



Évolution à long terme de l'écosystème estuarien de la Gironde

Aurélie Chaalali

► To cite this version:

Aurélie Chaalali. Évolution à long terme de l'écosystème estuarien de la Gironde. Autre [q-bio.OT]. Université Sciences et Technologies - Bordeaux I, 2013. Français. NNT : 2013BOR14795 . tel-01416128

HAL Id: tel-01416128

<https://theses.hal.science/tel-01416128>

Submitted on 14 Dec 2016

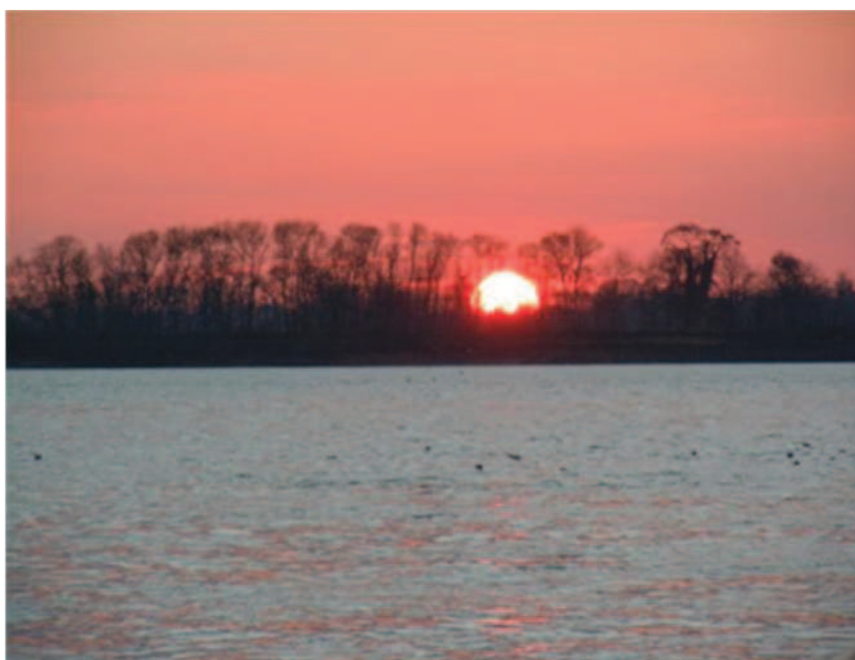
HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

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.

Par Aurélie CHAALALI

pour obtenir le grade de Docteur
Spécialité : Biogéochimie et Écosystèmes

Évolution à long terme de l'écosystème estuarien de la Gironde



© G. Pauliac

Soutenue publiquement le : 14 Juin 2013

Après avis de :

M. Benoît Beliaeff
M. Louis Legendre

Directeur de Recherche, Ifremer Nantes
Professeur, Université Paris VI

Rapporteur
Rapporteur

Devant le jury composé de :

M. LABAT, Jean-Philippe
M. LUCZAK, Christophe
Mme TACKX, Micky
M. BEAUGRAND, Grégory
M. BOËT, Philippe
M. SAUTOUR, Benoît

Chercheur bénévole (M.C.U.), U. Paris VI
Maitre de Conférence, U. d'Artois
Professeur, U. de Toulouse
Chargé de Recherche CNRS, UMR LOG
Directeur de Recherche, Irstea Bordeaux
Professeur, U. Bordeaux 1

Examineur invité
Examineur
Présidente
Directeur
Directeur
Directeur

"[...] L'histoire montre avant tout comment la science avance, à petits pas, en vérifiant ce que les prédécesseurs ont écrit, en gommant les fautes et en réécrivant une nouvelle version plus juste, mais pas forcément parfaite."

Pierre Barthélémy

AVANT PROPOS

Cette thèse a pu être réalisée grâce au soutien financier du Conseil Régional d'Aquitaine et des fonds européens de développement régional (FEDER) dans le cadre du projet "Approche de l'Évolution Contemporaine de l'Estuaire de la Gironde sous modifications des forçages hydroclimatiques et des contraintes anthropiques".

Ces travaux n'auraient pu être possibles sans l'acquisition préalable de chroniques de données assurée par la participation et la collaboration de nombreux collègues. Ces données sont à la fois issues :

- (1) du suivi écologique du Centre nucléaire de production d'électricité du Blayais,
- (2) du suivi halieutique de l'estuaire de la Gironde
- (3) mais également du Service d'Observation en Milieu LITtoral (SOMLIT) de l'estuaire de la Gironde (SOGIR).

