						
Fis	0,053	0,048	0,088	0,058	0,027	0,074						
RA moyenne		9,215	8,424	9,305	8,509	8,019						
RA totale		193,53	176,909	195,422	178,696	168,411						
Nb allèles privés		135	29	84	50	30						

C)				
NeEstimator	Valeur critique	Ne	IC95% paramétrique	IC95% Jack-Knife
N=316	0,05	Infini	2660,7-Infini	965,8-Infini
	Tous les allèles	Infini	32350,3-Infini	2244,8-Infini

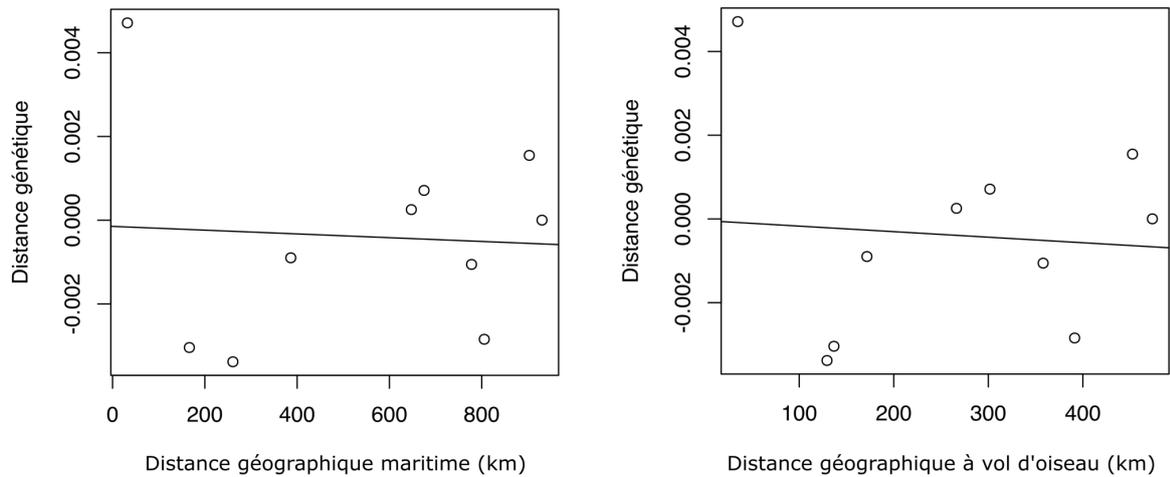


Figure 6 : Corrélation entre la distance génétique (F_{st}) des populations (estuariennes) de *Sprattus sprattus* et la distance géographique maritime (à gauche) à vol d'oiseau en kilomètres entre les estuaires (à droite).

L'analyse discriminante des composantes principales (DAPC) a permis d'identifier 2 groupes ou clusters ($K=2$) (Figure 7A). Cependant, les populations des estuaires ne se regroupent pas dans ces clusters (Figure 7B). Avec le logiciel *NeEstimator*, la taille efficace de la population de *S. sprattus* à l'échelle de la façade atlantique nord-est est estimée être infinie avec un IC95% paramétrique de [2660,7-Infini] au seuil de 0,05 (Tableau 10C).

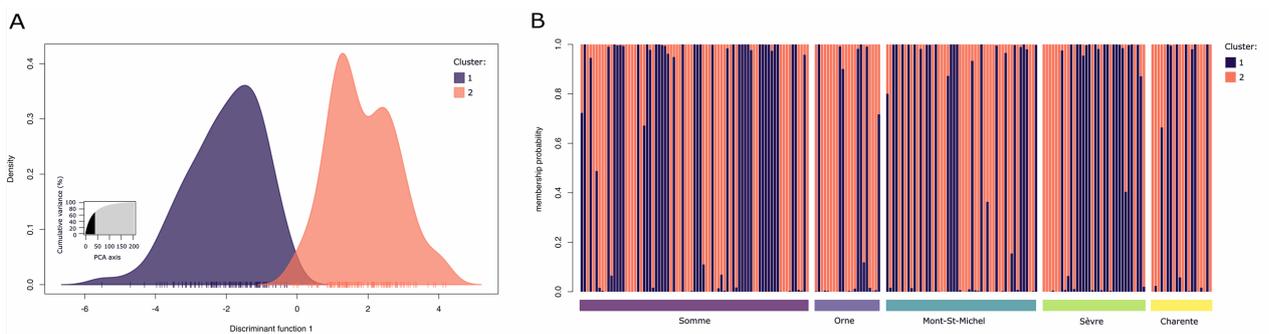


Figure 7 : Structure des populations de *Sprattus sprattus* sur la façade atlantique nord-est française - Analyse discriminante des composantes principales (DAPC) pour $K=2$ et 40 composantes principales (A). Probabilité d'appartenance des individus aux différents clusters selon les estuaires des populations échantillonnées (B). Les couleurs représentent l'assignation des individus aux clusters.

3.2.3. Structure des populations de gobie buhotte *P. minutus*

Les 8 loci microsatellites retenus (519 allèles) ont été analysés pour les 225 individus de *P. minutus*. L'hétérozygotie moyenne observée ($H_o : 0,796 \pm 0,064$) est significativement inférieure à l'hétérozygotie attendue ($H_e : 0,883 \pm 0,061$) (Test t Student, $t=3,713$, d.d.l.=7, $p=0,003$), ce qui suggère un déficit en hétérozygotes à l'échelle de la façade atlantique nord-est française (Tableau 11A). C'est particulièrement le cas pour la Sèvre niortaise et la Charente où l'hétérozygotie moyenne observée (0,753 et 0,818 respectivement) est inférieure à l'hétérozygotie moyenne attendue (0,874 et 0,923 respectivement). Les richesses alléliques moyenne et totale varient entre estuaires de 4,134 et 33,075 pour la baie du Mont-Saint-Michel à 4,990 et 39,926 pour la Charente (Tableau 11A). Le nombre d'allèles privés va de 6 pour l'Orne à 81 pour la Baie du Mont-Saint-Michel (Tableau 11A).

Tableau 11 : Analyse de la structure génétique des populations estuariennes de *Pomatoschistus minutus*. A) Indices de fixation (cf. 3.1.3) à l'échelle de la façade atlantique nord-est française (Total) et des estuaires (ORN : Orne, VEY : Baie des Veys, BDM : Baie du Mont-Saint-Michel, LEG : Léguer, LAI : Laïta, SEV : Sèvre niortaise, CHA : Charente) ainsi que la richesse allélique moyenne par estuaire. B) Matrice de Fst entre les populations d'estuaires. C) Estimation de la taille efficace et intervalles de confiance à 95% de la population à l'échelle de la façade atlantique nord-est française (Total).

A) <i>Pomatoschistus minutus</i>									B)							
	Total	Estuaires							Fst	ORN	VEY	BDM	LEG	LAI	SEV	
Ht	0,914								VEY	0,011	NA					
Fit	0,099								BDM	0,134	0,117	NA				
Fst	0,034								LEG	0,013	0,007	0,071	NA			
		ORN	VEY	BDM	LEG	LAI	SEV	CHA	LAI	0,008	0,009	0,130	0,017	NA		
Ho	0,796	0,760	0,818	0,773	0,828	0,818	0,753	0,818	SEV	0,009	0,001	0,130	0,012	0,001	NA	
He	0,883	0,861	0,906	0,833	0,920	0,867	0,874	0,923	CHA	0,011	0,005	0,086	0,003	0,008	0,008	
Fis	0,089	0,105	0,095	0,069	0,097	0,051	0,127	0,111								
RA moyenne	4,294	4,762	4,134	4,753	4,476	4,558	4,990									
RA totale	34,35504	38,103	33,075	38,028	35,814	36,465	39,926									
Vb allèles privés	6	33	81	20	30	43	63									

C)					
NeEstimator	Valeur critique	Ne	IC95% paramétrique	IC95% Jack-Knife	
baie du Mont-Saint-Michel N=52	0,05	385,0	71,0-Infini	31,4-Infini	
Tous les estuaires exceptée la baie du Mont-Saint-Michel (N=173)	0,05	708,9	231,2-Infini	166,4-Infini	
	Tous les allèles	146,9	112,6-206,8	62,1-Infini	
	Tous les allèles	270,3	253,5-289,1	199,5-400,8	

Les mesures de différenciation génétique (Fst) entre paires d'estuaires vont de 0,001 entre la Baie des Veys et la Sèvre niortaise et entre la Laïta et la Sèvre niortaise, à 0,134 entre la Baie du Mont-Saint-Michel et l'Orne avec un Fst moyen de 0,034 (Tableau 11A et B). Le coefficient de consanguinité global Fis est de 0,089 avec des valeurs allant de 0,051 pour la Laïta à 0,127 pour la Sèvre niortaise (Tableau 11A et B). Le Fit est de 0,099 pour l'ensemble des populations (estuaires) (Tableau 11A).

L'analyse de variance moléculaire au sein des individus, entre individus d'un même estuaire et entre estuaires montre que la variance génétique est plus importante au sein des individus et des estuaires qu'entre eux (AMOVA, individus : 86,17%, $p=0,0009$; estuaires : 9,34%, $p=0,0009$; entre estuaires : 4,48%, $p=0,0009$). Enfin, la distance géographique maritime n'est pas corrélée à la distance génétique entre les populations de ces différents estuaires (Test de Mantel, $R=-0,07$, $p_1=0,609$, $p_2=0,391$, $p_3=0,761$). Par contre, la distance géographique à vol d'oiseau est corrélée négativement à la distance génétique (Test de Mantel, $R=-0,325$, $p_1=0,965$, $p_2=0,035$, $p_3=0,069$) (Figure 8).

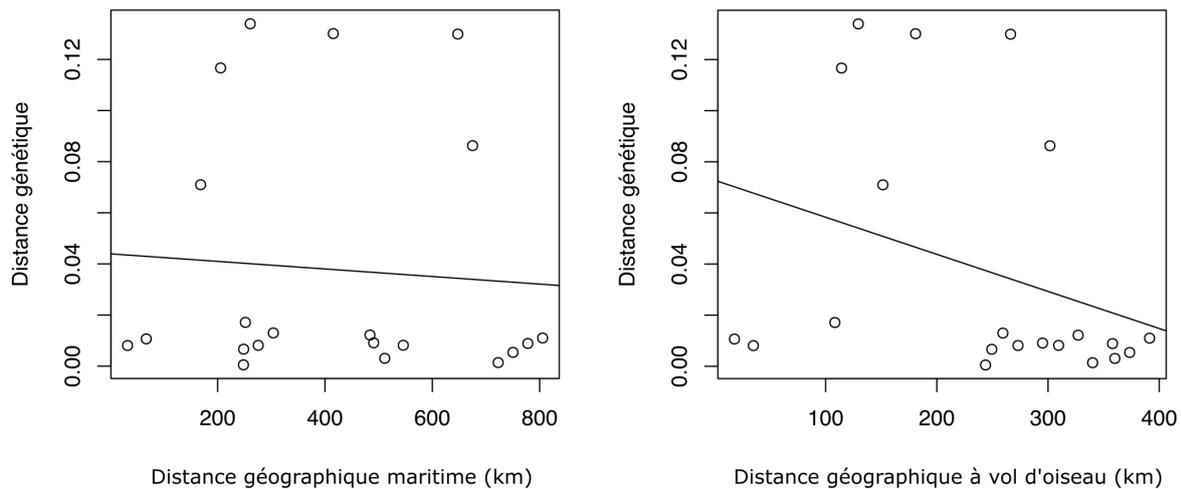


Figure 8 : Corrélation entre la distance génétique (F_{st}) des populations (estuaires) de *Pomatoschistus minutus* et la distance géographique maritime (à gauche) à vol d'oiseau en kilomètres entre les estuaires (à droite).

L'analyse discriminante des composantes principales (DAPC) a permis d'identifier 3 groupes ou clusters ($K=3$) (Figure 9A). A l'exception du cluster correspondant à la population de la Baie du Mont-Saint-Michel, les autres populations ne se regroupent pas dans les deux autres clusters (Figure 9B et C). La taille efficace de la population de *P. minutus* en baie du Mont-Saint-Michel est estimée à 385 avec un IC95% paramétrique de [71,0-Infini] au seuil de 0,05, et pour l'ensemble des autres estuaires à 708,9 avec un IC95% paramétrique de [166,4-Infini] au seuil de 0,05 (Tableau 11C).

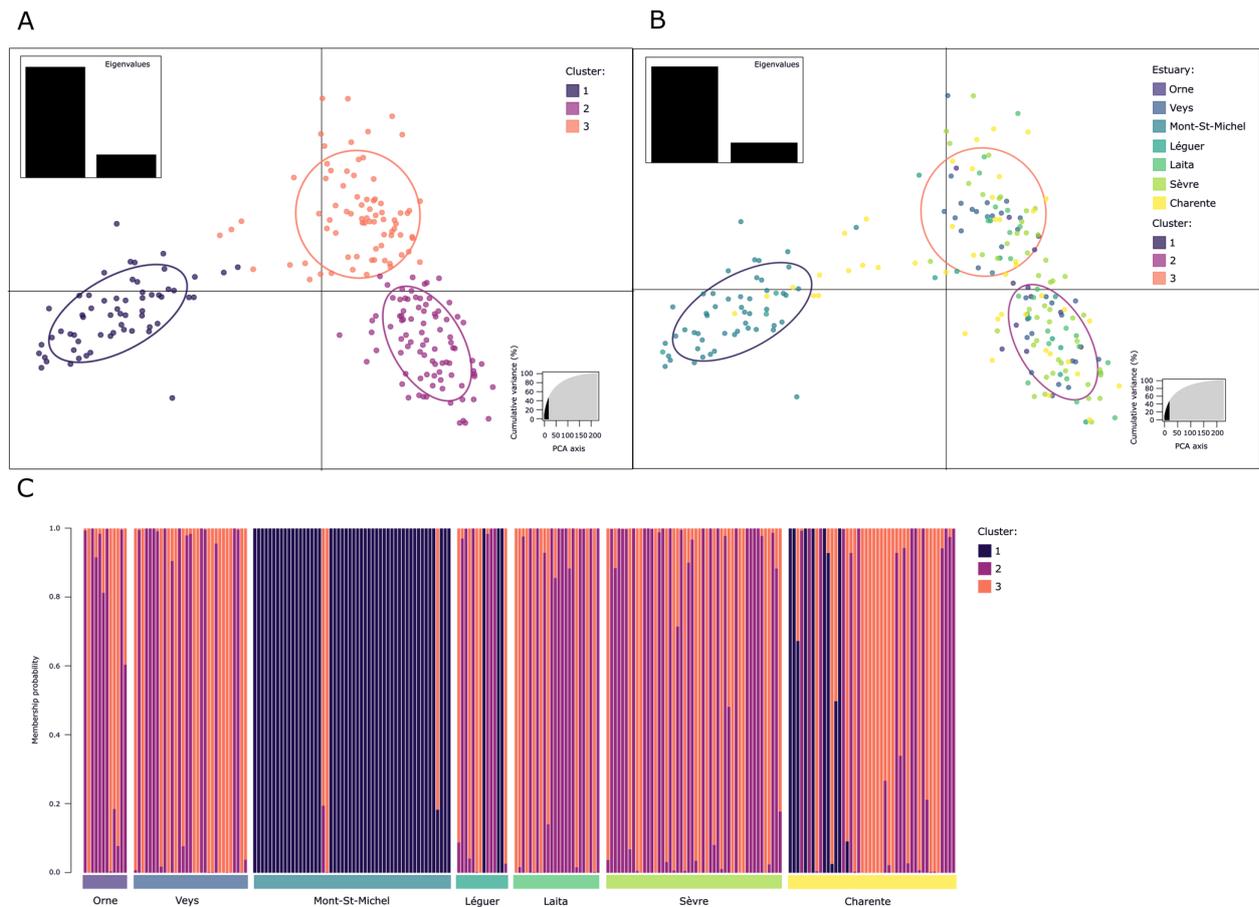


Figure 9 : Structure des populations de *Pomatoschistus minutus* sur la façade atlantique nord-est française – A) Analyse discriminante des composantes principales (DAPC) pour K=3 et 20 composantes principales selon les clusters identifiés (A) et selon les populations estuariennes françaises (B). Les points de couleurs représentent l’assignation des individus aux clusters (A) ou aux estuaires (B). Probabilité d’appartenance des individus aux différents clusters selon les populations (estuaires) échantillonnées (C).

L’analyse de la structure génétique de *P. minutus*, en excluant les frères et sœurs, montre que les valeurs d’indices de fixation (H_e , H_o , H_t , F_{st} , F_{is} , F_{it}) sont similaires à celles obtenues en incluant les frères et sœurs (Tableau 12). Les 8 loci microsatellites retenus (515 allèles) ont été analysés pour les 220 individus de *P. minutus* non apparentés au niveau frères/sœurs. L’hétérozygotie moyenne observée (H_o : $0,796 \pm 0,062$) est significativement inférieure à l’hétérozygotie attendue (H_e : $0,883 \pm 0,061$) (Test t Student, $t=3,784$, d.d.l.=7, $p=0,003$), ce qui suggère un déficit en hétérozygotes à l’échelle de la façade atlantique nord-est française (Tableau 12A). C’est particulièrement le cas pour la Sèvre niortaise et la Charente où l’hétérozygotie moyenne observée ($0,757$ et $0,817$ respectivement) est inférieure à l’hétérozygotie moyenne attendue ($0,873$ et $0,923$ respectivement). Les richesses alléliques moyenne et totale varient entre estuaires respectivement de 4,150 et 33,202 pour la baie du Mont-Saint-Michel à 4,992 et 39,934 pour la Charente (Tableau 12A).

Les mesures de différenciation génétique (Fst) entre paires d'estuaires vont de 0,000 entre la Laïta et la Sèvre niortaise à 0,131 entre la Baie du Mont-Saint-Michel et l'Orne avec un Fst moyen de 0,033 (Tableau 12A et B). Le coefficient de consanguinité global Fis est de 0,099 avec des valeurs allant de 0,051 pour la Laïta à 0,123 pour la Sèvre niortaise (Tableau 12A et B). Le Fit est de 0,138 pour l'ensemble des populations (estuaires) (Tableau 12A). L'analyse de variance moléculaire au sein des individus, entre individus d'un même estuaire et entre estuaires, montre que la variance génétique est plus importante au sein des individus et des estuaires qu'entre eux (AMOVA, individus : 86,37%, p=0,0009 ; estuaires : 9,29%, p=0,0009 ; entre estuaires : 4,32%, p=0,0009). Enfin, la distance géographique maritime n'est pas corrélée à la distance génétique entre les populations de ces différents estuaires (Test de Mantel, R=-0,07, p1=0,607, p2=0,392, p3=0,762). Par contre, la distance géographique à vol d'oiseau est corrélée négativement à la distance génétique (Test de Mantel, R=-0,325, p1=0,962, p2=0,038, p3=0,073).

Tableau 12 : Analyse de la structure génétique des populations estuariennes de *Pomatoschistus minutus* excluant les frères/sœurs. A) Indices de fixation (cf. 3.1.3) à l'échelle de la façade atlantique nord-est française (Total) et des estuaires (ORN : Orne, VEY : Baie des Veys, BDM : Baie du Mont-Saint-Michel, LEG : Léguer, LAI : Laïta, SEV : Sèvre niortaise, CHA : Charente) ainsi que la richesse allélique moyenne par estuaire. B) Matrice de Fst entre les populations (estuaires).

A)		Total							B)								
		<i>Pomatoschistus minutus</i> excluant les frères/sœurs								Fst	ORN	VEY	BDM	LEG	LAI	SEV	
Ht	0,914									VEY	0,011	NA					
Fit	0,138									BDM	0,131	0,114	NA				
Fst	0,033 <th colspan="8">Estuaires</th> <th>LEG</th> <td>0,013</td> <td>0,007</td> <td>0,069</td> <td>NA</td> <td></td> <td></td> <td></td>	Estuaires								LEG	0,013	0,007	0,069	NA			
		ORN	VEY	BDM	LEG	LAI	SEV	CHA	LAI	0,008	0,009	0,128	0,017	NA			
Ho	0,796	0,760	0,818	0,774	0,828	0,818	0,757	0,817	SEV	0,008	0,002	0,128	0,013	0,000	NA		
He	0,883	0,861	0,906	0,837	0,920	0,867	0,873	0,923	CHA	0,011	0,005	0,083	0,003	0,008	0,008		
Fis	0,099	0,105	0,095	0,072	0,097	0,051	0,123	0,112									
RA moyenne	4,294	4,763	4,150	4,754	4,477	4,560	4,992										
RA totale	34,355	38,103	33,202	38,028	35,814	36,479	39,934										

3.2.4. Structure des populations de syngnathe de Duméril *S. rostellatus*

Les 29 loci microsatellites retenus (752 allèles) ont été analysés pour les 94 individus de *S. rostellatus*. L'hétérozygotie moyenne observée (Ho : 0,740±0,142) est significativement inférieure à l'hétérozygotie attendue (He : 0,874±0,089) (Test t Student, t=5,519, d.d.l.=28, p=0,000003), ce qui suggère un fort déficit en hétérozygotes à l'échelle de la façade atlantique nord-est française (Tableau 13A). C'est particulièrement le cas pour la Baie des Veys où l'hétérozygotie moyenne observée (0,727) est inférieure à l'hétérozygotie moyenne attendue (0,870). Les richesses alléliques moyenne et totale varient relativement peu entre estuaires, respectivement de 3,054 et 88,582 pour la Sèvre niortaise à 3,322 et 96,356 pour la Somme (Tableau 13A). Le nombre d'allèles privés va de 18 pour la Sèvre niortaise à 123 pour la Somme (Tableau 13A).

Tableau 13 : Analyse de la structure génétique des populations estuariennes de *Syngnathus rostellatus*. A) Indices de fixation (cf. 3.1.3) à l'échelle de la façade atlantique nord-est française (Total) et des estuaires (SOM : Somme, VEY : Baie des Veys, BDM : Baie du Mont-Saint-Michel, SEV : Sèvre niortaise) ainsi que la richesse allélique par estuaire. B) Matrice de Fst entre les populations (estuaires).

A) Total					B) Fst				
<i>Syngnathus rostellatus</i>					SOM	VEY	BDM	SEV	
Ht	0,877				VEY	0,000	NA		
Fit	0,156				BDM	-0,002	-0,003	NA	
Fst	0,004				SEV	0,012	0,012	0,015	
		Estuaires							
		SOM	VEY	BDM	SEV				
Ho	0,740	0,736	0,727	0,749	0,748				
He	0,874	0,873	0,870	0,874	0,878				
Fis	0,156	0,158	0,164	0,140	0,130				
RA moyenne		3,322	3,303	3,284	3,054				
RA totale		96,356	95,812	95,252	88,582				
Nb allèles privés		123	120	55	18				

C) NeEstimator	Valeur critique	Ne	IC95%	IC95%
N=94	0,05	1282,3	629,0-Infini	427,1-Infini
	Tous les allèles	1920,7	1389,0-3094,5	934,7-Infini

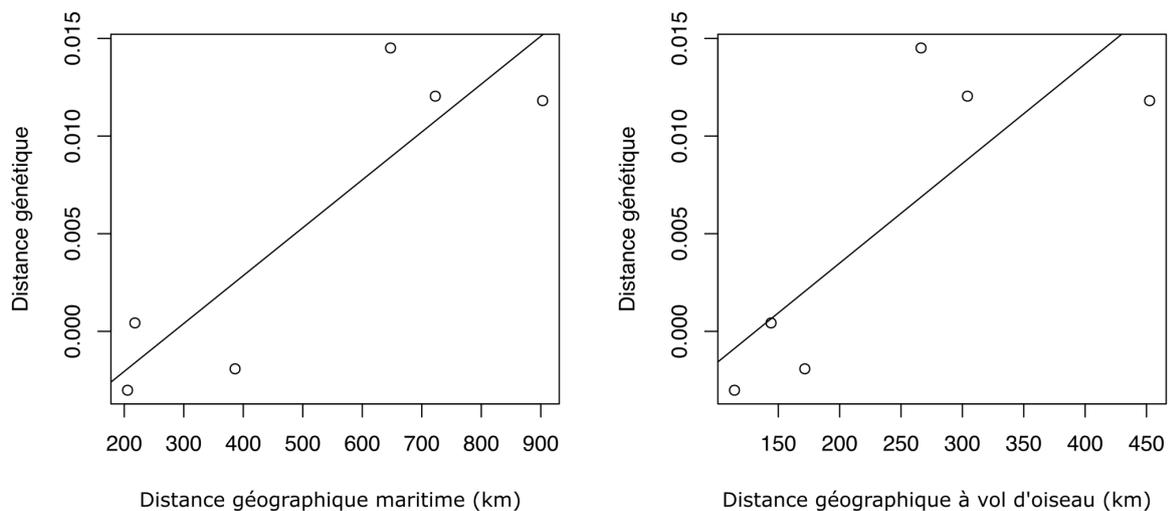


Figure 10 : Corrélation entre la distance génétique (Fst) des populations (estuaires) de *Syngnathus rostellatus* et la distance géographique maritime (à gauche) à vol d'oiseau en kilomètres entre les estuaires (à droite).

Les mesures de différenciation génétique (Fst) entre paires d'estuaires vont de -0,003 entre la Baie des Veys et la Baie du Mont-Saint-Michel, à 0,015 entre la Baie du Mont-Saint-Michel et la Sèvre niortaise, avec un Fst moyen de 0,004 (Tableau 13A et B). Le coefficient de consanguinité global

Fis est de 0,156 avec des valeurs allant de 0,130 pour la Sèvre niortaise à 0,164 pour la Baie des Veys (Tableau 13A et B). Le Fit est de 0,156 pour l'ensemble des populations des estuaires (Tableau 13A). L'analyse de variance moléculaire au sein des individus, entre individus d'un même estuaire et entre estuaires, montre que la variance génétique est plus importante au sein des individus et des estuaires qu'entre eux (AMOVA, individus : 85,74%, $p=0,0009$; estuaires : 14,31%, $p=0,0009$; entre estuaires : - 0,06%, $p=0,648$). Enfin, la distance géographique maritime n'est pas corrélée à la distance génétique entre les populations de ces différents estuaires (Test de Mantel, $R=0,883$, $p_1=0,208$, $p_2=0,834$, $p_3=0,208$), tout comme la distance géographique à vol d'oiseau (Test de Mantel, $R=0,808$, $p_1=0,207$, $p_2=0,836$, $p_3=0,207$) (Figure 10).

L'analyse discriminante des composantes principales (DAPC) a permis d'identifier 2 groupes ou clusters (K=2) (Figure 11A). Cependant, les populations (estuaires) ne se regroupent pas dans ces clusters (Figure 11B). Avec le logiciel *NeEstimator*, La taille efficace de la population de *S. rostellatus* à l'échelle de la façade atlantique nord-est est estimée à 1282,3 avec un IC95% paramétrique de [629,0-Infini] au seuil de 0,05 (Tableau 13C).

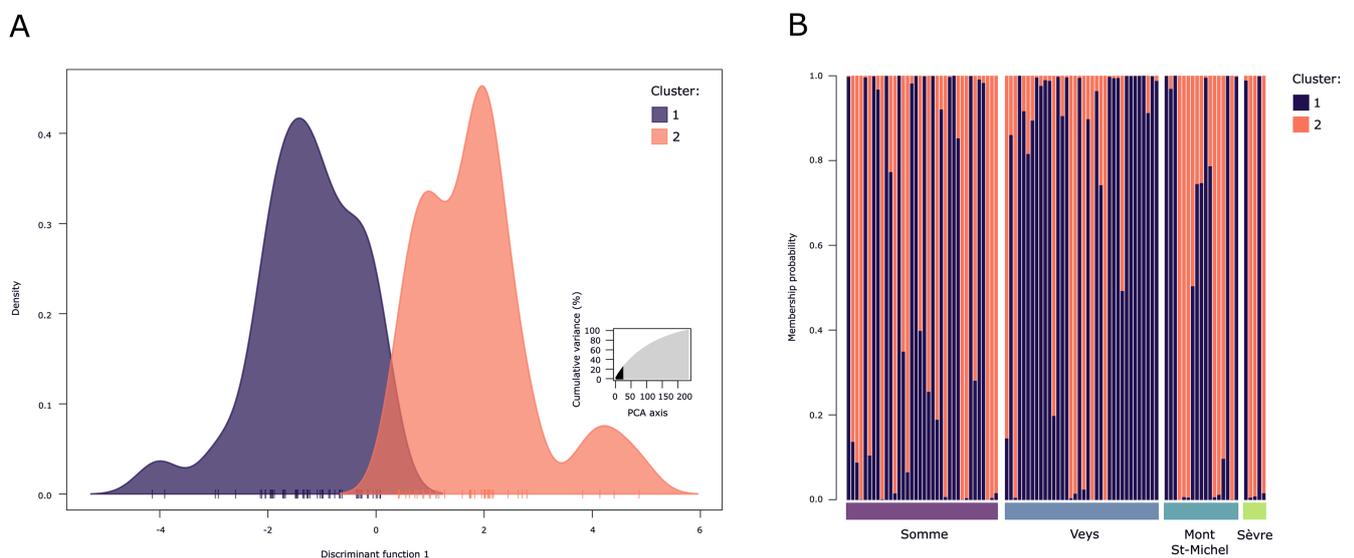


Figure 11 : Structure des populations de *Syngnathus rostellatus* sur la façade atlantique nord-est française - Analyse discriminante des composantes principales (DAPC) pour K=2 et 10 composantes principales (A). Probabilité d'appartenance des individus aux différents clusters selon les populations échantillonnées (estuaires) (B). Les couleurs représentent l'assignation des individus aux clusters.

3.3. Discussion

Les populations de bars (*D. labrax*), sprats (*S. sprattus*), gobies buhottes (*P. minutus*) et syngnathes de Duméril (*S. rostellatus*) des estuaires de la côte atlantique nord-est française présentent des variations de structuration génétique. Les bars et les sprats ne présentent pas de différenciation à l'échelle de la population entière, incluant tous les estuaires étudiés ($F_{st} < 0$). Par contre, les syngnathes et les gobies présentent une différenciation faible à cette échelle ($0 < F_{st} < 0,05$). Le taux de consanguinité observé à la même échelle montre que le bar, le sprat sont peu consanguins, et dans une moindre mesure pour le gobie et le syngnathe (F_{is} plus élevés). Les valeurs de F_{is} les plus élevées sont retrouvées dans l'estuaire du Léguer (bars), de l'Orne (sprats) et de la Sèvre niortaise (gobies et syngnathes), alors que les plus faibles sont retrouvées dans l'estuaires de la baie des Veys (bars), de la Sèvre niortaise (sprats) et de la Laïta (gobies et syngnathes). Il ne semble par ailleurs pas y avoir d'effet Wahlund (i.e. populations subdivisées en sous-population) pour le bar et le sprat (F_{it}). Cependant, le F_{it} est plus élevé pour le gobie et supérieur au F_{is} , alors que pour le syngnathe, il est aussi plus élevé mais équivalent au F_{is} . De la même manière, on n'observe pas de rupture d'isolement pour les quatre espèces étudiées ici. Si c'était le cas, un taux d'hétérozygotes observé serait supérieur au taux attendu. Le nombre moyen d'allèles obtenus varie entre 10 et 11 pour les bars, 8 et 9 pour les sprats, 4 et 5 pour les gobies et 3 pour les syngnathes. Il est donc plus faible pour le syngnathe et le gobie que pour le bar et le sprat. Le nombre d'allèles privés par rapport au nombre total d'allèles varie de 2,7% pour l'Orne et le Léguer à 7,7% pour la Sèvre niortaise pour le bar, de 4,7% pour l'Orne à 21,8% pour la Somme pour le sprat, de 1,1% pour l'Orne à 15,6% pour la baie du Mont-Saint-Michel pour le gobie, et de 2,4% pour la Sèvre niortaise à 16,3% pour la Somme pour le syngnathe. Le nombre d'allèles privés est donc sensiblement équivalent pour le sprat, le syngnathe et le gobie.

La taille de population efficace estimée pour le bar (3216,6 ; IC95%[799,8-Infini]), est inférieure à celle du sprat (Infini, IC95%[2660,7-Infini]), mais supérieure à celle du syngnathe (1282,3 ; IC95%[629,0-Infini]). La structure de population du gobie apparait divisée en deux sous-populations distinctes (la baie du Mont-Saint-Michel et les autres estuaires), obligeant à les considérer séparément lors de l'analyse de la taille efficace de la population. La taille efficace de la population de gobie du Mont-Saint-Michel apparait ainsi inférieure à celle des autres estuaires (385,0 ; IC95%[71,0-Infini] ; 708,9 ; IC95%[231,2-Infini] respectivement). Une précaution est à prendre avec cette analyse de taille efficace des populations car l'estimation de l'indice de confiance infini indique que le nombre d'échantillons de cette analyse est trop faible par rapport à la taille des populations de ces espèces. Les estimations de taille efficace des populations sont ici peu informatives. La distance génétique et la distance spatiale ne sont pas corrélées pour les sprats et les syngnathes. Par contre, la distance génétique des bars est positivement corrélée à la distance géographique à vol d'oiseau, mais pas à la distance maritime. On observe le même phénomène pour les gobies, mais la relation est négative. Les distances géographiques à vol d'oiseau et maritime sont pourtant fortement corrélées et on s'attendait à observer les mêmes résultats entre les deux types de distances et la distance génétique. Un des facteurs qui pourrait expliquer l'absence de significativité de la relation entre la distance génétique et la distance maritime pourrait être la variance supérieure de la distance maritime (écart-type : 258,02) par rapport à celle de la distance à vol d'oiseau (écart-type : 117,85). Enfin, l'analyse

discriminante des composantes principales (DAPC) a permis d'identifier 4 clusters structurant la population des côtes de l'Atlantique nord-est français de bars, 3 clusters pour les gobies et 2 clusters pour les sprats et les syngnathes. Aucune population ne correspond à un cluster identifié dans les DAPC, exceptée la population de gobie de la baie du Mont-Saint-Michel qui apparaît séparée des autres populations. Cela suggère que les individus dispersent entre estuaires à l'échelle de la zone d'étude. Selon les espèces, les clusters génétiques obtenus sont plus (le bar et le gobie) ou moins (le sprat et le syngnathe) différenciés. Cependant, l'absence de correspondance entre les clusters génétiques et les populations estuariennes pourrait être la trace d'évènements d'isolement i) historique lié à la colonisation à partir de plusieurs refuges, ou ii) écologique avec un isolement reproductif lié à l'habitat (e.g. zone de frayères) ou au comportement (e.g. accouplement préférentiel).

Dans cette étude, on s'attendait à observer une structuration génétique plus marquée pour les espèces qui dispersent peu et qui gardent leur progéniture pendant leur développement (gobies et syngnathes), et inversement pour les espèces qui dispersent plus et dont les œufs dispersent dès la fécondation (bars et sprats). Les résultats vont dans ce sens pour le sprat et le gobie, mais ils sont moins marqués pour le bar et le syngnathe. Le bar est une espèce qui disperse au stade adulte pour rejoindre les frayères au large afin de s'y reproduire (Jennings and Pawson, 1992). Les larves de bar, issues des oeufs fécondés au sein des frayères rejoignent ensuite les estuaires pour s'y développer (Beraud et al., 2018). Il a été montré que les bars ont un certain degré de fidélité aux frayères, avec trois frayères reconnues dans la littérature, le plateau de Rochebonne (Golfe de Gascogne), dans l'ouest de la Manche et au nord de la presqu'île du Cotentin (est de la Manche) (Dambrine et al., 2021; Le Luherne et al., 2022). De la même manière, les bars adultes sont capables de fidélité aux sites alimentaires (de Pontual et al., 2019; Doyle et al., 2017; Quayle et al., 2009). La mer d'Iroise apparaît ainsi comme une frontière biogéographique importante (Ayata et al., 2010). Les trajectoires de bars marqués en Bretagne montrent qu'ils utilisent la frayère la plus proche de l'estuaire dont ils proviennent (de Pontual et al., 2019). Pourtant, les études n'indiquent aucune structure génétique entre les populations du Golfe de Gascogne, de la Manche et de la mer Celtique (Coscia and Mariani, 2011; Fritsch et al., 2007; Souche et al., 2015). Nos résultats vont dans le même sens, avec des indices de différenciation génétique suggérant de larges flux de gènes entre les populations de bars de la façade Atlantique française. Cependant, la distance génétique entre les populations des estuaires français est positivement corrélée à la distance spatiale à vol d'oiseau entre ces estuaires. Ce résultat suggère une tendance à la différenciation génétique entre les populations des estuaires du Golfe de Gascogne et les populations du nord de la France. En effet, les bars présentent une différenciation génétique entre les populations méditerranéennes et atlantiques avec une augmentation de cette différenciation vers le nord (Robinet et al., 2020).

Le sprat est une espèce qui a une grande capacité de dispersion aux stades adulte et œuf. Cette espèce n'est pas connue pour avoir un comportement de ponte philopatrick (Köster et al., 2003). En effet, les sprats pondent le long de la Manche, de manière continue de la pointe bretonne au nord de la pointe du Cotentin (Köster et al., 2003; Milligan, 1986). Chez le sprat, la distribution continue des habitats de ponte couplée à leur comportement opportuniste erratique (Alheit, 1988; De

Silva, 1973), suggèrent des barrières limitées au flux de gènes entre les populations et donc peu ou pas de structure génétique entre les populations. Pourtant certaines études ont montré une structure génétique, comme entre les populations du nord de la France et du Royaume Uni, comparées à celles de la mer Baltique (Limborg et al., 2009; McKeown et al., 2020) ou des fjords norvégiens (Glover et al., 2011). Cependant, d'autres études montrent une absence de structuration génétique entre les populations de la mer Baltique, de la mer du Nord, et du Golfe de Gascogne (Debes et al., 2008). Ces études s'accordent cependant sur l'absence de structure génétique entre les populations de la façade atlantique nord-est (Glover et al., 2011; McKeown et al., 2020). Notre étude qui s'étend de la Manche jusque dans le Golfe de Gascogne confirme l'absence de structuration à cette échelle. Pourtant, les résultats de l'analyse de corrélation entre les diversités génétique et géographique montrent que deux estuaires sont très différenciés génétiquement malgré la faible distance qui les sépare : la Sèvre niortaise et la Charente (distance maritime de 32,156 km). La Sèvre niortaise est également l'estuaire avec le coefficient de consanguinité le plus faible par rapport aux autres estuaires. Ces résultats suggèrent donc que la Sèvre est plus différenciée des autres populations estuariennes quelle que soit la distance, ce qui indique un isolement ou une dérive plus importante de cette population.

Le syngnathe de Duméril *S. rostellatus* est une espèce qui est retrouvée aussi bien sur des substrats sableux (Quigley, 2009) que dans des herbiers marins (Scapin et al., 2018). Il n'est par ailleurs pas capable de maintenir sa position lorsque le courant dépasse 15-18cm/s notamment sur du sable en l'absence d'abris (Castejón-Silvo et al., 2021). *Syngnathus rostellatus* migre de manière saisonnière entre les habitats sableux estuariens pour la reproduction et en dehors des estuaires (Power and Attrill, 2003). Les Syngnathidae présentent généralement de faibles capacités de dispersion et un fort degré de différenciation génétique entre zones géographiques (Lourie et al., 2005; Teske et al., 2005). Pourtant, les post-larves de *S. rostellatus* peuvent utiliser les algues flottantes pour se déplacer (Castejón-Silvo et al., 2021). De plus, une étude de l'abondance de *S. rostellatus* pendant 16 ans dans la Tamise (RU) montre qu'il existe deux pics d'abondance, le plus élevé au printemps et le second à l'automne (Power and Attrill, 2003). Cela suggère que les individus (adultes ou larves) de *S. rostellatus* migrent des côtes vers l'estuaire de la Tamise (RU) au printemps et à l'automne. A notre connaissance, l'étendue de dispersion de cette espèce n'est pas connue et la structuration génétique des populations de *S. rostellatus* n'a jamais été étudiée. Nos résultats montrent que les populations de cette espèce ne sont pas structurées à l'échelle de la façade atlantique française. Cependant, le faible nombre d'individus pour la population de la Sèvre niortaise (5 individus), seule population de *S. rostellatus* du Golfe de Gascogne analysée dans cette étude, ne permet pas de conclure à une absence de structuration entre les populations du nord et du sud de la façade atlantique. Il en va de même pour les populations de la Manche qui présentent des effectifs allant de 17 à 36. En effet, le coefficient de consanguinité global F_{IS} et le F_{IT} ont la même valeur de 0,156 et sont bien supérieurs aux valeurs obtenues pour le bar, le sprat et le gobie buhotte. De la même manière, nos résultats ne montrent pas de corrélations entre la distance génétique et les distances géographiques (maritime ou à vol d'oiseau). Pourtant, la valeur R du test de Mantel est particulièrement proche de 1 (0,883 et 0,808 respectivement pour les deux distances géographiques), ce qui montre une tendance à une corrélation positive entre la distance génétique et les distances géographiques maritime et à vol d'oiseau. L'absence de significativité du test pourrait provenir du fait que seulement quatre

populations d'estuaires ont été échantillonnées pour *S. rostellatus* (test de corrélation de Mantel n'étant basé que sur 6 valeurs de distances génétique et géographique).

Le gobie buhotte *P. minutus*, est une espèce décrite comme migratrice dans les estuaires, lagons et marais (Pampoulie et al., 1999). Cette espèce effectue des migrations de ponte en mer méditerranée (Bouchereau et al., 1989) et des migrations thermales en mer du Nord et en mer Baltique (Fonds, 1973; Hesthagen, 1977). Les migrations de ponte ont lieu sur une échelle de 10 km (Pampoulie et al., 1999). Les migrations thermales ont lieu quand les températures diminuent en dessous de 4-5 °C (Fonds, 1973) ou augmentent au-dessus de 19 °C (Hesthagen, 1977). Dans la Tamise (RU), une augmentation des abondances de *P. minutus* a été observée en automne et en hiver (Araújo et al., 2000). A l'inverse, dans l'estuaire de la Severn (RU), l'abondance des gobies baisse en hiver, supposément en lien avec un déplacement des individus vers les eaux chaudes plus profondes (Claridge et al., 1985). Il a été suggéré que le gobie buhotte effectue des migrations saisonnières (Healey, 1971). Nos résultats montrent que l'espèce présente une structuration génétique à l'échelle de la façade atlantique nord-est française, la population de la baie du Mont-Saint-Michel se différenciant des autres populations estuariennes. Cette dernière présente le nombre le plus élevé d'allèles rares (81) par rapport aux autres populations alors qu'elle n'a pas le coefficient de consanguinité le plus élevé. Pour autant, la population de la baie du Mont-Saint-Michel a des nombres moyen et total d'allèles plus faible en comparaison avec les autres estuaires même si cette différence est modérée. On peut émettre l'hypothèse que cette population a une taille efficace assez importante, probablement similaire à la taille efficace de l'ensemble des autres populations des estuaires français. La population de la baie du Mont-Saint-Michel apparaît peu différenciée de la population du Léguer (estuaire le plus proche géographiquement) avec une F_{st} de 0,071. A l'inverse elle apparaît plus différenciée des autres estuaires (F_{st} avec l'Orne : 0,134, F_{st} avec la baie des Veys : 0,117, F_{st} avec la Laïta et la Sèvre niortaise : 0,130, F_{st} avec la Charente : 0,086). La baie du Mont-Saint Michel est un site particulier car il est soumis au plus grand marnage d'Europe, à l'origine de puissants courants giratoires (Lazure and Desmare, 2012). Cette baie est d'ailleurs soumise à un engorgement important (Cayocca et al., 2006). Ces courants giratoires pourraient représenter une barrière à la dispersion des individus de *P. minutus* vers les autres estuaires. Un point étonnant de l'analyse de la structure de *P. minutus* est que la distance génétique est négativement corrélée avec la distance géographique à vol d'oiseau, mais pas avec la distance géographique maritime. Cependant, les points qui tirent cette corrélation vers le négatif correspondent aux F_{st} entre la baie du Mont-Saint-Michel et l'Orne, la Laïta et la Sèvre niortaise. C'est donc la population de gobie de la baie du Mont-Saint-Michel qui, isolée des autres, entraîne cette corrélation. Ces résultats sont corroborés par une étude en Belgique qui montre que la population de l'estuaire de Shelde est bien isolée des populations côtières proches du fait de la géomorphologie du plateau continental belge (Pampoulie et al., 2004), caractérisée par une combinaison de bancs de sable et de chenaux balayés par de forts courants de marées (De Moor and Lanckneus, 1990), et par l'influence de l'estuaire (Dewicke, 2002; Nihoul and Hecq, 1984; Offringa et al., 1996).

En résumé...

L'étude de la structure génétique des populations de bar (*D. labrax*), sprat (*S. sprattus*), gobie buhotte (*P. minutus*) et syngnathe de Duméril (*S. rostellatus*) des estuaires de la côte atlantique nord-est française met en lumière des variations selon les espèces. Dans cette étude, on s'attendait à observer une structuration génétique plus marquée pour les espèces qui dispersent peu et qui gardent leur progéniture pendant leur développement (gobies et syngnathes), et inversement pour les espèces qui dispersent plus et dont les œufs dispersent dès la fécondation (bars et sprats). Les résultats vont dans ce sens pour le sprat et le gobie, mais ils sont moins marqués pour le bar et le syngnathe. **Pour le bar et le sprat, nous n'observons pas de structuration des populations à l'échelle de la façade atlantique nord-est française.** Cependant, plus les populations de bar sont éloignées géographiquement, plus elles sont différenciées génétiquement. **Pour le syngnathe, comme pour le bar et le sprat, il n'y a pas de structuration génétique marquée.** Cependant, le **nombre d'individus faible** pour la population de la Sèvre niortaise, seule population de *S. rostellatus* du Golfe de Gascogne que l'on ait pu analyser dans cette étude, ne permet pas de conclure à une absence de structuration entre les populations du nord et du sud de la France. En effet, le coefficient de consanguinité global F_{is} et le F_{it} sont de 0,156 et sont bien supérieurs aux valeurs obtenues pour le bar, le sprat et le gobie. A l'inverse, **le gobie montre une structuration génétique marquée, séparant la population de la baie du Mont-Saint-Michel de l'ensemble des autres estuaires.** L'isolement de cette population de la baie du Mont-Saint-Michel pourrait être dû aux caractéristiques géomorphologiques de la baie, soumise à un important marnage, de forts courants giratoires, et des phénomènes de sédimentation important.

4. Niches isotopiques des espèces de poissons en estuaire

4.1. Contexte et objectifs

Les estuaires étant des écosystèmes productifs, les poissons juvéniles, caractérisés par leur sensibilité au stress environnemental, trouvent généralement des conditions de croissance favorables et des abris contre les prédateurs dans les eaux peu profondes des nourriceries estuariennes (Beck et al., 2001). Les poissons juvéniles se concentrent dans ces zones, du printemps au début de l'automne, coïncidant avec des pics saisonniers d'abondances de proies invertébrés benthiques (Saulnier et al., 2019). Cependant, les changements spatio-temporels de disponibilité des ressources, notamment alimentaires, peuvent limiter la production secondaire et favoriser une compétition intra- et interspécifique pour les ressources locales (Le Pape and Bonhommeau, 2015; Saulnier et al., 2020). En particulier, les zones intertidales fournissent des habitats d'alimentation clés pour les populations de poissons des estuaires (Cattrijsse and Hampel, 2006; Teichert et al., 2018a), car la production primaire et la disponibilité des proies sont plus élevées que dans d'autres parties de l'estuaire (Hampel et al., 2003). Par conséquent, les changements dans la disponibilité ou la productivité des habitats peuvent affecter la valeur de nourricerie des estuaires, en modifiant le niveau de compétition et la stratégie alimentaire des espèces, avec des conséquences, à terme, sur la survie et le recrutement des stocks (Vasconcelos et al., 2009).

Les rapports isotopiques stables de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) sont largement utilisés pour étudier les variations de la structure écologique et de l'organisation des réseaux alimentaires au sein de systèmes complexes (Layman et al., 2012), car ils fournissent des informations complémentaires sur la niche trophique des espèces (Bearhop et al., 2004). Alors que le $\delta^{15}\text{N}$ reflète principalement la position trophique au sein de la chaîne alimentaire (Peterson and Fry, 1987), le $\delta^{13}\text{C}$ renseigne sur l'origine du carbone utilisé par les consommateurs, à travers les variations des sources de C algales ou détritiques au bas des chaînes alimentaires (Kostecki et al., 2012, 2010). Dans les estuaires, une diminution progressive du $\delta^{13}\text{C}$ est attendue le long du gradient de salinité de la mer vers l'eau douce (Hobson, 1999; Teichert et al., 2022b), alors que les changements spatiaux du rapport $\delta^{15}\text{N}$ dans les zones côtières sont généralement induite par des activités anthropiques (Herzka, 2005). En effet, le $\delta^{15}\text{N}$ en milieu aquatique est fortement lié à l'intensité des apports de N d'origines agricoles (Anderson and Cabana, 2005). En conséquence, les métriques de niche dérivées de l'espace $\delta^{13}\text{C} - \delta^{15}\text{N}$ représentent des indicateurs puissants pour décrire la variabilité intraspécifique du régime alimentaire dans différentes conditions d'habitat (Bearhop et al., 2004; Craig A Layman et al., 2007), en reflétant le niveau trophique des espèces mais également leur habitat d'alimentation le long du continuum terre-mer.

Fondamentalement, les espèces généralistes exploitant des ressources variées devraient afficher une large niche isotopique, tandis que les spécialistes, s'appuyant sur un régime alimentaire moins diversifié, devraient afficher une niche étroite (Bolnick et al., 2003; Van Valen, 1965). De plus, le

chevauchement entre les niches d'espèces peut donner des informations sur les consommateurs partageant une écologie trophique similaire, ce qui fournit une évaluation indirecte de la compétition trophique potentielle pour les ressources de l'écosystème. De telles informations semblent particulièrement pertinentes dans les nourriceries estuariennes, où les poissons juvéniles peuvent être soumis à des contraintes de densité dépendance comme par exemple la compétition due à une limitation alimentaire (Le Pape and Bonhommeau, 2015; Saulnier et al., 2020; Tableau et al., 2019). Malgré la popularité de l'analyse des isotopes stables, les déterminants des niches isotopiques des espèces et leurs conséquences sur le fonctionnement du réseau trophique restent mal décrits, en particulier dans les estuaires.

La théorie de la recherche optimale de nourriture (« optimal foraging ») prédit que la taille de la niche trophique d'un consommateur augmente avec le niveau de compétition et lorsque les ressources préférées se raréfient (MacArthur and Pianka, 1966; Svanbäck and Bolnick, 2007). Par conséquent, la taille des niches isotopiques des consommateurs et le chevauchement entre elles peuvent varier en fonction de plusieurs facteurs environnementaux, tels que les caractéristiques hydromorphologiques des estuaires (Azevedo et al., 2022), la fragmentation du paysage marin (Layman et al., 2007), ou les changements dans la disponibilité des ressources (Pool et al., 2017; Teichert et al., 2022b). Au-delà des caractéristiques estuariennes, les approches basées sur les traits biologiques des espèces peuvent fournir des indications utiles pour évaluer le niveau d'interactions biotiques et la similarité de ces traits dans les communautés aquatiques. Dans ce contexte, les traits des espèces peuvent être utilisés pour construire un espace multidimensionnel permettant de convertir les répartitions et l'abondance des espèces en indices fonctionnels (Villéger et al., 2008). Ensuite, la covariation entre les mesures de niche isotopique et les indices fonctionnels peut être explorée pour déterminer l'influence de la structure fonctionnelle des assemblages sur le régime alimentaire des espèces et la ségrégation des niches (Fitzgerald et al., 2017). Dans ce contexte, une régularité des stratégies alimentaires au sein de l'assemblage devrait favoriser la partition des niches et entraîner des interactions compétitives plus faibles et des niches isotopiques au niveau spécifique plus étroites. Alors que des études antérieures ont étudié la relation entre la diversité fonctionnelle et la diversité isotopique à l'échelle de l'assemblage (par exemple Gajdzik et al., 2018), l'influence des traits communautaires sur la variation isotopique intraspécifique reste largement inexplorée.

Dans cette partie, nous avons étudié comment les caractéristiques estuariennes et la composition des assemblages (abondance des espèces et diversité fonctionnelle) influencent les niches trophiques de quatre espèces de poissons largement réparties dans les estuaires de l'océan Atlantique nord-est. Les niches isotopiques de bar (*Dicentrarchus labrax*), de gobie buhotte (*Pomatoschistus minutus*), de sprat (*Sprattus sprattus*) et de flet (*Platichthys flesus*), ainsi que leur chevauchement ont été comparés au cours de deux automnes consécutifs dans huit écosystèmes estuariens. Nous avons émis l'hypothèse que les caractéristiques des niches des espèces étaient influencées par les caractéristiques hydromorphologiques et la structure fonctionnelle des assemblages, via la variation des traits des espèces et les interactions biotiques.

4.2. Matériels et méthodes

4.2.1. Caractéristiques des sites

Les assemblages de poissons ont été étudiés dans huit estuaires répartis le long d'un gradient latitudinal (Figure 12, trois dans le Golfe de Gascogne et cinq le long de la Manche), différents en termes d'attributs environnementaux influençant la communauté de poissons estuariens (Nicolas et al., 2010b; Teichert et al., 2018b).

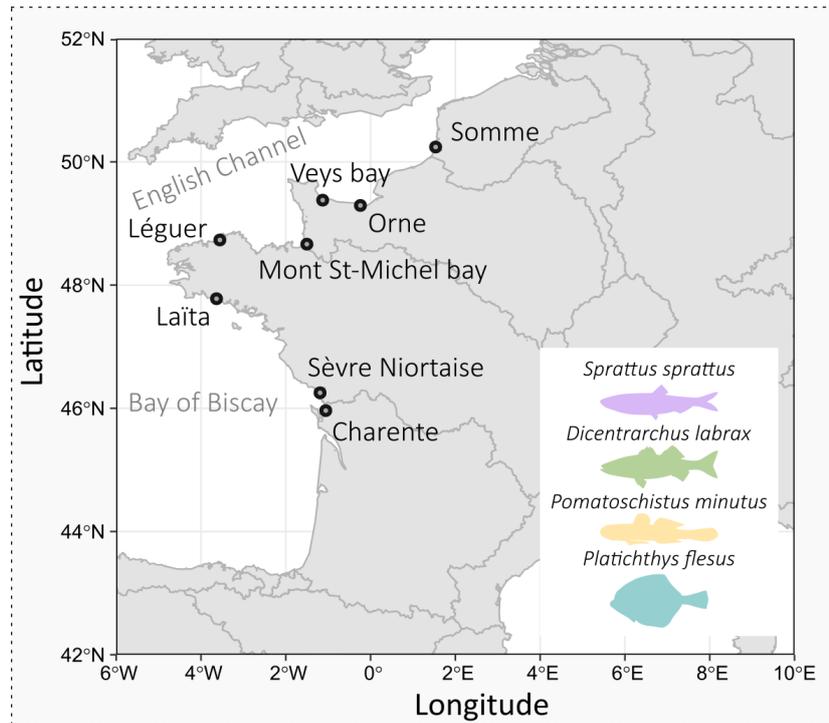


Figure 12 : Répartition géographique des huit estuaires (trois dans le Golfe de Gascogne : Laïta, Sèvre Niortaise et Charente, et cinq le long de la Manche : Somme, Orne, baie des Veys, baie du Mont St-Michel et Léguer) échantillonnés dans le cadre du réseau de surveillance DCE.

Trois variables synthétiques, la latitude, la superficie de l'estuaire et l'étendue intertidale, ont été collectées pour refléter les différences d'habitat entre les estuaires (Tableau 14). La latitude (en degrés), enregistrée à l'embouchure de l'estuaire, variait respectivement de 45,9 à 50,2°N pour les estuaires de la Charente et de la Somme. Elle affecte certains facteurs biogéographiques régionaux, telles que la productivité ou la température (Henriques et al., 2017b; Vasconcelos et al., 2015). La superficie de l'estuaire (en km²), allant de 1,88 pour l'estuaire du Léguer à 42,5 km² pour la baie du Mont St-Michel, est liée à la diversité des conditions d'habitat disponibles pour les organismes aquatiques, et est communément liée positivement à la richesse spécifique et aux traits fonctionnels des assemblages estuariens (Henriques et al., 2017b; Teichert et al., 2018c). Enfin, l'étendue intertidale (en %) variait respectivement de 26,2 à 95,7 % pour les estuaires de l'Orne et de la Somme.

Cette variable est liée à la connectivité latérale estuarienne et a été définie comme la proportion de l'estuaire occupée par la zone intertidale, qui est couramment utilisée par les poissons juvéniles et résidents de l'estuaire pour se nourrir (Laffaille et al., 2000; Teichert et al., 2018a).

Tableau 14 : Caractéristiques des huit estuaires étudiés le long du littoral français. Le nombre de traits réalisés au chalut à perche par campagne (N) est fourni pour chaque année (N2020 / N2021), ainsi que le nombre d'individus collectés pour les quatre espèces cibles (*Dicentrarchus labrax*, *Pomatoschistus minutus*, *Sprattus sprattus* et *Platichthys flesus*).

Estuaire	Latitude	Superficie (km ²)	Etendue intertidale (%)	N traits	<i>P. minutus</i>	<i>D. labrax</i>	<i>P. flesus</i>	<i>S. sprattus</i>
Somme	50.2	40.8	95.7	24 / 24	9 / -	31 / 32	- / 32	28 / 32
Orne	49.3	5.58	26.2	14 / 14	35 / -	29 / 31	14 / 32	10 / -
Veys bay	49.4	31.5	39.5	13 / 13	33 / 32	34 / 30	9 / -	- / -
Mont St-Michel bay	48.6	42.5	94.4	13 / 12	33 / 32	32 / 30	12 / 23	28 / 32
Léguer	48.7	1.88	73.4	12 / 12	33 / -	20 / 10	- / -	- / -
Laita	47.8	2.59	52.5	- / 24	- / 25	- / -	- / -	- / -
Sèvre Niortaise	46.3	47.8	79.8	17 / 18	32 / 31	32 / 17	12 / -	- / 32
Charente	45.9	23	55	- / 25	- / 32	- / -	- / 12	- / 9

4.2.2. Individus analysés

Les données sur les poissons ont été collectées à l'automne 2020 et 2021, pour respectivement six et huit estuaires (Tableau 14). Au cours des campagnes de pêche, certains spécimens de bar (*Dicentrarchus labrax*), de gobie buhotte (*Pomatoschistus minutus*), de sprat (*Sprattus sprattus*) et de flet (*Platichthys flesus*) ont été collectés pour un échantillonnage de tissus supplémentaire afin de décrire leur niche isotopique. Ces espèces ont été sélectionnées car elles sont largement réparties dans les estuaires étudiés et occupent différentes niches écologiques et positions dans le réseau trophique (Selleslagh and Amara, 2015). Alors que *P. minutus* peut être considéré comme une espèce résidente estuarienne se nourrissant principalement d'invertébrés benthiques et de méso-zooplancton, tels que les polychètes, les mollusques et les amphipodes (Leitão et al., 2006), les trois autres espèces utilisent l'estuaire comme zone de nourricerie, et ont donc été observées au stade juvénile (Potter et al., 2015). A ce stade, le bar est une espèce démersale au comportement alimentaire opportuniste, comprenant des amphipodes, des mysidacés ou des polychètes, et quelques petits poissons (Laffaille et al., 2001). Le flet est un poisson plat benthique avec un régime alimentaire diversifié, comprenant de petits polychètes et des oligochètes (Mendes et al., 2014), mais les jeunes de l'année ont tendance à se nourrir de crustacés planctoniques comme les copépodes (Thiel et al., 1996) mais également de proies telles que les amphipodes du genre *Corophium* (Mendes et al., 2020). Enfin, les juvéniles de sprat forment des bancs pélagiques dans l'estuaire et se nourrissent essentiellement de mésozooplancton, comme les grands copépodites et les copépodes estuariens (Maes and Ollevier, 2002).

Bien que l'objectif initial était de collecter 35 spécimens par espèce lors de chaque inventaire, des variations de densité entre les estuaires et les années ont été observées (Tableau 14). En conséquence, nous avons sélectionné les espèces pour lesquelles un minimum de 9 individus a été échantillonné par campagne afin de limiter l'influence de la taille de l'échantillon sur l'estimation des

niches isotopiques. De 9 à 35 individus ont ainsi été collectés aléatoirement au cours de 12 campagnes pour le bar, 11 campagnes pour le gobie buhotte, 8 campagnes pour le flet et 7 campagnes pour le sprat. Même si la co-occurrence des espèces cibles était variable selon les estuaires, elle restait représentative de la composition des assemblages de poissons locaux. Tous les poissons échantillonnés étaient des jeunes de l'année (sauf *P. minutus*) et de taille similaire (Annexe 1), ce qui limite les biais potentiels induits par les changements de signatures isotopiques dus aux changements ontogénétiques du régime alimentaire (Pasquaud et al., 2008). Dans l'ensemble, les classes de taille des quatre espèces étaient représentatives des tailles observées dans les estuaires à l'automne.

4.2.3. Calcul des indices fonctionnels

La diversité et la structure des interactions biotiques dans les assemblages de poissons ont été évaluées à l'aide d'indices de diversité fonctionnelle, intégrant des informations sur les traits des espèces, afin de déterminer leur proximité dans un espace fonctionnel multidimensionnel (Villéger et al., 2008). Les positions fonctionnelles des espèces ont été décrites à partir de trois traits complémentaires : la position dans la colonne d'eau, le régime alimentaire et le niveau trophique, reflétant la préférence des espèces en matière d'habitat et de position dans le réseau trophique. Les attributs des poissons ont été extraits d'études publiées (Teichert et al., 2018c) et d'informations disponibles dans FishBase (Froese and Pauly, 2000) pour le stade biologique le plus courant rencontré dans les estuaires (Potter et al., 2015). La position dans la colonne d'eau influence les interactions entre espèces et l'ensemble des proies disponibles, ainsi que le flux d'énergie benthopélagique (Vander Zanden et al., 1999). Elle a été exprimée en trois catégories : pélagique, démersale et benthique. Le régime alimentaire détermine les interactions trophiques et affecte la répartition des espèces et l'habitat utilisé en fonction de la disponibilité des ressources locales (Seitz et al., 2014). Les espèces ont été classées en six catégories selon l'aliment dominant dans leur régime alimentaire (piscivores, omnivores, planctivores, herbivores, invertébrés benthiques et invertébrés suprabenthiques ; Teichert et al., 2018c). Enfin, le niveau trophique reflète la position des espèces dans le réseau trophique et a été exprimé sous forme de variable continue, comme estimé dans FishBase à l'aide de la routine TROPH (Pauly et al., 2000).

Les distances fonctionnelles entre les espèces ont été calculées à l'aide de la distance de Gower et utilisées pour construire un espace fonctionnel multidimensionnel en appliquant une analyse des coordonnées principales (PcoA, Villéger et al., 2008), à l'aide du logiciel statistique R, v. 4.0.5. (R Core Team, 2018). Pour chaque campagne, six indices de diversité fonctionnelle ont été calculés à l'aide du progiciel « mFD » (Magneville et al., 2022) en sélectionnant les trois premières dimensions de la PcoA, qui ont fourni une représentation satisfaisante de la variabilité des traits d'espèce (Maire et al., 2015). Alors que la richesse fonctionnelle (FRic), reflétant le volume de l'espace fonctionnel rempli par les espèces, est basée sur des données d'occurrence (présence-absence), les autres indices sont des mesures basées sur l'abondance qui reflètent l'uniformité et la répartition des espèces dans l'espace fonctionnel : dispersion fonctionnelle (FDis), divergence fonctionnelle (FDiv), régularité fonctionnelle (FEve), originalité fonctionnelle (FOri) et spécialisation fonctionnelle (FSpe).

4.2.4. Analyse des isotopes stables

Pour chaque poisson collecté, un échantillon de tissu musculaire a été disséqué pour quantifier les compositions isotopiques et totaux de l'azote et du carbone. Les compositions isotopiques ont été exprimées en unité delta, comme des écarts par rapport aux normes internationales du PeeDee Belemnite pour le $\delta^{13}\text{C}$ et du N_2 atmosphérique pour le $\delta^{15}\text{N}$, selon la formule : $\delta X = ((R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}})-1) \times 1000$, où X est le ^{13}C ou ^{15}N , et R est le rapport ($^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ ou $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$) dans l'échantillon et dans la référence étalon. Pour chaque échantillon musculaire, les quantités totales d'azote et de carbone ainsi que les rapports isotopiques ont été mesurés par spectrométrie de masse isotopique à flux continu (CF-IRMS) à l'aide d'un spectromètre de masse Thermo Scientific Delta V Advantage couplé à un analyseur élémentaire Thermo Scientific Flash 2000. La précision analytique (écart type) était $< 0,15\%$ par rapport au matériau de référence. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ ont été corrigées en fonction de la teneur en lipides (rapport C:N) selon Post et al. (2007), car le rapport carbone/azote dans certains échantillons de muscle dépassait le seuil recommandé nécessitant une correction (3,5).

4.2.5. Calcul des niches isotopiques

Pour chaque campagne, les niches isotopiques des espèces ont été décrites sur la base de huit mesures reflétant différents aspects de la diversité trophique (Layman et al., 2007), en utilisant les packages « SIBER » (Jackson et al., 2011) et « rKIN » (Eckrich et al., 2020). L'étendue en $\delta^{15}\text{N}$ (NR) et l'étendue en $\delta^{13}\text{C}$ (NC) quantifient respectivement l'étendue du niveau trophique et la diversité des ressources basales de la population. La distance moyenne au centroïde (CD) fournit des informations sur la largeur de la niche, mais également sur la distribution des individus dans l'espace $\delta^{13}\text{C} - \delta^{15}\text{N}$. La distance moyenne du voisin le plus proche (MNND) mesure la densité et le niveau de regroupement des individus dans l'espace isotopique, les valeurs plus faibles indiquant une moindre divergence. L'écart type de la distance du plus proche voisin (SDNND) donne également des informations sur l'uniformité de la divergence alimentaire dans la population. Enfin, la superficie totale (TA), la superficie de l'ellipse standard corrigée (SEAc) et la densité d'utilisation de kernel (KUD) fournissent une estimation de la taille de la niche alimentaire. Alors que la valeur de TA peut être sensible à la taille de l'échantillon car elle a été estimée par l'enveloppe convexe englobant les points extrêmes dans l'espace isotopique, le SEAc correspond à l'intervalle d'ellipse de prédiction de 95 % et intègre une correction du biais lié à la taille d'échantillon. Le KUD est une estimation de la densité de kernel 2D à un niveau de confiance de 95 %. Il est moins sensible aux valeurs extrêmes et fournit une représentation plus réaliste de la niche lorsque les données sont irrégulièrement distribuées (Eckrich et al., 2020). Bien que cette métrique n'inclut pas de correction pour la taille de l'échantillon, elle a produit des estimations de la taille de niche comparables à celles du SEAc (corrélation de Pearson, $n = 38$, $r = 0,97$, $P < 0,001$).

4.2.6. Indices de compétition trophique

La proximité des niches isotopiques a été utilisée pour évaluer le potentiel de compétition entre individus ou espèces. En effet, une estimation de la compétition réelle nécessite des

informations sur l'effet limitant de l'approvisionnement alimentaire pour les assemblages de poissons et n'a pas pu être évaluée durant l'étude (Tableau et al., 2019).

La compétition intraspécifique potentielle a été estimée pour chaque campagne à l'aide de l'indice de pression de compétition intraspécifique (ITP), proposé par Andrades et al. (2021). Il a été calculé en divisant l'abondance de poisson transformée ($\log+1$) (ind/100 m²) d'une espèce, par la taille de sa niche isotopique (Figure 13). Mécaniquement, les valeurs d'ITP les plus élevées sont obtenues pour les espèces abondantes avec une niche alimentaire restreinte, tandis que les valeurs d'ITP les plus basses concernent les espèces non abondantes avec une niche alimentaire large (utilisation de ressources diverses). Bien que le SEAc ait été initialement proposé comme mesure de la taille des niches pour cet indice (Andrades et al., 2021), les estimations KUD ont été sélectionnées car elles fournissent une évaluation fiable de la taille des niches lorsque les données ne sont pas normalement distribuées. De plus, les valeurs d'ITP calculées sont restées fortement corrélées quel que soit l'estimateur de taille de niche, SEAc versus KUD (corrélation de Pearson, $n = 38$, $r = 0,99$, $P < 0,001$).

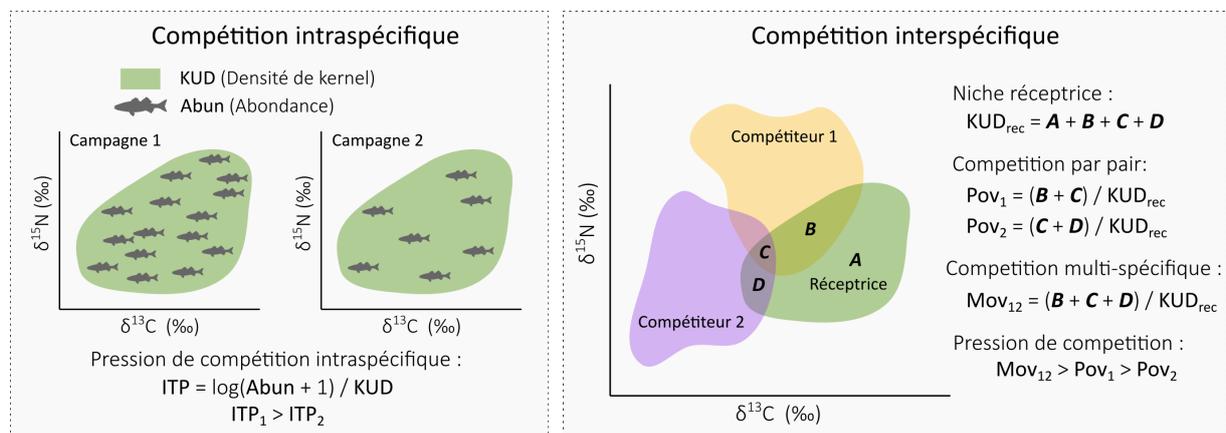


Figure 13 : Illustration des approches méthodologiques appliquées pour évaluer la compétition potentielle au sein et entre les espèces sur la base de l'analyse des niches isotopiques. La compétition intraspécifique a été évaluée à l'aide de l'indice de pression de compétition intraspécifique (ITP), proposé par Andrades et al. (2021), alors que la compétition interspécifique était quantifiée par la proportion d'une niche d'espèce (réceptrice) chevauchée par d'autres espèces co-occurentes (concurrentes).

La compétition interspécifique potentielle a été estimée par le chevauchement des niches entre les espèces (par exemple Pelage et al., 2022). Pour chaque espèce considérée comme réceptrice, la proportion de niche chevauchée par d'autres espèces co-occurentes, considérées comme des compétiteurs, a été calculée (Figure 13). Alors que les chevauchements par paires (Pov) reflètent l'ampleur du chevauchement de chaque compétiteur sur la niche de l'espèce réceptrice, le chevauchement multi-spécifique (Mov) quantifie la pression concurrentielle induite par toutes les espèces co-occurentes. Ici aussi, l'estimation de kernel à 95 % a été sélectionnée car elle conduit à une évaluation plus précise du chevauchement des niches (Eckrich et al., 2020). En complément, la distance aux centroïdes des compétiteurs (CCD) a été calculée. Cette métrique a été définie comme la

moyenne des distances euclidiennes entre le centre de gravité de l'espèce réceptrice et celui de ses concurrents. Le CCD mesure ainsi la proximité de niche alimentaire avec ses concurrents potentiels dans l'espace $\delta^{13}\text{C} - \delta^{15}\text{N}$. Bien que tous les compétiteurs potentiels des assemblages ne puissent pas être inclus dans l'analyse, les quatre espèces sélectionnées fournissent un aperçu de la pression de compétition, car elles sont représentatives de différentes niches écologiques et leurs niches isotopiques couvrent une grande partie de la diversité des stratégies trophiques en estuaire.

4.2.7. Analyses statistiques

Des modèles mixtes linéaires (LMM) ont été utilisés pour déterminer les facteurs affectants les niches d'espèces et la compétition trophique dans les estuaires. Les quatre espèces ont été considérées conjointement dans les LMMs pour augmenter la puissance statistique et mettre en évidence des tendances communes parmi les espèces. En effet, le nombre de réplicats variait de 7 à 12 selon les espèces, ce qui empêchait de réaliser des analyses indépendantes pour chaque espèce. Les LMMs ont été ajustés indépendamment pour les huit mesures de niche isotopique (CR, NR, KUD, SEAc, TA, CD, MNND et SDNND) et les trois mesures de compétition (ITP, Mov et CCD), utilisées en tant que variables de réponse. Les caractéristiques des estuaires (latitude, superficie de l'estuaire et étendue intertidale), les descripteurs taxonomiques (abondance totale des poissons, abondance des espèces réceptrices et richesse spécifique) et les indices de diversité fonctionnelle (FRic, FEve, FDiv, FDis, FSpe et FOr) ont été utilisés comme variables explicatives. Cependant, FDis a été exclu des analyses en raison de sa forte corrélation positive avec la taille de l'estuaire ($r = 0,78$) et de sa corrélation négative avec la FDiv ($r = -0,73$). La corrélation entre les autres variables était inférieure au seuil critique de $|r| < 0,7$, ce qui évite les problèmes de colinéarité dans les estimations des paramètres (Dormann et al., 2013).

Les modèles ont été ajustés à l'aide d'une fonction de lien d'identité et d'une distribution d'erreur gaussienne, à l'aide du package « lme4 » (Bates et al., 2015). Les variables de taille de l'estuaire et d'abondance ont été transformées ($\log+1$) pour répondre aux hypothèses de normalité. Les variables réponses et explicatives ont été centrées sur 0 et la variance standardisée sur 1 pour obtenir des coefficients de régression standardisés, qui ont été interprétés comme des tailles d'effet (Ben-Shachar et al., 2020). Les espèces et les campagnes ont été incluses en tant qu'effets aléatoires dans les LMMs pour tenir compte de l'influence de la variabilité interspécifique des paramètres de niche, ainsi que de l'impact potentiel de la variation des sources basales entre les campagnes. En conséquence, les tailles d'effet révèlent des tendances consensuelles parmi les espèces à l'échelle de l'assemblage lorsque les autres sources de variabilité sont contrôlées par des interceptions aléatoires. Pour chaque LLM, une procédure d'élimination (backward) basée sur des tests de réduction de déviance (tests F) a été menée pour identifier les variables explicatives qui affectaient de manière significative les variables de réponse (niches d'espèces et mesures de compétition trophique), en utilisant le package « lmerTest » (Kuznetsova et al., 2017). Enfin, la proportion de déviance expliquée par les LMMs a été évaluée à l'aide du R^2 m marginal (variance expliquée par les effets fixes) et du R^2 c conditionnel (variance expliquée à la fois par les effets fixes et aléatoires ; Nakagawa et al., 2017).

4.3. Résultats

4.3.1. Structure fonctionnelle des assemblages

Au total, 60 espèces ont été recensées à partir des 235 traits de chalut (93 en 2020 et 142 en 2021) lors des 14 campagnes (Tableau 14). L'abondance moyenne des poissons dans les campagnes était de $10,6 \pm 8,4$ poissons par 100 m^2 , avec en moyenne $40,9 \pm 27,5 \%$ des captures au sein des assemblages étant composées des quatre espèces cibles. Parmi eux, le gobie buhotte était, en moyenne, le plus abondant ($1,9 \pm 2,7$ poissons. 100m^{-2}), suivi du bar ($0,9 \pm 0,7$ poissons. 100m^{-2}), du sprat ($0,2 \pm 0,2$ poissons. 100m^{-2}), et du flet ($0,1 \pm 0,2$ poissons. 100m^{-2}). Les quatre espèces étaient représentatives de différentes niches écologiques en fonction de leur position trophique et de leur position dans la colonne d'eau, comme l'illustre leur emplacement dans l'espace fonctionnel défini par le PcoA (Figure 14A). Dans les campagnes, la richesse en espèces variait de 11 à 23 espèces et était positivement associée au FRic (Figure 14B). Globalement, l'ACP menée sur les indices de diversité fonctionnelle a démontré une complémentarité des indices pour décrire la structure des assemblages de poissons, ainsi qu'un niveau élevé d'hétérogénéité entre les campagnes (Figure 14B). Par exemple, les valeurs de FDis les plus faibles ont été signalées pour les estuaires de la Charente et de la Laïta où le FDiv était maximal, tandis que les valeurs de FEve les plus élevées ont été observées dans la baie des Veys et l'estuaire du Léguer (les valeurs de diversité sont détaillées pour chaque campagne dans l'Annexe 2).

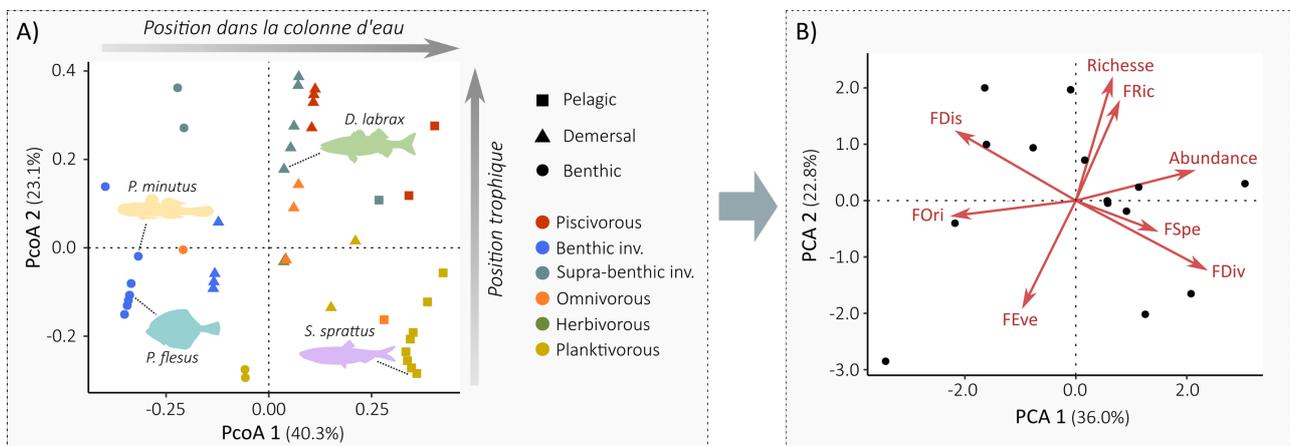


Figure 14 : Aperçu de la structure fonctionnelle des assemblages de poissons dans les estuaires. A) Espace fonctionnel défini par les traits de l'espèce (position dans la colonne d'eau, régime alimentaire et niveau trophique) le long des deux premières dimensions de l'analyse en coordonnées principales (PcoA). La position des quatre espèces cibles (*Dicentrarchus labrax*, *Pomatoschistus minutus*, *Sprattus sprattus* et *Platichthys flesus*) est fournie à titre indicatif. B) Analyse en composantes principales illustrant les relations entre les indices de diversité fonctionnelle (flèches rouges) des assemblages de poissons étudiés dans les estuaires (points noirs). FDis : dispersion fonctionnelle, FEve : régularité fonctionnelle, FRic : richesse fonctionnelle, FDiv : divergence fonctionnelle, FOri : originalité fonctionnelle, FSpe : spécialisation fonctionnelle.

4.3.2. Description des niches isotopiques

Les quatre espèces présentaient une large gamme de compositions isotopiques du carbone et de l'azote en fonction de l'estuaire et des années d'échantillonnage, ce qui suggère une fluctuation des ressources basales entre les relevés (Figure 15). Néanmoins, les valeurs moyennes de $\delta^{15}\text{N}$ observées pour le bar ($16,76 \pm 1,78 \text{ ‰}$) et le gobie buhotte ($15,69 \pm 1,56 \text{ ‰}$) étaient globalement supérieures à celles du flet ($14,56 \pm 0,95 \text{ ‰}$) et du sprat ($13,81 \pm 0,76 \text{ ‰}$) ; Test Kruskal-de Wallis, $n = 38$, $P < 0,001$). En revanche, les valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ étaient très variables et ne différaient pas entre les quatre espèces (test de Kruskal-Wallis, $n = 38$, $P = 0,414$), reflétant une forte hétérogénéité des sources de carbone utilisées par les poissons le long du continuum terre-mer.

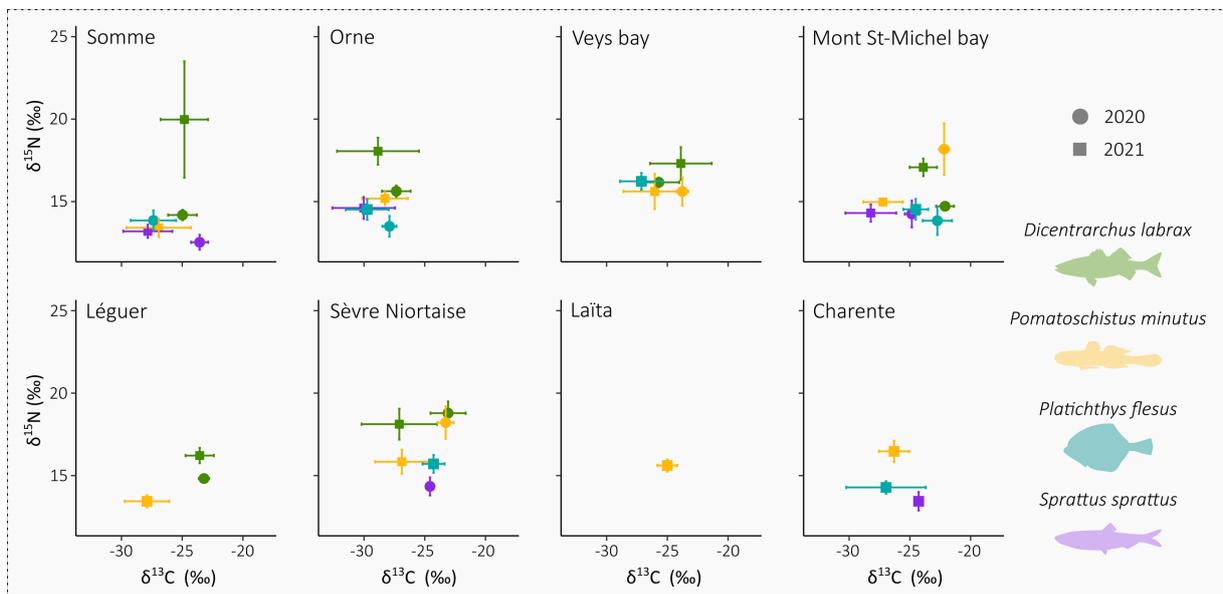


Figure 15 : Compositions isotopiques des quatre espèces cibles (*Dicentrarchus labrax*, *Pomatoschistus minutus*, *Sprattus sprattus* et *Platichthys flesus*) dans l'espace $\delta^{13}\text{C} - \delta^{15}\text{N}$ (moyenne \pm SD) pour les huit estuaires échantillonnés à l'automne 2020 et 2021.

Dans l'ensemble, les quatre espèces présentaient des caractéristiques de niche comparables, comme l'indique l'absence de différences significatives entre les espèces pour les huit mesures de niche isotopique (Tableau 15). Alors que les étendues en $\delta^{15}\text{N}$ (NR) restent inférieures à 3 ‰ en moyenne, les étendues en $\delta^{13}\text{C}$ (CR) étaient comprises entre 4,66 et 6,63 ‰, ce qui met en évidence un effet dominant sur la variabilité de la taille des niches. Bien que non significative, la taille de la niche (TA, KUD et SEAc) avait tendance à être plus large pour le bar et le gobie buhotte que pour le flet et le sprat, mais présentait un niveau élevé de variabilité intraspécifique, comme le révèlent les valeurs élevées de l'écart type (Tableau 15). Les mesures reflétant la divergence isotopique (CD, NND et SDNND) étaient globalement comparables entre les espèces.

Tableau 15 : Mesures de niche isotopique des quatre espèces cibles (*Dicentrarchus labrax*, *Pomatoschistus minutus*, *Sprattus sprattus* et *Platichthys flesus*) moyennées (\pm ET) entre les campagnes et les estuaires. Le résultat des tests de Kruskal-Wallis analysant les différences entre les espèces est présenté. NR : étendue en $\delta^{15}\text{N}$ (‰), CR : étendue en $\delta^{13}\text{C}$ (‰), TA : surface totale (‰²), KUD : densité d'utilisation du noyau (‰²), SEAc : surface d'ellipse standard corrigée (‰²), CD : distance moyenne au centroïde, MNND : distance moyenne du voisin le plus proche, SDNND : écart type de la distance du voisin le plus proche.

Métrique	<i>D. labrax</i>	<i>P. flesus</i>	<i>P. minutus</i>	<i>S. sprattus</i>	P-value
NR (‰)	2.81 (\pm 2.60)	2.20 (\pm 0.47)	2.99 (\pm 1.56)	2.25 (\pm 0.61)	0.778
CR (‰)	6.63 (\pm 3.39)	5.72 (\pm 2.59)	6.26 (\pm 3.08)	4.66 (\pm 3.38)	0.597
TA (‰ ²)	14.66 (\pm 17.73)	7.31 (\pm 3.76)	10.31 (\pm 7.22)	5.50 (\pm 4.08)	0.407
KUD (‰ ²)	22.84 (\pm 22.93)	13.18 (\pm 4.50)	16.09 (\pm 13.80)	11.59 (\pm 8.90)	0.827
SEAc (‰ ²)	4.56 (\pm 5.56)	2.82 (\pm 1.17)	3.03 (\pm 2.38)	2.00 (\pm 1.38)	0.595
CD	1.57 (\pm 0.96)	1.32 (\pm 0.58)	1.41 (\pm 0.52)	1.20 (\pm 0.70)	0.998
MNND	0.39 (\pm 0.17)	0.55 (\pm 0.22)	0.43 (\pm 0.24)	0.41 (\pm 0.25)	0.305
SDNND	0.33 (\pm 0.11)	0.45 (\pm 0.22)	0.43 (\pm 0.19)	0.24 (\pm 0.10)	0.111

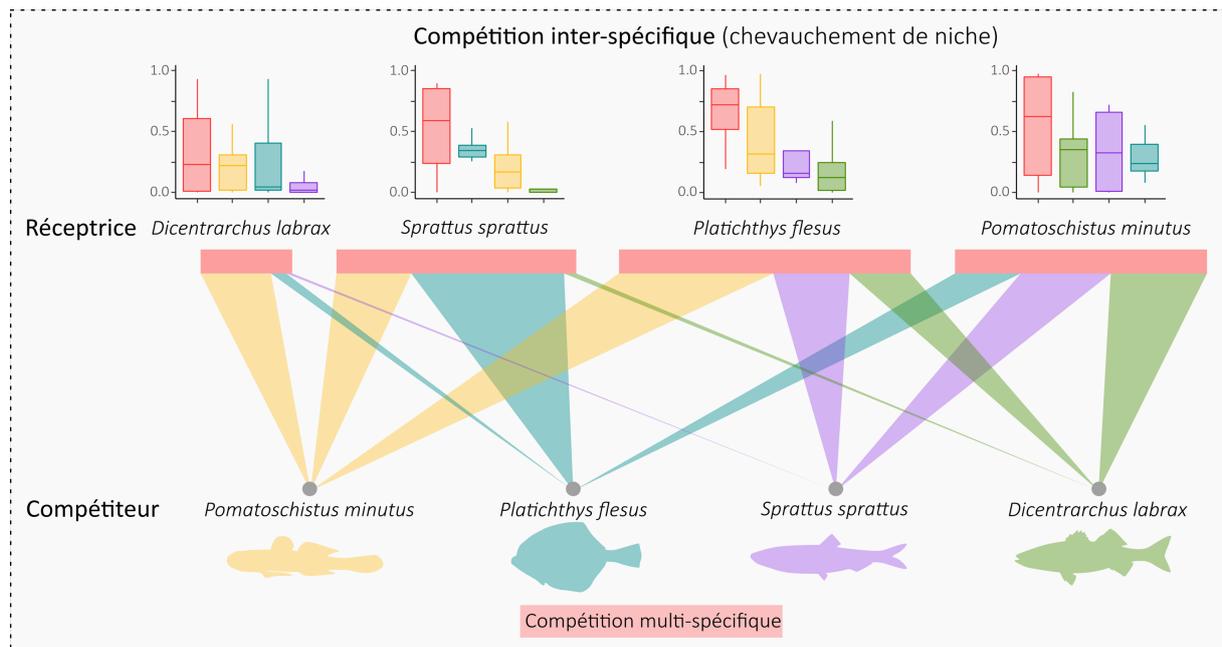


Figure 16 : Compétition interspécifique potentielle évaluée par les chevauchements de niches isotopiques des quatre espèces cibles (*Dicentrarchus labrax*, *Pomatoschistus minutus*, *Sprattus sprattus* et *Platichthys flesus*) au sein des huit estuaires. En bas de la figure, le réseau bipartite illustre la proportion médiane de la niche de l'espèce réceptrice recouverte par chaque compétiteur (chevauchements par paires, Pov), tandis que la largeur de la boîte rouge supérieure est proportionnelle à la médiane du chevauchement multi-espèces (Mov). Les boxplots détaillent la variabilité de Pov et Mov dans les campagnes pour chaque espèce réceptrice.

4.3.3. Compétition trophique potentielle

En moyenne, le niveau de compétition potentiel intraspécifique était plus élevé chez le gobie buhotte (ITP = $0,09 \pm 0,1$) et le bar ($0,08 \pm 0,12$), que chez le flet ($0,03 \pm 0,05$) et le sprat ($0,03 \pm 0,03$; test de Kruskal-Wallis, $n = 38$, $P = 0,047$). Dans l'ensemble, les valeurs de chevauchement multi-spécifiques étaient plus faibles pour le bar (Mov = $0,36 \pm 0,36$) que pour le sprat ($0,53 \pm 0,31$), le gobie buhotte ($0,62 \pm 0,37$) et le flet ($0,65 \pm 0,28$; test de Kruskal-Wallis, $n = 38$, $P = 0,023$), mais reste très variable entre les campagnes (Figure 16). De même, la distance aux centroïdes des compétiteurs était plus longue pour le bar (CCD = $3,08 \pm 1,41$) et le sprat ($3,36 \pm 0,76$) que pour le flet ($2,62 \pm 0,62$) et le gobie buhotte ($2,52 \pm 1,23$), ce qui souligne une proximité avec des concurrents potentiels dans l'espace isotopique. Les chevauchements par paires entre les niches isotopiques des espèces ont mis en évidence que le bar était essentiellement en compétition trophique avec le gobie buhotte, tandis que la niche du sprat était principalement recouverte par celle du flet et du gobie, mais dans une moindre mesure. En revanche, le flet et le gobie étaient soumis à une pression compétitive des trois autres espèces (Figure 16), en raison de leur position centrale dans l'espace isotopique.