Les campagnes d'état de référence de l'estuaire (Castel, 1975-76) et RETROGIR en 2003 et TRANSGIR en 2004 (David, 2006) ont fourni des données complémentaires également exploitées dans les différents travaux présentés, tout comme des données hydrologiques et climatiques, respectivement fournies par le Grand Port Maritime de Bordeaux, le centre Météo France de Mérignac et le Centre Hadley.

REMERCIEMENTS

Au moment de clore ce chapitre de trois années, que constitue une thèse (voilà, c'est fini...), j'aimerais commencer par des remerciements sincères à l'ensemble des personnes qui ont rendu possible sa réalisation. Mes propos seront possiblement maladroits, je requiers aussi votre indulgence (!) car je suis mauvaise élève pour les séquences émotion (non pas que je sois spécialement bonne élève par ailleurs !) et que la nostalgie de ces trois ans me guette au moment de vous glisser ces quelques mots ...

Je commencerai en premier lieu par adresser un grand Merci à mes trois directeurs de thèse : Benoît Sautour, Philippe Boët et Grégory Beaugrand. Je vous remercie tous les trois de m'avoir aidée à m'épanouir dans ce grand univers qu'est la recherche mais aussi à grandir.

Chef, je tenais à vous remercier pour votre confiance tout au long de ces trois années : pour m'avoir encouragée en permanence, m'avoir aidée à dépasser ma timidité (par l'enseignement, la participation à des colloques, si nombreux - à ce propos, merci aussi de m'avoir permis de "me promener" durant ces trois années !) mais aussi pour les responsabilités que vous m'avez confiées et l'autonomie dans mon travail. Je ne peux manquer de mentionner ici l'ensemble de nos échanges, que j'ai beaucoup appréciés, parfois moins formels - autour d'une bière avec Fanfan - et qui m'ont beaucoup apporté.

Philippe, l'historique de notre collaboration remonte en réalité à mon Master 2, dont je conserve de très bons souvenirs. Je vais m'essayer au tutoiement pour ces remerciements, bien que ce ne soit pas simple pour moi et en fait sourire plus d'un à Grstea. Je sais que sans ton intervention au moment de la sélection de votre candidat pour signaler ma disponibilité, il n'y aurait eu de thèse, alors tout d'abord, merci de ce coup de pouce essentiel pour la suite. Je te remercie également

pour ton écoute, les conseils toujours avisés lors de nos réunions périodiques et la confiance permanente.

Grégory, j'aimerais tout d'abord vous remercier pour l'ensemble des connaissances que vous m'avez apportées au long de ces trois années. Au moment de terminer, je me considère encore comme un "petit scarabée" en analyse numérique mais cette formation à vos côtés aura vraiment constitué une grande chance pour moi et j'espère continuer à apprendre encore longtemps de vous. Au delà de nos échanges, je vous suis très reconnaissante pour m'avoir communiqué votre vision de la recherche (une citation en particulier m'est restée comme vous le verrez), votre enthousiasme et pour m'avoir encouragée en permanence à donner le meilleur de moi-même. Et je ne manquerais pas de mentionner votre disponibilité dans les moments les plus importants et ce malgré toutes vos autres contraintes, les périodes de congés ou les weekends.

Je voudrais également remercier MM. Benoît Beliaeff et Louis Legendre de m'avoir fait l'honneur d'accepter la lourde responsabilité d'être rapporteurs de ma thèse ainsi que Mme Micky Tackx et MM. Jean-Philippe Labat et Christophe Luczak pour avoir accepté de faire partie de mon jury en tant qu'examinateurs.

J'aimerais également remercier les personnes qui ont fait partie de mon encadrement scientifique plus lointain :

Valérie, j'aimerais te dire un grand merci pour tous nos échanges, pour l'ensemble de tes conseils, ta disponibilité et ton écoute. Merci aussi de m'avoir montré et associée à des cours de statistiques bien construits et clairs même s'il y aura toujours des étudiants réfractaires à R (je ne serais pas étonnée que Bordeaux ne concurrence bientôt Villefranche en qualité de formation de l'analyse de données).

Aldo, nos échanges bien que ponctuels m'ont toujours beaucoup apporté tout comme les exposés. J'espère un jour avoir ton aisance, je profite une fois de plus de cette opportunité pour te remercier pour ton aide lors du stage de Xavier sans laquelle il n'y aurait pas eu d'article. Merci aussi pour les paroles toujours encourageantes et de ne pas m'avoir tenu rigueur de la soumission rapide de l'article!