4.3.4. Déterminants des niches isotopiques

La proportion totale de déviance expliquée par les LMMs variait en fonction des mesures de niche isotopique et des indices de compétition trophique ($R^2c = [0,12-0,49]$, $R^2m = [0,00-0,35]$). Une à quatre variables explicatives ont été conservées pendant la procédure d'élimination en amont en fonction des variables de réponse, à l'exception du MNND pour lequel tous les effets fixes sont restés non significatifs (des détails sur les ajustements du modèle et la sélection des variables sont fournis dans l'Annexe 3). Les niches isotopiques des espèces étaient significativement influencées par certains paramètres estuariens, ainsi que par la structure taxonomique et fonctionnelle des assemblages de poissons (Figure 17). Les mesures de taille de niche (KUD, SEAc et TA) étaient négativement liées à la proportion de zones intertidales et aux indices fonctionnels liés à la régularité (FEve) et à l'importance des traits extrêmes (FDiv). Les mesures de divergence de niche, telles que CD et MNND, étaient associées négativement au FDiv, mais positivement influencées par l'abondance totale des poissons dans l'estuaire. De même, le CR reflétant la diversité d'origine des ressources avait tendance à augmenter avec l'abondance des poissons. La latitude, la superficie de l'estuaire, la richesse en espèces, le Fric et le FOr n'ont pas influencé les niches isotopiques des espèces, tandis que les valeurs de SEAc étaient positivement associées au FSpe.

Dans l'ensemble, les paramètres de compétition étaient davantage liés aux paramètres estuariens et à la densité des poissons qu'à la diversité fonctionnelle des assemblages (Figure 17). L'intensité de la compétition intraspécifique potentielle (ITP) n'était liée qu'à l'abondance des espèces conspécifiques, tandis que le chevauchement multi-spécifique (Mov) augmentait avec l'abondance totale des poissons et tendait à diminuer lorsque la densité intraspécifique augmentait. La superficie de l'estuaire était associée positivement au Mov et négativement au CCD, ce qui indique une plus grande proximité alimentaire des compétiteurs dans les grands estuaires. En revanche, le CCD augmentait avec la disponibilité des zones intertidales.

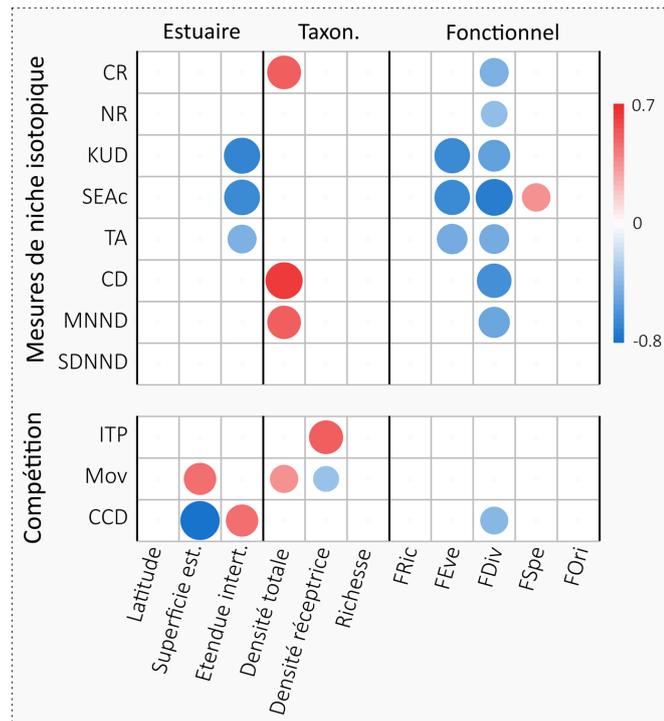


Figure 17 : Aperçu de l'influence des paramètres estuariens, des descripteurs taxonomiques et des indices de diversité fonctionnelle sur les huit métriques de niche isotopique et les trois métriques de compétition dérivées des compositions isotopiques des quatre espèces cibles (*Dicentrarchus labrax*, *Pomatoschistus minutus*, *Sprattus sprattus* et *Platichthys flesus*). Le dégradé de couleurs reflète les coefficients de régression standardisés (taille de l'effet) estimés à partir des LMMs pour les variables explicatives conservées par la procédure d'élimination. NR : étendue en $\delta^{15}\text{N}$ (‰), CR : étendue en $\delta^{13}\text{C}$ (‰), TA : surface totale (‰²), KUD : densité d'utilisation de kernel (‰²), SEAc : surface d'ellipse standard corrigée (‰²), CD : distance moyenne au centroïde, MNND : distance moyenne du voisin le plus proche, SDNND : écart type de la distance du voisin le plus proche, ITP : pression de compétition intraspécifique, Mov : chevauchement multi-espèces, CCD : distance aux centroïdes des compétiteurs.

4.4. Discussion

Malgré la grande variabilité de la composition isotopique, la hiérarchie du positionnement trophique était globalement cohérente d'une année à l'autre et d'un système estuarien à l'autre. Le bar occupait généralement la position trophique la plus élevée, suivi du gobie buhotte, tandis que le flet et le sprat occupaient une position plus basse dans le réseau trophique. Une telle répartition dans l'espace isotopique est conforme aux études antérieures portant sur la structure trophique des communautés de poissons dans les estuaires (par exemple Bouaziz et al., 2021; Pasquaud et al., 2010, 2008) et suggère une relative stabilité du positionnement trophique des espèces parmi les estuaires. Les poissons affichent généralement une spécialisation alimentaire, de sorte que leur régime alimentaire ne reflète pas simplement la diversité des proies et la disponibilité dans les estuaires (Selleslagh and Amara, 2015). Ceci est également signalé dans les assemblages de poissons marins de la Manche (Cachera et al., 2017). De plus, lorsque les espèces dépendent des mêmes ressources

alimentaires, la ségrégation spatiale peut limiter la potentielle compétition interspécifique, comme observé entre *P. flesus* et *P. microps* dans l'estuaire de la Canche (Selleslagh and Amara, 2015). Cependant, nos résultats ont montré une forte variabilité des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ selon les sites et les années. En tant qu'écosystèmes dynamiques, les estuaires sont soumis à de fortes fluctuations environnementales, modifiant l'abondance et la disponibilité de la matière organique, qui constitue la source basale des chaînes alimentaires (Pasquaud et al., 2008; Selleslagh et al., 2015). Ainsi, les caractéristiques hydromorphologiques telles que la connectivité marine, l'étendue des vasières intertidales ou les changements de débit fluvial peuvent modifier la contribution relative des apports marins, estuariens et terrestres (Bouaziz et al., 2021; KostECKI et al., 2010; Le Pape et al., 2013), avec des répercussions importantes sur les signatures isotopiques tout au long de la chaîne alimentaire (Vinagre et al., 2011).

4.4.1. Caractéristiques des niches isotopiques

Alors qu'une niche plus petite était attendue pour les espèces spécialisées (Bolnick et al., 2003; Van Valen, 1965), comme le sprat qui est prédateur de zooplancton, nos résultats ont révélé que la variabilité au sein des espèces était globalement plus grande que celle entre les espèces, qui reste non significative. Les mesures de taille de niche (TA, KUD et SEAc) sont à la fois fonction de l'origine des ressources basales (CR) et de la variation du niveau trophique (CN), mais la variabilité en $\delta^{13}\text{C}$ semble être déterminante pour la variabilité de la taille de niche. De même, les mesures de divergence alimentaire (CD, MNND et SDNND) étaient similaires entre les quatre espèces mais très variables entre les campagnes. Cette forte variabilité intraspécifique des paramètres de niche suggère un contraste important dans la mobilité des poissons et la connectivité des habitats entre les estuaires (Green et al., 2012; Selleslagh et al., 2015). Au sein d'un assemblage estuarien, les différences interspécifiques dans les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ reflètent principalement la ségrégation de la position trophique (Layman et al., 2007), tandis que les changements dans les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont davantage liés à la ségrégation spatiale le long du continuum terre-mer (Green et al., 2012; Teichert et al., 2022b). En conséquence, le chevauchement des niches isotopiques entre les espèces intègre à la fois des composants spatiaux et alimentaires, impliqués dans les interactions compétitives trophiques. Néanmoins, cette mesure ne peut refléter qu'une propension à la compétition trophique basée sur la proximité des niches, car elle n'intègre pas d'informations sur la limitation alimentaire.

Dans l'ensemble, les niches isotopiques du bar et du sprat étaient plus séparées que celles du gobie buhotte et du flet, comme l'indiquent le Mov plus grand et la distance plus longue des valeurs de CDD. Ce résultat est en accord avec la stratégie alimentaire spécialisée de ces deux espèces, comme le démontrent les analyses de contenu stomacal dans les estuaires de la Gironde (Pasquaud et al., 2010) et de la Canche (Selleslagh and Amara, 2015). Parmi les quatre espèces étudiées, le gobie buhotte était le principal concurrent trophique potentiel du bar, tandis que la niche du sprat était principalement recouverte par celle du flet. En revanche, la pression concurrentielle trophique exercée sur le gobie buhotte et le flet était répartie plus uniformément entre les compétiteurs, ce qui conduit à des valeurs de Mov plus élevées. La position centrale de ces espèces dans la chaîne trophique les rend probablement plus sensibles au chevauchement de niches avec des compétiteurs potentiels. Bien que quatre espèces seulement aient été considérées, ces résultats suggèrent que le

positionnement de l'espèce dans le réseau trophique influence fortement sa vulnérabilité à la pression trophique, les espèces occupant des positions marginales dans le réseau trophique étant moins sensibles à une potentielle compétition interspécifique.

4.4.2. Influence des paramètres estuariens sur les niches isotopiques

La grande plasticité de structure et de taille des niches isotopiques des poissons suggère une implication importante du contexte local, notamment en réponse aux changements dans la disponibilité et l'accessibilité des ressources trophiques (MacArthur and Pianka, 1966). Même si la taille de l'échantillon de cette étude n'était pas suffisante pour décrire indépendamment les réponses de chaque espèce, les résultats des LMMs ont fourni un aperçu consensuel de l'influence des paramètres estuariens et des interactions biotiques sur les niches isotopiques occupées par les poissons. Les paramètres de niche des espèces n'étaient pas influencés par la latitude et la superficie totale de l'estuaire. En effet, la répartition géographique des estuaires échantillonnés dans cette étude (entre 45,9° et 50,2° N), est probablement trop restreinte pour mettre en évidence un effet latitude, majoritairement perceptible à plus grande échelle (Henriques et al., 2017b). Par exemple, Comte et al. (2016) ont démontré que la ségrégation de niche dans les assemblages de poissons d'eau douce dépend de la latitude, via les gradients de productivité et de température.

L'absence d'effet de la taille de l'estuaire était plus surprenante car l'hétérogénéité environnementale, et donc la disponibilité des niches, augmente généralement avec la taille de l'estuaire et d'autres variables corrélées, tels que le débit annuel ou la largeur d'entrée (Henriques et al., 2017a). Cette hétérogénéité environnementale offre des conditions favorables à un plus large spectre d'espèces (Nicolas et al., 2010b; Vasconcelos et al., 2015), ainsi qu'à l'ajout de poissons fonctionnellement différenciés (Henriques et al., 2017a; Teichert et al., 2018b). Même si l'on aurait pu s'attendre à une augmentation de la taille des niches compte tenu de la diversité des proies disponibles dans les grands estuaires (par exemple Van Valen, 1965), la stabilité des paramètres des niches suggère que les espèces de poissons ont tendance à sélectionner des ressources trophiques spécifiques, ce qui favorise ainsi la partition des niches. De plus, la compétition interspécifique potentielle augmente avec la taille de l'estuaire, comme le révèle la relation positive avec le chevauchement multi-espèces (Mov), ainsi que la réduction des distances isotopiques par rapport aux concurrents (Dov) dans les grands estuaires. Dans ces grands systèmes, la complexité et la densité du réseau trophique pourraient expliquer pourquoi les espèces sont davantage soumises à un chevauchement trophique que dans les petits estuaires, où la richesse spécifique et la densité sont généralement limitées. Cependant, des études futures devraient confirmer ces tendances car la description de quatre espèces, même régulièrement réparties dans l'espace fonctionnel, reste insuffisante pour refléter fidèlement les niveaux de compétition au sein des assemblages.

Nos résultats ont mis en évidence l'impact significatif de la disponibilité d'habitats spécifiques sur les niches isotopiques des espèces. La taille des niches (KUD, SEAc et TA) était affectée négativement par l'étendue de la zone intertidale, ce qui reflète le fait que les individus avaient tendance à se nourrir d'une gamme plus restreinte de proies lorsque ces zones essentielles étaient disponibles. Les zones intertidales des estuaires, notamment les vasières ou les marais salés, jouent un

rôle essentiel de zone d'alimentation pour de nombreuses espèces de poissons, qui y trouvent d'abondantes ressources alimentaires et refuges (Cattrijsse and Hampel, 2006; Nicolas et al., 2010a; Teichert et al., 2018a). Plusieurs études ont souligné l'importance de ces zones pour le maintien du réseau trophique estuarien (par exemple Bouaziz et al., 2021; França et al., 2011; Kostecki et al., 2012), en raison des importantes productions de matière organique qu'ils portent, comme le microphytobenthos des vasières ou les macrophytes des marais salés (Le Pape et al., 2013).

Dans les estuaires présentant de grandes surfaces intertidales, certaines espèces peuvent privilégier de s'alimenter dans ces zones très productives, et dépendent donc étroitement des apports de carbone produits par les vasières ou les marais salés (Day et al., 2021; Lafage et al., 2021; Laffaille et al., 2001). À l'inverse, lorsque les zones intertidales sont réduites, les poissons doivent explorer d'autres habitats pour trouver leurs proies (Selleslagh et al., 2015). En conséquence, la disponibilité de zones intertidales favorise probablement la spécialisation trophique des espèces, mais également la répartition des niches entre les espèces et les stades de vie qui utilisent différentes sources trophiques (Laffaille et al., 2000), comme l'indique l'augmentation des distances isotopiques entre les concurrents (Dov). En ce sens, nos résultats mettent en évidence l'importance des habitats latéraux, comme zone d'alimentation, mais aussi comme facteur régulant les interactions trophiques dans les estuaires.

4.4.3. Influence des densités sur les niches isotopiques

L'abondance totale de poissons dans les assemblages a eu un impact significatif sur les mesures de divergence des niches (CR, CD, MNND), mais pas sur leur taille. Dans les estuaires où les densités de poissons sont élevées, les compositions isotopiques au sein des espèces ont tendance à être plus diversifiées, ce qui suggère que les individus ont utilisé un plus large éventail d'habitats pour trouver leurs ressources alimentaires, probablement en réponse à la compétition (Svanbäck and Bolnick, 2007). En effet, la relation positive entre le CR et la densité des poissons indique une diversification de l'origine du carbone dans les compositions isotopiques des poissons, lesquels s'alimentent probablement sur un plus large éventail d'habitats le long du continuum terre-mer. Cette dispersion des niches est associée à une augmentation du chevauchement des niches multi-spécifiques (Mov), ce qui peut refléter une intensification de la compétition interspécifique alors que les densités de poissons augmentent. Ces observations soutiennent l'hypothèse classique de la théorie de la recherche de nourriture optimale selon laquelle la compétition pour les ressources peut conduire à l'expansion des niches (MacArthur and Pianka, 1966). Lorsque la nourriture est diversifiée, abondante et disponible facilement, les individus sont censés se spécialiser sur un petit ensemble de ressources, alors que lorsque les ressources deviennent rares (par exemple en raison de la compétition pour les ressources), les individus doivent exprimer un comportement d'exploration plus marqué pour trouver leur nourriture (Lesser et al., 2020; Svanbäck and Bolnick, 2007).

Dans les nourriceries estuariennes, la compétition pour des ressources limitées peut avoir un impact négatif sur la croissance et la survie des individus, à travers des processus densité dépendants (Le Pape and Bonhommeau, 2015). Par exemple, la disponibilité alimentaire dans l'estuaire de la Seine peut diminuer la production de juvéniles lorsque la colonisation est forte et/ou la disponibilité des proies est faible (Saulnier et al., 2020). Bien que cette question ne puisse pas être directement testée

avec nos données, nos résultats suggèrent qu'une forte concentration de poissons peut induire des changements dans le comportement trophique, à travers la diversification des proies et de leur origine le long du gradient estuarien. Il est intéressant de noter que l'abondance des congénères n'a pas influencé de manière significative la taille et la structure des niches isotopiques, ce qui suggère que l'expansion des niches était davantage liée aux interactions interspécifiques qu'aux variations de l'abondance intraspécifique. Néanmoins, l'augmentation de l'abondance au sein des espèces semble être le seul facteur affectant le niveau de compétition intraspécifique (ITP), ce qui n'est pas surprenant puisque l'abondance fait partie intégrante de l'indice proposé par Andrades et al. (2021). En revanche, le chevauchement multi-spécifique (Mov) était négativement lié à l'abondance des espèces réceptrices, ce qui suggère que les espèces soumises à un chevauchement de niches, et donc à une compétition interspécifique potentielle, affichent une abondance plus faible dans les assemblages estuariens.

4.4.4 Influence de la structure fonctionnelle sur les niches isotopiques

Nos résultats ont également démontré l'importance de la structure fonctionnelle des assemblages sur les niches isotopiques des espèces. En sélectionnant des traits liés à l'occupation de l'espace et au régime alimentaire des espèces, les indices fonctionnels calculés dans cette étude reflètent la diversité et la structure des relations biotiques des poissons dans les assemblages (Villéger et al., 2008). En conséquence, la proximité des espèces dans l'espace fonctionnel indique une convergence du régime trophique et de la position dans la colonne d'eau, tandis que les espèces présentant des traits divergents devraient être moins soumises à la compétition interspécifique. Ce concept est clairement illustré par l'emplacement des quatre espèces cibles dans l'espace fonctionnel basé sur les traits, ce qui est cohérent avec le positionnement isotopique et le chevauchement des niches des espèces signalées précédemment.

Nos résultats ont démontré que la taille et la structure des niches isotopiques des espèces étaient liées à la régularité (FEve) et à la divergence (Fdiv) des traits trophiques au sein des assemblages, tandis que la richesse fonctionnelle n'avait aucune influence (de même que la richesse spécifique). La taille des niches et la divergence alimentaire des espèces diminuaient avec la régularité croissante des stratégies trophiques au sein des assemblages, ce qui suggère que les espèces occupaient des niches trophiques plus restreintes lorsqu'elles étaient moins soumises à la compétition pour les mêmes ressources alimentaires. Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse de partitionnement de niche selon laquelle une similarité limitée favorise la coexistence d'espèces fonctionnellement différentes en favorisant l'exploitation de ressources différentes (MacArthur and Wilson, 1967; Mason et al., 2008). La diversité des proies disponibles pour les poissons dans les estuaires ne conduit pas à des régimes alimentaires généralistes, car les espèces sont plutôt spécialisées sur quelques taxons (Pasquaud et al., 2010; Selleslagh and Amara, 2015), ce qui contribue à limiter la compétition trophique interspécifique (Cabral, 2000). De même, des contractions de niches isotopiques ont été rapportées lorsque les assemblages étaient dominés par des espèces présentant des traits extrêmes (FDiv), même si la proximité isotopique des concurrents était élevée (Dov). Comme exposé précédemment, l'utilisation de niches trophiques marginales peut contribuer à favoriser la partition des ressources et à limiter la pression de compétition interspécifique car les espèces se

nourrissent de ressources trophiques singulières.

En résumé...

Globalement, nos résultats ont démontré une relative stabilité des positions trophiques des poissons dans les estuaires, malgré un niveau élevé de variabilité interspécifique. Le bar occupait généralement la position trophique la plus élevée, suivi du gobie buhotte, tandis que le flet et le sprat occupaient la position la plus basse du réseau trophique. Néanmoins, nos conclusions ne reposent que sur deux années d'enquêtes menées à l'automne. Les études futures devraient confirmer nos résultats avec un échantillon plus grand et l'étude de l'influence des variations saisonnières dans les réseaux trophiques. En effet, la fluctuation de l'abondance des espèces liée au recrutement saisonnier des poissons marins, associée au changement de régime alimentaire au cours de l'ontogenèse, peut affecter la structure des relations trophiques dans les assemblages de poissons estuariens (Bouaziz et al., 2021).

Les niches isotopiques et le chevauchement des espèces étaient influencés par certaines caractéristiques estuariennes, notamment la taille de l'estuaire et l'étendue intertidale, mais également par des interactions biotiques aux niveaux intra- et interspécifiques, comme en témoigne l'influence de l'abondance des poissons et des métriques de diversité fonctionnelle. Nos résultats soutiennent l'affirmation selon laquelle **les zones intertidales (diversité, surfaces disponibles) constituent un facteur essentiel dans la régulation des interactions trophiques, en favorisant la division des niches et la diversification des ressources trophiques entre les espèces.** L'altération des zones intertidales apparaît ainsi comme une préoccupation majeure pour la gestion des écosystèmes estuariens afin de limiter la compétition des espèces et favoriser leur coexistence. De même, les changements fonctionnels dans les assemblages dus à des facteurs de stress d'origine anthropique peuvent affecter le fonctionnement du réseau trophique par le biais de l'altération des interactions biotiques, qui contribuent à façonner la taille des niches et la divergence alimentaire des espèces. **La préservation de l'hétérogénéité environnementale est probablement un enjeu clé pour favoriser la coexistence d'espèces fonctionnellement dissemblables, limitant la compétition et maximisant la diversité dans les estuaires.**

5. Influence de l'histoire de vie larvaire sur l'installation des bars en nourricerie estuarienne

5.1. Contexte et objectifs

De nombreux organismes marins présentent des cycles de vie complexes, associés à des changements drastiques d'environnement entre le stade larvaire planctonique, et plus tard, lorsqu'ils s'installent en tant que juvéniles ou adultes dans des habitats spécifiques (Marshall and Morgan, 2011). Pour ces espèces, le découplage des performances individuelles entre les étapes de leur cycle de vie est considéré comme un avantage adaptatif, à la fois pour optimiser l'exploitation des ressources mais aussi pour faire face aux diverses pressions sélectives (da Silva et al., 2019; Ebenman, 1992; Moran, 1994). Des traits d'histoire de vie avantageux à une étape du cycle de vie (par exemple le taux de croissance, la taille...) peuvent ainsi évoluer séparément des autres phases de développement pour assurer une adaptation à l'environnement (Campero et al., 2008). Cependant, tous les traits exprimés ne sont pas nécessairement découplés de ceux exprimés plus tard dans la vie, et c'est particulièrement le cas pour les traits impliqués dans la survie par exemple. Dans un contexte écologique, ce phénomène, appelé effet de report (« carry over effect »), se produit dans les situations où les caractéristiques d'un individu et ses expériences antérieures expliquent sa performance actuelle dans une situation et/ou un environnement donné (da Silva et al., 2019; O'connor et al., 2014). Par exemple, le stress environnemental subi au stade larvaire des invertébrés marins peut avoir des effets a posteriori sur la croissance et la survie des juvéniles, ce qui à son tour modifie la dynamique des populations adultes (Pechenik et al., 1998). Dans ce cas, les chercheurs et les gestionnaires de l'environnement doivent faire face à une situation à multiples facettes, dans laquelle l'expression des traits d'histoire de vie dépend non seulement des contraintes environnementales actuelles dans un habitat particulier, mais également des contraintes passées qui ont façonné des traits antérieurs dans d'autres habitats. Cela a de sérieuses implications pour anticiper les variations démographiques des populations (Searcy and Sponaugle, 2001; Van Allen and Rudolf, 2013), mais aussi pour évaluer l'impact des pressions anthropiques sur les stades de vie des organismes marins à la bonne échelle (Llopiz et al., 2014).

Lors de leur dispersion, les larves marines sont soumises à une pression de prédation intense et à une mortalité très importante, en fonction de leur capacité à trouver des ressources et à survivre dans des conditions environnementales variables (Bergenius et al., 2002; Llopiz et al., 2014). Par conséquent, les hétérogénéités spatiales et temporelles du milieu marin jouent un rôle crucial dans la modulation de la survie des larves, ainsi que dans le contrôle de leurs traits d'histoire de vie. Par exemple, la croissance larvaire des poissons marins est généralement améliorée lorsque les ressources sont abondantes et que les températures sont élevées, ce qui a tendance à diminuer la durée du stade larvaire pélagique (Raventos et al., 2021; Teichert et al., 2016b). Une telle variabilité des traits larvaires peut affecter la connectivité entre les populations en limitant la durée de la phase de dispersion des organismes dans les eaux du large et côtières (Raventos et al., 2021). Cela peut également modifier la survie par le biais d'un processus de mortalité sélectif en fonction de la taille (Miller et al., 1988). Par exemple, les larves à croissance rapide et avec une courte durée de vie pélagique devraient être moins

vulnérables à la prédation, car elles passent moins de temps exposées aux prédateurs pélagiques, comparé à celles à croissance lente (Bergenius et al., 2002). Ainsi, la quantité et la qualité des larves qui parviennent à atteindre les zones de nurricerie dépendent largement des variations de l'environnement pélagique qui affectent les traits d'histoire de vie et la survie (Swearer and Shima, 2010).

Une fois arrivées dans leur nouvel environnement, les larves de nombreuses espèces subissent une métamorphose, impliquant de profondes modifications morphologiques, physiologiques et comportementales. Cette métamorphose est considérée comme une barrière ontogénique contribuant à améliorer la fitness des individus dans les conditions nouvellement rencontrées (Marshall and Morgan, 2011). Bien que l'hypothèse du découplage des stades de vie soit répandue, l'existence d'effets de report suggère que les stades de vie larvaire et post-installation ne sont pas nécessairement indépendants (Marshall et al., 2003). En utilisant une approche reconstructive pour estimer la croissance larvaire à partir des otolithes des individus, plusieurs études ont montré que la survie ou les caractéristiques d'histoire de vie après la métamorphose peuvent être affectées par l'environnement pélagique et les traits au cours de la phase larvaire (Gagliano et al., 2007; McCormick and Hoey, 2004; Searcy and Sponaugle, 2001; Shima and Swearer, 2010). Par exemple, Vigliola and Meekan (2002) ont montré que la mortalité sélective après installation d'un poisson des récifs coralliens, *Neopomacentrus filamentosus*, était liée à la taille à l'éclosion et au taux de croissance au cours de la vie planctonique. Dans l'ensemble, une croissance larvaire rapide associée à une plus grande taille au moment de l'installation peut fournir un avantage sélectif lorsque les individus s'installent dans un nouvel environnement, où la pression de prédation et la compétition pour les ressources changent et redeviennent décisives (Le Pape and Bonhommeau, 2015).

Après leur stade planctonique, une grande variété de poissons marins et de crustacés s'installe dans des nurriceries côtières et estuariennes où les eaux peu profondes offrent des conditions de croissance favorables et un abri contre les prédateurs (Beck et al., 2001). Cependant, ces zones sont soumises à d'intenses modifications d'origines anthropiques, notamment l'eutrophisation, le pâturage, le développement urbain ou les activités portuaires, qui ont provoqué des changements importants dans la structure et le fonctionnement des estuaires (Lafage et al., 2021; Lotze et al., 2006; Teichert et al., 2016a). Par exemple, la perte et la fragmentation de l'habitat restent une menace majeure pour les juvéniles de poissons, notamment en raison de l'érosion et des changements de végétation induits par l'homme dans les zones intertidales qui fournissent un abri et des ressources alimentaires (Cattrijsse and Hampel, 2006; Laffaille et al., 2000; Teichert et al., 2018a). De même, les contaminations chimiques induites par les effluents urbains et industriels peuvent impacter directement ou indirectement la physiologie des poissons (Borcier et al., 2019), avec des conséquences sur l'abondance des juvéniles de poissons dans les nurriceries estuariennes (Courrat et al., 2009) et leurs traits d'histoire de vie (Amara et al., 2009). À ce jour, ces impacts sur les traits post-installation ont été évalués indépendamment des caractères larvaires, si bien que la contribution des contraintes environnementales par rapport aux effets de report reste non quantifiée. Cependant, la co-variation entre les caractéristiques larvaires et celles de la post-installation pourrait avoir des conséquences sur les résultats des actions de gestion et de restauration des nurriceries, telles que la reconnexion des

marais salés. Les bénéfices attendus ne pourraient pas dépendre uniquement de l'état local de la nourricerie, mais également des processus incontrôlés qui se produisent au cours de la phase planctonique.

En tant qu'espèce à haute valeur économique, le bar européen, *Dicentrarchus labrax*, est ciblé par la pêche commerciale et récréative dans toute son aire de répartition, du nord-est de l'océan Atlantique à la mer Noire et à la mer Méditerranée. Pendant la période de reproduction, qui a lieu de janvier à juin le long des côtes françaises, les adultes du Golfe de Gascogne et de la Manche migrent et se regroupent dans les principales frayères au large. Cependant, des agrégations de reproduction ont également été observées dans les eaux côtières (Dambrine et al., 2021). Les œufs pélagiques sont pondus et fécondés en eau libre, puis les larves nouvellement écloses entament une phase pélagique pendant environ 40 à 100 jours (Jennings et al., 1991; Pinto et al., 2021). Après la phase pélagique, les larves atteignent les eaux côtières où elles restent quelques semaines avant de se métamorphoser en juvéniles et de s'installer activement dans les nourriceries, telles que les marais salés et les estuaires (Jennings and Pawson, 1992). Les juvéniles grandissent dans la zone de nourricerie au cours de leur premier été, avant de s'éloigner progressivement des eaux côtières peu profondes au début de l'hiver (Martinho et al., 2008). Comprendre les principaux facteurs de variation des traits d'histoire de vie dans les populations reste un enjeu crucial pour améliorer la gestion des zones de nourricerie, en particulier pour les espèces à haute valeur culturelle et économique, comme le bar.

Dans cette partie, nous avons étudié les traits d'histoire de vie du bar européen, afin d'explorer comment l'effet de report et les contraintes environnementales interagissent pour façonner les performances larvaires et post-installation des poissons dans les nourriceries estuariennes. Premièrement, des modèles linéaires mixtes ont été utilisés pour examiner les co-variations entre les traits larvaires et ceux post-installation, avec l'hypothèse nulle selon laquelle les stades de vie étaient dissociés entre les larves et les juvéniles. Deuxièmement, nous avons évalué l'impact des gradients environnementaux (altérations physico-chimiques, biologiques et induites par l'homme) sur les traits d'histoire de vie tout au long de la trajectoire ontogénique. Enfin, nous avons démêlé la contribution de l'effet de report par rapport aux conditions environnementales pour chaque trait d'histoire de vie afin d'évaluer s'ils étaient principalement contraints par l'environnement actuel ou par les traits d'histoire de vie antérieurs.

5.2. Matériels et méthodes

5.2.1. Analyse des traits d'histoire de vie

Les bars juvéniles (longueur totale < 150 mm) ont été collectés dans six nourriceries estuariennes au cours de deux automnes consécutifs (automne 2020 : n = 180 et automne 2021 : n = 149). Pour chaque individu, nous avons mesuré cinq traits d'histoire de vie en lien avec les stades ontogéniques en se basant sur l'analyse des microstructures des otolithes et de mesures directes pour évaluer l'état corporel du poisson (Tableau 16). Comme pour la plupart des poissons juvéniles, le développement des otolithes de bar est caractérisé par le dépôt d'incréments de croissance quotidiens, qui fournissent des informations sur l'âge des individus à partir d'un décompte de ces

incréments et sur le taux de croissance somatique lorsqu'on se concentre sur la distance entre ces incréments (Pinto et al., 2021; Regner and Dulčić, 1994). De plus, la présence d'une marque distincte sur les otolithes permet de séparer le stade larvaire pélagique de la phase juvénile en nourricerie, de sorte que chaque stade puisse être étudié séparément (Figure 18).

Tableau 16 : Traits de vie des bars européens, Dicentrarchus labrax, collectés dans les six nourriceries estuariennes des côtes françaises, à l'automne 2020 et à l'automne 2021 : croissance pélagique (en $\mu\text{m}\cdot\text{j}^{-1}$), durée larvaire (en jours), taille à l'installation (en μm), croissance en nourricerie ($\mu\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$) et condition corporelle (sans unité). Les valeurs minimales et maximales sont présentées pour chaque trait.

Saison	Estuaire	Date	N	Croissance larvaire	Durée larvaire	Taille à l'installation	Croissance en nourricerie	Coefficient de condition
2020	Somme	1-oct.	33	2.50 / 4.24	58 / 104	212 / 340	16.08 / 27.99	-0.11 / 0.21
	Orne	6-oct.	30	2.71 / 5.47	47 / 99	166 / 376	12.43 / 29.39	-0.27 / 0.23
	Veys bay	21-sept.	35	2.32 / 4.89	57 / 109	215 / 383	15.65 / 26.71	-0.18 / 0.16
	St-Michel bay	18-sept.	32	3.06 / 5.72	47 / 92	192 / 326	16.15 / 26.69	-0.10 / 0.09
	Léguer	29-oct.	18	3.04 / 4.61	55 / 78	210 / 348	13.27 / 24.26	-0.18 / -0.01
	Sèvre Niortaise	8-oct.	32	2.20 / 7.13	41 / 104	192 / 313	13.11 / 34.49	-0.16 / 0.25
2021	Somme	22-sept.	32	2.59 / 7.29	36 / 97	204 / 312	17.56 / 25.30	-0.16 / 0.12
	Orne	27-sept.	31	3.17 / 6.60	41 / 95	228 / 347	11.71 / 20.54	-0.16 / 0.25
	Veys bay	15-sept.	30	2.94 / 4.81	56 / 97	243 / 364	15.22 / 26.88	-0.14 / 0.23
	St-Michel bay	7-oct.	30	2.74 / 5.11	57 / 91	197 / 405	16.82 / 27.35	-0.42 / 0.07
	Léguer	6-nov.	10	3.33 / 4.35	59 / 81	241 / 340	17.31 / 27.22	-0.22 / -0.04
	Sèvre Niortaise	13-nov.	16	3.33 / 5.94	42 / 80	225 / 313	21.15 / 32.54	0.01 / 0.17

Après avoir ouvert l'arrière de la tête avec un scalpel, les otolithes sagittaux des juvéniles ont été extraits manuellement avec une pince fine et inclus dans de la résine époxy (Araldite 2020, Huntsman Corporation). L'otolithe a ensuite été poncé le long du plan sagittal et poli jusqu'à atteindre le noyau pour obtenir des coupes minces exposant les incréments quotidiens (Figure 18). Les lectures d'otolithes ont été effectuées sur des images numériques à des grossissements de 400X et 100X respectivement pour les stades larvaire et juvénile, capturées par un microscope à lumière transmise (Zeiss Scope-A1) connecté à une caméra haute résolution (Canon EOS 1100D). Les otolithes ont été analysés le long du rayon le plus long, du noyau à la marge externe, à l'aide du logiciel ImageJ v. 1.53e (Rueden et al., 2017) et le plugin ObjectJ v. 1.05n (disponible sur : <https://sils.fnwi.uva.nl/bcb/objectj/>). Les incréments quotidiens ont été comptés indépendamment par deux lecteurs afin de minimiser les erreurs, et lorsque les estimations d'âge différaient (coefficient de variation > 5 %), les otolithes ont été réexaminés une deuxième fois indépendamment par les deux lecteurs. Si la déviation persistait, l'otolithe et l'individu correspondant étaient retirés du jeu de données (3 % des individus). Enfin, les estimations des deux lecteurs ont été moyennées.

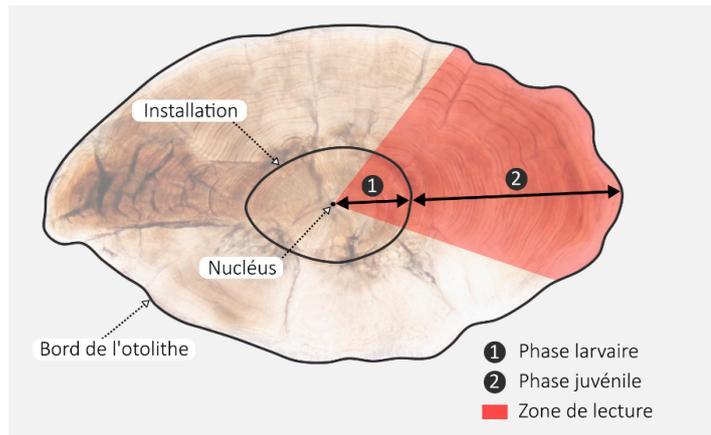


Figure 18 : Coupe mince d'un otolithe de bar européen, *Dicentrarchus labrax*. La marque d'installation, identifiée par l'initiation du dernier cerne de croissance accessoire, reflète la transition entre le stade larvaire pélagique et le stade juvénile démersal en nurricerie estuarienne. La lecture des otolithes a été effectuée le long du rayon le plus long, du nucléus à la marge externe.

Pour chaque poisson, la durée larvaire pélagique (en jours) a été définie comme le nombre d'incrémentes quotidiens entre le nucléus et la marque d'installation, tandis que l'âge total a été déterminé en comptant le nombre total d'incrémentes le long du rayon de l'otolithe. La taille au moment de l'installation (en μm) a été estimée en mesurant la distance entre le nucléus et la marque d'installation sur l'otolithe. Le taux de croissance larvaire (en $\mu\text{m}\cdot\text{j}^{-1}$) a été évalué en divisant la taille à l'installation par la durée de vie larvaire mesurée sur l'otolithe. Le taux de croissance après colonisation (en $\mu\text{m}\cdot\text{j}^{-1}$) au cours des 45 premiers jours en nurricerie estuarienne a été estimé à partir de l'otolithe en divisant par 45 la distance entre la marque d'installation et le 45ème incrément post-colonisation. Cette période de croissance a été sélectionnée en fonction de l'âge du dernier bar installé (c'est-à-dire 48 jours après l'installation).

En plus des mesures dérivées des otolithes, nous avons évalué l'état corporel des juvéniles de poisson à l'aide d'un indice de condition relative, indépendant de la longueur (Jakob et al., 1996). Nous avons ajusté un modèle de régression linéaire entre le poids transformé en log et la longueur totale ($\log(W) = -12,03 + 3,05 \times \log(TL)$, $n = 329$, $R^2 = 0,98$). Les résidus du modèle ont ensuite été utilisés comme un indice de condition corporelle, où les résidus positifs indiquent une meilleure condition corporelle, tandis que les résidus négatifs traduisent une mauvaise condition corporelle.

5.2.2. Conditions environnementales aux stades larvaire et juvénile

Les contraintes environnementales subies par les poissons au cours des phases pélagiques et post-installation ont été décrites en sélectionnant des variables connues pour leurs effets sur les jeunes poissons (Brosset et al., 2015; Pinto et al., 2021; Raventos et al., 2021; Teichert et al., 2016b). La température de surface ($^{\circ}\text{C}$), les concentrations de plancton ($\mu\text{gN}\cdot\text{L}^{-1}$) et la salinité ont été obtenues quotidiennement à partir du modèle physico-biogéochimique ECO-MARS3D couvrant le Golfe de

Gascoigne et la Manche (Modelling and Analysis for Coastal Research project, <https://marc.ifremer.fr>, Ifremer, University of Brest, CNRS, IRD, Laboratoire d'Océanographie Physique et Spatiale (LOPS), IUEM, Brest, France). Ce modèle fournit des estimations réalistes par rapport aux observations satellitaires sur une grille régulière avec des mailles de 4x4 km (Ménesguen et al., 2019). Nous avons extrait indépendamment les concentrations de microzooplancton (20 à 200 μm) et de mésozooplancton ($> 200 \mu\text{m}$) comme proxy des différentes proies disponibles (Brosset et al., 2015). Une échelle spatiale différente a été utilisée pour chaque stade de vie, avec une zone marine de 100 km autour de l'estuaire pour le stade larvaire et de 20 km pour le stade post-installation (Figure 19). Cette évaluation floue des conditions de croissance était obligatoire car aucune donnée environnementale n'était enregistrée en continu dans les estuaires étudiés. Il n'a donc pas été possible d'évaluer l'hétérogénéité environnementale au sein des estuaires. Cependant, les variations moyennes de température, de salinité et de production alimentaire entre les estuaires étaient suffisamment hétérogènes pour caractériser et déduire les dissemblances environnementales estuariennes (Tableau 17).

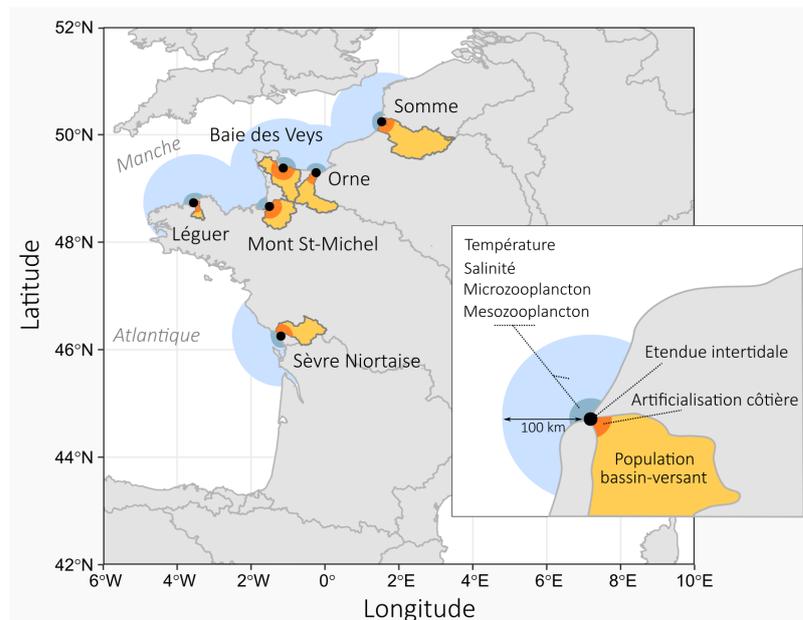


Figure 19 : Répartition géographique des six nourriceries estuariennes étudiées le long des côtes françaises (une dans le Golfe de Gascogne : Sèvre Niortaise, et cinq le long de la Manche : Somme, Orne, baie des Veys, baie du Mont St-Michel, Léguer). La température, la salinité, l'abondance du micro et du méso-zooplancton ont été évaluées à deux échelles spatiales en fonction des stades de vie (c'est-à-dire une zone marine de 100 et 20 km autour de l'estuaire respectivement pour les stades larvaire et post-installation). L'étendue intertidale, la population du bassin versant et l'artificialisation côtière dans une zone tampon de 20 km à l'intérieur des terres ont été utilisées comme indicateurs des conditions de croissance des estuaires.

Pour chaque poisson, les conditions vécues pendant le stade larvaire (de l'éclosion au jour de l'installation), durant la phase de 45 jours post-installation (de l'installation au 45e jour) et pendant toute la période post-installation (de l'installation au jour d'échantillonnage) ont été moyennées pour obtenir des estimations environnementales correspondant à chaque période de vie (Tableau 17 et Annexe 4).

Des variables environnementales supplémentaires ont été étudiées au cours du stade juvénile pour refléter le niveau de stress anthropique dans les six nourriceries estuariennes, ainsi que leur aptitude à fournir des ressources alimentaires (Tableau 17 et Annexe 4). L'étendue intertidale (%) a été définie comme la proportion de l'estuaire occupée par la zone intertidale, couramment utilisée par les juvéniles de poissons (Laffaille et al., 2000; Teichert et al., 2018a). Une vaste étendue intertidale devrait promouvoir la fonction de nourricerie en fournissant un abri contre la prédation et des opportunités d'alimentation pour les juvéniles de poissons (Cattrijsse and Hampel, 2006).

Tableau 17 : Gradients environnementaux rencontrés par le bar européen, Dicentrarchus labrax, au cours du stade larvaire, 45 jours de post-installation et pendant toute la période de la phase estuarienne dans les six nourriceries estuariennes. Les valeurs minimales et maximales des paramètres sont fournies pour chaque étape.

Paramètre	Phase larvaire	45 jours post-installation	Phase estuarienne
Température (°C)	9.65 - 19.16	13.68 - 21.41	15.96 - 20.55
Salinité	32.56 - 35.23	31.60 - 35.29	33.05 - 35.30
Microzooplancton ($\mu\text{gN.L}^{-1}$)	0.86 - 6.15	1.53 - 6.86	1.59 - 5.01
Mésozooplancton ($\mu\text{gN.L}^{-1}$)	0.66 - 5.03	0.67 - 9.31	0.96 - 8.78
Etendue intertidale (%)	-	0.26 - 0.96	0.26 - 0.96
Population humaine (nb)	-	57119 - 716117	57119 - 716117
Artificialisation côtière (km^2)	-	4540 - 20078	4540 - 20078

A l'inverse, les perturbations humaines sur l'écosystème estuarien devraient altérer la condition physique des juvéniles en raison d'une dégradation globale des conditions environnementales, notamment la surexploitation des ressources, la fragmentation de l'habitat et/ou la pollution (Lotze et al., 2006). La population humaine totale du bassin versant (nombre d'habitants) a été sélectionnée comme indicateur synthétique du stress anthropique induit par l'ensemble des activités humaines réalisées en amont du bassin versant. Les estuaires sont la partie la plus aval des rivières et collectent ainsi les effluents de l'ensemble du bassin versant, tels que les contaminants type métaux lourds provenant des zones urbanisées (par exemple Liu et al., 2022), la charge en nutriments des terres agricoles (par exemple Bannon and Roman, 2008) ou encore les microplastiques (par exemple Hitchcock and Mitrovic, 2019). Par conséquent, la population du bassin versant apparaît comme un indicateur pertinent de l'exposition des estuaires aux risques anthropiques. Les estimations de population sont issues du dernier recensement de la population réalisé par l'Institut national de la statistique et des études économiques en 2018 (disponible sur www.insee.fr).

En complément, nous avons évalué l'artificialisation côtière (km²) en quantifiant la surface des terres artificialisées, incluant les zones urbaines et industrielles, situées à 20 km à l'intérieur du bassin versant à partir de la classification CORINE Land Cover, réalisée en 2018 (Feranec et al., 2016). Cet indice reflète des sources diffuses de stress dans les estuaires, principalement causées par des changements dans l'approvisionnement en eau dus à des altérations des processus de ruissellement et d'infiltration, et des changements dans la qualité de l'eau en lien avec la croissance urbaine et au développement industriel (Seeboonruang, 2012).

5.2.3. Analyse des données

Nous avons utilisé des modèles linéaires à effets mixtes (LMMs) pour étudier comment l'effet de report et l'environnement affectent les traits de vie des juvéniles de bar. Trois séries de LMMs ont été construites pour évaluer 1) comment chaque trait d'histoire de vie était contraint par la variation des traits antérieurs, en utilisant des modèles conditionnés uniquement par les traits, 2) l'impact de l'environnement sur chaque trait, en utilisant les conditions environnementales comme prédicteurs, et 3) la contribution de l'effet de report par rapport aux conditions environnementales, en utilisant des modèles LMMs complets.

Les variables ont été standardisées pour avoir une moyenne de 0 et une variance de 1 afin d'obtenir des coefficients de régression standardisés, qui ont été interprétés comme des tailles d'effet. La colinéarité entre les variables a été évaluée en calculant les coefficients de corrélation de Pearson, en utilisant le seuil classique de $|r| < 0,7$, pour éviter les problèmes d'estimation des paramètres (Dormann et al., 2013). Bien que la corrélation entre la croissance pélagique et la durée larvaire était légèrement supérieure à 0,7 ($r = -0,73$), nous avons décidé de conserver ces deux variables dans nos modèles en raison de leur importance écologique. Pour chaque modèle, la normalité des résidus du modèle a été vérifiée visuellement à l'aide de tracés quantile-quantile. Les analyses LMMs ont été effectuées à l'aide du package « lme4 » v. 1.1-26 (Bates et al., 2015), et les performances du modèle ont été évaluées à l'aide du package « MuMIn » v. 1.43.17 (Bartoń, 2020) pour déterminer les coefficients de détermination marginal (R^2m) et conditionnel (R^2c) (Nakagawa et al., 2017). Alors que le R^2c reflète la variance expliquée par l'ensemble du modèle, incluant les effets fixes et aléatoires, le R^2m représente uniquement la variance expliquée par les effets fixes.

- *Analyse de la covariation entre traits*

La covariance des traits à travers les stades de vie a été examinée au moyen d'une série de LMMs pour décrire comment chaque trait d'histoire de vie était contraint par la variation des traits survenus plus tôt dans le cycle de vie (c'est-à-dire en suivant l'ordre : croissance pélagique → durée larvaire → taille à l'établissement → croissance post-installation → coefficient de condition). Quatre modèles ont été ajustés, de la durée larvaire au coefficient de condition, car nous n'avons pas mesuré de traits avant la croissance pélagique (ex. taille à l'éclosion). Chaque modèle contenait des traits antérieurs sous forme d'effets fixes, tandis que les estuaires échantillonnés (six niveaux) et les saisons (deux niveaux) étaient inclus sous forme d'effets aléatoires pour tenir compte de la variabilité spatiale et temporelle.

Les LMMs ont été incrémentés dans un modèle d'équation structurelle (SEM), à l'aide du package R « semEff » (Murphy, 2020), pour tester la dépendance entre les traits au cours de la trajectoire ontogénique (Thia et al., 2018). Dans une telle analyse, l'effet total d'un trait (β_{TOT}) peut être divisé en effets directs (β_{DIR}) et effets indirects (β_{IND}). Par exemple, un trait A peut avoir un impact direct sur un trait C (effet direct), mais le trait A peut également avoir un impact sur un trait intermédiaire B, qui a à son tour un impact sur C (effet indirect). Nous avons généré des intervalles de confiance bootstrap à 95 % (2,5 % et 97,5 %) en utilisant 1 000 répétitions bootstrap pour évaluer la signification statistique des effets des traits standardisés. Les effets étaient considérés comme significatifs lorsque les intervalles de confiance à 95 % ne chevauchaient pas zéro.

- *Analyse des contraintes environnementales*

L'influence des contraintes environnementales a été étudiée dans cinq LMMs (c'est-à-dire un pour chaque trait), en utilisant les traits d'histoire de vie comme variables de réponse, les conditions environnementales comme effets fixes (température, salinité, microzooplancton, mésozooplancton, étendue intertidale, population du bassin versant et artificialisation côtière), et les estuaires et les saisons comme effets aléatoires. Pour chaque modèle, l'échelle temporelle des variables environnementales a été sélectionnée en fonction du stade de vie (c'est-à-dire les conditions vécues au stade larvaire pour la croissance des larves, la durée pélagique et la taille à l'établissement ; la période de 45 jours pour la croissance post-installation et toute la période post-installation pour le coefficient de condition). Nous avons généré des intervalles de confiance bootstrap à 95 % en utilisant 1 000 répétitions pour évaluer la signification statistique des coefficients standardisés, qui ont été interprétés comme des tailles d'effet. L'effet des paramètres environnementaux sur les traits d'histoire de vie était considéré comme significatif lorsque les intervalles de confiance à 95 % ne chevauchaient pas zéro, et la direction et l'ampleur des changements étaient évaluées à partir du signe et de la valeur de l'effet.

- *Contribution des contraintes ontogénique et environnementales*

La contribution de l'effet de report par rapport aux conditions environnementales a été étudiée en appliquant une méthode de partitionnement hiérarchique (Chevan and Sutherland, 1991) sur des LMM complets incluant à la fois les effets environnementaux et les traits. Cette approche permet de diviser une mesure d'ajustement pour une variable (ou un bloc de variables) en contribution indépendante (I_c) et contribution conjointe (J_c), qui ne peuvent être attribuées séparément à un seul prédicteur. Ici, les LMMs complets ont été ajustés selon une conception similaire à celle décrite précédemment, les paramètres environnementaux et traits étant considérés comme deux blocs distincts de variables prédictives. Les coefficients marginaux R^2 , reflétant la variance expliquée par les effets fixes, ont été utilisés pour discriminer les contributions indépendantes ainsi que la contribution conjointe des effets environnementaux et des effets de report. Une telle contribution conjointe est attendue lorsque le trait de réponse et un trait antérieur répondent conjointement aux mêmes variables environnementales. Pour chaque trait, l'importance des contributions indépendantes et conjointes a ensuite été évaluée à l'aide de tests de permutation (c'est-à-dire des tests de score z), avec 1 000 répétitions (Mac Nally and Walsh, 2004).

5.3. Résultats

Dans l'ensemble, les six nourriceries estuariennes différaient par leur degré d'exposition au stress anthropique et leur aptitude à fournir des ressources alimentaires (Tableau 17 et Annexe 4). Par exemple, la plus grande étendue intertidale (96 %) a été enregistrée pour l'estuaire de la Somme, contrastant avec l'estuaire de l'Orne, caractérisé par la zone intertidale la plus réduite (24 %) et la plus grande artificialisation côtière (20 078 km²). Les populations des bassins versants variaient de 716 117 habitants pour la Somme à 57 119 habitants pour le Léguer. La variabilité temporelle de la température, de la salinité et du zooplancton ressentie par les poissons était généralement plus importante à l'intérieur des estuaires qu'entre eux (Annexe 4). Néanmoins, la salinité était légèrement inférieure et la température plus élevée dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise par rapport aux autres estuaires.

5.3.1. Description des traits d'histoire de vie

- *Taille des captures*

Pour les six nourriceries estuariennes, les tailles des juvéniles de bars variaient entre 41 et 150 mm TL (moyenne : 86.2 ± 21.3 mm TL). Les tailles des bars au moment de la capture différaient significativement entre les estuaires (ANOVA, $F = 60.28$, $P < 0.001$) et les années de capture ($F = 6.06$, $P < 0.001$), et présentaient également des différences interannuelles au sein des nourriceries (interaction entre les estuaires et les années, $F = 15.93$, $P < 0.001$). D'une manière générale, les bars juvéniles étaient plus grands en 2020 qu'en 2021, à l'exception des individus capturés sur la baie du Mont Saint-Michel et sur l'estuaire de la Sèvre Niortaise (Figure 20). Les poissons capturés dans l'estuaire de la Sèvre Niortaise présentaient des tailles nettement supérieures à celles mesurées sur les autres sites.

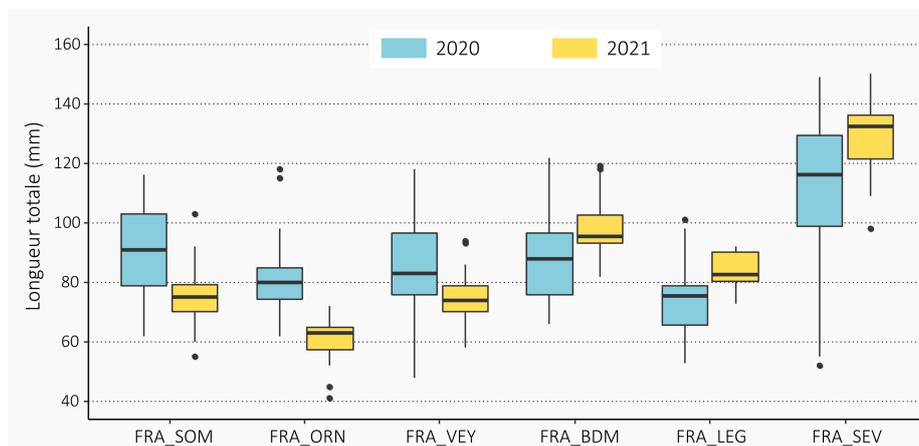


Figure 20 : Taille des juvéniles de bars, *Dicentrarchus labrax*, capturés dans les six nourriceries estuariennes étudiées le long des côtes françaises.

- *Condition corporelle des juvéniles*

Pour les six nourriceries estuariennes, les coefficients de condition des juvéniles de bar variaient entre -0.417 et 0.254 (moyenne : 0.00 ± 0.09). La condition moyenne ne variait pas

significativement entre les années (ANOVA, $F = 1.07$, $P = 0.301$), mais différait significativement entre les estuaires ($F = 22.24$, $P < 0.001$) et entre les années pour un même estuaire (interaction significative entre les estuaires et les années, $F = 7.75$, $P < 0.001$). Dans l'ensemble, les plus forts coefficients de condition ont été observés sur en 2020 sur la baie de Somme et en 2021 sur l'estuaire de la Sèvre Niortaise. En revanche, les plus faibles conditions corporelles ont été observées sur le Léguer durant deux années consécutives (Figure 21).

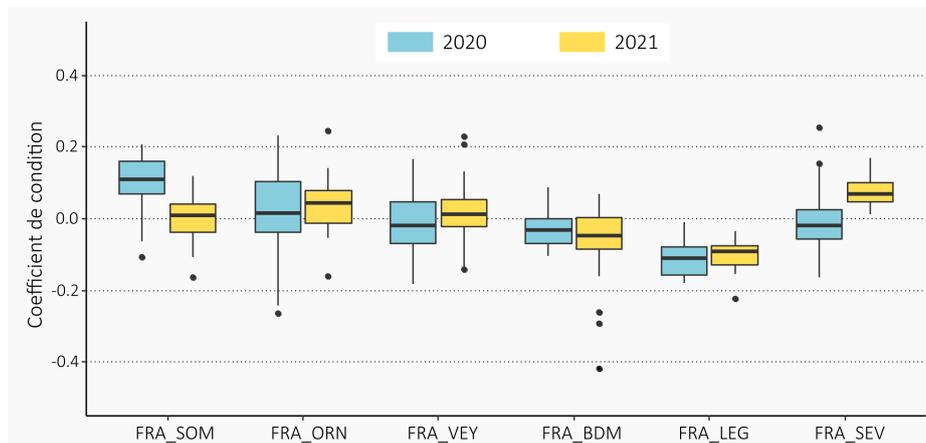


Figure 21 : Coefficient de condition des juvéniles de bars, *Dicentrarchus labrax*, capturés dans les six nourriceries estuariennes étudiées le long des côtes françaises.

- *Durée de vie larvaire*

Les durées de vie larvaire des bars variaient entre 36 et 110 jours (moyenne : 71.5 ± 14.0 jours). Les durées larvaires moyennes ne variaient pas significativement entre les années (ANOVA, $F = 1.08$, $P = 0.298$), mais différaient significativement entre les estuaires ($F = 15.17$, $P < 0.001$) et entre les années pour un même estuaire (interaction significative entre les estuaires et les années, $F = 4.46$, $P < 0.001$). Dans l'ensemble, les durées larvaires étaient plus élevées pour les bars capturés sur la Baie des Veys que pour les autres sites, alors que les plus petites durées étaient observées sur l'estuaire de la Sèvre Niortaise (Figure 22).

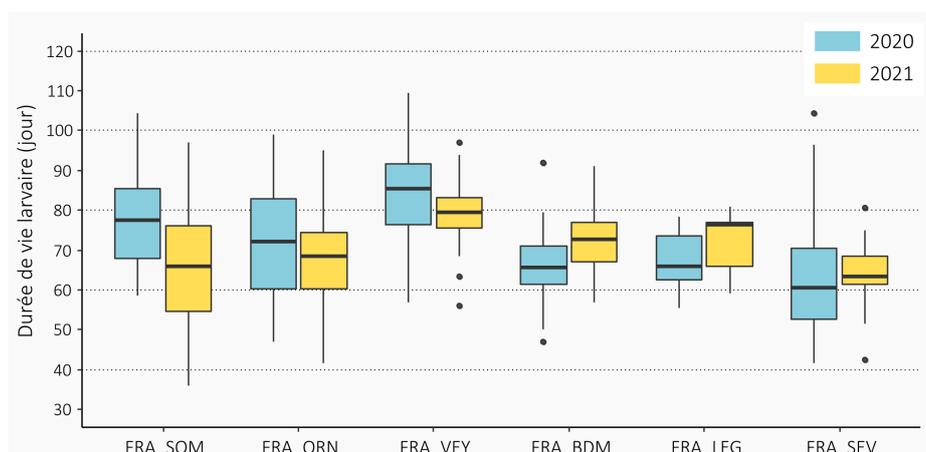


Figure 22 : Durées de vie larvaire des juvéniles de bars, *Dicentrarchus labrax*, capturés dans les six nourriceries estuariennes étudiées le long des côtes françaises.

- *Durée post-installation avant la capture*

Les durées de vie post-installation en nurricerie (i.e. temps séparant l'installation en estuaire de la date de capture) varient entre 48 et 180 jours (moyenne : 87.8 ± 20.1 jours), et présentaient des différences significatives entre les estuaires (ANOVA, $F = 44.98$, $P < 0.001$), les deux années ($F = 16.08$, $P < 0.001$), ainsi que des différences interannuelles au sein des nurriceries (interaction entre les estuaires et les années, $F = 11.61$, $P < 0.001$). Les durées post-installation les plus longues ont été observées sur l'estuaire de la Sèvre Niortaise, ainsi que sur l'estuaire de l'Orne en 2020, alors que les plus petites durées ont été observées sur la baie de Somme en 2021 (Figure 23).

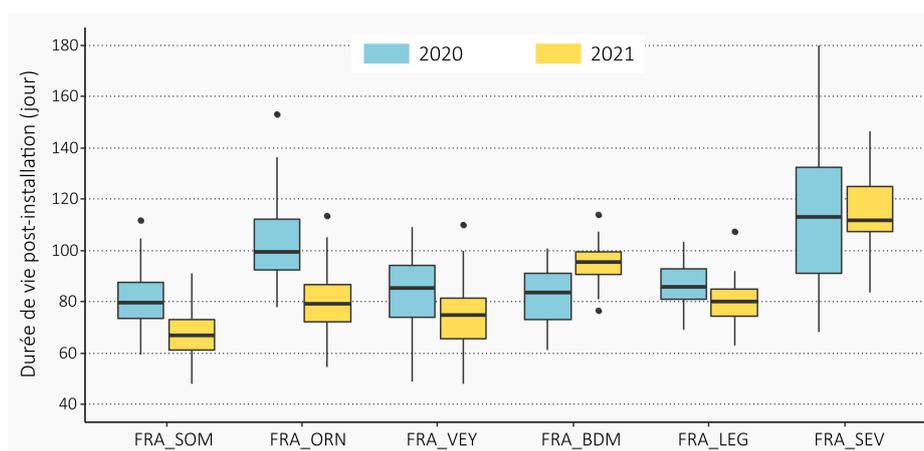


Figure 23 : Durées de vie post-installation des juvéniles de bars, *Dicentrarchus labrax*, capturés dans les six nurriceries estuariennes étudiées le long des côtes françaises.

- *Dates d'éclosion*

La date d'éclosion des larves a été calculée en retranchant la durée de vie (durée larvaire + post-installation) à la date de capture des individus. La date d'éclosion variait entre le 12 février et le 10 juillet (moyenne : 26 avril ± 25.2 jours) et différaient significativement entre les estuaires (ANOVA, $F = 26.12$, $P < 0.001$), les années de capture ($F = 27.56$, $P < 0.001$), et présentaient des différences interannuelles au sein des nurriceries (interaction entre les estuaires et les années, $F = 3.57$, $P = 0.003$). Dans l'ensemble, les dates d'éclosion des larves étaient plus précoces pour les individus colonisant les sites au nord du Cotentin, alors que les dates les plus tardives ont été observées pour l'estuaire du Léguer (Figure 24). Certains sites présentaient des périodes d'éclosion relativement élargies (ex. Sèvre Niortaise, Baie de Somme et Orne), ce qui suggère un étalement de la reproduction.

- *Dates d'installation dans la nurricerie*

De même que pour les dates d'éclosion, les dates d'installation des juvéniles dans les estuaires varient significativement entre les estuaires (ANOVA, $F = 39.42$, $P < 0.001$), les années de capture ($F = 36.86$, $P < 0.001$), et présentaient des différences interannuelles au sein des nurriceries (interaction entre les estuaires et les années, $F = 6.80$, $P < 0.001$). Pour les six estuaires, les dates d'installations variaient entre le 12 avril et le 04 septembre (moyenne : 06 juillet ± 19.5 jours). Globalement, les dates d'installations étaient relativement proches entre les sites de la Manche, à l'exception du Léguer où les recrutements étaient plus tardifs (Figure 24). Sur l'estuaire de la Sèvre Niortaise, les dates

d'installation étaient plus réparties dans les temps, notamment en 2020, ce qui suggère que l'estuaire a été colonisé par différentes cohortes successives (Figure 24).

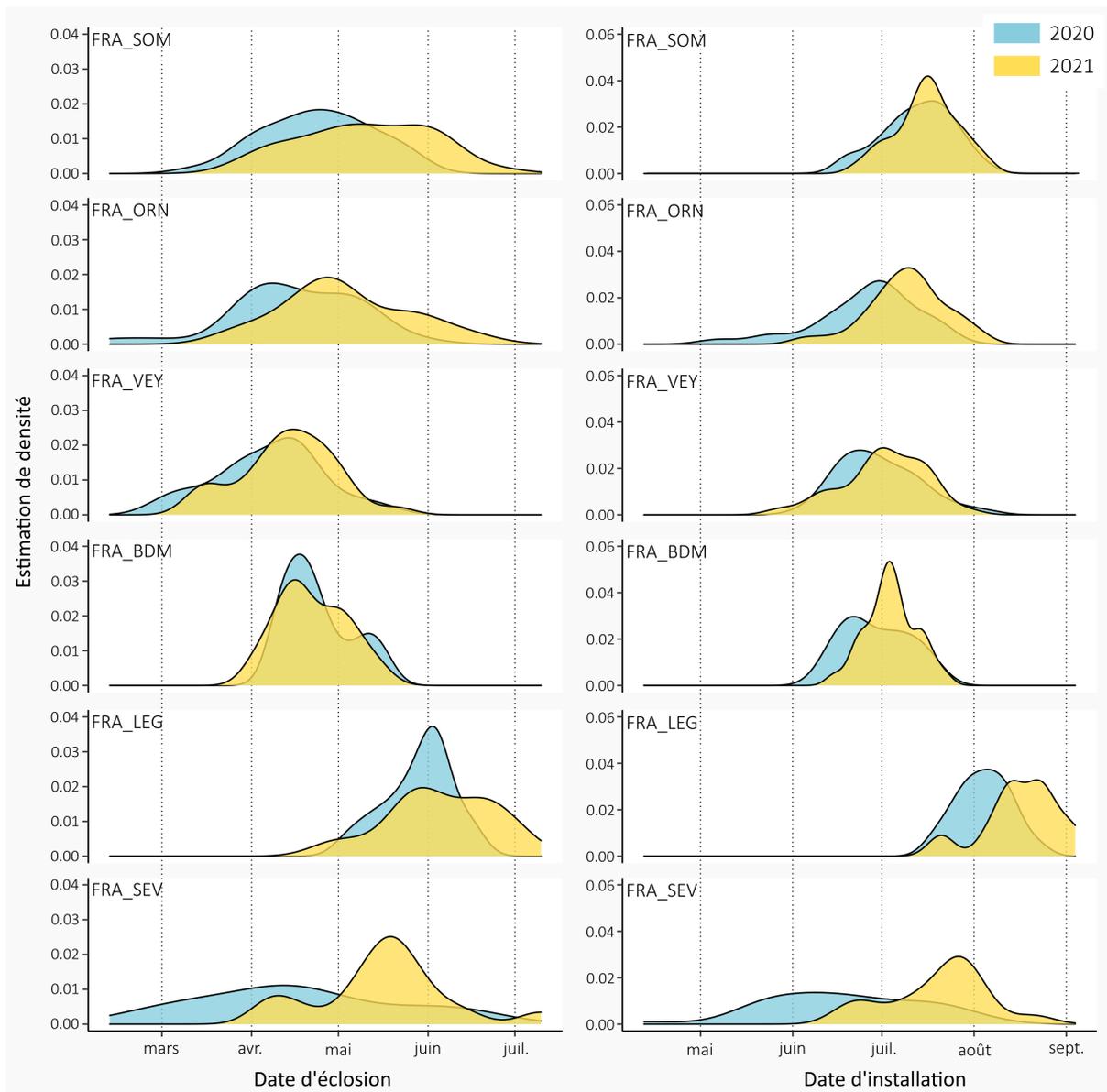


Figure 24 : Dates d'éclosion des larves et d'installation des juvéniles de bars, *Dicentrarchus labrax*, capturés dans les six nurseries estuariennes étudiées le long des côtes françaises.

5.3.2. Covariance des traits au cours de l'ontogénie

Le modèle d'équation structurelle a révélé que les traits exprimés au stade larvaire étaient fortement contraints par la variation des traits survenus plus tôt dans le cycle de vie (Figure 25 et Annexe 5).

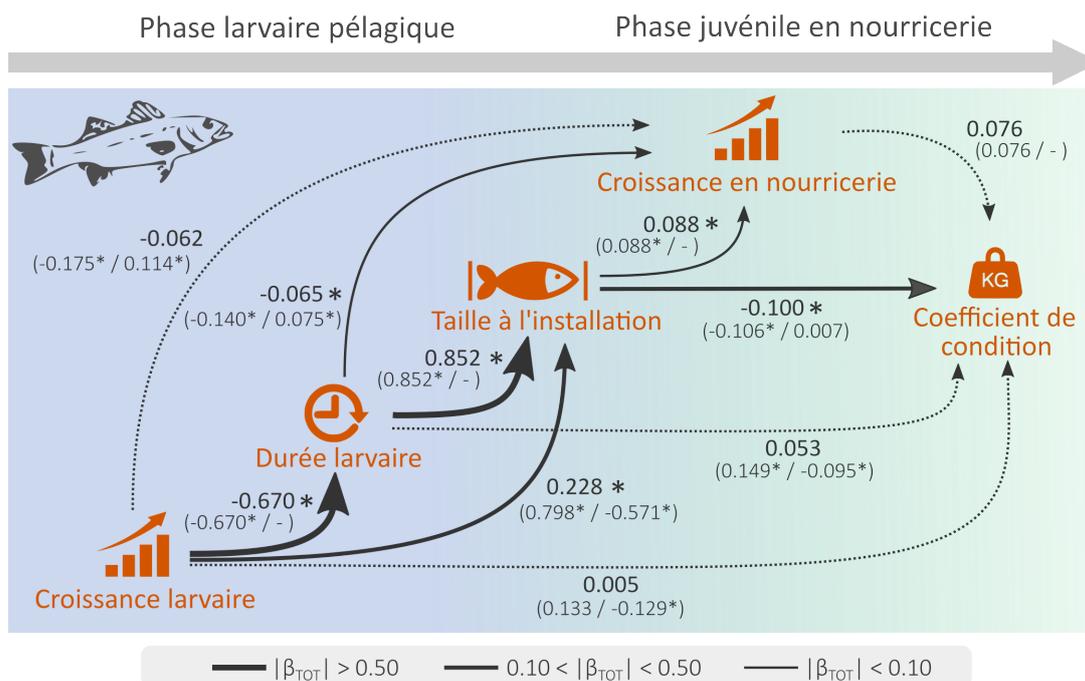


Figure 25 : Modèle d'équation structurelle construit pour étudier les relations entre les traits d'histoire de vie du bar européen, *Dicentrarchus labrax*. La largeur des flèches reflète l'ampleur de l'effet total (β_{TOT}) de chaque trait sur les traits d'histoire de vie exprimés plus tard dans le cycle de vie. Les chiffres indiquent les tailles d'effet standardisées pour les effets totaux, directs et indirects, rapportées comme « β_{TOT} ($\beta_{DIR} / \beta_{IND}$) ». Le signe (+ ou -) indique la direction de l'effet. Les astérisques indiquent un effet significatif pour lequel l'intervalle de confiance bootstrap à 95 % ne contient pas zéro. Les flèches pleines représentent les effets totaux significatifs, tandis que les flèches en pointillés représentent les effets non significatifs.

La variation de la durée larvaire était largement expliquée par le taux de croissance pélagique ($R^2_m = 0,481$, Tableau 18) via un effet négatif ($\beta_{TOT} = -0,670$). La taille à l'installation a été influencée positivement par les effets totaux de la croissance pélagique ($\beta_{TOT} = 0,228$) et de la durée de la phase larvaire ($\beta_{TOT} = 0,852$), ce qui indique que les larves avec un taux de croissance élevé et une durée de vie pélagique longue étaient plus grandes au moment de l'installation. Les variations des traits avant l'installation étaient fortement prédites par des effets de report avec des coefficients bêta élevés, alors que les traits après installation étaient mal expliqués par le modèle ($R^2_m = 0,041$ et $0,022$ respectivement pour la croissance et la condition corporelle après installation, Tableau 18). Néanmoins, plusieurs caractères étaient significativement liés à la croissance et à la condition après l'installation, par le biais d'effets directs et indirects (Figure 25). La croissance après installation était positivement liée à la taille au moment de l'installation ($\beta_{TOT} = 0,088$) et aux effets indirects de la croissance pélagique ($\beta_{IND} = 0,114$) et de la durée larvaire ($\beta_{IND} = 0,075$), mais leur influence était en partie compensée par des effets directs antagonistes de ces deux traits (Figure 25). Le coefficient de condition ne variait pas avec la croissance après l'installation, mais a été légèrement affecté par la variation de la taille au recrutement ($\beta_{TOT} = -0,100$), ce qui suggère une faible dépendance de l'état corporel par rapport aux autres traits d'histoire de vie.

Tableau 18 : Qualité de l'ajustement des modèles linéaires à effets mixtes prédisant la variation des traits d'histoire de vie du bar européen, *Dicentrarchus labrax*, sur la base de traits apparus plus tôt dans le cycle de vie (effet de report), des conditions environnementales (environnement) et de la combinaison des deux (modèle complet). Les variances expliquées par les effets fixes (valeurs R^2m) sont présentées, ainsi que les variances expliquées par l'ensemble du modèle (valeurs R^2c entre parenthèses).

Trait de vie	Effet de report	Environnement	Modèle complet
Croissance larvaire	-	0.279 (0.419)	-
Durée larvaire	0.481 (0.548)	0.423 (0.759)	0.500 (0.752)
Taille à l'installation	0.754 (0.784)	0.054 (0.121)	0.795 (0.795)
Croissance post-installation	0.041 (0.300)	0.252 (0.306)	0.283 (0.396)
Coefficient de condition	0.022 (0.311)	0.200 (0.864)	0.207.850)

5.3.3. Réponse des traits aux gradients environnementaux

Les conditions environnementales incluses dans les LMMs expliquent une proportion significative des variations des traits d'histoire de vie (R^2m entre 0,200 et 0,423, Tableau 18), à l'exception de la taille à l'installation ($R^2m = 0,054$). La croissance pélagique a été influencée positivement par la température et l'abondance du mésozooplancton, alors que ces deux paramètres étaient inversement liés à la durée de la vie pélagique (Figure 26 et Annexe 6). En d'autres termes, les larves profitant de températures chaudes et d'une nourriture abondante se sont développées plus rapidement et se sont ensuite installées plus jeunes dans les nourriceries estuariennes que les larves ayant rencontrées des températures plus froides. L'abondance du microzooplancton n'apparaît pas comme un paramètre environnemental déterminant au cours du stade larvaire mais est associée négativement à la croissance post-installation. La salinité de l'eau a influencé positivement la taille au moment de l'installation, puis a affecté de manière significative les traits post-installation. Il est intéressant de noter que la croissance et la condition corporelle après l'installation ont réagi de manière opposée aux conditions environnementales (Figure 26). L'abondance du mésozooplancton et l'étendue intertidale ont un effet positif significatif sur la croissance après l'installation, mais ont affecté négativement l'état corporel. À l'inverse, la salinité, la population du bassin versant et l'artificialisation côtière étaient négativement liées à la croissance post-installation, mais positivement associées à l'état corporel, ainsi qu'à la température de l'eau (Figure 26).

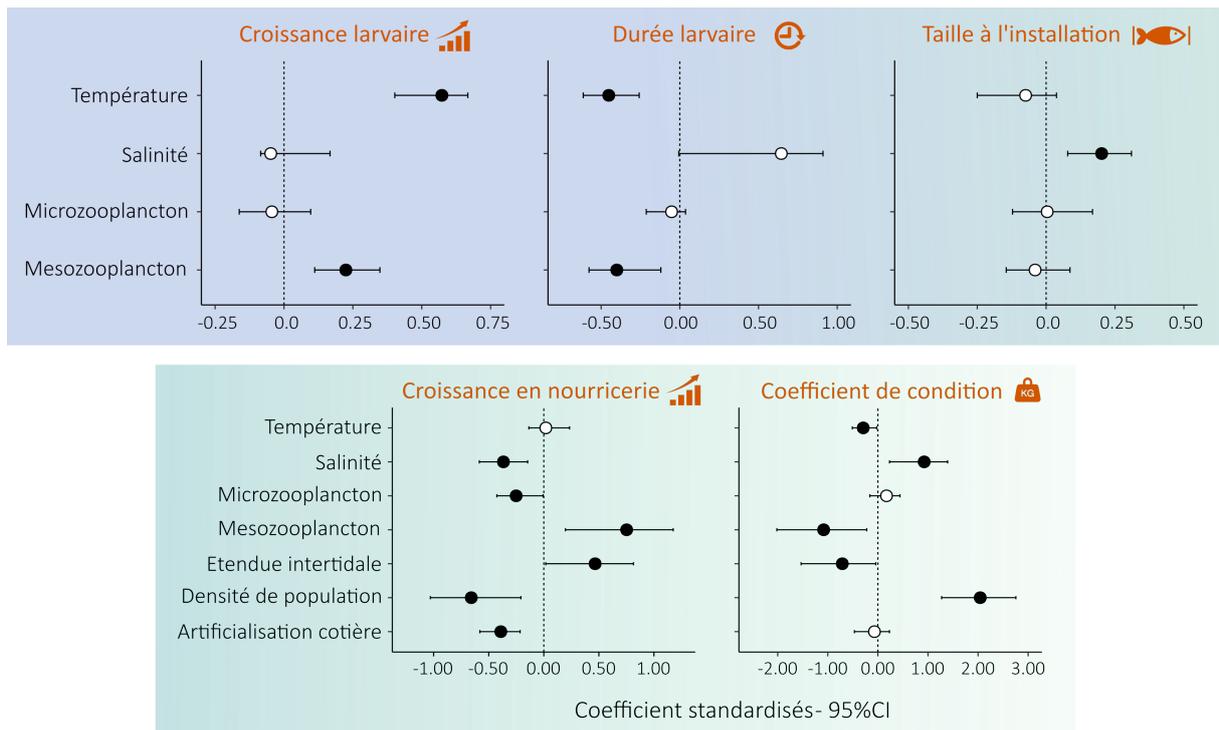


Figure 26 : Impact des contraintes environnementales sur les premiers traits du cycle biologique du bar européen, *Dicentrarchus labrax*, évalué par les coefficients standardisés des modèles linéaires à effets mixtes. Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance bootstrap à 95 %. Les coefficients pour lesquels les intervalles de confiance ne contenaient pas zéro ont été supposés significatifs et mis en évidence par des points noirs pleins.

5.3.4. Partitionnement hiérarchique

Les proportions de variance expliquées par les effets fixes des modèles complets étaient modérément plus grandes que dans les modèles où les contraintes environnementales et de report étaient considérées indépendamment (Tableau 18). Conformément au modèle SEM, les variations des traits antérieurs ont grandement contribué à expliquer la taille à l'installation ($I_c = 0,740$) et, dans une moindre mesure, la durée larvaire ($I_c = 0,077$, Figure 27 et Tableau 19). La contribution conjointe des effets environnementaux et des effets de report était significative pour tous les caractères, mais semblait beaucoup plus grande pour la durée larvaire ($J_c = 0,404$, Figure 27), confirmant que ce caractère et les traits antérieurs répondaient aux mêmes contraintes environnementales (c'est-à-dire la température et le zooplancton). Au cours de la phase post-installation, les traits d'histoire de vie ont été principalement influencés par les variations des conditions environnementales ($I_c = 0,242$ et $0,186$ respectivement pour la croissance et la condition corporelle après l'installation, Figure 27), même si les effets significatifs des contributions conjointes indiquent que la variation des traits ne peut être attribuée séparément à aucun prédicteur (Figure 27).

Tableau 19: Partitionnement des coefficients R^2 marginaux (R^2m) en contributions indépendantes (I) et conjointes (J) de l'effet de report et des contraintes environnementales pour les LMMs expliquant la variation des premiers traits du cycle de vie des juvéniles de bar européen. Les astérisques désignent des contributions significatives à un niveau de signification de 0,05, évaluées par des tests de permutation randomisés, utilisant 1 000 répétitions.

Trait de vie	Effet de report	Environnement	Contribution conjointe
Croissance larvaire	-	0.279 *	-
Durée larvaire	0.077 *	0.019	0.404 *
Taille à l'installation	0.740 *	0.041 *	0.014 *
Croissance post-installation	0.031 *	0.242 *	0.010 *
Coefficient de condition	0.007 *	0.186 *	0.015 *

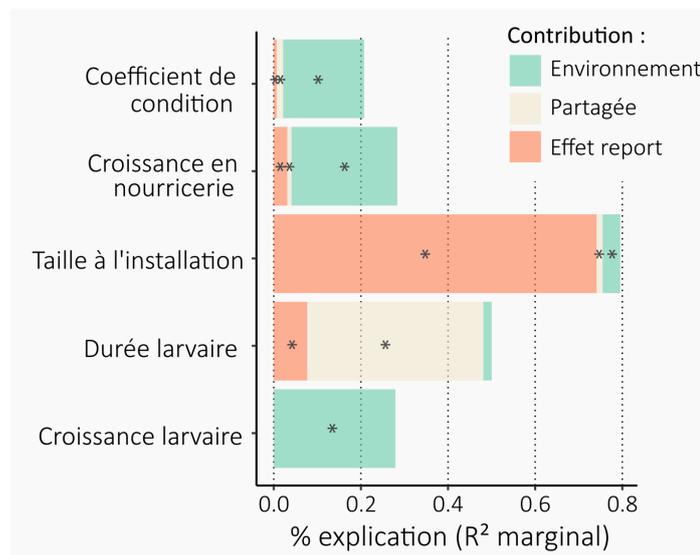


Figure 27: Partitionnement des coefficients R^2 marginaux (R^2m) en contributions indépendantes (Ic) et conjointes (Jc) de l'effet de report et des contraintes environnementales des modèles linéaires à effets mixtes prédisant les variations des premiers traits du cycle biologique du bar, *Dicentrarchus labrax*. Les astérisques désignent des contributions significatives à un niveau de signification de 0,05, évaluées par des tests de permutation randomisés.

5.4. Discussion

Lors de leur dispersion pélagique, les stades larvaires planctoniques de la faune marine restent majoritairement dépendants des courants et du milieu environnant, ce qui peut induire des conséquences immédiates sur leur fitness (ex. survie, croissance), mais également affecter le

développement des traits qui s'expriment ultérieurement, après leur installation dans les habitats côtiers (Shima et al., 2015). Pour le bar européen, *D. labrax*, notre étude met en évidence la forte influence des conditions pélagiques sur les caractéristiques des larves, avec des effets de report directs et indirects lorsque les juvéniles s'installent dans les nourriceries estuariennes. Cependant, l'ampleur des effets de report variait considérablement d'un trait à l'autre, révélant que l'impact des traits larvaires sur les traits post-installation reste mineur par rapport à l'environnement rencontré dans les nourriceries estuariennes.

Nos résultats mettent l'accent sur une forte co-variation des traits larvaires, soulignant que les larves de bar à croissance rapide ont une durée larvaire pélagique plus courte, ce qui confirme les tendances précédemment rapportées pour plusieurs espèces de récifs tropicaux (Bergenius et al., 2002; McCormick and Molony, 1995; Sponaugle et al., 2006) et côtes tempérées (par exemple Raventos et al., 2021). Par exemple, Sponaugle et al. (2006) ont démontré que les taux de croissance larvaire expliquaient 85 % de la durée de vie pélagique du poisson de récif des Caraïbes *Thalassoma bifasciatum*, avec une influence déterminante de la température de l'eau. Dans notre étude, les changements dans la disponibilité alimentaire et la température au cours du stade larvaire ont été identifiés comme les principales sources de variation de la croissance larvaire, tandis que la salinité ne semblait pas significative. Bien que nous nous attendions à des variations de la contribution des proies en fonction de leur taille, seule l'abondance du mésozooplancton a affecté de manière significative la croissance des larves. Il est probable que la consommation des plus petites proies soit limitée au début de la phase larvaire, de sorte que la résolution temporelle (c'est-à-dire la croissance pendant toute la vie larvaire) utilisée dans cette étude pourrait avoir été insuffisante pour mettre en évidence un effet. Le contrôle de la température et de l'abondance des proies sur la croissance larvaire était attendu et conforme aux conclusions d'autres études (McCormick and Molony, 1995; O'Connor et al., 2007; Raventos et al., 2021; Sponaugle et al., 2006; Teichert et al., 2016b), y compris les larves de bar (Pinto et al., 2021). Cependant, nos résultats soulignent clairement l'effet direct de ces paramètres sur la durée larvaire dans l'environnement pélagique. Alors que la durée larvaire était également liée à la température de la mer et à l'abondance du mésozooplancton, leur contribution indépendante n'était pas significative, ce qui souligne que ces effets résultaient probablement de co-variations avec la croissance larvaire. Au cours de la phase de dispersion, les taux de croissance pélagiques élevés sont supposés améliorer la survie car la mortalité dépendante de la taille est beaucoup plus élevée chez les petites larves que chez les grandes (Bergenius et al., 2002; Miller et al., 1988; Stige et al., 2019). De plus, une courte durée larvaire peut constituer une stratégie avantageuse pour limiter l'exposition à la prédation durant ce stade fortement vulnérable (Anderson, 1988). En raison de son impact décisif sur le début de l'histoire de vie, la variation du taux de croissance des larves peut ainsi induire des conséquences importantes sur les processus démographiques, à travers la modification des voies de dispersion, ainsi que sur le succès du recrutement dans les habitats adultes et de reproduction (Bergenius et al., 2002; O'Connor et al., 2007; Raventos et al., 2021).

Comme indiqué précédemment par Raventos et al. (2021), la taille au moment de l'installation ne répondait que faiblement aux contraintes environnementales, mais notre analyse a révélé qu'elle était principalement déterminée par les variations des traits exprimés plus tôt dans le cycle de vie. Au-

delà de l'effet indirect négatif de la croissance pélagique à travers la durée larvaire, les larves passant un temps prolongé en mer et exprimant un taux de croissance élevé, se sont installées à des tailles plus grandes dans les zones de nourricerie. De plus, les larves avaient tendance à s'installer à une taille plus grande également lorsque les individus étaient confrontés à une eau plus salée. Bien que cet effet puisse être influencé par des processus océanographiques indépendants, il est également plausible que les faibles signaux d'eau douce dans le milieu marin (c'est-à-dire une salinité élevée) aient perturbé l'orientation des larves (Leis, 2006), passant ainsi plus de temps dans l'eau de mer (tendance non significative), ce qui se traduit par une plus grande taille au recrutement. En accord avec l'hypothèse « Bigger is better » (Miller et al., 1988), plusieurs études ont démontré que le fait de s'installer à une taille plus grande dans des nourriceries peut offrir des avantages sélectifs tels que la réduction du risque de prédation et l'amélioration de l'efficacité dans la recherche de nourriture (McCormick and Hoey, 2004; Meekan et al., 2006; Searcy and Sponaugle, 2001). En plus d'être plus résistants à la privation de nourriture, les juvéniles de grande taille peuvent se nourrir d'une plus grande variété d'aliments et acquérir un avantage concurrentiel en terme de taille pour l'accessibilité aux proies (Geange and Stier, 2009; Nunn et al., 2012). Cependant, notre échantillonnage n'a pas été conçu pour étudier la mortalité sélective survenant au cours du processus d'installation car les juvéniles collectés étaient des survivants ayant probablement déjà franchi des goulets d'étranglement (Le Pape and Bonhommeau, 2015). Si une mortalité sélective selon la taille se produit dans les nourriceries estuariennes, on s'attend donc à ce que la phase larvaire reste un déterminant du succès de l'installation par le biais d'effets de report directs et indirects. De plus, des effets prioritaires liés à la date d'installation peuvent offrir des avantages de survie aux individus installés tôt, qui bénéficient d'interactions compétitives et d'une mortalité dépendante de la densité plus faibles que les juvéniles installés tardivement (Geange and Stier, 2009; Shima et al., 2018). En conséquence, des recherches plus approfondies sont encore nécessaires pour déterminer comment la taille au moment de l'installation et l'ordre d'arrivée des cohortes interagissent et impactent la survie et les processus démographiques au cours de l'installation du bar dans les nourriceries.

Bien que plusieurs traits larvaires aient montré des effets de report significatifs (directs et indirects), leur force et leur contribution aux variations des traits post-installation étaient bien inférieures à celles de l'environnement. De tels résultats soutiennent l'hypothèse du découplage des étapes de la vie, selon laquelle les individus maximisent leurs performances en fonction des environnements rencontrés à différentes étapes de la vie (da Silva et al., 2019; Ebenman, 1992). Lorsque les larves de bar entrent dans les nourriceries estuariennes, elles doivent faire face au passage d'un mode de vie pélagique à un mode de vie démersal côtier. À ce stade, l'expression des traits répond probablement davantage à des contraintes locales qu'à une trajectoire ontogénique fixe (Thia et al., 2018). Néanmoins, nous avons observé certains effets de reports qui opéraient pour la plupart dans des directions opposées sur la croissance et la condition corporelle après l'installation. Par exemple, la taille au moment de l'installation et les effets indirects de la croissance pélagique et de la durée larvaire étaient positivement liés à la croissance, mais négativement associés à la condition. De telles covariations entre les traits avant et après installation, même de faible ampleur, indiquent qu'une influence ontogénique sur l'expression des traits persiste au-delà de l'installation. Il est également probable que le moment de l'arrivée dans les nourriceries estuariennes joue un rôle décisif

dans la variabilité des traits et de la survie après l'installation, notamment par le biais d'interactions trophiques et dépendantes de la densité (Geange and Stier, 2009; Selleslagh et al., 2012). La synchronisation temporelle entre les poissons juvéniles et leurs proies zooplanctoniques est d'une importance cruciale pour la condition physique, avec une survie et une croissance améliorées lorsque le recrutement coïncide avec une forte abondance de nourriture disponible (Durant et al., 2007). Cependant, les variations de la phénologie des larves en lien avec la période de frai ou aux conditions de dispersion peuvent induire une inadéquation temporelle avec leurs principaux aliments dans les estuaires (Chevillot et al., 2017).