L'ensemble des membres de mon comité de pilotage que j'aimerais également remercier ici pour tous nos échanges et leurs bons conseils, à savoir MM. Iker Castège et Philippe Koubbi.

Enfin la thèse est aussi une expérience humaine très riche qui m'aura permis de côtoyer de nombreuses personnes, de près ou de loin et que je tiens également à remercier dans un ordre aléatoire, m'excusant par avance pour les possibles oubliés 😊.

Gaëlle, alias Pupuce et plus récemment Cocotte, Merci à ma compagne de bureau devenue une amie qui m'aura supportée (dans deux sens du terme !) une bonne partie de ces trois années et qui m'en aura appris de belles (i.e., expressions) ! J'ai hésité à en semer quelques-unes tout au long du manuscrit et je me suis finalement abstenue mais j'attends toujours la version 'agenda perpétuel'. Comme l'a dit Eric, je ne suis dissipée qu'en ta présence « heing » ! A moins (peut-être ?) que ce ne soit une résultante synergique ?! Je garde surtout de nos bons moments partagés ensemble nos séances de chant dans le bureau avec la compagnie créole et nos craquages sucrés : le « biquette & cocotte office » n'aura jamais manqué de chocolats et autres douceurs, foi de biquette !

Roger, alias Roro, et récemment Doc' ARN (la classe !), compagnon de galère (dans le bon sens du terme) avec lequel nous co-détenions la seconde place des pires thèses désignées par les étudiants de Master 2 une année ! J'en

souviens-tu ? Taratata, l'essentiel est qu'elles nous plaisent à nous ! Je te remercie pour tous les bons moments de franche rigolade au labo et en dehors, pour ta bonne humeur communicative, les séances d'auto-motivation sans oublier ton aide pour un certain déménagement très folklorique (car « il arrive à porter un lave-linge tout seul ! »). Un jour, comme promis, nous partagerons un article dans Nature ou Science (l'espoir fait vivre, pas vrai ?) et si la chance était des nôtres, je saurais m'en souvenir mon ami !

Fanfan, Aucun doute, te voici le prochain (Courage !) mais laissons les choses désagréables de côté... Je voulais te remercier pour ta bonne humeur, tes blagues et anecdotes et aussi pour ne pas m'avoir laissée moisir dans la vase pendant ces quelques journées qui ont fait, somme toute, partie de mes seules sorties terrain (mises à part quelques SOARC et sorties TP avec des étudiants en Licence) et qui comptent de bons souvenirs en compagnie de Pascal. Tu m'auras notamment appris - malgré moi - une technique ancestrale de « brasse dans la vase » et aussi que, non, descendre vers le fleuve parce qu'on est embourbé pour revenir à la nage vers le rivage bétonné en contrebas, n'est franchement pas une bonne idée !

Ana, ma copine espagnole du B18, Merci tout d'abord d'avoir été une des (la ?) personne(s) qui m'ait le plus répété que « la thèse n'est pas le plus important dans la vie », pour ton don pour relativiser les petits couacs du quotidien et les mails remplis de motivation : c'est fou ce qu'un simple « Motives-toi » ou « Tu te tranquillises maintenant » ont bien pu marcher durant ces trois années ! Je te remercie pour tous les bons moments partagés également en dehors de la thèse mais aussi en colloques où on s'est connues. Je te souhaite pleins de courage pour la fin, c'est la dernière ligne droite : vamos !!!

Xavier, mon tout premier stagiaire Master 2 et ami, j'aimerais te remercier de m'avoir supportée pendant 6 mois de stage durant lequel tu auras abattu un boulot monstre pour lequel je te remercie encore (on aura été très exigeants avec le

chef /inconscients ?) mais cela a payé avec un beau papier ! Je garde pleins de chouettes souvenirs de cette période et notamment ceux de pauses riches en théine (thé à la menthe only c'est bien cela ?) et en discussions souvent orchestrées par Maja. Je, pleins de belles réussites mon padawan te souhaite, pour la thèse et en dehors avec ta chérie et ta petite puce.

Aurélië, notre Oupette(-nénette) exilée à La Rochelle, Je repense à l'étudiante que j'ai co-encadrée pendant un stage de Master 1, celle qui ne savait que choisir pour son stage de Master 2, celle qui se posait pleins de questions (et qui s'en pose toujours à juste titre car après tout un même chef nous a souvent répété en réunion qu'« il faut des questions et non pas les objectifs ?! »), je vois le chemin parcouru et je n'ai aucun doute sur le fait que tu feras une belle thèse. Merci ma Oupette pour ces deux belles années ensoleillées de ta joie de vivre quotidienne, de ta curiosité intellectuelle débordante, sans oublier ton franc caractère qui t'aura valu d'être souvent titillée par le chef et par Fanfan. J'espère à ce propos que tu ne m'en veux plus de ne t'avoir rien dit pour les « fausses » lunettes de protection que tu avais gardées sur le nez une semaine durant !