Il est intéressant de noter que la croissance et l'état corporel après l'installation ne présentaient pas de covariation, de sorte que ces traits, liés à la fitness des juvéniles, ont répondu de manière disjointe aux contraintes de développement et environnementales. La croissance des juvéniles a été favorisée par l'abondance du mésozooplancton et la disponibilité en zones d'alimentation intertidales, ainsi que par des conditions de salinité plus faibles. De telles observations sont congruentes avec la préférence écologique des bars précocement installés (Bento et al., 2016; Martinho et al., 2007), qui privilégient les zones estuariennes alimentées par de l'eau douce, connue pour stimuler la productivité estuarienne grâce à l'enrichissement basal du réseau trophique (Le Pape and Bonhommeau, 2015). A l'inverse, ces variables, liées à la disponibilité des ressources, étaient négativement associées à l'état morphologique des juvéniles de bar, suggérant que les individus exposés à un risque potentiel de limitation alimentaire ont tendance à investir majoritairement dans le stockage énergétique au détriment de leur croissance somatique. En conditions expérimentales, Dupont-Prinet et al. (2010) ont montré qu'il existe un compromis entre le taux de croissance et la capacité à tolérer la privation de nourriture chez le bar européen, avec un spectre phénotypique. À une extrémité du spectre, les juvéniles peuvent exploiter efficacement les ressources disponibles pour croître rapidement mais sont vulnérables à la privation de nourriture, tandis qu'à l'autre extrémité, les individus ont une capacité physiologique moindre à exploiter les ressources mais sont moins vulnérables au risque de privation.

Ici, nous émettons donc l'hypothèse que l'allocation des ressources dans les nourriceries estuariennes résulte d'un compromis entre la croissance somatique et le stockage, qui est médié par l'environnement estuarien. Cette hypothèse est renforcée par les réponses opposées de la croissance post-installation et de l'état corporel, observées lorsque les poissons sont exposés à un stress anthropique. Nos résultats mettent en évidence que les performances de croissance des juvéniles de bar étaient plus faibles dans les estuaires situés en aval de bassins versants très peuplés et présentant des zones littorales fortement modifiées par l'homme. Il est probable que la dégradation globale des habitats physiques (par exemple perte de marais salants) et de la qualité de l'eau par des contaminations diffuses (par exemple effluents urbains, activités industrielles...) génère des conditions de stress, préjudiciables à l'état de santé des juvéniles de poissons (Courrat et al., 2009; Laffaille et al., 2000), y compris le déclin de la croissance somatique (Amara et al., 2009). Ici aussi, l'état corporel semble positivement lié à l'empreinte humaine, ce qui suggère que les juvéniles de poissons investissent principalement dans leurs réserves corporelles plutôt que dans leur croissance somatique lorsqu'ils sont confrontés à des conditions de stress. Dans un environnement soumis à des variations

hasardeuses (c'est-à-dire risque de privation alimentaire, stress anthropique), la constitution de réserves énergétiques pourrait être une stratégie avantageuse pour faire face aux risques actuels et futurs et ainsi améliorer la survie des juvéniles (Stallings et al., 2010). Néanmoins, tous les traits ne peuvent pas être optimisés indépendamment dans un environnement aux ressources limitées. Donc investir dans les réserves se fait au détriment de la croissance somatique, et donc probablement au risque de prédation (Killen et al., 2011). Ici, nous nous sommes concentrés sur l'état morphologique des poissons, mais des recherches plus approfondies sont nécessaires pour tester nos résultats avec d'autres indicateurs afin de comprendre comment les ressources sont allouées au cours du processus d'installation (par exemple, Stevenson and Woods Jr, 2006). De plus, les conséquences d'un compromis entre la croissance somatique et le stockage d'énergie sur la survie des juvéniles de bar dans les nourriceries estuariennes ainsi que dans les eaux côtières plus profondes occupées pendant l'hiver sont inconnues.

En résumé...

Dans l'ensemble, nos résultats soutiennent le postulat selon lequel **les traits d'histoire de vie des larves de bar étaient influencés par l'effet direct de l'hétérogénéité de l'environnement du large et côtier, mais également par les contraintes ontogéniques imposées par les traits exprimés au début du cycle de vie.** Par conséquent, bien que les conditions abiotiques du large soient plus stables, les changements de conditions, notamment la température et la disponibilité des proies, devraient grandement affecter la croissance pélagique et plus tard les caractéristiques larvaires par le biais d'effets de report. Nos résultats démontrent que **l'augmentation de la température est concomitante à une croissance larvaire plus élevée, ce qui entraîne une réduction significative de la durée de vie larvaire pélagique.** Le réchauffement des océans pourrait donc avoir de graves conséquences sur la trajectoire de dispersion, la connectivité et la morphologie des larves lorsqu'elles atteignent les nourriceries côtières (Raventos et al., 2021). **Une fois dans une nourricerie, les juvéniles de poissons ont tendance à investir dans la croissance somatique lorsqu'ils rencontrent des conditions appropriées, tandis que les individus soumis à un environnement stressant consacrent leurs ressources au stockage d'énergie.** Néanmoins, l'effet dominant des contraintes environnementales sur les caractéristiques post-installation apparaît comme un contexte favorable au succès des programmes de conservation et de restauration des nourriceries côtières, car l'amélioration des conditions d'habitat devrait mécaniquement contribuer à améliorer les performances des juvéniles de poissons.

6. Influence des trajectoires de dispersion sur l'abondance de bar en estuaire

6.1. Contexte et objectifs

Pour les organismes marins, la phase de dispersion des larves joue un rôle déterminant, car elle contrôle les flux génétiques entre sites distants, avec des effets majeurs sur la dynamique des métapopulations (Hanski, 1998; Harrison et al., 2020). Dans un tel contexte, les asynchronies temporelles dans la production des larves, ainsi que l'existence de différentes zones de frai, sont des éléments fondamentaux pour assurer la stabilité et la résilience de la métapopulation, en particulier dans des conditions environnementales fluctuantes (Hammond et al., 2020; Heino et al., 1997). Ce processus a été conceptualisé sous le nom d'« effet portefeuille » (Schindler et al., 2015, 2010). En général, les fluctuations à long terme et le risque d'extinction des populations locales sont atténués par la présence de plusieurs sites de frai reliés par des couloirs de dispersion larvaires efficaces (Fontoura et al., 2022). L'effet portefeuille peut donc amortir la stochasticité inhérente au recrutement larvaire induit par les fluctuations de l'abondance des populations (Dufour et al., 2015), ou par des processus océanographiques complexes et des comportements larvaires qui génèrent une variabilité de connectivité (Cowen and Sponaugle, 2009; James et al., 2002). Ce concept a été appliqué pour démontrer les avantages apportés par les réseaux de réserves marines, où la contribution asynchrone de plusieurs zones protégées favorise la stabilité temporelle de l'approvisionnement en larves de poisson (Harrison et al., 2020), et pour soutenir la gestion des pêcheries multi-stocks (Dufour et al., 2015).

Les conditions environnementales et océanographiques influencent également les trajectoires de dispersion des larves pélagiques, ainsi que leur état physiologique (Cowen and Sponaugle, 2009), avec des répercussions potentielles sur la survie après installation et, in fine, sur le succès reproducteur (Pechenik et al., 1998; Shima et al., 2015; Shima and Swearer, 2010). Un tel effet de report peut se produire dans les zones d'installation de poissons lorsque les performances des juvéniles sont en partie influencées par leurs caractéristiques larvaires passées (Marshall et al., 2003; Searcy and Sponaugle, 2001; Teichert et al., 2023; Vigliola and Meekan, 2002). Par exemple, Bergenius et al. (2002) ont démontré qu'une croissance larvaire élevée est positivement liée au succès du recrutement chez un poisson de récif tropical, tandis que d'autres études ont également souligné l'implication de la taille à l'éclosion (Vigliola and Meekan, 2002) ou de la condition lors de l'installation (Shima and Swearer, 2009). Les hétérogénéités spatiales et temporelles du milieu marin rencontrées par les larves peuvent ainsi moduler considérablement la survie après l'installation (Shima and Swearer, 2009; Swearer and Shima, 2010), ainsi que leurs traits d'histoire de vie, par le biais d'effets médiés par la température ou de la disponibilité potentielle de proies (Torrado et al., 2021). En général, la croissance larvaire des poissons marins est favorisée lorsque les ressources sont abondantes et que les températures sont élevées, ce qui à son tour tend à diminuer la durée du stade larvaire pélagique (Raventos et al., 2021; Teichert et al., 2023, 2016b). Une fois arrivés dans leur nouvel environnement, des phénotypes spécifiques ou des traits d'histoire de vie peuvent fournir des avantages compétitifs dans certains contextes environnementaux mais pas dans d'autres (Shima and

Swearer, 2010; Sturrock et al., 2020). Par conséquent, la diversification des sites de frai et du portefeuille de stratégies de dispersion des larves peut contribuer à minimiser le risque d'échec du recrutement en augmentant la probabilité qu'au moins certaines larves s'installent avec succès dans la nourricerie (Colombano et al., 2022).

L'évaluation du portefeuille larvaire nécessite des informations sur l'origine des larves, ainsi que sur l'environnement pélagique qu'elles ont rencontré lors de leur dispersion. Des méthodes génétiques, telles que l'assignation parentale, ont été utilisées pour déterminer l'hétérogénéité spatio-temporelle des contributions larvaires aux populations locales (Catalano et al., 2021; Harrison et al., 2020) et son implication dans le taux de recrutement (Hamilton et al., 2021). Bien que cette approche fournisse des informations sur les patrons de connectivité, elle ne renseigne pas sur les chemins de dispersion et les conditions pélagiques rencontrées par les larves. En complément, des modèles biophysiques utilisant des simulations océanographiques ont été développés pour prédire la trajectoire des larves et affiner les estimations de distances de dispersion et de connectivité (par exemple Beraud et al., 2018; Bode et al., 2018; Graham et al., 2023).

Une façon d'accéder aux variations individuelles des trajectoires de dispersion consiste à tirer parti des propriétés chronologiques des otolithes de poissons par le biais d'une approche reconstructive (Shima et al., 2015; Shima and Swearer, 2009). En effet, la composition chimique des otolithes de poissons reflète l'historique de croissance et les conditions environnementales rencontrées dans le milieu pélagique. Au-delà du dépôt des incréments de croissance quotidiens généralement observés sur les otolithes des jeunes poissons, les changements dans les concentrations d'éléments traces enregistrés le long des transects d'otolithes, peuvent refléter la variation spatio-temporelle de l'environnement (Campana, 1999; Elsdon et al., 2008; Secor et al., 1995). Ces propriétés chimiques ont été largement utilisées pour attribuer l'origine natale des poissons (par exemple Le Luherne et al., 2022; Rogers et al., 2019; Thorrold et al., 2001) ou pour reconstruire les historiques de déplacements des individus à travers les masses d'eau avec différentes propriétés physicochimiques (par exemple Burns et al., 2020; Daverat et al., 2005; Teichert et al., 2022b, 2022a). Bien que certains éléments soient spatialement structurés et relativement stables le long des gradients marins (par exemple, nature géochimique des fonds, distance de la côte...), le taux d'incorporation de certains autres est influencé par la physiologie du poisson (Hüssy et al., 2020; Sturrock et al., 2015) et les conditions environnementales saisonnières, telles que la température (Elsdon and Gillanders, 2005, 2002). Par conséquent, la diversité des signatures chimiques des otolithes au cours de la phase larvaire peut refléter les hétérogénéités spatiales et temporelles de l'environnement rencontré, et donc produire une estimation du portefeuille de dispersion. Néanmoins, l'interprétation de la diversité des signatures multi-élémentaires nécessite une connaissance préalable des propriétés d'incorporation des éléments pour démêler l'impact des contrastes géochimiques, des variations induites par les contraintes physiologiques (Hüssy et al., 2020).

Le bar européen est un poisson partiellement migrateur, ciblé par la pêche commerciale et récréative dans toute son aire de répartition, du nord-est de l'océan Atlantique à la mer Noire et à la mer Méditerranée. Un déclin important au cours de la dernière décennie a été signalé pour le stock du nord, ce qui a motivé la Commission européenne à prendre des mesures d'urgence pour sa

conservation en 2015 (Commission européenne, 2015) et encouragé l'acquisition de connaissances pour soutenir sa gestion (de Pontual et al., 2023). Pendant la période de reproduction, les adultes révèlent des stratégies mixtes, avec des individus effectuant des migrations sur de longues distances pour se regrouper dans les zones de frai au large, tandis que d'autres restent résidents dans les eaux côtières pour se reproduire (de Pontual et al., 2019; Pawson et al., 2007). Le long des côtes françaises, les adultes se reproduisent généralement de janvier à juin et se regroupent dans trois principales zones de frai au large, situées au niveau le plateau de Rochebonne (Golfe de Gascogne), au nord de la presqu'île du Cotentin (Manche orientale) et en Manche occidentale (Dambrine et al., 2021). Les œufs pélagiques sont pondus et fécondés en eau libre, puis les larves nouvellement écloses entament une phase pélagique pendant 40 à 100 jours (Jennings et al., 1991; Pinto et al., 2021). Au cours de cette phase de dispersion, la disponibilité en nourriture et la température influencent de manière critique les traits d'histoire de vie, les larves à croissance rapide étant caractérisées par une durée de phase larvaire pélagique plus courte et une taille plus grande au moment du recrutement (Teichert et al., 2023). Au-delà de la température, la dispersion des larves est principalement liée à l'influence du vent sur les courants résiduels qui modulent le potentiel de dérive des larves (Beraud et al., 2018). Enfin, les larves qui réussissent, atteignent les eaux côtières où elles restent quelques semaines avant de se métamorphoser en juvéniles et de s'installer activement dans des nourriceries, tels que les marais salés et les estuaires (Jennings and Pawson, 1992; Laffaille et al., 2001). Ils y grandissent ensuite au cours de leur premier été, avant de s'éloigner progressivement des eaux côtières peu profondes au début de l'hiver (Martinho et al., 2008). En conséquence, la multiplicité des sites de frai (par exemple, large ou côtier), associée à la fluctuation temporelle des conditions vécues en mer, pose la question de la manière dont la variabilité des trajectoires de dispersion et l'état physiologique des larves pélagiques peuvent affecter leur succès de recrutement et leur stabilité dans la nourricerie, au travers de l'effet portefeuille.

Ici, nous avons émis l'hypothèse qu'une plus grande variabilité des histoires de dispersion devrait augmenter l'abondance locale des juvéniles de bar dans les nourriceries en réponse à l'influence positive de l'effet de portefeuille. Nous avons utilisé des chroniques chimiques enregistrées dans les otolithes pour quantifier le portefeuille des trajectoires de dispersion larvaire du bar dans six nourriceries estuariennes et son implication dans le maintien de l'abondance des populations locales. Comme les variations des concentrations élémentaires dans les otolithes peuvent refléter la variation chimique spatio-temporelle de l'environnement, nous nous sommes concentrés sur deux composantes clés de la vie larvaire, l'origine natale et la trajectoire spatio-temporelle, à travers la reconstruction des trajectoires empruntés par les larves pour atteindre les nourriceries. Alors que l'origine natale a été déduite des concentrations d'éléments proches du noyau de l'otolithe, nous avons utilisé les distances de déformation temporelle dynamique (DTW) sur des séries chronologiques d'éléments pour refléter les conditions environnementales rencontrées par les larves (Hegg and Kennedy, 2021). En fournissant des informations sur les formes globales des séquences élémentaires enregistrées le long des transects d'otolithes, cette méthode permet de décrire la dissemblance par paire entre les trajectoires larvaires, depuis la naissance de la larve jusqu'au recrutement dans les nourriceries. Premièrement, nous avons étudié les sources de variabilité des signatures des otolithes en testant l'influence des fluctuations temporelles (c'est-à-dire la date d'éclosion des larves), des

emplacements géographiques (c'est-à-dire le site de nurricerie) et de la physiologie des poissons (c'est-à-dire le taux de croissance des larves et la durée larvaire pélagique) pour chaque élément. Ces informations ont ensuite été utilisées pour étayer l'interprétation des variations des signatures multi-élémentaires, selon que les éléments étaient affectés par le moment de la dispersion, la physiologie des larves ou les variations géographiques. Pour évaluer le portefeuille larvaire du bar, nous avons ensuite proposé deux mesures de diversité basées sur la richesse et les variations des signatures chimiques entre les populations afin de refléter à la fois la diversité des origines natales et des trajectoires larvaires.

6.2. Matériels et méthodes

6.2.1. Contexte géographique et individus analysés

Les juvéniles de bar (longueur totale < 150 mm) ont été collectés dans six nurriceries estuariennes (Figure 28) réparties le long du gradient latitudinal des côtes françaises (une dans le Golfe de Gascogne et cinq le long de la Manche). Sur la zone d'étude, trois principales frayères hauturières ont été identifiées (Figure 28), qui sont soumises à des conditions hydrodynamiques différentes lors de la saison de frai hivernale du bar.

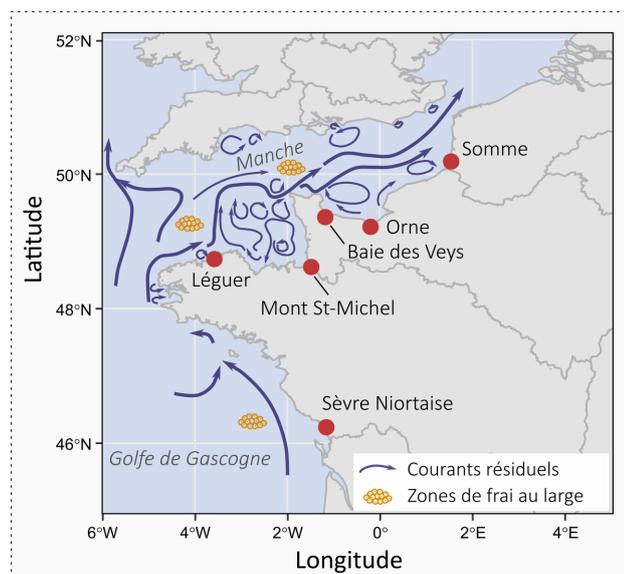


Figure 28 : Répartition géographique des six nurriceries (points rouges) étudiées le long des côtes françaises (une dans le Golfe de Gascogne : Sèvre Niortaise, et cinq le long de la Manche : Somme, Orne, baie des Veys, baie du Mont St-Michel, Léguer). Les flèches bleues sont des représentations schématiques des principaux courants résiduels observés durant la période hivernale selon Charria et al. (2013) pour le Golfe de Gascogne et SHOM (2000) pour la Manche. Le pictogramme d'amas d'œufs indique les trois principales frayères référencées au large sur le plateau de Rochebonne Golfe de Gascogne), dans l'ouest de la Manche et au nord de la presqu'île du Cotentin (est de la Manche), selon Dambrine et al. (2021). Des frayères côtières existent également, mais les données disponibles sont trop rares pour pouvoir les référencer géographiquement.

Les courants du Golfe de Gascogne sont principalement dirigés vers le nord sur le plateau le long du talus continental (Figure 28), puis ils s'affaiblissent et commencent à se diriger vers le sud à la fin du printemps. La circulation de l'eau dans la Manche apparaît beaucoup plus complexe et est principalement régie par la forte amplitude des cycles de marée et du vent, qui génèrent principalement des courants résiduels dirigés de l'Atlantique vers la mer du Nord (Figure 28). Par ailleurs, la circulation des courants offshore dans la baie du Mont St-Michel (c'est-à-dire le golfe Normand-Breton) est marquée par des structures tourbillonnaires autour des îles anglo-normandes et des archipels de Chausey et des Minquiers (Salomon and Breton, 1993). Au-delà de ces tendances générales, les variations interannuelles liées au vent et à la température peuvent induire une grande variabilité dans la dispersion des larves en raison de leur influence sur les courants océaniques et la durée des stades larvaires (Beraud et al., 2018).

A l'automne 2020, les abondances de bars ont été estimées à partir d'échantillons de chaluts à perche en application du protocole standardisé français, mis en œuvre dans la Directive Cadre sur l'Eau. Les abondances de bar ont été exprimées en nombre d'individus par 100 m² chalutés et moyennées pour fournir des estimations d'abondance dans chaque nourricerie estuarienne (Tableau 20). Même si l'objectif initial était de récolter environ 30 juvéniles de bar par site et par saison, le nombre final variait entre 15 et 31 individus en raison des variations de captures entre les estuaires (Tableau 20).

*Tableau 20 : Tableau récapitulatif des caractéristiques des juvéniles de bar européen, *Dicentrarchus labrax*, collectés dans les six nourriceries du littoral français, à l'automne 2020. Les estimations d'abondance (poissons par 100 m²) et le nombre de bars collectés sont présentés pour chaque nourricerie. La date d'éclosion (en jour calendaire), la croissance pélagique (en $\mu\text{m}\cdot\text{j}^{-1}$), la durée larvaire (en jours) ont été estimées à partir des incréments quotidiens sur les otolithes. Les valeurs minimales et maximales sont présentées.*

Nourricerie	Date capture	Abondance	Nombre d'individus	Date d'éclosion	Durée de vie larvaire	Croissance larvaire
Somme	1-Oct.	0.67 (\pm 1.26)	30	12-Mar. / 26 May	60 / 104	3.13 / 6.11
Orne	6-Oct.	1.45 (\pm 1.62)	22	29-Feb. / 27 May	48 / 99	3.31 / 5.88
Baie des Veys	21-Sept.	0.41 (\pm 0.43)	31	27-Feb. / 17 May	57 / 110	2.53 / 5.52
Mont St-Michel	18-Sept.	2.51 (\pm 3.01)	26	9-Apr. / 16 May	50 / 92	3.14 / 5.95
Léguer	29-Oct.	1.12 (\pm 1.00)	15	3-May / 15 Jun.	56 / 79	4.06 / 6.13
Sèvre Niortaise	8-Oct.	0.90 (\pm 1.38)	25	16-Feb. / 21 May	42 / 104	2.92 / 5.91

6.2.2. Préparation des otolithes et lecture des incréments

Les otolithes sagittaux des juvéniles ont été extraits et préparés de manière à réaliser des lectures d'incrément quotidiens (voir détails dans la section 5.2.1).

Pour chaque poisson, trois métriques ont été calculées pour évaluer l'influence des contraintes temporelles et physiologiques sur l'incorporation des éléments traces dans les otolithes. 1) La date d'éclosion a été déterminée en soustrayant le nombre total d'incrément quotidiens (âge du poisson) à la date de capture, ce qui donne un aperçu du moment où les larves ont dispersé. 2) La

durée de vie larvaire (en jours) a été définie comme le nombre d'incrémentes quotidiens entre le noyau et la marque d'installation, reflétant le temps passé par les larves dans l'environnement pélagique. 3) Le taux de croissance larvaire de l'otolithe (en $\mu\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$) a été évalué en divisant la taille de l'otolithe à l'installation (distance entre le noyau et la marque d'installation, en μm) par la durée de la phase larvaire, ce qui permet d'obtenir une estimation du taux de croissance somatique au stade larvaire.

6.2.3. Quantification de la composition élémentaire des otolithes

La composition élémentaire des otolithes a été quantifiée à l'aide d'une ablation laser femtoseconde à 257 nm (Lambda 3, Nexeya, Pessac, France) couplée à un spectromètre de masse plasma à couplage inductif haute résolution (HR-ICP-SFMS, Element XR ; Thermo Fisher, Brême, Allemagne). L'acquisition a été programmée pour avoir 1 point d'acquisition toutes les 2 secondes. Les ablations laser ont été réalisées avec une stratégie de balayage raster le long de l'axe de croissance le plus long de chaque otolithe avec un faisceau laser de 15 μm de diamètre, à une fréquence de 200 Hz, avançant à 5 $\mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$. Le profil élémentaire obtenu, du noyau (naissance) au bord de l'otolithe (capture), était constitué d'enregistrements successifs tous les 10 μm , représentant environ deux jours de vie larvaire du bar (Regner and Dulčić, 1994; Teichert et al., 2023). L'étalonnage externe et la précision analytique ont été réalisés avec les matériaux de référence internationaux NIST614, NIST612 et NIST610 (National Institute of Standards and Technology, USA), les poissons NIES22 (National Institute for Environmental Studies, Japon ; Yoshinaga et al., 2000) et FEBS-1 (Conseil national de recherches Canada, Canada). Bien que douze éléments traces aient été initialement suivis (^{138}Ba , ^{52}Cr , ^{63}Cu , ^7Li , ^{24}Mg , ^{55}Mn , ^{60}Ni , ^{208}Pb , ^{85}Rb , ^{86}Sr , ^{238}U , ^{66}Zn), nous nous sommes concentrés sur sept d'entre eux car leurs concentrations étaient supérieures aux limites de détection pour 95 % des otolithes (Ba, Cu, Mg, Mn, Rb, Sr, Zn ; Annexe 7). Pour tenir compte des variations de la quantité de matériau ablaté, le Ca a été utilisé comme étalon interne. Les compositions élémentaires ont été standardisées sous forme de rapports de masse élémentaires (exprimés en 'élément:Ca') sur la base de la stoechiométrie du carbonate de Ca. Enfin, les valeurs aberrantes dans les séquences chronologiques ont été identifiées et remplacées par des estimations interpolées linéairement à l'aide de la fonction 'tsclean' disponible dans le package « Forecast » (Hyndman et al., 2020).

6.2.4. Traitement des signatures des trajectoires natales et larvaires

- *Origine natale et signatures de trajectoire larvaire*

Bien que chaque ablation laser ait été réalisée depuis le noyau jusqu'au bord externe des otolithes, nous avons sélectionné uniquement les enregistrements entre le noyau et la marque d'installation pour nous concentrer sur la vie larvaire du bar (Teichert et al., 2023). En effet, les nourriceries estuariennes se caractérisent par une hétérogénéité spatiale importante des conditions physico-chimiques de l'eau, notamment en réponse au gradient de salinité entre la mer et l'eau douce. Ainsi, les profils d'éléments sensibles à la salinité enregistrés pendant la phase estuarienne (après l'installation) sont beaucoup plus variables que durant la phase marine, les rendant incomparables entre phases. Nous avons donc concentré nos analyses sur la phase de dispersion marine pour fournir

des informations sur l'endroit où les larves ont éclos et les chemins empruntés par les larves entre les environnements pour atteindre la zone de nourricerie. Deux étapes clés ont été étudiées : l'origine natale des larves et leur trajectoire (Figure 29). La signature d'origine natale a été évaluée en faisant la moyenne des enregistrements élémentaires entre 10 et 25 μm du nucléus (Figure 29), ce qui coïncide avec la résorption du sac vitellin (Regner and Dulčić, 1994), évitant ainsi le biais potentiel lié à l'influence maternelle incorporée dans le primordium de l'otolithe (Hegg et al., 2019). Contrairement aux signatures natales caractérisées par des valeurs discrètes, les signatures de trajectoire larvaire étaient constituées de séquences chronologiques des sept éléments traces, enregistrées entre 10 μm du nucléus et la marque d'installation (Figure 29), reflétant ainsi l'histoire chimique vécue par les larves de l'éclosion jusqu'à leur installation dans les nourriceries estuariennes.

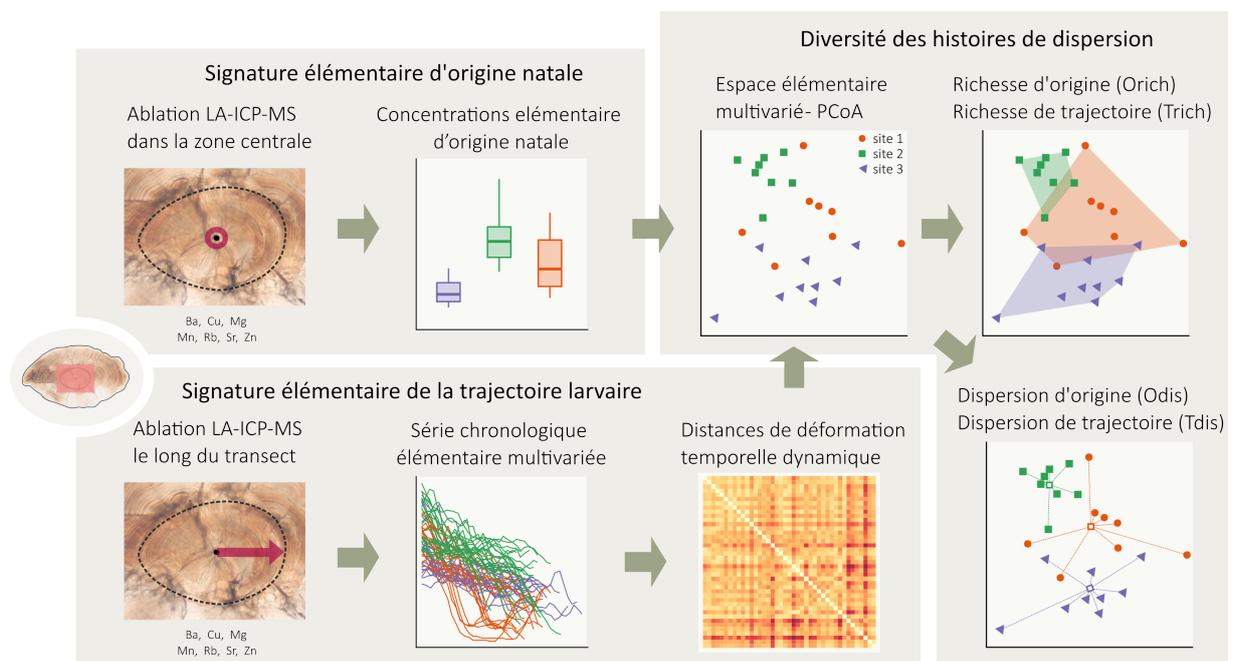


Figure 29 : Illustration de l'évaluation de l'origine natale et de la diversité des trajectoires larvaires à partir des signatures multi-élémentaires (Ba, Cu, Mg, Mn, Rb, Sr et Zn) des otolithes des bars juvéniles entre les nourriceries. A) Les signatures d'origine natale sont définies comme des valeurs discrètes en faisant la moyenne des enregistrements élémentaires autour du nucléus de l'otolithe, tout en excluant l'influence maternelle. B) Les signatures de trajectoire larvaire consistent en des séries temporelles multi-élémentaires enregistrées entre le nucléus de l'otolithe et la marque d'installation. Les similarités dans les trajectoires larvaires sont mesurées sur la base de distances de déformation temporelle dynamique (DTW) pour refléter la proximité des éléments chimiques incorporés au cours de la phase de dispersion océanique. C) Les signatures d'origine natale et les distances DTW de trajectoire sont utilisées pour construire des espaces multidimensionnels à partir desquels les indices de diversité des histoires de dispersion sont calculés. La richesse d'origine (Orich) et la richesse de trajectoire (Trich) sont définies comme la partie des espaces multidimensionnels occupés par les individus, fournissant des estimations de l'étendue d'origines natales ou des trajectoires larvaires des larves s'installant dans chaque nourricerie. La dispersion d'origine (Odis) et la dispersion de trajectoire (Tdis) sont définies comme la distance moyenne entre les individus et le centre de gravité, fournissant une mesure intuitive de la variance des origines natales ou des trajectoires larvaires dans chaque nourricerie.

Les similitudes entre les trajectoires larvaires ont été évaluées sur la base des distances de déformation temporelle dynamique (Dynamic Time Warping, DTW) pour refléter la proximité séquentielle des éléments chimiques incorporés au cours de la phase de dispersion pélagique. Fondamentalement, l'algorithme DTW trouve le chemin optimal entre deux séquences temporelles données après les avoir alignées, ce qui permet de comparer leur forme globale avec une mesure de distance (Hegg and Kennedy, 2021; Sakoe and Chiba, 1978). Cette approche de déformation flexible peut être mise en œuvre avec des données univariées ou multivariées ordonnées séquentiellement, et reste peu sensible aux longueurs de séquence car les séries temporelles sont réalignées en étirant ou en rétrécissant l'axe temporel (Ratanamahatana and Keogh, 2004). Bien qu'encore rarement utilisée en écologie, cette méthode a déjà été mise en œuvre pour décrire et classer différentes histoires de vie des poissons sur la base de la microchimie des otolithes (par exemple Hegg and Kennedy, 2021; Xuan and Wang, 2023). Dans ce cas, les valeurs de distance DTW restent faibles entre des larves ayant successivement connu des environnements chimiques similaires au cours de leur vie, alors que la distance augmente avec la dissimilarité des profils élémentaires.

Avant le traitement DTW, les séquences chronologiques ont été normalisées à une moyenne de zéro et une variance unitaire, puis interpolées à une longueur de 26 valeurs, ce qui correspondait à la longueur moyenne des séries dans l'ensemble de données (entre 17 et 40 enregistrements au cours de la vie larvaire). Cette interpolation sur des longueurs de séquences similaires permet un calcul plus rapide, mais n'affecte pas la capacité à faire correspondre avec précision les séquences chronologiques (Ratanamahatana and Keogh, 2004). Bien que la normalisation des données puisse atténuer certaines différences entre les séquences (Hegg and Kennedy, 2021), cette étape est nécessaire pour effectuer des comparaisons significatives, en particulier dans les approches multivariées où les concentrations élémentaires doivent être exprimées à une échelle similaire (Rakthanmanon et al., 2012). Dans un premier temps, les distances DTW ont été calculées séparément pour les sept séquences chronologiques univariées (une par élément trace), afin de produire des matrices de distance par paires entre individus pour chaque élément trace. Par la suite, des matrices de distance multi-éléments ont été construites en sélectionnant soit tous les éléments présentant des variations spatiales et temporelles, soit uniquement ceux qui variaient spatialement (voir ci-après pour la sélection des éléments).

- *Sources de variabilité des signatures des otolithes*

Pour améliorer l'interprétabilité des signatures multi-élémentaires de l'origine natale et de la trajectoire larvaire, nous avons déterminé quels éléments fluctuaient en fonction des sites géographiques ou en fonction des contraintes temporelles et physiologiques. En effet, les signatures élémentaires des otolithes peuvent être directement influencées par la composition chimique et les propriétés physiques de l'eau (facteurs extrinsèques) susceptibles de varier dans l'espace et dans le temps, mais aussi par des processus physiologiques (facteurs intrinsèques), tels que l'osmorégulation, le taux métabolique ou la croissance (Sturrock et al., 2015). Nous avons émis l'hypothèse que les éléments traces, différant par leur origine et leurs signatures de trajectoire larvaire entre les sites de nourriceries, fournissaient des indications sur la variabilité géographique de la chimie de l'eau. Bien

que l'origine natale précise des larves reste inconnue, nous avons supposé que la probabilité de changements spatiaux dans les origines natales et les trajectoires des larves devrait augmenter avec la distance entre les nourriceries. Nous avons ensuite identifié les éléments sensibles aux fluctuations temporelles en évaluant l'influence de la date d'éclosion sur la signature des otolithes. Les changements dans les conditions environnementales au cours de la saison de reproduction, notamment la température ou la salinité, sont susceptibles d'influencer le taux d'incorporation de certains éléments dans les otolithes. Enfin, le taux de croissance des larves et la durée pélagique ont été utilisés comme indicateur pour tester l'impact de la physiologie du poisson sur l'incorporation d'éléments au cours de la phase pélagique. Les processus physiologiques peuvent modifier la composition du sang et des otolithes et sont souvent contrôlés par les fluctuations de la température et de la photopériode, de sorte que la chimie des otolithes réagit à la fois directement et indirectement aux changements de l'environnement ambiant (Sturrock et al., 2015).

Pour chaque élément, une analyse de variance (ANOVA), suivie de comparaisons par paires à l'aide de tests Tukey HSD post-hoc, ont été réalisées pour examiner les changements dans les signatures natales en fonction des nourriceries estuariennes et de la date d'éclosion. Les concentrations élémentaires ont été transformées ($\log + 1$) pour répondre aux contraintes de normalité. De même, des distances DTW univariées ont été utilisées pour comparer les signatures de trajectoires entre les nourriceries et évaluer l'influence du taux de croissance des larves et de la durée pélagique à l'aide d'une analyse de variance par permutation (PerMANOVA). Les résultats des tests statistiques ont été utilisés pour déterminer quels éléments étaient adaptés pour refléter la variabilité géographique (c'est-à-dire les différences entre les nourriceries), les fluctuations temporelles (c'est-à-dire l'influence de la date d'éclosion) ou le contexte environnemental grâce au contrôle physiologique de la composition élémentaire (c'est-à-dire l'influence du taux de croissance ou de la durée pélagique). Les éléments qui ne variaient pas avec ces facteurs ont été considérés comme des traceurs environnementaux non pertinents et ont ensuite été supprimés de l'analyse.

Enfin, deux groupes d'éléments ont été définis : 1) le groupe spatial rassemblant des éléments qui différaient en fonction des nourriceries mais n'étaient pas influencés par la date d'éclosion, le taux de croissance larvaire ou la durée pélagique, tandis que 2) le groupe inclusif combinait tous les éléments sensibles aux paramètres spatiaux, temporels et contraintes physiologiques. Il est donc attendu que ce groupe d'éléments reflète les variations géographiques de l'origine des larves, mais également la variabilité temporelle des successions de cohortes, ainsi que l'hétérogénéité des conditions environnementales vécues par les larves à travers son impact sur la physiologie des poissons. Les deux groupes ont ensuite été utilisés pour produire des matrices de distance multi-élémentaires, en utilisant les distances euclidiennes entre les concentrations élémentaires pour l'origine natale et les distances DTW multivariées pour les séries temporelles de trajectoires. Suivant une approche similaire à l'analyse de trajectoire univariée, des PerMANOVA ont été utilisés pour confirmer la sensibilité de chaque groupe d'éléments aux contraintes spatiales, temporelles et physiologiques.

6.2.5. Diversité des trajectoires natales et larvaires

La diversité des origines natales et des trajectoires larvaires a été étudiée au sein de chaque nourricerie estuarienne afin de refléter le degré d'hétérogénéité des histoires de dispersion. Alors qu'une grande diversité d'origines natales suggère que les larves ont éclos dans différents sites de frai, une grande diversité de trajectoires larvaires reflète la diversité des environnements océaniques rencontrés par les larves au cours de leur dispersion avant d'atteindre leurs nourriceries estuariennes.

À partir des deux groupes d'éléments (groupes spatiaux et inclusifs), des matrices de distance natale et de trajectoire ont d'abord été utilisées pour construire des espaces multidimensionnels à l'aide de l'analyse des coordonnées principales (PCoA), afin de mettre en évidence les similitudes dans les conditions chimiques rencontrées par les larves. Pour chaque nourricerie, deux indices inspirés du cadre de la diversité fonctionnelle (Mouillot et al., 2013; Villéger et al., 2008) ont été calculés à partir des coordonnées de la PCoA (Figure 29). La richesse d'origine (Orich) et la richesse de trajectoire (Trich) ont été définies comme la proportion de volume de l'espace multidimensionnel rempli par les individus. Ces indices fournissent ainsi des estimations de l'étendue des origines ou des diversités de trajectoires des larves s'installant dans chaque nourricerie. En tant que métrique d'enveloppe convexe, elles ne prennent pas en compte la répartition des points dans le volume et peuvent être sensibles aux valeurs extrêmes, ainsi qu'à l'effort d'échantillonnage lors de la collecte des poissons (van der Plas et al., 2017). Les mesures de richesse se répartissent entre 0 et 1, les valeurs les plus élevées reflétant une plus grande hétérogénéité dans les signatures chimiques extrêmes des otolithes entre les individus. En revanche, la dispersion origine (Odis) et la dispersion trajectoire (Tdis) sont insensibles à la taille de l'échantillonnage puisqu'elles correspondent à la distance moyenne des individus au centre de gravité (Laliberté and Legendre, 2010). Ces métriques de dispersion représentent ainsi l'écart par rapport à la position moyenne des points dans l'espace multidimensionnel, fournissant une mesure de dispersion de l'origine ou de la trajectoire entre les poissons installés dans une nourricerie estuarienne. Odis et Tdis sont égaux à 0 lorsque tous les individus présentent des signatures microchimiques similaires dans leurs otolithes, alors que les valeurs augmentent jusqu'à 1 lorsque la plupart des individus sont éloignés du centroïde, c'est-à-dire lorsque les individus ont tendance à présenter des signatures d'origine ou de trajectoire contrastées.

Les métriques d'origine et de trajectoire ont été calculées à l'aide de la fonction `alpha.fd.multidim` disponible dans le package « `mFD` » (Magneville et al., 2022). Pour limiter l'influence de la taille des échantillons (entre 15 et 31 individus selon les estuaires), 100 réplicats bootstrap ont été générés sur les métriques de diversité pour obtenir des estimations fiables à l'aide de la fonction `boot` disponible dans le package « `bootstrap` » (Canty and Ripley, 2017). Des tests t par paires avec correction de Bonferroni ont ensuite été effectués pour comparer les mesures de diversité entre les nourriceries.

6.2.6. Influence de l'origine et de la diversité des trajectoires

Enfin, nous avons étudié si les variations dans l'origine natale et les historiques de dispersion des larves (c'est-à-dire le portefeuille de dispersion) influencent les processus démographiques locaux, en affectant notamment l'abondance des juvéniles de bar dans les nourriceries estuariennes. Par conséquent, des régressions linéaires ont été utilisées pour tester la relation entre les abondances de bar (nombre d'individus par 100 m² chalutés) et chaque métrique de diversité, en considérant les groupes spatiaux ou inclusifs d'éléments traces. Un effet significatif souligné par des tests F suggère qu'une partie des variations de l'abondance des juvéniles de bar dans les nourriceries dépend soit de la diversité des origines natales, soit de l'hétérogénéité des routes de dispersion océaniques traversées par les larves.

6.3. Résultats

L'abondance des juvéniles de bar variait entre 0,41 et 2,51 individus par 100 m² (Tableau 20) et différait significativement entre les six nourriceries (ANOVA, $F_{(5,84)} = 4,39$, $P = 0,001$). Dans l'ensemble, les dates d'éclosion pour les 149 bars collectés sont comprises entre février et juin 2020, mais elles différaient significativement entre les six nourriceries (ANOVA, $F_{(5,148)} = 19,42$, $P < 0,001$). Les juvéniles capturés dans la Manche occidentale (c'est-à-dire la baie du Mont St-Michel et le Léguer) ont éclos généralement plus tard que ceux capturés dans les autres sites (Tableau 20). De même, les durées pélagiques, allant de 42 à 110 jours, différaient selon les nourriceries (ANOVA, $F_{(5,148)} = 9,02$, $P < 0,001$) et étaient généralement plus courtes dans l'ouest de la Manche et le Golfe de Gascogne (Sèvre Niortaise). Le taux de croissance larvaire variait entre 2,53 et 6,13 $\mu\text{m}\cdot\text{j}^{-1}$ et semblait plus élevé pour les larves recrutées dans l'estuaire du Léguer (ANOVA, $F_{(5,148)} = 2,96$, $P = 0,014$).

6.3.1. Sélection d'éléments en fonction de leurs variations spatio-temporelles

La concentration moyenne de cinq éléments traces (Ba, Cu, Mn, Rb, Zn) enregistrée dans le centre des otolithes différait significativement d'une nourricerie à l'autre et n'était pas affectée par la date d'éclosion (Annexe 8). Les concentrations en Cu, Mn et Zn étaient plus élevées pour les bars capturés dans la baie du Mont St-Michel, tandis que les concentrations en Ba et en Rb étaient plus faibles par rapport aux autres nourriceries (Figure 30). La signature natale du Sr ne différait pas d'une nourricerie à l'autre, mais elle était influencée par la fluctuation temporelle, comme l'indique l'effet significatif de la date d'éclosion (Annexe 8). En revanche, le Mg n'a montré aucune fluctuation spatiale ou temporelle et a ensuite été retiré de l'analyse. Dans l'ensemble, l'analyse des signatures de trajectoire larvaire basée sur les distances DTW univariées a révélé des tendances similaires. Les trajectoires élémentaires du Ba, Cu, Rb et Zn différaient entre les nourriceries mais n'étaient pas sensibles aux contraintes temporelles et physiologiques (Annexe 9). En revanche, les trajectoires du Mn et du Sr étaient influencées par la période à laquelle les larves ont dispersé. De plus, la croissance larvaire et la durée pélagique ont affecté de manière significative l'incorporation du Sr (Annexe 9), suggérant que des contraintes physiologiques étaient impliquées pour cet élément. Comme pour les signatures natales, le Mg lors de la dispersion n'a pas été affecté par les contraintes spatiales, temporelles ou physiologiques et a ensuite été retiré de l'analyse.

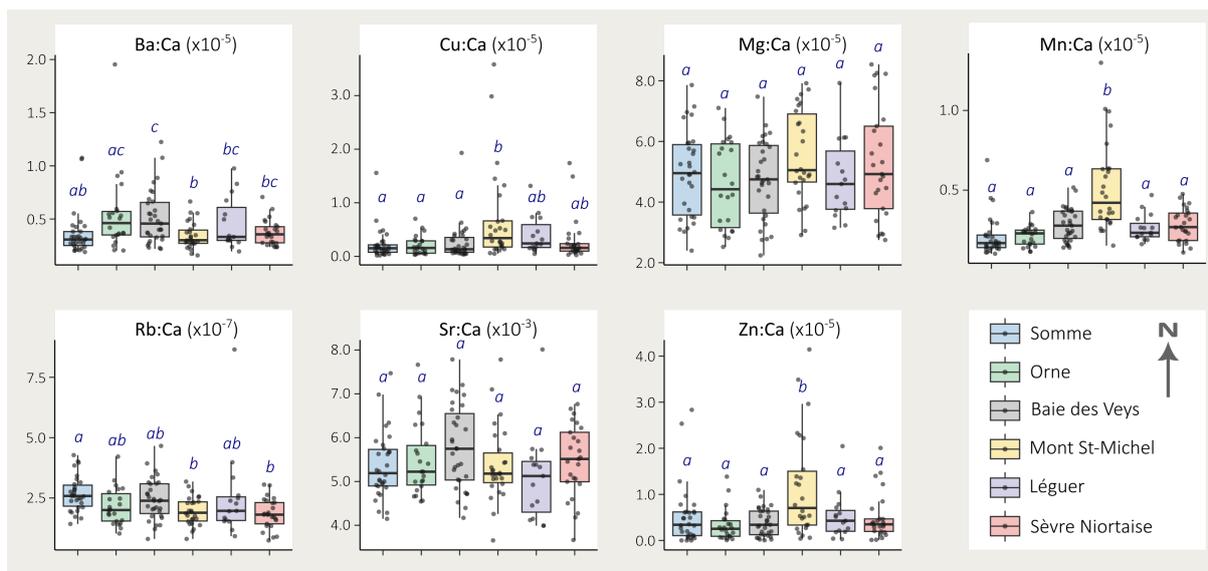


Figure 30 : Boxplots des éléments traces (Ba, Cu, Mg, Mn, Rb, Sr et Zn) enregistrés dans les parties centrales des otolithes de juvéniles de bar en fonction des six nourriceries. Les lettres bleues détaillent les résultats des tests de Tukey par paires. Les zones de nourriceries sont classées selon leur position latitudinale le long du littoral français.

Tableau 21 : Résultats de l'analyse des variances par permutation (PerMANOVA) comparant les signatures d'origines natales multi-élémentaires et les trajectoires larvaires entre les nourriceries en fonction du jour d'éclosion, du taux de croissance larvaire et de la durée larvaire pélagique. Les analyses ont été effectuées en utilisant les éléments du groupe spatial (Ba, Cu, Rb et Zn) ou du groupe inclusif (Ba, Cu, Rb, Zn, Mn et Sr). Les valeurs en gras indiquent un effet significatif à un niveau de signification de 0,05.

		d.f.	Sum sq.	R ²	F-value	P-value
ORIGINE NATALE	Groupe spatial					
	Nourricerie	5	73.38	0.124	4.06	0.001
	Jour d'éclosion	1	5.39	0.009	1.49	0.212
	Groupe inclusif					
	Nourricerie	5	131.55	0.148	5.1	0.001
	Jour d'éclosion	1	23.46	0.026	4.55	0.002
TRAJECTOIRE LARVAIRE	Groupe spatial					
	Nourricerie	5	273854	0.192	6.81	0.001
	Jour d'éclosion	1	8881	0.006	1.11	0.335
	Croissance	1	9583	0.007	1.19	0.311
	Durée larvaire	1	6844	0.005	0.85	0.451
	Groupe inclusif					
	Nourricerie	5	731175	0.244	9.41	0.001
	Jour d'éclosion	1	45976	0.015	2.96	0.032
Croissance	1	22387	0.007	1.44	0.212	
Durée larvaire	1	24125	0.008	1.55	0.198	

Compte tenu de ces résultats, quatre éléments traces (Ba, Cu, Rb et Zn) ont été inclus dans le groupe spatial, tandis que le groupe inclusif regroupait six éléments (Ba, Cu, Rb, Zn, Mn et Sr). Pour ces deux groupes, la sensibilité des signatures natales et de trajectoire multivariée aux changements spatiaux, temporels et physiologiques est restée congruente avec les réponses élémentaires univariées. Les signatures de groupes spatiaux n'étant affectées que par la variabilité géographique, tandis que les signatures de groupes inclusifs étaient également impactées par la date d'éclosion, ce qui souligne l'effet des fluctuations temporelles (Tableau 21). Malgré l'intégration du Sr, les signatures de trajectoires multivariées du groupe inclusif ne sont pas apparues affectées par la croissance larvaire et la durée larvaire pélagique.

6.3.2. Diversité des origines natales et des trajectoires larvaires

Quel que soit le groupe d'éléments, nos résultats ont mis en évidence des différences dans les origines natales et les trajectoires de dispersion entre les nurseries (Tableau 21). Malgré un chevauchement important des signatures, les comparaisons par paires ont souligné des différences progressives de l'estuaire de la Somme à la baie du Mont St-Michel, tandis que l'estuaire du Léguer présentait généralement des signatures natales et de trajectoire mixtes (Figure 31, Annexe 10). Il est intéressant de noter que les signatures des bars collectés dans le Golfe de Gascogne (Sèvre Niortaise) ne différaient pas significativement de celles collectées dans la Manche.

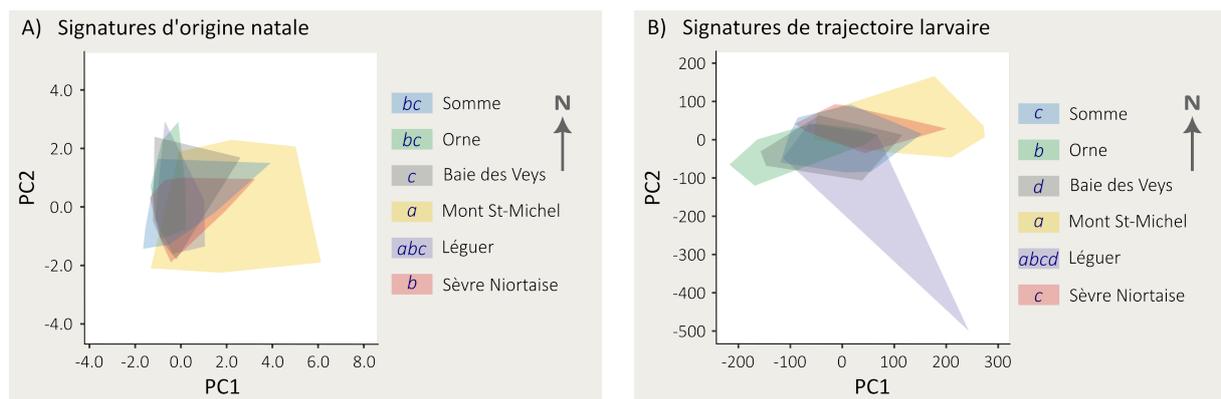


Figure 31 : Représentation des résultats de l'analyse des coordonnées principales (PCoA) réalisée sur A) les signatures d'origine natale et B) les signatures de trajectoire larvaire des juvéniles de bar capturés dans les six nurseries, telles que déduites des éléments traces dans les otolithes compris dans le groupe inclusif (Ba, Cu, Mn, Rb, Sr et Zn). Les enveloppes convexes des nurseries le long des deux premiers axes du PCoA sont représentées par des couleurs différentes. Les lettres bleues détaillent les résultats des PerMANOVA par paire avec correction de Bonferroni, où différentes lettres indiquent une différence significative entre les nurseries estuariennes.

Dans l'ensemble, les portefeuilles larvaires déduits de la chimie des otolithes étaient presque similaires entre les deux groupes d'éléments traces (Figure 32, Annexe 11). En se concentrant sur le groupe inclusif, les richesses d'origine (Orich) et de trajectoire (Trich) différaient significativement entre les nurseries (Orich : $F = 208,8$, $P < 0,001$; Trich : $F = 150,1$, $P < 0,001$) et suivaient des schémas géographiques comparables, caractérisés par une augmentation progressive de la richesse

depuis le nord de la Manche (c'est-à-dire l'estuaire de la Somme) jusqu'à la baie du Mont St-Michel, puis une baisse jusqu'aux estuaires du Léguer et de la Sèvre Niortaise (Figure 32). Il est intéressant de noter que le pic de richesse natale et de trajectoire était situé à proximité des deux zones de frai de la Manche et coïncidait avec des zones de forte amplitude de marée soumises à des courants latéraux très turbulents (Figure 28). De même, les dispersions de l'origine (Odis) et de la trajectoire (Tdis) différaient significativement entre les nourriceries (Orich : $F = 259,0$, $P < 0,001$; Trich : $F = 100,1$, $P < 0,001$) et les plus grandes estimations des dispersions d'origine et de trajectoire ont été rapportées pour des bars collectés dans la baie du Mont St-Michel, puis dans l'estuaire du Léguer, situés au sud de la Manche occidentale (Figure 32).

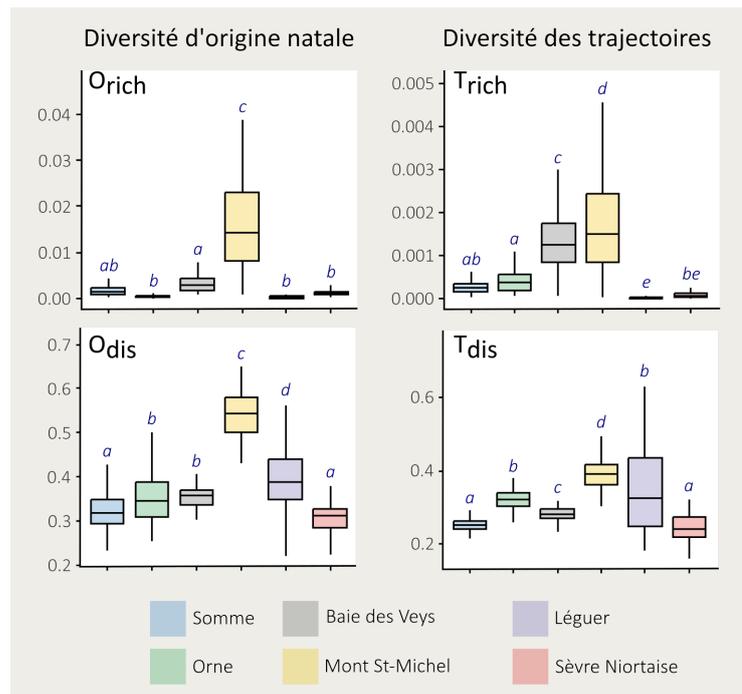


Figure 32 : Boxplots des variations des indices de richesse d'origine (Orich), de dispersion d'origine (Odis), de richesse de trajectoire (Trich) et de dispersion de trajectoire (Tdis) estimés à partir de juvéniles de bars capturés dans six nourriceries le long du gradient latitudinal des côtes françaises (sites classés selon leurs positions latitudinales). Les indices de diversité des trajectoires natales et larvaires ont été dérivés des éléments traces présents dans les otolithes inclus dans le groupe inclusif (Ba, Cu, Mn, Rb, Sr et Zn). Les boxplots représentent la variabilité des estimations générées à partir de 100 répétitions bootstrap. Les lettres bleues détaillent les résultats des tests t par paires avec correction de Bonferroni.

6.3.3. Influence de l'origine et diversité des trajectoires

Pour les deux groupes d'éléments, l'abondance des juvéniles de bar dans les nourriceries n'était pas significativement liée à la richesse d'origine ($n = 6$, groupe spatial : $F = 4,17$, $P = 0,110$, groupe inclusif : $F = 6,50$, $P = 0,063$) et la richesse de la trajectoire ($n = 6$, groupe spatial : $F = 5,88$, $P = 0,072$, groupe inclusif : $F = 0,91$, $P = 0,394$). En revanche, la densité des juvéniles était positivement liée à la dispersion d'origine ($n = 6$, $F = 8,79$, $P = 0,041$) et à la dispersion de trajectoire ($n = 6$, $F =$

22,08, $P = 0,009$) pour le groupe spatial, ainsi que pour le groupe inclusif ($n = 6$, dispersion d'origine : $F = 11,33$, $P = 0,028$, dispersion de trajectoire : $F = 11,99$, $P = 0,025$). Malgré le nombre limité de nurseries ($n = 6$), ce résultat suggère que l'hétérogénéité dans l'origine des larves, mais aussi dans leur trajectoire de dispersion environnementale, contribue à favoriser l'abondance des juvéniles de bar dans les nurseries (Figure 33, Annexe 12).

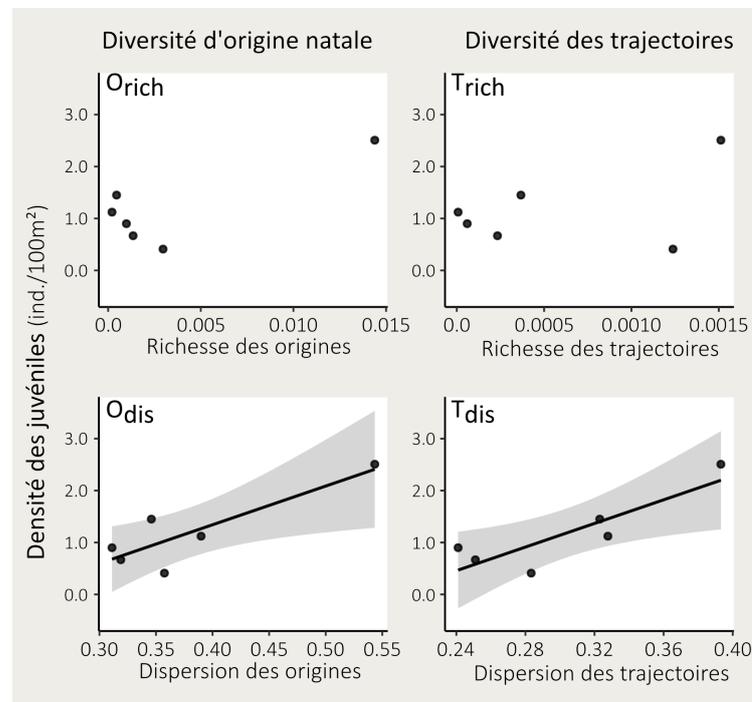


Figure 33 : Relations entre les densités de bars juvéniles (ind./100 m²) dans les six nurseries estuariennes et la richesse d'origine (Orich), la dispersion d'origine (Odis), la richesse de trajectoire (Trich) et la dispersion de trajectoire (Tdis), telles qu'évaluées par l'analyse des éléments traces caractérisant le groupe inclusif (Ba, Cu, Mn, Rb, Sr et Zn). Les lignes pleines indiquent des régressions linéaires significatives ($P < 0,001$). Les zones grisées indiquent l'intervalle de confiance à 95 % des modèles de régression.

6.4. Discussion

Le succès du recrutement local des larves dépend non seulement des processus hydrodynamiques, mais également de la qualité des environnements dans lesquels les larves ont dispersé (Shima et al., 2010). Au-delà des variations spatiales dans les sites de frai, le moment de la reproduction qui contrôle directement la période d'éclosion façonne également le cycle de vie des larves, car il détermine indirectement les conditions environnementales rencontrées par les larves (par exemple, la température, la disponibilité de la nourriture ou les voies de dispersion), qui à leur tour affectent la survie des larves, ainsi que le succès du recrutement (Shima et al., 2018). Dans ce contexte, notre étude met en évidence l'utilité des chronologies issues de la chimie des otolithes, car elles fournissent des informations sur l'origine des larves, le moment et le lieu de leur dispersion, ainsi

que l'état physiologique des poissons. Alors que les études se concentrent généralement sur l'origine natale des larves, nous avons également étudié les trajectoires larvaires pour fournir un aperçu plus complet de l'hétérogénéité des histoires de dispersion individuelle (Shima and Swearer, 2016). Pour cela, nous avons utilisé la distance DTW pour décrire la similarité entre les séquences chronologiques univariées et multivariées, depuis la naissance de la larve jusqu'à son recrutement en nurserie. Cette approche flexible a déjà été utilisée pour caractériser les cycles de vie des poissons à partir des séries temporelles issues de la chimie des otolithes (Hegg and Kennedy, 2021), et permet une meilleure estimation des distances inter-individuelles en limitant la perte d'informations. Ici, la variabilité des trajectoires des larves est supposée refléter les changements spatio-temporels dans la chimie de l'eau rencontrée par les larves au cours de leur étape de dispersion.

Les signatures chimiques des masses d'eau pouvant présenter des variations interannuelles (Sturrock et al., 2015), notre échantillonnage s'est concentré sur une seule saison de reproduction. En nous focalisant sur les individus de la même classe d'âge (c'est-à-dire les juvéniles de l'année), nous avons supposé que les effets combinés de la physiologie et de l'environnement pouvaient contribuer à accroître les différences entre les sites (Burns et al., 2020). De plus, notre analyse s'est concentrée uniquement sur le stade larvaire afin d'éviter l'influence de l'ontogénie sur l'intégration d'éléments physiologiquement régulés, comme cela a été mis en évidence pour le Mg, le Mn ou le Sr entre les stades juvénile et adulte du bar européen (Le Luherne et al., 2022; Reis-Santos et al., 2018b). Bien que les sites de frai ne puissent pas être identifiés spatialement, les différences significatives dans certaines concentrations d'éléments entre les six nurseries suggèrent que les larves ont éclos dans des environnements distincts puis ont dispersés dans des masses d'eau présentant des signatures chimiques contrastées. Quatre éléments traces (Ba, Cu, Rb et Zn) variaient spatialement au cours du stade larvaire mais restaient peu affectés par les fluctuations temporelles et la physiologie des poissons. Ces éléments avaient tendance à varier selon un gradient géographique dans la Manche, avec des valeurs de Ba plus élevées enregistrées chez les larves collectées dans les nurseries de l'Orne et de la baie de Veys, probablement en réponse à une salinité plus faible (Elsdon and Gillanders, 2005), induite par l'apport d'eau douce de la Seine (Desmit et al., 2015). De même, les concentrations plus élevées en Cu et en Zn signalées pour les individus capturés dans la baie du Mont St-Michel peuvent être liées aux ruissellements continentaux chargés en composés agrochimiques (Genova et al., 2022). En revanche, l'absence de changements spatiaux pour le Mg suggère que cet élément n'est pas un traceur efficace des conditions environnementales, comme cela a été précédemment signalé pour d'autres poissons (Hüssy et al., 2020).

Au-delà du contraste spatial entre les nurseries, les concentrations en Mn et Sr dans les otolithes varient également en fonction de la date d'éclosion des larves, probablement en raison de changements temporels dans la chimie de l'eau et de l'état physiologique des larves. Nos résultats indiquent que l'incorporation de Sr dans l'otolithe est étroitement liée au taux de croissance et à la durée de vie pélagique des larves de bar, qui sont principalement affectés par les changements de disponibilité alimentaire et de température (Teichert et al., 2023). À des températures plus élevées, les larves de bar se développent plus rapidement et présentent une durée larvaire pélagique plus courte. Des variations interannuelles similaires ont été rapportées par Reis-Santos et al. (2018) dans des

otolithes de juvéniles de bar en estuaire, soulignant un effet négatif de la température sur les concentrations de Mn, alors que les concentrations en Sr y étaient positivement lié. Par conséquent, l'augmentation de la température de l'eau au cours de la période de frai contribue probablement à expliquer les fluctuations des concentrations de Sr et de Mn, qui apparaissent ainsi comme des indicateurs pertinents pour refléter les changements temporels.

Il est intéressant de noter que les réponses multi-élémentaires d'origine natale et de trajectoire larvaire aux contraintes spatiales et physiologiques étaient fortement congruentes avec les profils élémentaires univariés, ce qui souligne la robustesse des résultats par rapport au choix des éléments. De plus, les patrons d'histoire de vie des larves sont restés relativement comparables entre les groupes d'éléments spatiaux (Ba, Cu, Rb et Zn) et inclusifs (Ba, Cu, Mn, Rb, Sr et Zn), ce qui suggère que les variations spatiales ont plus d'impact que la composante temporelle. Cependant, l'absence d'informations sur la chimie de l'eau ou sur les signatures des otolithes de larves capturées en mer ne permet pas de spatialiser les variations des éléments traces à travers le milieu marin et dans le temps (Neubauer et al., 2013). Bien que nos résultats indiquent que certains éléments restent insensibles à la date d'éclosion, notre approche ne permet pas de définir l'échelle spatiale des variations élémentaires et si l'étendue des masses d'eau diffère au cours de la saison. Des études complémentaires sont donc nécessaires pour délimiter l'étendue spatio-temporelle des signatures chimiques dans le milieu marin et affiner l'assignation des larves lors de leur phase de dispersion (Burns et al., 2020). De plus, coupler la chimie des otolithes avec d'autres approches telles que des analyses d'assignation génétique peut permettre une validation croisée et d'identifier la méthode la plus pertinente en fonction des contextes écologiques et environnementaux (Berumen et al., 2010).

Les changements spatio-temporels dans les signatures élémentaires reflètent généralement des tendances graduelles alignées sur les variations régionales de la chimie de l'eau ou de la température au sein de paysages marins complexes (Burns et al., 2020). Par conséquent, les méthodes traditionnelles visant à créer des groupes d'individus ayant des signatures comparables (c'est-à-dire des groupes de sites de frai) peuvent produire artificiellement des frontières nettes entre des zones géographiques ou des périodes temporelles. Comme alternative, nous proposons d'évaluer le portefeuille de dispersion des larves à l'aide de métriques couramment utilisées pour estimer la diversité fonctionnelle des communautés (Mouillot et al., 2013; Villéger et al., 2008). Dans cette approche, les distances entre individus au sein des espaces multidimensionnels reflètent la proximité chimique des signatures natales ou des trajectoires larvaires, ce qui permet de mesurer la diversité des histoires de dispersion sans affecter les propriétés continues de l'espace et du temps. Bien que de nombreux indices fonctionnels soient disponibles pour décrire la répartition des points dans un espace multidimensionnel (Schleuter et al., 2010), nous avons sélectionné deux indices aux propriétés distinctes. La richesse des origines et des trajectoires (équivalent de la richesse fonctionnelle ; Villéger et al. 2008) reflète l'éventail des histoires de dispersion individuelles au sein d'une population. Cependant, elle ne tient pas compte de la répartition des points dans le volume de l'enveloppe convexe et peut donc être particulièrement sensible à l'effort d'échantillonnage et aux valeurs extrêmes. Ce phénomène est notamment illustré par le cas de l'estuaire du Léguer, où un individu affiche une signature de trajectoire singulière par rapport à l'ensemble de la population. En revanche,

la dispersion des origines et des trajectoires (homologue de la dispersion fonctionnelle ; Laliberté and Legendre 2010) restent insensibles à l'effort d'échantillonnage et fournissent une estimation de la variance des histoires dispersives dans la population. Intuitivement, la valeur de l'indice augmente lorsque les individus affichent des signatures natales ou des trajectoires contrastées au sein de la population (c'est-à-dire une hétérogénéité spatiale et/ou temporelle plus élevée dans les histoires de dispersion entre individus). Cependant, cette approche ne permet pas d'identifier spatialement la provenance des larves car nous ne disposons pas d'informations a priori sur les frayères et leurs signatures environnementales associées (Neubauer et al., 2013; White et al., 2008). Ce problème peut être résolu dans des études futures en considérant les probabilités d'assignation géographique des larves pendant la phase marine, sur la base d'une cartographie des paysages chimiques (Burns et al., 2020). Cependant, cette approche nécessite d'importants moyens d'échantillonnage pour caractériser l'hétérogénéité chimique des masses d'eau sur l'ensemble de la zone d'étude, mais également dans le temps.

Le long des côtes françaises, nos résultats ont mis en évidence une grande variabilité dans les histoires de dispersion des larves de bar. La richesse en origines et trajectoires était maximale pour les individus de la nurserie du Mont St-Michel, ce qui suggère que le recrutement local est soutenu par plusieurs sites de ponte avec des larves traversant des routes marines contrastées. Il est intéressant de noter que la diversité des trajectoires était liée à la complexité des courants offshore à proximité des zones de reproduction. Les nurseries estuariennes caractérisées par des contextes hydrodynamiques complexes, notamment autour de la presqu'île du Cotentin (baie des Veys et baie du Mont St-Michel), présentaient un portefeuille larvaire plus diversifié que celles situées dans le reste de la Manche et dans le Golfe de Gascogne. Cette plus grande diversité de trajectoires de dispersion peut être influencée par la proximité de plusieurs zones de frai au large de la Manche, ainsi que côtières (Dambrine et al., 2021; Jennings and Pawson, 1992). Dans le golfe normand-breton, l'hydrodynamique locale est caractérisée par de forts courants de marée qui produisent une circulation complexe et des tourbillons autour des îles (Salomon and Breton, 1993). De tels tourbillons contribuent potentiellement à agréger les larves qui profitent de conditions de croissance favorables (Shulzitski et al., 2015) et les transportent dans différents courants en fonction de leur date d'éclosion, conduisant à des trajectoires de dispersion contrastées (Snyder et al., 2014). Des modèles biophysiques individuels ont démontré que les larves de bar de Manche Est proviennent principalement d'un recrutement local, alors que les sites de ponte sont plus diversifiés pour les nurseries situées en Manche Ouest (Beraud et al., 2018; Graham et al., 2023). Par exemple, Graham et al. (2023) ont rapporté que le Golfe de Gascogne, lorsque les conditions environnementales sont favorables (températures, vents, courants...), pourrait être une zone de frayère possible pour les nurseries de bar situées dans la Manche occidentale. En conséquence, les patrons de diversité mis en évidence par la microchimie des otolithes sont globalement conformes aux résultats des modèles biophysiques, soulignant une variabilité géographique importante dans l'autorecruement et le recrutement externe, associés à des problématiques de gestion différentes entre les nurseries.

Bien que nos résultats puissent être renforcés avec davantage de répliques, la diversité des origines et des trajectoires larvaires était positivement liée à l'abondance des juvéniles de bar dans les

nourriceries. Ce résultat suggère que de multiples sites de frai et l'hétérogénéité des histoires de dispersion contribuent à supporter les abondances locales par l'effet portefeuille, probablement en atténuant la stochasticité des patrons de connectivité et les incertitudes quant à la survie des larves (Dufour et al., 2015; Harrison et al., 2020). La baie du Mont St-Michel semble associée à de multiples frayères et présente une forte abondance de juvéniles de bar, alors que l'abondance dans d'autres nourriceries, comme les estuaires de la Somme ou de la Sèvre Niortaise, est beaucoup plus faible et alimentée par une gamme restreinte de frayères. Le lien entre l'effet portefeuille et le niveau de recrutement a déjà été démontré par Shima et Swearer (2016) pour un poisson de récif, *Forsterygion lapillum*, dont l'abondance des larves au recrutement est négativement corrélée au degré d'uniformité des histoires de dispersion, suggérant que les événements de recrutement importants peuvent être provoqués par des groupes d'individus partageant une histoire de dispersion similaire. Dans notre étude, les bars n'étaient pas des larves nouvellement recrutées, mais des juvéniles qui ont grandi pendant plusieurs mois dans la nourricerie. L'hétérogénéité spatio-temporelle des histoires de dispersion est donc supposée être plus élevée car plusieurs cohortes ont été incluses dans l'analyse. Cependant, il est probable qu'une mortalité sélective ait pu se produire au cours du processus d'installation (Le Pape and Bonhommeau, 2015), affectant l'étendue du spectre d'histoires de vie observé chez les juvéniles de bar. Par conséquent, des recherches plus approfondies sont encore nécessaires pour déterminer l'impact de l'histoire de dispersion des larves sur la survie et les processus démographiques lors de l'installation du bar dans les nourriceries (Shima et al., 2015; Shima and Swearer, 2010).

La connaissance des histoires de dispersion est essentielle à la gestion des espèces marines afin d'orienter les mesures de conservation ou de restauration, en identifiant les forces et les faiblesses des métapopulations (Dufour et al., 2015). Selon l'effet portefeuille, l'existence de multiples sites et dates de frai induisant une asynchronie temporelle dans la production des larves contribue à augmenter la stabilité et l'abondance des juvéniles de bar dans certaines nourriceries, qui à leur tour jouent probablement un rôle clé dans le soutien de la biomasse adulte à l'échelle de la métapopulation. En revanche, les nourriceries avec un faible portefeuille larvaire sont probablement soumises à de plus grandes fluctuations interannuelles et pourraient donc être plus sujettes à l'échec du recrutement en raison de la synchronicité de la dispersion des larves (Harrison et al., 2020). Le maintien d'une grande diversité de frayères et d'un haut niveau de connectivité entre les frayères et les nourriceries estuariennes apparaît ainsi comme un enjeu crucial pour préserver l'espèce et son exploitation et, plus largement, la biodiversité marine (Fontoura et al., 2022). Cependant, préserver les agrégations de juvéniles dans les nourriceries estuariennes, par exemple à l'aide de mesures de protection, peut s'avérer insuffisant pour maintenir les stocks, car l'abondance locale peut être limitée par une mortalité dépendante de la densité. Par conséquent, l'évaluation de la contribution des différentes nourriceries estuariennes au stock reproducteur sur les sites de frai est également essentielle pour quantifier la qualité de la nourricerie (Beck et al., 2001; Dahlgren et al., 2006). Dans ce contexte, la microchimie des otolithes fournit un cadre méthodologique approprié pour évaluer qualitativement les nourriceries estuariennes et leur importance dans le maintien de la métapopulation de bar (Le Luherne et al., 2022; Ryan et al., 2022).

6.5. En résumé...

Cette étude a mis en évidence **l'intérêt de la chimie des otolithes pour évaluer le portefeuille larvaire, à travers la caractérisation de l'origine et de la trajectoire des larves lors de leur dispersion marine.** Bien que notre étude se soit concentrée sur le bar, cette approche peut être transposée à d'autres poissons marins, ce qui apparaît particulièrement pertinent dans le contexte des aires marines protégées (Fontoura et al., 2022). **La définition de plan de gestion nécessite de prendre en compte à la fois la diversité des frayères et la connectivité entre les frayères pour réduire l'incertitude sur l'approvisionnement larvaire et favoriser la stabilité et la résilience des populations** au sein des réserves marines, mais aussi dans les zones côtières voisines (Harrison et al., 2020). En outre, **préserver/promouvoir la connectivité et l'effet du portefeuille larvaire peuvent être particulièrement importants dans le contexte du changement climatique,** où les perturbations des réseaux trophiques en réponse à des événements extrêmes (par exemple, les sécheresses perturbant les flux d'eau douce en estuaire, les vagues de chaleur marines) peuvent induire des échecs de recrutement dans les nourriceries (Arimitsu et al., 2021; Colombano et al., 2022). Dans un tel contexte où les conditions environnementales devraient être plus imprévisibles, la préservation de la diversité phénotypique est importante pour promouvoir la résilience des populations en maintenant une gamme de solutions écologiques (Schindler et al., 2010; Sturrock et al., 2020).

7. Conclusion générale

L'étude de la structure génétique des populations de bar (*D. labrax*), sprat (*S. sprattus*), gobie buhotte (*P. minutus*) et syngnathe de Duméril (*S. rostellatus*) des estuaires de la côte atlantique nord-est française met en lumière des variations selon les espèces. Dans cette étude, on s'attendait à observer une structuration génétique plus marquée pour les espèces qui dispersent peu et qui gardent leur progéniture pendant leur développement (gobie et syngnathe), et inversement pour les espèces qui dispersent plus et dont les œufs dispersent dès la fécondation (bar et sprat). Les résultats vont dans ce sens pour le sprat et le gobie, mais ils sont moins marqués pour le bar et le syngnathe. **Pour le bar et le sprat, nous n'observons pas de structuration des populations à l'échelle de la façade atlantique nord-est française.** Cependant, plus les populations de bar sont éloignées géographiquement, plus elles sont différenciées génétiquement. **Pour le syngnathe, comme pour le bar et le sprat, il n'y a pas de structuration génétique marquée.** Cependant, le **faible nombre d'individus** pour la population de la Sèvre niortaise, seule population de *S. rostellatus* du Golfe de Gascogne que l'on ait pu analyser dans cette étude, ne permet pas de conclure à une absence de structuration entre les populations du nord et du sud de la France. En effet, le coefficient de consanguinité global F_{IS} et le F_{IT} ont la même valeur de 0,156 et sont bien supérieurs aux valeurs obtenues pour le bar, le sprat et le gobie. A l'inverse, **le gobie montre une structuration génétique marquée entre la population de la baie du Mont-Saint-Michel et l'ensemble des autres estuaires.** L'isolement de cette population de la baie du Mont-Saint-Michel pourrait être dû aux caractéristiques géomorphologiques de la baie, soumise à un important marnage, à de forts courants giratoires, et à des phénomènes de sédimentation important.

Malgré la popularité de l'analyse des isotopes stables (Carbone et Azote), les déterminants des niches isotopiques des espèces et leurs conséquences sur le fonctionnement du réseau trophique restent mal décrits, notamment dans les estuaires. Dans ce projet, nous avons émis l'hypothèse que les caractéristiques des niches d'espèces sont influencées par les caractéristiques hydromorphologiques de l'écosystème et la structure fonctionnelle des assemblages de poissons. Ainsi, les niches trophiques de quatre espèces de poissons (*Dicentrarchus labrax*, *Pomatoschistus minutus*, *Sprattus sprattus* et *Platichthys flesus*) et leur chevauchement ont été comparés au cours de deux automnes consécutifs dans huit écosystèmes estuariens de la façade atlantique nord-est. **Nos résultats ont démontré une relative stabilité des positions trophiques des poissons dans les estuaires, malgré un niveau élevé de variabilité interspécifique.** Le bar occupait généralement la position trophique la plus élevée, suivi du gobie buhotte, tandis que la plie et le sprat occupaient la position la plus basse du réseau trophique. **Les niches isotopiques et le chevauchement des espèces étaient influencés par certaines caractéristiques estuariennes, notamment la taille de l'estuaire et l'étendue intertidale, mais également par des interactions biotiques aux niveaux intra et interspécifiques,** comme en témoigne l'influence de l'abondance des poissons et des paramètres de diversité fonctionnelle. **Ces résultats soutiennent l'affirmation selon laquelle la zone intertidale est un facteur essentiel dans la régulation des interactions trophiques, en favorisant la partition des**

niches et la diversification des ressources trophiques entre les espèces. De plus, la taille des niches et la divergence alimentaire des espèces diminuent avec la régularité croissante des stratégies trophiques au sein des assemblages, ce qui suggère que les espèces occupent des niches trophiques plus restreintes lorsqu'elles sont moins soumises à la compétition pour les mêmes ressources alimentaires. Ces résultats soulignent l'importance des conditions locales et de la composition fonctionnelle des assemblages dans la modulation des ressources trophiques consommées par les poissons dans les environnements estuariens. **La préservation de l'hétérogénéité environnementale est probablement un enjeu clé pour favoriser la coexistence d'espèces fonctionnellement dissemblables, limitant la compétition et maximisant la diversité dans les estuaires.**

Au-delà des conditions estuariennes, nous avons émis l'hypothèse que les conditions de vie rencontrées par les larves durant la phase pélagique étaient susceptibles d'affecter les performances des juvéniles lors de leur installation en nourricerie. En effet, **l'expression des traits d'histoire de vie dépend non seulement des contraintes environnementales actuelles, mais également des contraintes passées qui ont façonné les traits exprimés plus tôt dans leur vie, notamment au stade larvaire.** Un tel effet, appelé « effet de report ». Dans ce projet, nous avons utilisé une approche reconstructive basée sur la microstructure des otolithes pour étudier comment l'effet de report et l'environnement affectent les traits d'histoire de vie du bar européen, *Dicentrarchus labrax*. **Les résultats ont souligné une forte co-variation des traits larvaires en réponse à la disponibilité de nourriture et à la température dans l'environnement pélagique, soulignant que les larves à croissance rapide sont caractérisées par une durée larvaire pélagique plus courte, mais une taille plus grande au recrutement.** Cependant, l'ampleur des effets de report variait fortement d'un trait à l'autre, révélant que **les effets des traits larvaires sur les traits post-installation restaient mineurs par rapport à l'effet de l'environnement en nourricerie.** Dans les nourriceries estuariennes, nos résultats suggèrent que l'allocation des ressources résulte d'un compromis entre la croissance somatique et le stockage d'énergie. **Les juvéniles de poissons exposés à un stress anthropique ou à un risque de limitation alimentaire ont tendance à investir principalement dans le stockage, tandis que les individus dans des conditions environnementales favorables consacrent leurs ressources à la croissance somatique.** Ce résultat souligne donc l'importance des conditions environnementales, notamment la disponibilité en zone d'alimentation et le niveau de pression anthropique, sur les performances des juvéniles de bar en estuaire. Dans ce contexte, **l'effet dominant des contraintes environnementales sur les traits post-installation apparaît comme un élément favorable au succès des programmes de conservation et de restauration** dans les nourriceries côtières, car l'amélioration des conditions d'habitat devrait mécaniquement contribuer à améliorer les performances des juvéniles de poissons.

Dans le cadre du projet, **nous avons également évalué dans quelle mesure les asynchronies temporelles de la production de larves provenant de différentes zones de frai pouvaient influencer la stabilité et la résilience des métapopulations.** Un tel concept, appelé « effet portefeuille », suppose que la diversification des histoires de dispersion des larves devrait minimiser le risque d'échec du recrutement en augmentant la probabilité qu'au moins certaines larves réussissent à s'installer en nourricerie. Ici, nous avons utilisé une approche reconstructive basée sur la chimie des otolithes pour

quantifier le portefeuille de dispersion larvaire du bar européen, *Dicentrarchus labrax*, dans six zones de nurricerie estuariennes. **L'analyse des signatures natales et de trajectoire a indiqué que les larves éclosent dans des environnements distincts puis se dispersent dans des masses d'eau caractérisées par des signatures chimiques contrastées.** Alors que certains éléments traces semblaient affectés par les changements temporels (Mn et Sr), d'autres variaient spatialement au cours du stade larvaire mais restaient peu affectés par les fluctuations temporelles et la physiologie des poissons (Ba, Cu, Rb et Zn). **Nous avons ensuite proposé deux mesures de diversité, basées sur la richesse et les variations des signatures chimiques entre les populations, pour refléter la diversité spatio-temporelle des origines natales et des trajectoires larvaires** (c'est-à-dire les estimations du portefeuille de dispersion). Le long des côtes françaises, les estimations de diversité étaient maximales dans les nurriceries situées à proximité des frayères connues au large et caractérisées par des contextes hydrodynamiques complexes, comme la baie du Mont St-Michel. Enfin, **nos résultats indiquent que le portefeuille de dispersion était positivement lié à l'abondance locale des juvéniles de bar, confortant l'hypothèse selon laquelle l'hétérogénéité des histoires de dispersion contribue à favoriser le succès du recrutement dans les nurriceries.** Bien que notre étude se soit concentrée sur le bar, cette approche peut être transposée à d'autres poissons marins, ce qui apparaît particulièrement pertinent dans le contexte des aires marines protégées. En outre, **préserver/promouvoir la connectivité et l'effet du portefeuille larvaire peut être particulièrement important dans le contexte du changement climatique**, où les perturbations des réseaux trophiques en réponse à des événements extrêmes (par exemple, les sécheresses, les vagues de chaleur marines) peuvent induire des échecs de recrutement en nurricerie.

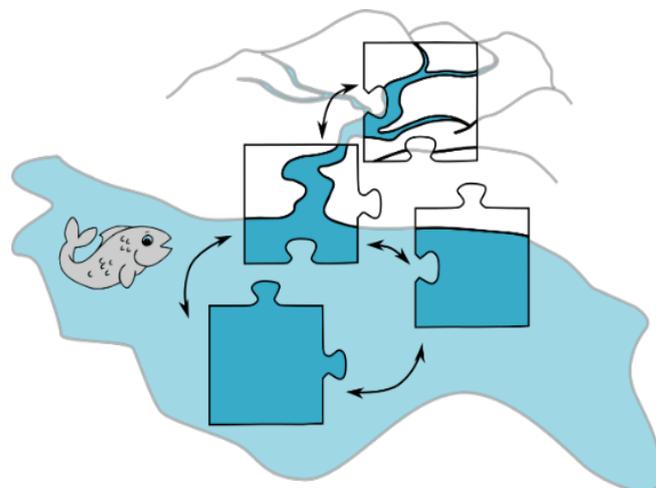
Pour conclure, ce projet a permis de mettre à profit les efforts d'échantillonnages mis en place dans le cadre du réseau de suivi DCE des masses d'eau de transition en apportant des connaissances nouvelles sur les liens fonctionnels entre les milieux marins et estuariens pour la croissance des jeunes stades en estuaire. Cette étude a notamment mis en évidence **l'importance des zones intertidales dans la régulation des relations trophiques au sein des estuaires, mais également pour soutenir la fonction de croissance des juvéniles de poissons marins.** Au-delà, des pertes d'habitats intertidaux, **les résultats soulignent l'influence des pressions humaines au sein des bassins versants et des milieux littoraux sur les performances de croissance en estuaire.** Toutefois, les métriques utilisées dans cette étude reflètent un niveau de pression synthétique (densité de population, urbanisation), mais ne permettent pas de cibler et de hiérarchiser précisément l'impact d'une catégorie de pression. De futures études, spatialisées plus finement à l'échelle intra-estuarienne, pourraient permettre de préciser l'impact des différences sources de pressions sur la fonction de nurricerie et le fonctionnement trophique en estuaire.

Bien que la relative indépendance entre la croissance en estuaire et les conditions de vie larvaire constitue un contexte favorable pour le succès d'action de restauration, l'implication forte des conditions de vie marine sur la taille à l'installation peut influencer le succès du recrutement des larves en nurricerie. En effet, la définition temporelle des échantillonnages réalisés dans le cadre de la DCE (deux campagnes annuelles, printanière et automnale) ne permet pas d'évaluer la survie des individus lors de la phase d'installation. Des échantillonnages réguliers (mensuel ou

bimensuel) sur des zones ateliers pourraient permettre d'évaluer la survie des cohortes, et mettre en évidence une mortalité sélective des juvéniles en fonction de leurs caractéristiques lors du recrutement (ex. taille et âge au recrutement, réserves énergétiques... etc.). En effet, la relation entre l'abondance en juvéniles de bar et la diversité des histoires de dispersion suggère une implication de la diversité des sources de production larvaire sur les taux de survie en estuaire. Ainsi, **la prise en compte de l'hétérogénéité des histoires de vie larvaires dans la définition de plan de gestion, notamment la répartition spatiale des zones de protection, pourrait contribuer à favoriser la stabilité et la résilience des populations en nurserie.**

8. Remerciements

Les agents MNHN de la Station Marine de Dinard, ainsi que l'ensemble des partenaires du projet CRIJEST, tiennent à remercier les opérateurs du réseau de suivi DCE des masses d'eau de transition pour leur aide et leur contribution à la collecte des échantillons. Les campagnes de chalutage ont été réalisées dans le cadre du réseau de surveillance de la Directive Cadre Européenne sur l'Eau pour les masses d'eau de transition de la façade Manche-Atlantique avec le financement de l'Agence de l'eau Artois-Picardie, de l'Agence de l'eau Seine-Normandie et de l'Agence de l'eau Loire-Bretagne. La masse d'eau de la Somme a été échantillonnée par la Cellule de Suivi du Littoral Normand, sous la responsabilité opérationnelle de Sylvain Duhamel. Les masses d'eau de l'Orne, des baies des Veys et du Mont Saint-Michel ont été échantillonnées par le bureau d'étude SEANEO, sous la responsabilité opérationnelle de Rébecca Bauchet. Les masses d'eau du Léguer et de la Laïta ont été échantillonnées par le bureau d'étude Nereis Environnement, sous la responsabilité opérationnelle de Cécile Persohn. Enfin, la masse d'eau de la Sèvre Niortaise a été échantillonnée par le bureau d'étude SEANEO, sous la responsabilité opérationnelle de Julia Martin. Une fois encore, nous tenons à remercier toutes ces personnes pour leur disponibilité, ainsi que le soutien qu'elles ont apporté à la conduite de ce projet.



9. Références

- Adamack, A.T., Gruber, B., 2014. PopGenReport: simplifying basic population genetic analyses in R. *Methods Ecol. Evol.* 5, 384–387.
- Alheit, J., 1988. Reproductive biology of sprat (*Sprattus sprattus*): factors determining annual egg production. *ICES J. Mar. Sci.* 44, 162–168.
- Amara, R., Selleslagh, J., Billon, G., Minier, C., 2009. Growth and condition of 0-group European flounder, *Platichthys flesus* as indicator of estuarine habitat quality. *Hydrobiologia* 627, 87–98. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9717-9>
- Anderson, C., Cabana, G., 2005. $\delta^{15}\text{N}$ in riverine food webs: effects of N inputs from agricultural watersheds. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62, 333–340.
- Anderson, J.T., 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 8, 55–66.
- Andrades, R., Joyeux, J.C., Macieira, R.M., Godoy, B.S., Reis-Filho, J.A., Jackson, A.L., Giarrizzo, T., 2021. Niche-Relationships Within and Among Intertidal Reef Fish Species. *Front. Mar. Sci.* 8, 1–11. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.659579>
- Araújo, F.G., Williams, W.P., Bailey, R.G., 2000. Fish assemblages as indicators of water quality in the middle Thames estuary, England (1980–1989). *Estuaries* 23, 305–317.
- Arimitsu, M.L., Piatt, J.F., Hatch, S., Suryan, R.M., Batten, S., Bishop, M.A., Campbell, R.W., Coletti, H., Cushing, D., Gorman, K., 2021. Heatwave-induced synchrony within forage fish portfolio disrupts energy flow to top pelagic predators. *Glob. Chang. Biol.* 27, 1859–1878.
- Ayata, S.-D., 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). *Prog. Oceanogr.* 87, 18–36.
- Azevedo, L.S., Pestana, I.A., Almeida, M.G., Bastos, W.R., Souza, C.M.M., 2022. Do fish isotopic niches change in an Amazon floodplain lake over the hydrological regime? *Ecol. Freshw. Fish* 31, 72–80. <https://doi.org/10.1111/eff.12609>
- Bannon, R.O., Roman, C.T., 2008. Using stable isotopes to monitor anthropogenic nitrogen inputs to estuaries. *Ecol. Appl.* 18, 22–30. <https://doi.org/10.1890/06-2006.1>
- Barbier, E.B., Hacker, S.D., Kennedy, C., Koch, E.W., Stier, A.C., Silliman, B.R., 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecol. Monogr.* 81, 169–193.
- Bartoń, K., 2020. MuMIn: multi-model inference. R package version 1.43. 17.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* 67, 1–48.
- Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A., Macleod, H., 2004. Determining trophic niche width:

- A novel approach using stable isotope analysis. *J. Anim. Ecol.* 73, 1007–1012. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x>
- Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates: a better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nurse. *Bioscience* 51, 633–641.
- Ben-Shachar, M.S., Lüdtke, D., Makowski, D., 2020. effectsize: Estimation of Effect Size Indices and Standardized Parameters. *J. Open Source Softw.* 5, 2815.
- Bento, E.G., Grilo, T.F., Nyitrai, D., Dolbeth, M., Pardal, M.Â., Martinho, F., 2016. Climate influence on juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*, L.) populations in an estuarine nursery: A decadal overview. *Mar. Environ. Res.* 122, 93–104.
- Beraud, C., Van Der Molen, J., Armstrong, M., Hunter, E., Fonseca, L., Hyder, K., 2018. The influence of oceanographic conditions and larval behaviour on settlement success - The European sea bass *Dicentrarchus labrax* (L.). *ICES J. Mar. Sci.* 75, 455–470. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx195>
- Bergenius, M.A., Meekan, M.G., Robertson, R.D., McCormick, M.I., 2002. Larval growth predicts the recruitment success of a coral reef fish. *Oecologia* 131, 521–525.
- Berumen, M.L., Walsh, H.J., Raventós, N., Planes, S., Jones, G.P., Starczak, V., Thorrold, S.R., 2010. Otolith geochemistry does not reflect dispersal history of clownfish larvae. *Coral Reefs* 29, 883–891.
- Blaber, S.J.M., 1991. Deep sea, estuarine and freshwater fishes: life history strategies and ecological boundaries. *South. African J. Aquat. Sci.* 17, 2–11.
- Bode, M., Williamson, D.H., Harrison, H.B., Outram, N., Jones, G.P., 2018. Estimating dispersal kernels using genetic parentage data. *Methods Ecol. Evol.* 9, 490–501.
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D., Forister, M.L., 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Am. Nat.* 161, 1–28.
- Bonhomme, F., Naciri, M., Bahri-Sfar, L., Lemaire, C., 2002. Analyse comparée de la structure génétique de deux espèces de poissons marins apparentées et sympatriques *Dicentrarchus labrax* et *Dicentrarchus punctatus*. *Comptes rendus. Biol.* 325, 213–220.
- Borcier, E., Artigaud, S., Gaillard, J.C., Armengaud, J., Charrier, G., Couteau, J., Receveur, J., Ouddane, B., Diop, M., Amara, R., Laroche, J., Pichereau, V., 2019. Coupling caging and proteomics on the European flounder (*Platichthys flesus*) to assess the estuarine water quality at micro scale. *Sci. Total Environ.* 695, 133760. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.133760>
- Bouaziz, R., Le Loc'h, F., Rolet, C., Veillet, G., Munaron, J.M., Rabhi, K., Djebbar, A.B., Amara, R., Ben Rais Lasram, F., 2021. Structure and seasonal variability in fish food webs in a small macrotidal estuary (Canche estuary, Eastern English Channel) based on stable carbon and nitrogen isotope analysis.

- Bouchereau, J.L., Joyeux, J.C., Quignard, J.P., 1989. La reproduction de *Pomatoschistus microps* (Kroyer, 1938), Poissons, Gobiides, dans la lagune de Mauguio. Fr. B Ecol 20, 193–202.
- Brosset, P., Ménard, F., Fromentin, J.M., Bonhommeau, S., Ulses, C., Bourdeix, J.H., Bigot, J.L., Van Beveren, E., Roos, D., Saraux, C., 2015. Influence of environmental variability and age on the body condition of small pelagic fish in the Gulf of Lions. Mar. Ecol. Prog. Ser. 529, 219–231. <https://doi.org/10.3354/meps11275>
- Burns, N.M., Hopkins, C.R., Bailey, D.M., Wright, P.J., 2020. Otolith chemoscape analysis in whiting links fishing grounds to nursery areas. Commun. Biol. 3, 690.
- Cabral, H.N., 2000. Comparative feeding ecology of sympatric *Solea solea* and *S. senegalensis*, within the nursery areas of the Tagus estuary, Portugal. J. Fish Biol. 57, 1550–1562.
- Cachera, M., Ernande, B., Villanueva, M.C., Lefebvre, S., 2017. Individual diet variation in a marine fish assemblage: Optimal Foraging Theory, Niche Variation Hypothesis and functional identity. J. Sea Res. 120, 60–71.
- Campana, S.E., 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. Mar. Ecol. Prog. Ser. 188, 263–297.
- Campero, M., De Block, M., Ollevier, F., Stoks, R., 2008. Metamorphosis offsets the link between larval stress, adult asymmetry and individual quality. Funct. Ecol. 22, 271–277.
- Canty, A., Ripley, B., 2017. boot: Bootstrap R (S-Plus) Functions. R package version 1.3-20. R Packag. version 1.3-20.
- Castejón-Silvo, I., Terrados, J., Nguyen, T., Jutfelt, F., Infantes, E., 2021. Increased energy expenditure is an indirect effect of habitat structural complexity loss. Funct. Ecol. 35, 2316–2328.
- Catalano, K.A., Dedrick, A.G., Stuart, M.R., Puritz, J.B., Montes Jr, H.R., Pinsky, M.L., 2021. Quantifying dispersal variability among nearshore marine populations. Mol. Ecol. 30, 2366–2377.
- Cattrijsse, A., Hampel, H., 2006. European intertidal marshes: a review of their habitat functioning and value for aquatic organisms. Mar. Ecol. Prog. Ser. 324, 293–307.
- Cayocca, F., Dussauze, M., Le Hir, P., Bassoullet, P., Jestin, H., 2006. Modélisation hydro-sédimentaire de la Baie du Mont Saint-Michel, in: IX Èmes Journées Nationales Génie Côtier-Génie Civil, Brest, 12-14 Septembre 2006.
- Charria, G., Lazure, P., Le Cann, B., Serpette, A., Reverdin, G., Louazel, S., Batifoulier, F., Dumas, F., Pichon, A., Morel, Y., 2013. Surface layer circulation derived from Lagrangian drifters in the Bay of Biscay. J. Mar. Syst. 109, S60–S76.
- Chevan, A., Sutherland, M., 1991. Hierarchical partitioning. Am. Stat. 45, 90–96.
- Chevillot, X., Drouineau, H., Lambert, P., Carassou, L., Sautour, B., Lobry, J., 2017. Toward a phenological mismatch in estuarine pelagic food web? PLoS One 12, 1–21.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173752>

- Claridge, P.N., Hardisty, M.W., Potter, I.C., Williams, C. V, 1985. Abundance, life history and ligulosis in the gobies (Teleostei) of the inner Severn estuary. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 65, 951–968.
- Colombano, D.D., Carlson, S.M., Hobbs, J.A., Ruhi, A., 2022. Four decades of climatic fluctuations and fish recruitment stability across a marine-freshwater gradient. *Glob. Chang. Biol.* 28, 5104–5120. <https://doi.org/10.1111/gcb.16266>
- Comte, L., Cucherousset, J., Boulêtreau, S., Olden, J.D., 2016. Resource partitioning and functional diversity of worldwide freshwater fish communities. *Ecosphere* 7, e01356.
- Coscia, I., Mariani, S., 2011. Phylogeography and population structure of European sea bass in the north-east Atlantic. *Biol. J. Linn. Soc.* 104, 364–377.
- 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. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 81, 179–190.
- Cowen, R.K., Sponaugle, S., 2009. Larval dispersal and marine population connectivity. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 1, 443–466.
- da Silva, C.R.B., Wilson, R.S., Riginos, C., 2019. Rapid larval growth is costly for post-metamorphic thermal performance in a Great Barrier Reef fish. *Coral Reefs* 38, 895–907. <https://doi.org/10.1007/s00338-019-01815-7>
- 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. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 312, 291–295.
- Dambrine, C., Woillez, M., Huret, M., de Pontual, H., 2021. Characterising Essential Fish Habitat using spatio-temporal analysis of fishery data: A case study of the European seabass spawning areas. *Fish. Oceanogr.* 30, 413–428.
- Daverat, F., Tomas, J., Lahaye, M., Palmer, M., Elie, P., 2005. Tracking continental habitat shifts of eels using otolith Sr/Ca ratios: validation and application to the coastal, estuarine and riverine eels of the Gironde–Garonne–Dordogne watershed. *Mar. Freshw. Res.* 56, 619–627. <https://doi.org/10.1071/MF04175>
- Day, L., Brind'Amour, A., Cresson, P., Chouquet, B., Le Bris, H., 2021. Contribution of Estuarine and Coastal Habitats Within Nursery to the Diets of Juvenile Fish in Spring and Autumn. *Estuaries and Coasts* 44, 1100–1117. <https://doi.org/10.1007/s12237-020-00823-z>
- De Moor, G., Lanckneus, J., 1990. Stabilité et apports sédimentaires sur les bancs de Flandre. *Ann Soc Géol Nord* 109, 129–139.
- de Pontual, H., Heerah, K., Goossens, J., Garren, F., Martin, S., Le Ru, L., Le Roy, D., Woillez, M., 2023. Seasonal migration, site fidelity, and population structure of European seabass (*Dicentrarchus labrax*). *ICES J. Mar. Sci.* 80, 1606–1618.

- de Pontual, H., Lalire, M., Fablet, R., Laspougeas, C., Garren, F., Martin, S., Drogou, M., Woillez, M., 2019. New insights into behavioural ecology of European seabass off the West Coast of France: implications at local and population scales. *ICES J. Mar. Sci.* 76, 501–515.
- De Silva, S.S., 1973. Aspects of the reproductive biology of the sprat, *Sprattus sprattus* (L.) in inshore waters of the west coast of Scotland. *J. Fish Biol.* 5, 689–705.
- Debes, P. V, Zachos, F.E., Hanel, R., 2008. Mitochondrial phylogeography of the European sprat (*Sprattus sprattus* L., Clupeidae) reveals isolated climatically vulnerable populations in the Mediterranean Sea and range expansion in the northeast Atlantic. *Mol. Ecol.* 17, 3873–3888.
- Desmit, X., Ruddick, K., Lacroix, G., 2015. Salinity predicts the distribution of chlorophyll a spring peak in the southern North Sea continental waters. *J. Sea Res.* 103, 59–74.
- Dewicke, A., 2002. Hyperbenthic communities of the North Sea.
- Do, C., Waples, R.S., Peel, D., Macbeth, G.M., Tillett, B.J., Ovenden, J.R., 2014. NeEstimator v2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (N_e) from genetic data. *Mol. Ecol. Resour.* 14, 209–214.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2013. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography (Cop.)*. 36, 027–046. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Doyle, T.K., Haberlin, D., Clohessy, J., Bennison, A., Jessopp, M., 2017. Localised residency and inter-annual fidelity to coastal foraging areas may place sea bass at risk to local depletion. *Sci. Rep.* 7, 45841.
- Dufour, M.R., May, C.J., Roseman, E.F., Ludsin, S.A., Vandergoot, C.S., Pritt, J.J., Fraker, M.E., Davis, J.J., Tyson, J.T., Miner, J.G., 2015. Portfolio theory as a management tool to guide conservation and restoration of multi-stock fish populations. *Ecosphere* 6, 1–21.
- Dupont-Prinet, A., Chatain, B., Grima, L., Vandeputte, M., Claireaux, G., McKenzie, D.J., 2010. Physiological mechanisms underlying a trade-off between growth rate and tolerance of feed deprivation in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *J. Exp. Biol.* 213, 1143–1152.
- Durant, J.M., Hjermmann, D.Ø., Ottersen, G., Stenseth, N.C., 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Clim. Res.* 33, 271–283.
- Ebenman, B., 1992. Evolution in organisms that change their niches during the life cycle. *Am. Nat.* 139, 990–1021.
- Eckrich, C.A., Albeke, S.E., Flaherty, E.A., Bowyer, R.T., Ben-David, M., 2020. rKIN: Kernel-based method for estimating isotopic niche size and overlap. *J. Anim. Ecol.* 89, 757–771.
- Elliott, M., Whitfield, A.K., Potter, I.C., Blaber, S.J.M., Cyrus, D.P., Nordlie, F.G., Harrison, T.D., 2007. The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: a global review. *Fish Fish.* 8, 241–268.

- Elsdon, T.S., Gillanders, B.M., 2005. Alternative life-history patterns of estuarine fish: barium in otoliths elucidates freshwater residency. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62, 1143–1152.
- Elsdon, T.S., Gillanders, B.M., 2002. Interactive effects of temperature and salinity on otolith chemistry: challenges for determining environmental histories of fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59, 1796–1808.
- Elsdon, T.S., Wells, B.K., Campana, S.E., Gillanders, B.M., Jones, C.M., Limburg, K.E., Secor, D.H., Thorrold, S.R., Walther, B.D., 2008. Otolith chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes: hypotheses, assumptions, limitations and inferences. *Oceanogr. Mar. Biol. an Annu. Rev.* 46, 297–330.
- Feranec, J., Soukup, T., Hazeu, G., Jaffrain, G., 2016. European landscape dynamics: CORINE land cover data. CRC Press.
- Fitzgerald, D.B., Winemiller, K.O., Sabaj Pérez, M.H., Sousa, L.M., 2017. Using trophic structure to reveal patterns of trait-based community assembly across niche dimensions. *Funct. Ecol.* 31, 1135–1144.
- Fonds, M., 1973. Sand gobies in the Dutch Wadden Sea (*pomatoschistus*, gobiidae, pisces). *Netherlands J. Sea Res.* 6, 417–478.
- Fontoura, L., D'agata, S., Gamoyo, M., Barneche, D.R., Luiz, O.J., Madin, E.M.P., Eggertsen, L., Maina, J.M., 2022. Protecting connectivity promotes successful biodiversity and fisheries conservation. *Science (80-.)*. 375, 336–340.
- França, S., Vasconcelos, R.P., Tanner, S., Máguas, C., Costa, M.J., Cabral, H.N., 2011. Assessing food web dynamics and relative importance of organic matter sources for fish species in two Portuguese estuaries: a stable isotope approach. *Mar. Environ. Res.* 72, 204–215.
- Fritsch, M., Morizur, Y., Lambert, E., Bonhomme, F., Guinand, B., 2007. Assessment of sea bass (*Dicentrarchus labrax*, L.) stock delimitation in the Bay of Biscay and the English Channel based on mark-recapture and genetic data. *Fish. Res.* 83, 123–132.
- Froese, R., Pauly, D., 2000. FishBase 2000: concepts designs and data sources. WorldFish.
- Gagliano, M., McCormick, M.I., Meekan, M.G., 2007. Survival against the odds: ontogenetic changes in selective pressure mediate growth-mortality trade-offs in a marine fish. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274, 1575–1582.
- Gajdzik, L., Parmentier, E., Michel, L.N., Sturaro, N., Soong, K., Lepoint, G., Frédérick, B., 2018. Similar levels of trophic and functional diversity within damselfish assemblages across Indo-Pacific coral reefs. *Funct. Ecol.* 32, 1358–1369. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13076>
- Geange, S.W., Stier, A.C., 2009. Order of arrival affects competition in two reef fishes. *Ecology* 90, 2868–2878.
- Genova, G., Della Chiesa, S., Mimmo, T., Borruso, L., Cesco, S., Tasser, E., Matteazzi, A., Niedrist, G., 2022. Copper and zinc as a window to past agricultural land-use. *J. Hazard. Mater.* 424, 126631.

- Glover, K.A., Skaala, Ø., Limborg, M., Kvamme, C., Torstensen, E., 2011. Microsatellite DNA reveals population genetic differentiation among sprat (*Sprattus sprattus*) sampled throughout the Northeast Atlantic, including Norwegian fjords. *ICES J. Mar. Sci.* 68, 2145–2151.
- Goldberg, C.S., Waits, L.P., 2010. Quantification and reduction of bias from sampling larvae to infer population and landscape genetic structure. *Mol. Ecol. Resour.* 10, 304–313.
- Goslee, S.C., Urban, D.L., 2007. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *J. Stat. Softw.* 22, 1–19.
- Goudet, J., 2005. Hierfstat, a package for R to compute and test hierarchical F-statistics. *Mol. Ecol. Notes* 5, 184–186.
- Graham, J.A., Watson, J.W., García García, L.M., Bradley, K., Bradley, R., Brown, M., Ciotti, B.J., Goodwin, D., Nash, R.D.M., Roche, W.K., 2023. Pelagic connectivity of European sea bass between spawning and nursery grounds. *Front. Mar. Sci.* 9, 1046585.
- Grant, W.S., Leslie, R.W., Becker, I.I., 1987. Genetic stock structure of the southern African hakes *Merluccius capensis* and *M. paradoxus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 9–20.
- Grant, W.S., Utter, F.M., 1984. Biochemical population genetics of Pacific herring (*Clupea pallasii*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41, 856–864.
- Green, B.C., Smith, D.J., Grey, J., Underwood, G.J.C., 2012. High site fidelity and low site connectivity in temperate salt marsh fish populations: A stable isotope approach. *Oecologia* 168, 245–255. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2077-y>
- Gyllensten, U., 1985. The genetic structure of fish: differences in the intraspecific distribution of biochemical genetic variation between marine, anadromous, and freshwater species. *J. Fish Biol.* 26, 691–699.
- Haedrich R.L., 1983. Estuarine fishes, in: *In Estuarine and Enclosed Seas* (Ed. B. Ketchum). *Ecosyst. World* 26, 183–207.
- Hamilton, R.J., Lozano-Cortés, D., Bode, M., Almany, G.R., Harrison, H.B., Pita, J., Saenz-Agudelo, P., Gereniu, C., Waldie, P.A., Peterson, N., 2021. Larval dispersal and fishing pressure influence recruitment in a coral reef fishery. *J. Appl. Ecol.* 58, 2924–2935.
- Hammond, M., Loreau, M., De Mazancourt, C., Kolasa, J., 2020. Disentangling local, metapopulation, and cross-community sources of stabilization and asynchrony in metacommunities. *Ecosphere* 11, e03078.
- Hampel, H., Cattrijsse, A., Vincx, M., 2003. Tidal, diel and semi-lunar changes in the faunal assemblage of an intertidal salt marsh creek. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 56, 795–805.
- Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396, 41–49.
- Harrison, H.B., Bode, M., Williamson, D.H., Berumen, M.L., Jones, G.P., 2020. A connectivity portfolio effect stabilizes marine reserve performance. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 117, 25595–25600.

- Healey, M.C., 1971. The distribution and abundance of sand gobies, *Gobius minutus*, in the Ythan estuary. *J. Zool.* 163, 177–228.
- Hegg, J.C., Kennedy, B.P., 2021. Let's do the time warp again: non-linear time series matching as a tool for sequentially structured data in ecology. *Ecosphere* 12, e03742.
- Hegg, J.C., Kennedy, B.P., Chittaro, P., 2019. What did you say about my mother? The complexities of maternally derived chemical signatures in otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 76, 81–94.
- Heino, M., Kaitala, V., Ranta, E., Lindström, J., 1997. Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. *Proc. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* 264, 481–486.
- Henriques, S., Cardoso, P., Cardoso, I., Laborde, M., Cabral, H.N., Vasconcelos, R.P., 2017a. Processes underpinning fish species composition patterns in estuarine ecosystems worldwide. *J. Biogeogr.* 44, 627–639. <https://doi.org/10.1111/jbi.12824>
- Henriques, S., Guilhaumon, F., Villéger, S., Amoroso, S., França, S., Pasquaud, S., Cabral, H.N., Vasconcelos, R.P., 2017b. Biogeographical region and environmental conditions drive functional traits of estuarine fish assemblages worldwide. *Fish Fish.* 18, 752–771. <https://doi.org/10.1111/faf.12203>
- Herzka, S.Z., 2005. Assessing connectivity of estuarine fishes based on stable isotope ratio analysis. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64, 58–69.
- Hesthagen, I.H., 1977. Migrations, breeding, and growth in *Pomatoschistus minutus* (Pallas)(pisces, Gobiidae) in Oslofjorden, Norway. *Sarsia* 63, 17–26.
- Hitchcock, J.N., Mitrovic, S.M., 2019. Microplastic pollution in estuaries across a gradient of human impact. *Environ. Pollut.* 247, 457–466. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.01.069>
- Hobson, K.A., 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* 120, 314–326.
- Hüssy, K., Limburg, K.E., de Pontual, H., Thomas, O.R.B., Cook, P.K., Heimbrand, Y., Blass, M., Sturrock, A.M., 2020. Trace element patterns in otoliths: the role of biomineralization. *Rev. Fish. Sci. Aquac.* 1–33.
- Hyndman, R.J., Athanasopoulos, G., Bergmeir, C., Caceres, G., Chhay, L., O'Hara-Wild, M., Petropoulos, F., Razbash, S., Wang, E., 2020. Package 'forecast.' Online] <https://cran.r-project.org/web/packages/forecast/forecast.pdf>.
- Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C., Bearhop, S., 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Anim. Ecol.* 80, 595–602.
- Jakob, E.M., Marshall, S.D., Uetz, G.W., 1996. Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos* 61–67.
- James, M.K., Armsworth, P.R., Mason, L.B., Bode, L., 2002. The structure of reef fish metapopulations: modelling larval dispersal and retention patterns. *Proc. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* 269, 2079–2086.

- Jennings, S., Lancaster, J.E., Ryland, J.S., Shackley, S.E., 1991. The age structure and growth dynamics of young-of-the-year bass, *Dicentrarchus labrax*, populations. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 71, 799–810.
- Jennings, S., Pawson, M.G., 1992. The origin and recruitment of bass, *Dicentrarchus labrax*, larvae to nursery areas. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 72, 199–212.
- Jombart, T., 2008. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24, 1403–1405.
- Jones, O.R., Wang, J., 2010. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Mol. Ecol. Resour.* 10, 551–555.
- Kamvar, Z.N., Tabima, J.F., Grünwald, N.J., 2014. Poppr: an R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction. *PeerJ* 2, e281.
- Killen, S.S., Marras, S., McKenzie, D.J., 2011. Fuel, fasting, fear: routine metabolic rate and food deprivation exert synergistic effects on risk-taking in individual juvenile European sea bass. *J. Anim. Ecol.* 80, 1024–1033.
- Kostecki, C., Le Loc'h, F., Roussel, J.-M., Desroy, N., Huteau, D., Riera, P., Le Bris, H., Le Pape, O., 2010. Dynamics of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. *J. Sea Res.* 64, 54–60.
- Kostecki, C., Roussel, J.-M., Desroy, N., Roussel, G., Lanshere, J., Le Bris, H., Le Pape, O., 2012. Trophic ecology of juvenile flatfish in a coastal nursery ground: contributions of intertidal primary production and freshwater particulate organic matter. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 449, 221–232.
- Köster, F.W., Möllmann, C., Neuenfeldt, S., Vinther, M., St John, M.A., Tomkiewicz, J., Voss, R., Hinrichsen, H.-H., Kraus, G., Schnack, D., 2003. Fish stock development in the Central Baltic Sea (1976-2000) in relation to variability in the environment, in: *ICES Marine Science Symposia*. ICES, pp. 294–306.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B., Christensen, R.H.B., 2017. lmerTest package: tests in linear mixed effects models. *J. Stat. Softw.* 82, 1–26.
- Lafage, D., Carpentier, A., Duhamel, S., Dupuy, C., Feunteun, E., Lesourd, S., Pétilion, J., 2021. Site Characteristics More Than Vegetation Type Influence Food Web Structure of Intertidal Salt Marshes. *Front. Mar. Sci.* 459.
- Laffaille, Pascal, Feunteun, E., Lefeuvre, J.-C., 2000. Composition of fish communities in a European macrotidal salt marsh (the Mont Saint-Michel Bay, France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 51, 429–438.
- Laffaille, P., Lefeuvre, J.-C., Schricke, M.-T., Feunteun, E., 2001. Feeding ecology of o-group sea bass, *Dicentrarchus labrax*, in salt marshes of Mont Saint Michel Bay (France). *Estuaries* 24, 116–125.
- Laffaille, P., Lefeuvre, J.C., Feunteun, E., 2000. Impact of sheep grazing on juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax* L., in tidal salt marshes. *Biol. Conserv.* 96, 271–277. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00081-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00081-1)

- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305.
- Layman, C.A., Araujo, M.S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C.M., Harrison, E., Jud, Z.R., Matich, P., Rosenblatt, A.E., Vaudo, J.J., Yeager, L.A., 2012. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biol. Rev.* 87, 545–562.
- Layman, Craig A, Arrington, D.A., Montaña, C.G., Post, D.M., 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88, 42–48.
- Layman, Craig A., Quattrochi, J.P., Peyer, C.M., Allgeier, J.E., 2007. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecol. Lett.* 10, 937–944. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01087.x>
- Lazure, P., Desmare, S., 2012. Caractéristiques et état écologique Manche-Mer du Nord. *Etat Phys. Chim. caractéristiques Phys. Courantologie* https://www.ifremer.fr/sextant_doc/dcsmm/documents/Evaluation_initiale/MMN/EE/MMN_EE_06_Courantologie.pdf. Accessed 1, 2019.
- Le Luherne, E., Daverat, F., Woillez, M., Pécheyran, C., de Pontual, H., 2022. Coupling natural and electronic tags to explore spawning site fidelity and natal homing in northeast Atlantic European seabass. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 278. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.108118>
- Le Pape, O., Bonhommeau, S., 2015. The food limitation hypothesis for juvenile marine fish. *Fish Fish.* 16, 373–398.
- Le Pape, O., Modéran, J., Beaunée, G., Riera, P., Nicolas, D., Savoye, N., Harmelin-Vivien, M., Darnaude, A.M., Brind'Amour, A., Le Bris, H., Cabral, H., Vinagre, C., Pasquaud, S., França, S., Kostecki, C., 2013. Sources of organic matter for flatfish juveniles in coastal and estuarine nursery grounds: A meta-analysis for the common sole (*Solea solea*) in contrasted systems of Western Europe. *J. Sea Res.* 75, 85–95. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.05.003>
- Leis, J.M., 2006. Are larvae of demersal fishes plankton or nekton? *Adv. Mar. Biol.* 51, 57–141.
- Leitão, R., Martinho, F., Neto, J.M., Cabral, H., Marques, J.C., Pardal, M.A., 2006. Feeding ecology, population structure and distribution of *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) and *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) in a temperate estuary, Portugal. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 66, 231–239.
- Lepais, O., Chancerel, E., Boury, C., Salin, F., Manicki, A., Taillebois, L., Dutech, C., Aissi, A., Bacles, C.F.E., Daverat, F., 2020. Fast sequence-based microsatellite genotyping development workflow. *PeerJ* 8, e9085.
- Lesser, J.S., James, W.R., Stallings, C.D., Wilson, R.M., Nelson, J.A., 2020. Trophic niche size and overlap decreases with increasing ecosystem productivity. *Oikos* 129, 1303–1313.
- Limborg, M.T., Pedersen, J.S., Hemmer-Hansen, J., Tomkiewicz, J., Bekkevold, D., 2009. Genetic population structure of European sprat *Sprattus sprattus*: differentiation across a steep environmental gradient in a small pelagic fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 379, 213–224.

- Liu, X., Yu, S., Chen, P., Hong, B., Zhang, Y., Lin, X., Ma, T., Zhou, T., Li, Y., 2022. Metal loadings in estuarine bivalve and gastropod shellfish in response to socioeconomic development in watershed. *Mar. Environ. Res.* 176, 105593. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105593>
- Llopiz, J.K., Cowen, R.K., Hauff, M.J., Ji, R., Munday, P.L., Muhling, B.A., Peck, M.A., Richardson, D.E., Sogard, S., Sponaugle, S., 2014. Early life history and fisheries oceanography: new questions in a changing world. *Oceanography* 27, 26–41.
- 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* (80-.). 312, 1806–1809.
- Lourie, S.A., Green, D.M., Vincent, A.C.J., 2005. Dispersal, habitat differences, and comparative phylogeography of Southeast Asian seahorses (Syngnathidae: Hippocampus). *Mol. Ecol.* 14, 1073–1094.
- Mac Nally, R., Walsh, C.J., 2004. Hierarchical partitioning public-domain software. *Biodivers. Conserv.* 13, 659–660. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000009515.11717.0b>
- MacArthur, R.H., Pianka, E.R., 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100, 603–609.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. The theory of island biogeography, in: *The Theory of Island Biogeography*. Princeton university press.
- Maes, J., Ollevier, F., 2002. Size structure and feeding dynamics in estuarine clupeoid fish schools: field evidence for the school trap hypothesis. *Aquat. Living Resour.* 15, 211–216.
- Magneville, C., Loiseau, N., Albouy, C., Casajus, N., Claverie, T., Escalas, A., Leprieur, F., Maire, E., Mouillot, D., Villéger, S., 2022. mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. *Ecography (Cop.)*. 2022, 1–15. <https://doi.org/10.1111/ecog.05904>
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., Villéger, S., 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 728–740.
- Mantel, N., 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* 27, 209–220.
- Marshall, D.J., Bolton, T.F., Keough, M.J., 2003. Offspring size affects the post-metamorphic performance of a colonial marine invertebrate. *Ecology* 84, 3131–3137.
- Marshall, D.J., Morgan, S.G., 2011. Ecological and evolutionary consequences of linked life-history stages in the sea. *Curr. Biol.* 21, R718–R725. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.08.022>
- Martinho, F., Leitão, R., Neto, J.M., Cabral, H., Lagardère, F., Pardal, M.A., 2008. Estuarine colonization, population structure and nursery functioning for 0-group sea bass (*Dicentrarchus labrax*), flounder (*Platichthys flesus*) and sole (*Solea solea*) in a mesotidal temperate estuary. *J. Appl. Ichthyol.* 24, 229–237.
- Martinho, F., Leitão, R., Neto, J.M., Cabral, H.N., Marques, J.C., Pardal, M.A., 2007. The use of nursery

- areas by juvenile fish in a temperate estuary, Portugal. *Hydrobiologia* 587, 281–290.
- Mason, N.W.H., Irz, P., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Argillier, C., 2008. Evidence that niche specialization explains species-energy relationships in lake fish communities. *J. Anim. Ecol.* 77, 285–296. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01350.x>
- Mathieson, S., Cattrijsse, A., Costa, M.J., Drake, P., Elliott, M., Gardner, J., Marchand, J., 2000. Fish assemblages of European tidal marshes: a comparison based on species, families and functional guilds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 204, 225–242.
- McCormick, M.I., Hoey, A.S., 2004. Larval growth history determines juvenile growth and survival in a tropical marine fish. *Oikos* 106, 225–242. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13131.x>
- McCormick, M.I., Molony, B.W., 1995. Influence of water temperature during the larval stage on size, age and body condition of a tropical reef fish at settlement. *Mar. Ecol. Prog. Ser. Oldend.* 118, 59–68.
- McHugh, J.L., 1967. Estuarine nekton. *ESTUARIES*, 1967, PP 581-620.
- McKeown, N.J., Carpi, P., Silva, J.F., Healey, A.J.E., Shaw, P.W., van der Kooij, J., 2020. Genetic population structure and tools for the management of European sprat (*Sprattus sprattus*). *ICES J. Mar. Sci.* 77, 2134–2143.
- Meekan, M.G., Vigliola, L., Hansen, A., Doherty, P.J., Halford, A., Carleton, J.H., 2006. Bigger is better: size-selective mortality throughout the life history of a fast-growing clupeid, *Spratelloides gracilis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 317, 237–244.
- Mendes, C., Ramos, S., Bordalo, A.A., 2014. Feeding ecology of juvenile flounder *Platichthys flesus* in an estuarine nursery habitat: Influence of prey–predator interactions. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 461, 458–468.
- Mendes, C., Ramos, S., Elliott, M., Bordalo, A.A., 2020. Feeding strategies and body condition of juvenile European flounder *Platichthys flesus* in a nursery habitat. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 100, 795–806.
- Ménesguen, A., Dussauze, M., Dumas, F., Thouvenin, B., Garnier, V., Lecornu, F., Répécaud, M., 2019. Ecological model of the Bay of Biscay and English Channel shelf for environmental status assessment part 1: Nutrients, phytoplankton and oxygen. *Ocean Model.* 133, 56–78. <https://doi.org/10.1016/j.ocemod.2018.11.002>
- Miller, T.J., Crowder, L.B., Rice, J.A., Marschall, E.A., 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45, 1657–1670.
- Milligan, S.P., 1986. Recent studies on the spawning of sprat (*Sprattus sprattus* L.) in the English Channel.
- Moran, N.A., 1994. Adaptation and constraint in the complex life cycles of animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25, 573–600.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach

- reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.* 28, 167–177.
- Murphy, M., 2020. *semEff*: Automatic calculation of effects for piecewise structural equation models. R Packag.
- Nagelkerken, I., Sheaves, M., Baker, R., Connolly, R.M., 2015. The seascape nursery: a novel spatial approach to identify and manage nurseries for coastal marine fauna. *Fish Fish.* 16, 362–371. <https://doi.org/10.1111/faf.12057>
- Nakagawa, S., Johnson, P.C.D., Schielzeth, H., 2017. The coefficient of determination R^2 and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. *J. R. Soc. Interface* 14, 20170213.
- Nei, M., 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia university press.
- Neubauer, P., Shima, J.S., Swearer, S.E., 2013. Inferring dispersal and migrations from incomplete geochemical baselines: analysis of population structure using Bayesian infinite mixture models. *Methods Ecol. Evol.* 4, 836–845.
- Nicolas, D., Lobry, J., Le Pape, O., Boët, P., 2010a. Functional diversity in European estuaries: Relating the composition of fish assemblages to the abiotic environment. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 88, 329–338.
- Nicolas, D., Lobry, J., Lepage, M., Sautour, B., Le Pape, O., Cabral, H., Uriarte, A., Boët, P., 2010b. Fish under influence: A macroecological analysis of relations between fish species richness and environmental gradients among European tidal estuaries. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 86, 137–147. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.11.006>
- Nihoul, J.C.J., Hecq, J.H., 1984. Influence of the residual circulation on the physico-chemical characteristics of water masses and the dynamics of ecosystems in the Belgian coastal zone. *Cont. Shelf Res.* 3, 167–174.
- Nomura, T., 2008. Estimation of effective number of breeders from molecular coancestry of single cohort sample. *Evol. Appl.* 1, 462–474.
- Nunn, A.D., Tewson, L.H., Cowx, I.G., 2012. The foraging ecology of larval and juvenile fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.* 22, 377–408.
- O’connor, C.M., Norris, D.R., Crossin, G.T., Cooke, S.J., 2014. Biological carryover effects: Linking common concepts and mechanisms in ecology and evolution. *Ecosphere* 5, 1–11. <https://doi.org/10.1890/ES13-00388.1>
- O’Connor, M.I., Bruno, J.F., Gaines, S.D., Halpern, B.S., Lester, S.E., Kinlan, B.P., Weiss, J.M., 2007. Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 1266–1271.
- Offringa, H., Seys, J., Van den Bossche, W., Meire, P., 1996. *Seabirds on the Channel doormat*. Institut royal des sciences naturelles de Belgique.
- Pampoulie, C., Gysels, E.S., Maes, G.E., Hellemans, B., Leentjes, V., Jones, A.G., Volckaert, F.A.M., 2004.

- Evidence for fine-scale genetic structure and estuarine colonisation in a potential high gene flow marine goby (*Pomatoschistus minutus*). *Heredity* (Edinb). 92, 434–445.
- Pampoulie, C., Rosecchi, E., Bouchereau, J.L., Crivelli, A.J., 1999. Life history traits of *Pomatoschistus minutus* in the Rhone Delta, France. *J. Fish Biol.* 55, 892–896.
- Paradis, E., 2010. pegas: an R package for population genetics with an integrated–modular approach. *Bioinformatics* 26, 419–420.
- Pasquaud, S., David, V., Lobry, J., Girardin, M., Sautour, B., Elie, P., 2010. Exploitation of trophic resources by fish under stressful estuarine conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 400, 207–219.
- Pasquaud, S., Elie, P., Jeantet, C., Billy, I., Martinez, P., Girardin, M., 2008. A preliminary investigation of the fish food web in the Gironde estuary, France, using dietary and stable isotope analyses. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 78, 267–279. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.12.014>
- Pauly, D., Christensen, V., Walters, C., 2000. Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 697–706.
- Pawson, M.G., Pickett, G.D., Leballeur, J., Brown, M., Fritsch, M., 2007. Migrations, fishery interactions, and management units of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) in Northwest Europe. *ICES J. Mar. Sci.* 64, 332–345.
- Pechenik, J.A., Wendt, D.E., Jarrett, J.N., 1998. Metamorphosis is not a new beginning: larval experience influences juvenile performance. *Bioscience* 48, 901–910.
- Pelage, L., Lucena-Frédou, F., Eduardo, L.N., Le Loc’h, F., Bertrand, A., Lira, A.S., Frédou, T., 2022. Competing with each other: Fish isotopic niche in two resource availability contexts. *Front. Mar. Sci.* 9. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.975091>
- Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 293–320.
- Pinto, M., Monteiro, J.N., Crespo, D., Costa, F., Rosa, J., Primo, A.L., Pardal, M.A., Martinho, F., 2021. Influence of oceanic and climate conditions on the early life history of European seabass *Dicentrarchus labrax*. *Mar. Environ. Res.* 169, 105362.
- Pool, T., Holtgrieve, G., Elliott, V., McCann, K., McMeans, B., Rooney, N., Smits, A., Phanara, T., Cooperman, M., Clark, S., 2017. Seasonal increases in fish trophic niche plasticity within a flood-pulse river ecosystem (Tonle Sap Lake, Cambodia). *Ecosphere* 8, e01881.
- Post, D.M., Layman, C.A., Arrington, D.A., Takimoto, G., Quattrochi, J., Montana, C.G., 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152, 179–189.
- Potter, I.C., Tweedley, J.R., Elliott, M., Whitfield, A.K., 2015. The ways in which fish use estuaries: a refinement and expansion of the guild approach. *Fish Fish.* 16, 230–239.
- Power, M., Attrill, M.J., 2003. Long-term trends in the estuarine abundance of Nilsson’s pipefish (*Syngnathus rostellatus* Nilsson). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 57, 325–333.

- Quayle, V.A., Righton, D., Hetherington, S., Pickett, G., 2009. Observations of the behaviour of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) in the North Sea. Tagging Track. Mar. Anim. with Electron. devices 103–119.
- Quigley, D.T., 2009. Pipefishes and seahorses (Syngnathidae) in Irish and European waters. Sherkin Comment.
- R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rakthanmanon, T., Campana, B., Mueen, A., Batista, G., Westover, B., Zhu, Q., Zakaria, J., Keogh, E., 2012. Searching and mining trillions of time series subsequences under dynamic time warping, in: Proceedings of the 18th ACM SIGKDD International Conference on Knowledge Discovery and Data Mining. pp. 262–270.
- Ratanamahatana, C.A., Keogh, E., 2004. Everything you know about dynamic time warping is wrong, in: Third Workshop on Mining Temporal and Sequential Data. Citeseer.
- Raventos, N., Torrado, H., Arthur, R., Alcoverro, T., Macpherson, E., 2021. Temperature reduces fish dispersal as larvae grow faster to their settlement size. J. Anim. Ecol. 90, 1419–1432. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13435>
- Regner, S., Dulčić, J., 1994. Growth of sea bass, *Dicentrarchus labrax*, larval and juvenile stages and their otoliths under quasi-steady temperature conditions. Mar. Biol. 119, 169–177.
- Reis-Santos, P., Tanner, S.E., Aboim, M.A., Vasconcelos, R.P., Laroche, J., Charrier, G., Pérez, M., Presa, P., Gillanders, B.M., Cabral, H.N., 2018a. Reconciling differences in natural tags to infer demographic and genetic connectivity in marine fish populations. Sci. Rep. 8, 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28701-6>
- Reis-Santos, P., Vasconcelos, R.P., Tanner, S.E., Fonseca, V.F., Cabral, H.N., Gillanders, B.M., 2018b. Extrinsic and intrinsic factors shape the ability of using otolith chemistry to characterize estuarine environmental histories. Mar. Environ. Res. 140, 332–341.
- Robinet, T., Roussel, V., Cheze, K., Gagnaire, P., 2020. Spatial gradients of introgressed ancestry reveal cryptic connectivity patterns in a high gene flow marine fish. Mol. Ecol. 29, 3857–3871.
- Rogers, T.A., Fowler, A.J., Steer, M.A., Gillanders, B.M., 2019. Discriminating Natal Source Populations of a Temperate Marine Fish Using Larval Otolith Chemistry. Front. Mar. Sci. 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00711>
- Ronce, O., 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 38, 231–253.
- Rueden, C.T., Schindelin, J., Hiner, M.C., DeZonia, B.E., Walter, A.E., Arena, E.T., Eliceiri, K.W., 2017. ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data. BMC Bioinformatics 18, 1–26.
- Ryan, D., Wogerbauer, C., Roche, W., 2022. Otolith microchemistry to investigate nursery site fidelity and connectivity of juvenile European sea bass in Ireland. Mar. Ecol. Prog. Ser. <https://doi.org/10.3354/meps14185>

- Sakoe, H., Chiba, S., 1978. Dynamic programming algorithm optimization for spoken word recognition. *IEEE Trans. Acoust.* 26, 43–49.
- Salomon, J.-C., Breton, M., 1993. An atlas of long-term currents in the Channel. *Oceanol. Acta* 16, 439–448.
- Saulnier, E., Brind'Amour, A., Tableau, A., Rufino, M.M., Dauvin, J.C., Luczak, C., Le Bris, H., 2019. Seasonality in coastal macrobenthic biomass and its implications for estimating secondary production using empirical models. *Limnol. Oceanogr.* 64, 935–949. <https://doi.org/10.1002/lno.11086>
- Saulnier, E., Le Bris, H., Tableau, A., Dauvin, J.C., Brind'Amour, A., 2020. Food limitation of juvenile marine fish in a coastal and estuarine nursery. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 241, 106670. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106670>
- Scapin, L., Cavraro, F., Malavasi, S., Riccato, F., Zucchetta, M., Franzoi, P., 2018. Linking pipefishes and seahorses to seagrass meadows in the Venice lagoon: Implications for conservation. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 28, 282–295.
- Schindler, D.E., Armstrong, J.B., Reed, T.E., 2015. The portfolio concept in ecology and evolution. *Front. Ecol. Environ.* 13, 257–263.
- Schindler, D.E., Hilborn, R., Chasco, B., Boatright, C.P., Quinn, T.P., Rogers, L.A., Webster, M.S., 2010. Population diversity and the portfolio effect in an exploited species. *Nature* 465, 609–612.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., Argillier, C., 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecol. Monogr.* 80, 469–484.
- Searcy, S.P., Sponaugle, S.U., 2001. Selective mortality during the larval–juvenile transition in two coral reef fishes. *Ecology* 82, 2452–2470.
- Secor, D.H., Henderson-Arzapalo, A., Piccoli, P.M., 1995. Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 192, 15–33.
- Seeboonruang, U., 2012. A statistical assessment of the impact of land uses on surface water quality indexes. *J. Environ. Manage.* 101, 134–142.
- 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.* 71, 648–665.
- Selleslagh, J., Amara, R., 2015. Are estuarine fish opportunistic feeders? The case of a low anthropized nursery ground (the Canche Estuary, France). *Estuaries and Coasts* 38, 252–267.
- Selleslagh, J., Blanchet, H., Bachelet, G., Lobry, J., 2015. Feeding Habitats, Connectivity and Origin of Organic Matter Supporting Fish Populations in an Estuary with a Reduced Intertidal Area Assessed by Stable Isotope Analysis. *Estuaries and Coasts* 38, 1431–1447. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9911-5>
- Selleslagh, J., Lobry, J., N'Zigou, A.R., Bachelet, G., Blanchet, H., Chaalali, A., Sautour, B., Boët, P., 2012. Seasonal succession of estuarine fish, shrimps, macrozoobenthos and plankton: Physico-chemical

- and trophic influence. The Gironde estuary as a case study. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 112, 243–254.
- Shaklee, J.B., Samollow, P.B., 1984. Genetic variation and population structure in a deepwater snapper, *Pristipomoides filamentosus*, in the Hawaiian Archipelago. *Fish. Bull.* 82.
- Sheaves, M., Baker, R., Nagelkerken, I., Connolly, R.M., 2015. True Value of Estuarine and Coastal Nurseries for Fish: Incorporating Complexity and Dynamics. *Estuaries and Coasts* 38, 401–414. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9846-x>
- Shima, J.S., Noonburg, E.G., Phillips, N.E., 2010. Life history and matrix heterogeneity interact to shape metapopulation connectivity in spatially structured environments. *Ecology* 91, 1215–1224. <https://doi.org/10.1890/08-2058.1>
- Shima, J.S., Noonburg, E.G., Swearer, S.E., 2015. Consequences of variable larval dispersal pathways and resulting phenotypic mixtures to the dynamics of marine metapopulations. *Biol. Lett.* 11. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0778>
- Shima, J.S., Noonburg, E.G., Swearer, S.E., Alonzo, S.H., Osenberg, C.W., 2018. Born at the right time? A conceptual framework linking reproduction, development, and settlement in reef fish. *Ecology* 99, 116–126. <https://doi.org/10.1002/ecy.2048>
- Shima, J.S., Swearer, S.E., 2016. Evidence and population consequences of shared larval dispersal histories in a marine fish 97, 25–31.
- Shima, J.S., Swearer, S.E., 2010. The legacy of dispersal: Larval experience shapes persistence later in the life of a reef fish. *J. Anim. Ecol.* 79, 1308–1314. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01733.x>
- Shima, J.S., Swearer, S.E., 2009. Spatially variable larval histories may shape recruitment rates of a temperate reef fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 394, 223–229. <https://doi.org/10.3354/meps08298>
- SHOM, 2000. Courants de marée et hauteurs d'eau : La Manche, ISBN 2-11-088251-4.
- Shulzitski, K., Sponaugle, S., Hauff, M., Walter, K., D'Alessandro, E.K., Cowen, R.K., 2015. Close encounters with eddies: oceanographic features increase growth of larval reef fishes during their journey to the reef. *Biol. Lett.* 11, 20140746.
- Snyder, R.E., Paris, C.B., Vaz, A.C., 2014. How much do marine connectivity fluctuations matter? *Am. Nat.* 184, 523–530.
- Souche, E.L., Hellemans, B., Babbucci, M., MacAoidh, E., Guinand, B., Bargelloni, L., Chistiakov, D.A., Patarnello, T., Bonhomme, F., Martinsohn, J.T., 2015. Range-wide population structure of European sea bass *Dicentrarchus labrax*. *Biol. J. Linn. Soc.* 116, 86–105.
- Sponaugle, S., Grorud-Colvert, K., Pinkard, D., 2006. Temperature-mediated variation in early life history traits and recruitment success of the coral reef fish *Thalassoma bifasciatum* in the Florida Keys. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 308, 1–15.
- Stallings, C.D., Coleman, F.C., Koenig, C.C., Markiewicz, D.A., 2010. Energy allocation in juveniles of a warm-temperate reef fish. *Environ. Biol. fishes* 88, 389–398.

- Stevenson, R.D., Woods Jr, W.A., 2006. Condition indices for conservation: new uses for evolving tools. *Integr. Comp. Biol.* 46, 1169–1190.
- Stige, L.C., Rogers, L.A., Neuheimer, A.B., Hunsicker, M.E., Yaragina, N.A., Ottersen, G., Ciannelli, L., Langangen, Ø., Durant, J.M., 2019. Density-and size-dependent mortality in fish early life stages. *Fish Fish.* 20, 962–976.
- Sturrock, A.M., Carlson, S.M., Wikert, J.D., Heyne, T., Nusslé, S., Merz, J.E., Sturrock, H.J.W., Johnson, R.C., 2020. Unnatural selection of salmon life histories in a modified riverscape. *Glob. Chang. Biol.* 26, 1235–1247.
- Sturrock, A.M., Hunter, E., Milton, J.A., EIMF, Johnson, R.C., Waring, C.P., Trueman, C.N., 2015. Quantifying physiological influences on otolith microchemistry. *Methods Ecol. Evol.* 6, 806–816.
- Svanbäck, R., Bolnick, D.I., 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274, 839–844.
- Swearer, S.E., Shima, J.S., 2010. Regional variation in larval retention and dispersal drives recruitment patterns in a temperate reef fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 417, 229–236. <https://doi.org/10.3354/meps08801>
- Tableau, A., Le Bris, H., Saulnier, E., Le Pape, O., Brind'Amour, A., 2019. Novel approach for testing the food limitation hypothesis in estuarine and coastal fish nurseries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 629, 117–131. <https://doi.org/10.3354/meps13090>
- Team, R.C., 2022. R: A language and environment for statistical computing R Foundation for Statistical Computing, version 4.2. 2. Vienna, Austria.
- Teichert, N., Borja, A., Chust, G., Uriarte, A., Lepage, M., 2016a. Restoring fish ecological quality in estuaries: Implication of interactive and cumulative effects among anthropogenic stressors. *Sci. Total Environ.* 542. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.10.068>
- Teichert, N., Carassou, L., Sahraoui, Y., Lobry, J., Lepage, M., 2018a. Influence of intertidal seascape on the functional structure of fish assemblages: Implications for habitat conservation in estuarine ecosystems. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 28. <https://doi.org/10.1002/aqc.2914>
- Teichert, N., Lepage, M., Chevillot, X., Lobry, J., 2018b. Environmental drivers of taxonomic, functional and phylogenetic diversity (alpha, beta and gamma components) in estuarine fish communities. *J. Biogeogr.* 45. <https://doi.org/10.1111/jbi.13133>
- Teichert, N., Lepage, M., Lobry, J., 2018c. Beyond classic ecological assessment: The use of functional indices to indicate fish assemblages sensitivity to human disturbance in estuaries. *Sci. Total Environ.* 639. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.05.179>
- Teichert, N., Lizé, A., Cabral, H., Acou, A., Trancart, T., Virag, L.-S., Feunteun, E., Carpentier, A., 2023. Decoupling carry-over effects from environment in fish nursery grounds. *Sci. Total Environ.* 857, 159487.
- Teichert, N., Lizé, A., Feunteun, E., Trancart, T., Lamoureux, J., Virag, L., Carpentier, A., 2021. Projet CRIJEST. Inventaire des échantillons collectés en 2021. *Rapp. Sci. MNHN* 14 p.

- Teichert, N., Lizé, A., Feunteun, E., Trancart, T., Lamoureux, J., Virag, L., Carpentier, A., 2020a. Projet CRIJEST. Inventaire des échantillons collectés en 2020. Rapp. Sci. MNHN 20 p.
- Teichert, N., Lizé, A., Feunteun, E., Trancart, T., Virag, L., Lamoureux, J., Carpentier, A., 2020b. Projet CRIJEST. Analyse préliminaire des données du réseau de surveillance des Masses d'Eau de Transition pour la Directive Cadre Eau : sélection des estuaires et des espèces cibles. Rapp. Sci. MNHN 21 p.
- Teichert, N., Lizé, A., Tabouret, H., Gérard, C., Bareille, G., Acou, A., Carpentier, A., Trancart, T., Virag, L.-S., Robin, E., Druet, M., Prod'Homme, J., Feunteun, E., 2022a. A multi-approach study to reveal eel life-history traits in an obstructed catchment before dam removal. *Hydrobiologia*. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04833-9>
- Teichert, N., Lizé, A., Tabouret, H., Roussel, J.M., Bareille, G., Trancart, T., Acou, A., Virag, L.S., Pécheyran, C., Carpentier, A., Feunteun, E., 2022b. European flounder foraging movements in an estuarine nursery seascape inferred from otolith microchemistry and stable isotopes: Fish foraging movements in nursery seascape. *Mar. Environ. Res.* 182. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105797>
- Teichert, N., Valade, P., Grondin, H., Trichet, E., Sardenne, F., Gaudin, P., 2016b. Pelagic larval traits of the amphidromous goby *Sicyopterus lagocephalus* display seasonal variations related to temperature in La Réunion Island. *Ecol. Freshw. Fish* 25, 234–247. <https://doi.org/10.1111/eff.12205>
- Teske, P.R., Hamilton, H., Palsbøll, P.J., Choo, C.K., Gabr, H., Lourie, S.A., Santos, M., Sreepada, A., Cherry, M.I., Matthee, C.A., 2005. Molecular evidence for long-distance colonization in an Indo-Pacific seahorse lineage. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 286, 249–260.
- Thia, J.A., Riginos, C., Liggins, L., Figueira, W.F., McGuigan, K., 2018. Larval traits show temporally consistent constraints, but are decoupled from postsettlement juvenile growth, in an intertidal fish. *J. Anim. Ecol.* 87, 1353–1363.
- Thiel, R., Mehner, T., Kopcke, B., Kafemann, R., 1996. Diet Niche Relationships among Early Life Stages of Fish in German Estuaries. *Mar. Freshw. Res.* 47, 123–136.
- Thorrold, S.R., Latkoczy, C., Swart, P.K., Jones, C.M., 2001. Natal homing in a marine fish metapopulation. *Science* (80-). 291, 297–299.
- Torrado, H., Mourre, B., Raventos, N., Carreras, C., Tintoré, J., Pascual, M., Macpherson, E., 2021. Impact of individual early life traits in larval dispersal: A multispecies approach using backtracking models. *Prog. Oceanogr.* 192. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102518>
- Van Allen, B.G., Rudolf, V.H.W., 2013. Ghosts of habitats past: Environmental carry-over effects drive population dynamics in novel habitat. *Am. Nat.* 181, 596–608. <https://doi.org/10.1086/670127>
- van der Plas, F., Van Klink, R., Manning, P., Olff, H., Fischer, M., 2017. Sensitivity of functional diversity metrics to sampling intensity. *Methods Ecol. Evol.* 8, 1072–1080.
- Van Valen, L., 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *Am. Nat.* 99, 377–390.

- Vander Zanden, M.J., Shuter, B.J., Lester, N., Rasmussen, J.B., 1999. Patterns of food chain length in lakes: a stable isotope study. *Am. Nat.* 154, 406–416.
- Vasconcelos, R.P., Henriques, S., França, S., Pasquaud, S., Cardoso, I., Laborde, M., Cabral, H.N., 2015. Global patterns and predictors of fish species richness in estuaries. *J. Anim. Ecol.* 84, 1331–1341. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12372>
- Vasconcelos, R.P., Reis-Santos, P., Fonseca, V., Ruano, M., Tanner, S., Costa, M.J., Cabral, H.N., 2009. Juvenile fish condition in estuarine nurseries along the Portuguese coast. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 82, 128–138.
- Vigliola, L., Meekan, M.G., 2002. Size at hatching and planktonic growth determine post-settlement survivorship of a coral reef fish. *Oecologia* 131, 89–93.
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290–2301.
- Vinagre, C., Salgado, J., Cabral, H.N., Costa, M.J., 2011. Food Web Structure and Habitat Connectivity in Fish Estuarine Nurseries-Impact of River Flow. *Estuaries and Coasts* 34, 663–674. <https://doi.org/10.1007/s12237-010-9315-0>
- Ward, R.D., Woodwark, M., Skibinski, D.O.F., 1994. A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater, and anadromous fishes. *J. Fish Biol.* 44, 213–232.
- Weir, B.S., Cockerham, C.C., 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* (N. Y). 1358–1370.
- White, J.W., Standish, J.D., Thorrold, S.R., Warner, R.R., 2008. Markov chain Monte Carlo methods for assigning larvae to natal sites using natural geochemical tags. *Ecol. Appl.* 18, 1901–1913.
- Wright, S., 1978. *Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 4: Variability Within and Among Natural Populations.* Chicago: Univ.
- Wright, S., 1969. *Evolution and the genetics of populations. Vol. 2. The theory of gene frequencies.*
- Xuan, Z., Wang, W.-X., 2023. Diversity of life history and population connectivity of threadfin fish *Eleutheronema tetradactylum* along the coastal waters of Southern China. *Sci. Rep.* 13, 3976.
- Yoshinaga, J., Nakama, A., Morita, M., Edmonds, J.S., 2000. Fish otolith reference material for quality assurance of chemical analyses. *Mar. Chem.* 69, 91–97.

10. Annexes

Annexe 1 : Récapitulatif de la longueur totale (TL, mm) des quatre espèces cibles collectées dans les huit systèmes estuariens à l'automne 2020 et 2021. La taille moyenne (min-max) est fournie pour chaque campagne.

Estuaire	Année	<i>D. labrax</i>	<i>P. minutus</i>	<i>S. sprattus</i>	<i>P. flesus</i>
Mont St-Michel	2020	87.6 (66-122)	48.6 (38-65)	57.2 (41-96)	87.2 (60-138)
Mont St-Michel	2021	97.2 (82-119)	43.6 (34-62)	69 (60-85)	95.9 (52-163)
Charente	2021	-	58.1 (48-69)	88.2 (73-96)	56.3 (45-68)
Laïta	2021	-	62.8 (58-67)	-	-
Léguer	2020	74.9 (53-101)	62.8 (51-69)	-	-
Léguer	2021	83.8 (73-92)	-	-	-
Orne	2020	82.3 (62-118)	59.3 (35-72)	62.1 (51-98)	90.7 (58-169)
Orne	2021	60.6 (41-72)	-	-	73.7 (55-95)
Sèvre Niortaise	2020	109.4 (52-149)	64.5 (57-74)	-	101.2 (85-122)
Sèvre Niortaise	2021	128 (98-150)	66.4 (57-76)	86.2 (69-104)	-
Somme	2020	88.9 (62-110)	69 (57-76)	56.2 (43-62)	-
Somme	2021	75.2 (55-103)	-	59.4 (52-72)	69.2 (48-110)
Veys bay	2020	85.7 (61-118)	59.8 (46-70)	-	69.3 (50-101)
Veys bay	2021	74.2 (58-94)	63.6 (47-76)	-	-
Total	2021 -2022	86.3 (41-150)	59.1 (34-76)	66.6 (41-104)	79.5 (45-169)

Annexe 2 : Détail des indices fonctionnels calculés pour les 14 assemblages de poissons recensés dans les huit systèmes estuariens à l'automne 2020 et 2021. FDis : dispersion fonctionnelle, FEve : régularité fonctionnelle, FRic : richesse fonctionnelle, FDiv : divergence fonctionnelle, FOri : originalité fonctionnelle, FSpe : spécialisation fonctionnelle.

Estuaire	Année	Richesse	FDis	FEve	FRic	FDiv	FOri	FSpe
Mont St-Michel	2020	17	0.497	0.304	0.433	0.850	0.007	0.655
Mont St-Michel	2021	17	0.615	0.302	0.447	0.813	0.019	0.657
Charente	2021	15	0.091	0.346	0.244	0.995	0.003	0.726
Laïta	2021	16	0.051	0.401	0.203	0.991	0.005	0.708
Léguer	2020	20	0.206	0.403	0.382	0.853	0.007	0.690
Léguer	2021	18	0.199	0.517	0.608	0.872	0.007	0.683
Orne	2020	18	0.136	0.322	0.491	0.976	0.005	0.693
Orne	2021	16	0.334	0.440	0.638	0.939	0.030	0.680
Sèvre Niortaise	2020	18	0.497	0.206	0.303	0.786	0.051	0.596
Sèvre Niortaise	2021	23	0.664	0.313	0.389	0.759	0.037	0.633
Somme	2020	20	0.542	0.262	0.586	0.724	0.047	0.777
Somme	2021	13	0.594	0.193	0.376	0.954	0.016	0.737
Veys bay	2020	12	0.561	0.389	0.327	0.731	0.020	0.603
Veys bay	2021	11	0.565	0.740	0.201	0.772	0.091	0.693

Annexe 3 : Ajustements des modèles (R^2_m marginal et R^2_c conditionnel) et procédure d'élimination des variables basée sur les tests de réduction de déviance pour les huit métriques de niche isotopique (c'est-à-dire CR, NR, KUD, SEAc, TA, CD, MNND et SDNND) et les trois mesures de la concurrence (c'est-à-dire ITP, Mov et CCD). Les valeurs en gras indiquent des variables explicatives significatives conservées par la procédure d'élimination.

	Eliminated	Sum-Sq	Mean-Sq	NumDF	DenDF	F-value	P-Value
$\delta^{13}C$ range (CR)		$R^2_m = 0.20, R^2_c = 0.21$					
FRc	1	0.003	0.003	1	25.975	0.003	0.956
FOri	2	0.054	0.054	1	25.578	0.070	0.794
Estuary area	3	0.349	0.349	1	26.236	0.470	0.499
FSpe	4	0.357	0.357	1	27.358	0.495	0.487
Latitude	5	0.276	0.276	1	28.623	0.387	0.539
Receiver abund.	6	2.054	2.054	1	23.647	2.914	0.101
Intertidal ext.	7	1.548	1.548	1	29.840	2.138	0.154
FEve	8	1.338	1.338	1	32.115	1.790	0.190
Fish richness	9	2.492	2.492	1	34.000	3.160	0.084
Fish abund.	0	7.164	7.164	1	10.801	8.692	0.013
FDiv	0	3.793	3.793	1	14.754	4.602	0.049
$\delta^{15}N$ range (NR)		$R^2_m = 0.12, R^2_c = 0.12$					
Fish richness	1	0.000	0.000	1	26.000	0.000	0.999
Fish abund.	2	0.000	0.000	1	27.000	0.000	0.985
Latitude	3	0.025	0.025	1	28.000	0.025	0.877
FRc	4	0.080	0.080	1	29.000	0.082	0.776
FOri	5	0.069	0.069	1	30.000	0.073	0.789
Receiver abund.	6	0.626	0.626	1	31.000	0.682	0.415
Estuary area	7	0.673	0.673	1	32.000	0.741	0.396
FEve	8	1.371	1.371	1	33.000	1.520	0.226
Intertidal ext.	9	0.334	0.334	1	34.000	0.364	0.550
FSpe	10	1.016	1.016	1	35.000	1.131	0.295
FDiv	0	4.523	4.523	1	36.000	5.014	0.031
Kernel utilization density (KUD)		$R^2_m = 0.34, R^2_c = 0.41$					
Receiver abund.	1	0.000	0.000	1	25.329	0.000	1.000
FRc	2	0.015	0.015	1	25.741	0.023	0.880
FOri	3	0.015	0.015	1	25.680	0.023	0.881
FSpe	4	0.183	0.183	1	26.716	0.300	0.589
Estuary area	5	0.438	0.438	1	28.450	0.737	0.398
Latitude	6	0.329	0.329	1	28.639	0.565	0.458
Fish richness	7	1.838	1.838	1	29.840	3.180	0.085
Fish abund.	8	1.118	1.118	1	30.965	1.784	0.191
Intertidal ext.	0	9.117	9.117	1	31.865	14.235	0.001
FEve	0	9.328	9.328	1	32.460	14.564	0.001
FDiv	0	7.595	7.595	1	31.808	11.858	0.002
Corrected standard ellipse area (SEAc)		$R^2_m = 0.35, R^2_c = 0.41$					
Receiver abund.	1	0.001	0.001	1	24.56	0.002	0.968
FOri	2	0.049	0.049	1	24.89	0.069	0.795
FRc	3	0.102	0.102	1	26.95	0.148	0.704
Estuary area	4	0.453	0.453	1	27.52	0.677	0.418
Latitude	5	0.488	0.488	1	28.02	0.748	0.394
Fish abund.	6	0.530	0.530	1	28.26	0.809	0.376
Fish richness	7	0.549	0.549	1	30.28	0.844	0.365
Intertidal ext.	0	7.691	7.691	1	30.37	11.846	0.002
FEve	0	8.807	8.807	1	31.38	13.565	0.001
FDiv	0	10.561	10.561	1	30.70	16.266	0.000
FSpe	0	4.460	4.460	1	31.01	6.869	0.013

	Eliminated	Sum-Sq	Mean-Sq	NumDF	DenDF	F-value	P-Value
Total area (TA)	$R^2_m = 0.20, R^2_c = 0.26$						
FOri	1	0.003	0.003	1	24.27	0.004	0.950
FRc	2	0.058	0.058	1	26.52	0.072	0.791
Estuary area	3	0.167	0.167	1	26.00	0.216	0.646
Latitude	4	0.131	0.131	1	27.30	0.176	0.678
Fish abund.	5	0.215	0.215	1	27.81	0.294	0.592
Receiver abund.	6	0.844	0.844	1	29.79	1.187	0.285
Fish richness	7	1.161	1.161	1	30.06	1.637	0.211
FSpe	8	2.831	2.831	1	30.88	3.878	0.058
Intertidal ext.	0	3.576	3.576	1	31.86	4.458	0.043
FEve	0	5.033	5.033	1	32.56	6.274	0.017
FDiv	0	5.742	5.742	1	31.80	7.158	0.012
Mean distance to centroid (CD)	$R^2_m = 0.32, R^2_c = 0.33$						
FRc	1	0.004	0.004	1	25.76	0.006	0.937
Receiver abund.	2	0.023	0.023	1	24.19	0.036	0.852
FOri	3	0.075	0.075	1	25.82	0.121	0.731
Estuary area	4	0.577	0.577	1	27.86	0.957	0.336
Latitude	5	1.229	1.229	1	28.33	2.082	0.160
FSpe	6	0.686	0.686	1	28.56	1.097	0.304
Fish richness	7	1.415	1.415	1	30.32	2.242	0.145
FEve	8	2.016	2.016	1	33.00	3.063	0.089
Intertidal ext.	9	1.075	1.075	1	34.00	1.539	0.223
Fish abund.	0	10.157	10.157	1	10.55	14.681	0.003
FDiv	0	7.733	7.733	1	14.34	11.177	0.005
Mean nearest neighbour distance (NND)	$R^2_m = 0.20, R^2_c = 0.49$						
FRc	1	0.287	0.287	1	25.88	0.532	0.472
Estuary area	2	0.432	0.432	1	25.32	0.817	0.375
Receiver abund.	3	1.096	1.096	1	22.56	2.100	0.161
FEve	4	1.865	1.865	1	26.76	3.451	0.074
Intertidal ext.	5	2.206	2.206	1	27.45	3.880	0.059
FSpe	6	0.748	0.748	1	5.62	1.301	0.300
FOri	7	1.293	1.293	1	8.32	2.199	0.175
Latitude	8	1.679	1.679	1	8.02	2.843	0.130
Fish richness	9	0.893	0.893	1	10.28	1.568	0.238
Fish abund.	0	3.184	3.184	1	11.57	5.726	0.035
FDiv	0	2.606	2.606	1	13.28	4.687	0.049
SD of the nearest neighbour distance (SDNND)	$R^2_m = 0.00, R^2_c = 0.39$						
Intertidal ext.	1	0.003	0.003	1	23.49	0.005	0.942
FEve	2	0.085	0.085	1	24.08	0.145	0.707
Estuary area	3	0.327	0.327	1	25.82	0.577	0.455
Receiver abund.	4	0.405	0.405	1	28.57	0.732	0.399
FOri	5	0.737	0.737	1	27.07	1.325	0.260
FRc	6	1.744	1.744	1	28.80	3.088	0.089
FSpe	7	2.032	2.032	1	29.45	3.352	0.077
Latitude	8	2.074	2.074	1	9.64	3.300	0.100
Fish abund.	9	2.538	2.538	1	10.54	4.082	0.069
Fish richness	10	1.054	1.054	1	11.18	1.641	0.226
FDiv	11	1.384	1.384	1	11.47	2.172	0.168

	Eliminated	Sum-Sq	Mean-Sq	NumDF	DenDF	F-value	P-Value
Intraspecific Competition Pressure (ITP)		$R^2_m = 0.33, R^2_c = 0.36$					
FOri	1	0.000	0.000	1	26.00	0.001	0.983
Fish richness	2	0.013	0.013	1	27.00	0.020	0.889
Estuary area	3	0.278	0.278	1	28.00	0.448	0.509
Latitude	4	0.333	0.333	1	29.00	0.546	0.466
Fish abund.	5	0.485	0.485	1	30.00	0.808	0.376
FSpe	6	1.627	1.627	1	31.00	2.725	0.109
FDiv	7	0.742	0.742	1	32.00	1.180	0.286
FRic	8	1.340	1.340	1	33.00	2.118	0.155
FEve	9	1.637	1.637	1	34.00	2.504	0.123
Intertidal ext.	10	0.490	0.490	1	10.21	0.736	0.411
Receiver abund.	0	12.152	12.152	1	35.50	18.742	0.000
Multispecies overlap (Mov)		$R^2_m = 0.28, R^2_c = 0.38$					
Fish richness	1	0.008	0.008	1	22.75	0.009	0.926
FSpe	2	0.013	0.013	1	23.20	0.016	0.902
FEve	3	0.092	0.092	1	24.13	0.115	0.738
Latitude	4	0.065	0.065	1	24.76	0.084	0.774
FRic	5	0.137	0.137	1	25.59	0.184	0.671
Intertidal ext.	6	0.555	0.555	1	27.35	0.769	0.388
FOri	7	0.647	0.647	1	28.47	0.916	0.347
FDiv	8	1.146	1.146	1	30.95	1.622	0.212
Estuary area	0	4.633	4.633	1	30.35	6.470	0.016
Fish abund.	0	3.392	3.392	1	30.62	4.737	0.037
Receiver abund.	0	3.240	3.240	1	31.44	4.524	0.041
Mean distance to competitor centroids (CCD)		$R^2_m = 0.33, R^2_c = 0.35$					
FRic	1	0.028	0.028	1	21.53	0.039	0.846
Receiver abund.	2	0.134	0.134	1	18.11	0.196	0.663
Fish abund.	3	0.288	0.288	1	23.69	0.444	0.512
FOri	4	0.477	0.477	1	24.69	0.748	0.395
FEve	5	1.622	1.622	1	25.26	2.577	0.121
Fish richness	6	0.880	0.880	1	26.69	1.321	0.261
Latitude	7	0.559	0.559	1	28.20	0.813	0.375
FSpe	8	1.183	1.183	1	28.98	1.717	0.200
Estuary area	0	9.337	9.337	1	30.20	13.394	0.001
Intertidal ext.	0	6.424	6.424	1	29.39	9.216	0.005
FDiv	0	3.868	3.868	1	31.92	5.549	0.025

Annexe 4 : Détails des conditions environnementales rencontrées par le bar européen au cours du stade larvaire, à 45 jours et lors de toute la période post-installation dans les six nourriceries estuariennes échantillonnées. Pour chaque stade, les valeurs minimales et maximales sont fournies : température (°C), salinité, microzooplancton ($\mu\text{gN.L}^{-1}$), mésozooplancton ($\mu\text{gN.L}^{-1}$), étendue intertidale (%), population du bassin versant (nb) et artificialisation côtière (km^2).

ENVIRONMENTAL CONDITIONS DURING LARVAL STAGE

Years	Estuary	Temperature	Salinity	Micro-zooplankton	Meso-zooplankton
2020	Somme	10.92 - 14.88	33.42 - 33.51	3.18 - 4.73	2.56 - 4.50
	Orne	9.76 - 14.32	33.76 - 33.83	1.25 - 4.93	0.95 - 5.03
	Veys bay	10.54 - 14.34	34.98 - 35.02	1.96 - 4.41	1.42 - 3.71
	Mont St Michel bay	12.03 - 14.65	35.02 - 35.05	3.20 - 4.67	1.93 - 3.56
	Léguer	13.86 - 15.90	35.11 - 35.16	4.28 - 5.34	1.71 - 1.88
	Sèvre Niortaise	11.50 - 18.60	32.56 - 33.77	0.86 - 6.15	0.66 - 2.27
2021	Somme	10.49 - 15.31	33.23 - 33.27	3.64 - 5.05	2.82 - 4.34
	Orne	9.92 - 14.73	33.55 - 33.65	3.87 - 5.52	2.01 - 4.31
	Veys bay	9.65 - 13.38	34.89 - 34.93	2.37 - 4.70	1.21 - 2.97
	Mont St Michel bay	10.98 - 13.82	34.96 - 35.00	3.27 - 4.78	1.62 - 2.90
	Léguer	12.97 - 15.76	35.12 - 35.23	4.03 - 4.77	1.36 - 1.55
	Sèvre Niortaise	14.21 - 19.16	33.57 - 33.90	3.83 - 5.46	1.35 - 2.72

Table S1 (continued) ENVIRONMENTAL CONDITIONS DURING 45-DAY POST-SETTLEMENT PERIOD

Temperature	Salinity	Micro-zooplankton	Meso-zooplankton	Intertidal extent	Catchment population	Coastal artificialization
17.25 - 19.45	34.20 - 34.43	2.19 - 3.30	4.95 - 6.04	0.96	716117	6059
13.68 - 19.42	33.19 - 34.15	2.84 - 6.86	7.63 - 9.31	0.26	519921	20078
15.51 - 18.55	34.48 - 34.84	2.70 - 5.04	6.46 - 6.89	0.40	281957	4540
17.35 - 19.59	34.57 - 34.90	1.53 - 3.08	1.90 - 2.53	0.94	217854	4935
17.00 - 17.53	35.12 - 35.20	2.45 - 3.56	1.28 - 1.54	0.73	57119	4762
15.09 - 21.41	31.60 - 33.95	1.94 - 4.72	0.67 - 3.80	0.80	313009	4742
17.14 - 18.49	33.79 - 33.87	4.07 - 6.13	6.16 - 7.51	0.96	716117	6059
15.80 - 18.52	33.65 - 34.04	3.40 - 5.40	6.39 - 8.50	0.26	519921	20078
13.94 - 17.62	34.50 - 34.75	4.13 - 5.67	5.26 - 7.72	0.40	281957	4540
17.47 - 18.90	34.25 - 34.55	2.40 - 3.20	2.02 - 2.71	0.94	217854	4935
16.33 - 17.07	35.28 - 35.29	1.82 - 3.75	1.05 - 1.23	0.73	57119	4762
20.09 - 20.81	33.34 - 34.06	2.10 - 3.87	2.23 - 3.86	0.80	313009	4742

Table S1 (continued) ENVIRONMENTAL CONDITIONS DURING WHOLE POST-SETTLEMENT PERIOD

Temperature	Salinity	Micro-zooplankton	Meso-Zooplankton	Intertidal extent	Catchment population	Coastal artificialization
18.23 - 19.11	34.24 - 34.34	8.24 - 8.81	5.71 - 6.29	0.96	716117	6059
17.10 - 19.02	33.86 - 34.22	11.11 - 12.39	8.22 - 8.78	0.26	519921	20078
17.15 - 18.55	34.68 - 34.85	9.46 - 10.59	6.64 - 6.82	0.40	281957	4540
18.48 - 19.34	34.74 - 34.88	3.59 - 4.48	2.00 - 2.23	0.94	217854	4935
16.84 - 16.96	35.18 - 35.23	3.07 - 3.88	1.09 - 1.28	0.73	57119	4762
18.65 - 20.55	33.05 - 34.03	5.00 - 5.90	2.04 - 3.42	0.80	313009	4742
17.84 - 18.52	33.82 - 33.88	11.35 - 12.23	6.77 - 7.73	0.96	716117	6059
17.43 - 18.54	33.81 - 33.92	11.73 - 12.34	7.79 - 8.76	0.26	519921	20078
15.96 - 17.67	34.61 - 34.69	11.47 - 12.08	6.60 - 7.93	0.40	281957	4540
18.08 - 18.62	34.45 - 34.56	4.81 - 4.96	2.41 - 2.69	0.94	217854	4935
16.56 - 16.76	35.29 - 35.30	2.55 - 3.53	0.96 - 1.04	0.73	57119	4762
18.10 - 19.06	33.76 - 34.00	3.74 - 4.83	2.12 - 2.58	0.80	313009	4742

Annexe 5 : Tableau récapitulatif des modèles d'équations structurelles construits pour étudier les effets directs (β_{DIR}), indirects (β_{IND}) et totaux (β_{TOT}) des traits survenus plus tôt dans le cycle de vie. Les erreurs types et les intervalles de confiance ont été calculés à l'aide de 1 000 répétitions bootstrap. Les effets pour lesquels les intervalles de confiance ne contiennent pas zéro ont été supposés significatifs.

Pathway	Earlier trait	Effect	Standard errors	Lower 95%CI	Upper 95%CI	Signif.
Larval duration						
DIRECT	Pelagic growth	-0.670	0.058	-0.762	-0.543	*
INDIRECT	-	-	-	-	-	
TOTAL	Pelagic growth	-0.670	0.058	-0.762	-0.543	*
Size at settlement						
DIRECT	Pelagic growth	0.798	0.017	0.764	0.830	*
	Larval duration	0.852	0.034	0.794	0.919	*
INDIRECT	Pelagic growth	-0.571	0.043	-0.639	-0.480	*
TOTAL	Pelagic growth	0.228	0.051	0.139	0.330	*
	Larval duration	0.852	0.034	0.794	0.919	*
Post-settlement growth						
DIRECT	Pelagic growth	-0.175	0.055	-0.225	-0.041	*
	Larval duration	-0.140	0.035	-0.171	-0.066	*
	Size-at-settlement	0.088	0.029	0.049	0.147	*
INDIRECT	Pelagic growth	0.114	0.030	0.056	0.147	*
	Larval duration	0.075	0.025	0.042	0.129	*
TOTAL	Pelagic growth	-0.062	0.033	-0.111	0.007	
	Larval duration	-0.065	0.027	-0.121	-0.016	*
	Size-at-settlement	0.088	0.029	0.049	0.147	*
Body condition						
DIRECT	Pelagic growth	0.133	0.053	-0.039	0.198	
	Larval duration	0.149	0.051	0.018	0.206	*
	Size-at-settlement	-0.106	0.047	-0.209	-0.029	*
	Post-settlement growth	0.076	0.040	-0.007	0.144	
INDIRECT	Pelagic growth	-0.129	0.043	-0.186	-0.022	*
	Larval duration	-0.095	0.039	-0.170	-0.029	*
	Size-at-settlement	0.007	0.004	0.000	0.014	
TOTAL	Pelagic growth	0.005	0.027	-0.057	0.045	
	Larval duration	0.053	0.055	-0.060	0.151	
	Size-at-settlement	-0.100	0.046	-0.206	-0.025	*
	Post-settlement growth	0.076	0.040	-0.007	0.144	

Annexe 6 : Tableau récapitulatif des LMMs construits pour examiner l'impact des contraintes environnementales sur chaque trait d'histoire de vie. Les intervalles de confiance des coefficients du modèle ont été calculés à l'aide de 1 000 répétitions bootstrap. Les coefficients pour lesquels les intervalles de confiance ne contiennent pas zéro ont été supposés significatifs.

Parameter	Coefficient	Standard errors	Lower 95%CI	Upper 95%CI	Signif.
Pelagic growth					
Intercept	0.009	0.048	-0.080	0.105	
Temperature	0.573	0.067	0.402	0.667	*
Salinity	-0.048	0.063	-0.085	0.167	
Microzooplankton	-0.044	0.066	-0.163	0.097	
Mesozooplankton	0.225	0.062	0.111	0.348	*
Larval duration					
Intercept	-0.084	0.055	-0.149	0.063	
Temperature	-0.452	0.088	-0.614	-0.258	*
Salinity	0.645	0.231	-0.007	0.910	
Microzooplankton	-0.052	0.065	-0.213	0.036	
Mesozooplankton	-0.400	0.117	-0.577	-0.121	*
Size at settlement					
Intercept	0.009	0.053	-0.086	0.117	
Temperature	-0.074	0.073	-0.250	0.038	
Salinity	0.202	0.061	0.078	0.310	*
Microzooplankton	0.004	0.074	-0.122	0.168	
Mesozooplankton	-0.040	0.060	-0.145	0.087	
Post-settlement growth					
Intercept	0.017	0.050	-0.086	0.113	
Temperature	0.019	0.094	-0.136	0.235	
Salinity	-0.366	0.112	-0.585	-0.146	*
Microzooplankton	-0.251	0.109	-0.426	-0.006	*
Mesozooplankton	0.752	0.254	0.197	1.175	*
Intertidal extent	-0.658	0.213	-1.030	-0.208	*
Catchment population	-0.390	0.094	-0.580	-0.215	*
Coastal artificialization	0.466	0.208	0.017	0.814	*
Body condition					
Intercept	-0.054	0.048	-0.146	0.040	
Temperature	-0.293	0.128	-0.512	-0.024	*
Salinity	0.924	0.294	0.232	1.393	*
Microzooplankton	0.172	0.156	-0.161	0.441	
Mesozooplankton	-1.083	0.462	-2.017	-0.222	*
Intertidal extent	-0.710	0.383	-1.534	-0.042	*
Catchment population	2.044	0.387	1.272	2.757	*
Coastal artificialization	-0.069	0.177	-0.470	0.231	

Annexe 7 : Pourcentages d'éléments traces détectés dans les otolithes de juvéniles de bar européen échantillonnés à l'automne 2020 dans six nurseries estuariennes. * Éléments traces retirés de l'analyse, leurs concentrations restant inférieures aux limites de détection pour 95 % des otolithes.

Nourricerie	Ba	Cr*	Cu	Li*	Mg	Mn	Ni*	Pb*	Rb	Sr	U*	Zn
Somme	100	57.8	99.5	86.4	100	100	0	36.2	100	100	31.1	92.6
Orne	100	43.8	97.9	90	100	100	0	34.9	100	100	34.8	97.6
Baie des Veys	100	61.5	100	88.7	100	100	5.85	32.1	99.7	100	41.1	99.4
Mt St-Michel	100	61.4	100	94.1	100	100	1.37	68.9	100	100	45.4	100
Léguer	100	50.3	100	91.5	100	100	3.33	66.4	100	100	41.3	100
Sèvre Niortaise	100	55.5	100	89.1	100	100	3.56	34.5	100	100	40.2	98.2

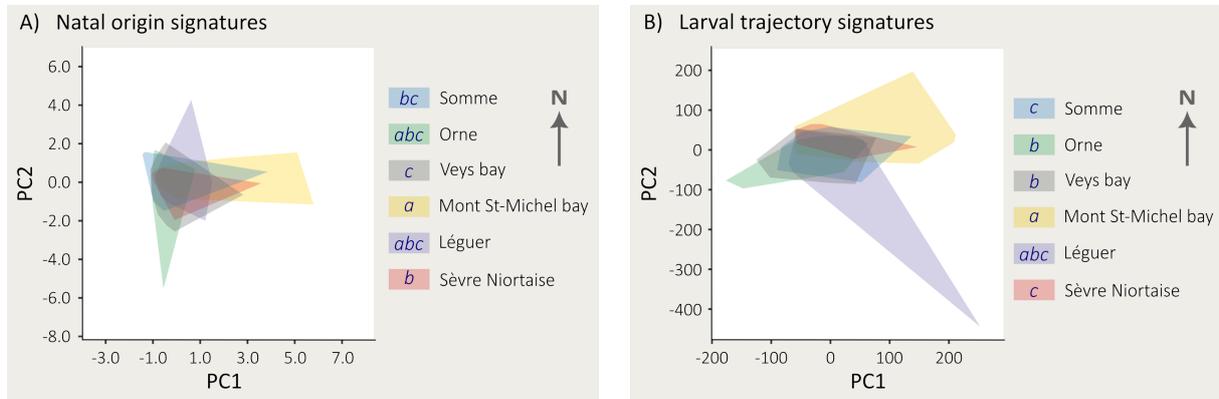
Annexe 8 : Résultats des analyses de variances (ANOVA) des signatures natales selon les nurseries et le jour d'éclosion. Les valeurs en gras indiquent un effet significatif à un niveau de signification de 0,05.

	d.f.	Sum sq.	Mean sq.	F-value	P-value
Ba					
Estuarine nurseries	5	9.24E-11	1.85E-11	3.463	0.006
Hatching day	1	1.69E-11	1.69E-11	3.174	0.077
Cu					
Estuarine nurseries	5	4.44E-10	8.88E-11	3.913	0.002
Hatching day	1	3.30E-11	3.27E-11	1.443	0.232
Mg					
Estuarine nurseries	5	1.60E-09	3.20E-10	1.434	0.216
Hatching day	1	1.40E-10	1.37E-10	0.614	0.435
Mn					
Estuarine nurseries	5	1.69E-10	3.39E-11	14.879	< 0.001
Hatching day	1	1.00E-12	9.90E-13	0.434	0.511
Rb					
Estuarine nurseries	5	1.43E-13	2.87E-14	3.484	0.005
Hatching day	1	5.90E-15	5.86E-15	0.712	0.4
Sr					
Estuarine nurseries	5	5.66E-06	1.13E-06	1.71	0.136
Hatching day	1	1.36E-05	1.36E-05	20.55	< 0.001
Zn					
Estuarine nurseries	5	1.13E-09	2.26E-10	5.45	< 0.001
Hatching day	1	2.50E-11	2.53E-11	0.608	0.437

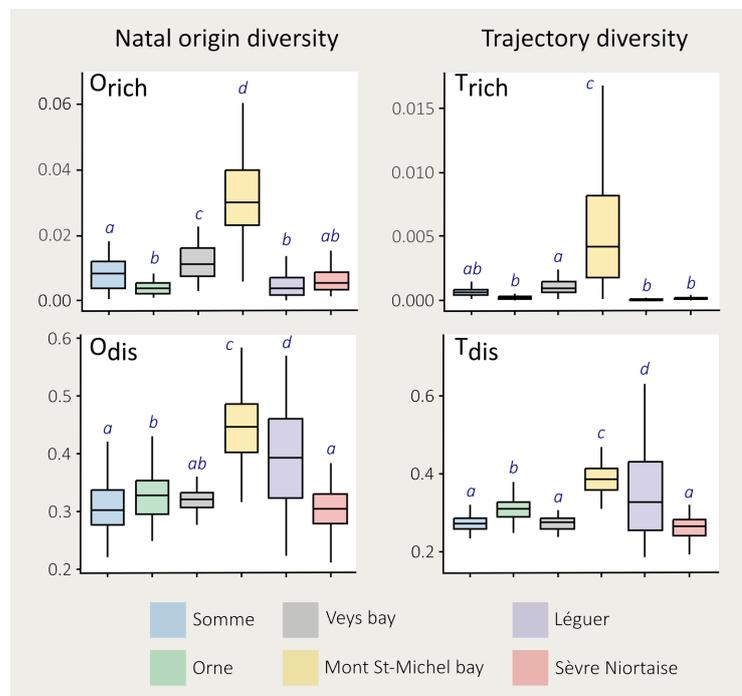
Annexe 9 : Résultats de l'analyse des variances par permutation (PermANOVA) des signatures de trajectoire en fonction des nurseries, du jour d'éclosion, du taux de croissance larvaire et de la durée pélagique. Les valeurs en gras indiquent un effet significatif à un niveau de signification de 0,05.

	d.f.	Sum sq.	R ²	F-value	P-value
Ba					
Nurseries	5	20765	0.411	20.244	0.001
Hatching day	1	-31	-0.001	-0.152	0.761
Larval growth	1	252	0.005	1.227	0.316
Pelagic duration	1	838	0.017	4.087	0.094
Cu					
Nurseries	5	19410	0.175	6.022	0.002
Hatching day	1	468	0.004	0.726	0.377
Larval growth	1	-77	-0.001	-0.12	0.819
Pelagic duration	1	641	0.006	0.994	0.308
Mg					
Nurseries	5	6039	0.042	1.223	0.327
Hatching day	1	521	0.004	0.527	0.447
Larval growth	1	-392	-0.003	-0.397	0.919
Pelagic duration	1	10	0	0.01	0.742
Mn					
Nurseries	5	9474.9	0.415	20.737	0.001
Hatching day	1	700.1	0.031	7.661	0.007
Larval growth	1	-43.8	-0.002	-0.479	0.921
Pelagic duration	1	-91.6	-0.004	-1.002	0.962
Rb					
Nurseries	5	10061	0.123	4.117	0.011
Hatching day	1	1153	0.014	2.358	0.187
Larval growth	1	1410	0.017	2.885	0.139
Pelagic duration	1	479	0.006	0.98	0.382
Sr					
Nurseries	5	7406.3	0.239	11.036	0.001
Hatching day	1	1630.9	0.053	12.151	0.001
Larval growth	1	571.7	0.018	4.26	0.032
Pelagic duration	1	2647	0.085	19.722	0.001
Zn					
Nurseries	5	25471	0.19	6.747	0.001
Hatching day	1	1340	0.01	1.774	0.224
Larval growth	1	1654	0.012	2.191	0.171
Pelagic duration	1	-20	0	-0.026	0.712

Annexe 10 : Analyse en coordonnées principales (PCoA) réalisée sur A) les signatures d'origine natale et B) les signatures de trajectoire larvaire des juvéniles de bar capturés dans les six nourriceries, telles que déduites des éléments traces dans les otolithes compris dans le groupe spatial (Ba, Cu, Rb et Zn). Les zones de coque convexe des différents sites sont représentées par des couleurs différentes. Les lettres bleues détaillent les résultats des PerMANOVA par paire avec correction de Bonferroni, où différentes lettres indiquent une différence significative entre les nourriceries.



Annexe 11 : Boxplots des indices de richesse d'origine (Orich), de dispersion d'origine (Odis), de richesse de trajectoire (Trich) et de dispersion de trajectoire (Tdis) estimés à partir de juvéniles de bar capturés dans six nourriceries (sites ordonnés selon leurs positions latitudinales). Les indices de diversité des trajectoires natales et larvaires ont été dérivés des éléments traces présents dans les otolithes inclus dans le groupe spatial (Ba, Cu, Rb et Zn). Les boxplots représentent la variabilité des estimations générées à partir de 100 répétitions bootstrap. Les lettres bleues détaillent les résultats des tests t par paires avec correction de Bonferroni.



Annexe 12 : Relations entre les densités de bars juvéniles (ind./100 m²) dans les six nourriceries et la richesse d'origine (Orich), la dispersion d'origine (Odis), la richesse de trajectoire (Trich) et la dispersion de trajectoire (Tdis), telles qu'évaluées par l'analyse des oligo-éléments inclus dans le groupe spatial (Ba, Cu, Rb et Zn). Les lignes pleines indiquent des régressions linéaires significatives ($P < 0,001$). Les zones ombrées indiquent l'intervalle de confiance à 95 % des modèles de régression.