Gladys, une chouette "coupine" de bureau que je revois encore même si elle a préféré passer au CRC, devenue notre spécialiste des huîtres (mais pas une consommatrice pour autant, à moins qu'elles ne soient cuites !), merci pour les moments de complicité partagés au bureau et régulièrement dans le ter, j'espère qu'on va arriver à s'organiser quelque chose très bientôt (depuis le temps) !

Vania, dernière arrivée au « Seubou office », nouvellement Georginette (je t'expliquerai cela), c'est à toi que je passe le relais. Je te souhaite pleins de réussite pour ton stage de Master 2 et pour la suite aussi (une belle thèse en perspective !). Navrée de ne pas avoir été forcément aussi disponible que je l'aurais souhaité. Je me rattrape très bientôt, c'est promis ! Cela a été un réel plaisir de travailler ensemble (surtout les trajets en train et nos longues discussions). Merci

pour ta gentillesse et je n'oublierai pas ton aide plus que bienvenue pour les préparatifs d'une certaine soutenance (même esthétique !) et une impression dont je ne serai pas venue à bout seule ! Fais belle route !

Cette liste pourrait encore se poursuivre des pages durant, j'opte aussi pour des mercis groupés et désordonnés . . .

A tous les Station Marins et Station Marines, pour leur bonne compagnie aux pauses cafés, les midis, au quotidien, notamment à Débora (de retour et installée dans le bureau, à qui je souhaite plein de belles choses dans un futur proche !), Cécile (alias notre Piou Piou "toute mimie" -comme m'avait dit Fanfan à un colloque à Royan - je castle !), Alicia (le soleil espagnol de la station), Christelle (et sa bonne humeur), Guillaume (la force zen, courage pour la suite !), Sabrina (les pauses n'auraient pas eu la même saveur sans ton naturel !), Laurence et Sophie F. (ses complices), Nicolas Laveskovitch (champion incontesté de notre tournoi de beach volley), Sophie D. (compagne de td de statistiques et de stage d'été de Villefranche), Cindy (notre décoratrice incontestée et organisatrice de soirées jeux à la station), Michel P. (merci pour ta bonne humeur et ton peps dès le matin, quelle est ta recette ?), Line (nos courses pour attraper le Fer me resteront), Mariange (à quand le SOGIR ensemble ?), Michel L. (expert en anecdotes de la station et détenteur de la mémoire du Blayais), Guy (un grand Professeur Benthos), Hugues (l'exilé arcachonnais aux USA pour quelques temps), aux permanents des réunions Pelagos - Nicolas et Yolanda, et à tous les membres d'ECOBIOC que j'oublie (notamment les Talençais) ainsi qu'à ceux d'EA, en particulier Cerise et Audrey - nos belges de la station, Mohamedou, Piri, Hugues et Lucie, et aux anciens Station Marins: à Maja et Bruno (spécialistes des observatoires participatifs pour leur bonne humeur, pour nos discussions animées et tous les moments de chamaillerie entre vous et de

rigolade pour nous autres), sans oublier les nouveaux arrivants de la « team plancton », Antoine et Sonia, et tous les autres...

J'adresse un merci très particulier à l'équipe de gestion et au secrétariat, plus particulièrement à M.-C. pour sa grande aide durant ces trois années (alors que j'étais souvent fâchée avec les ordres de mission), à Sandrine M. pour ses conseils et sa patience ainsi qu'à Cathy et à Sandrine F. Un grand Merci également à Agnès pour son aide précieuse lors de mes nombreuses recherches bibliographiques infructueuses (et c'est arrivé plus souvent que je ne l'aurai voulu !). Je n'oublie pas non plus les filles, Wioletta et Céline, pour leurs petites attentions et encouragements de tous les jours et pour embellir notre quotidien à la station (Wioletta po polsku : dziękuję tobie za wszystko !). Pas non plus l'équipe de choc de l'atelier avec une mention spéciale à Henri, Pascal L. pour leur bonne humeur et aussi à Francis. Enfin, un énormissime Merci à deux Station Marins de passage, Hubert et Jean-Michel qui ont sauvé ma thèse à plusieurs reprises car oui je suis un chat noir avec les ordinateurs, il me faut l'admettre... !

Mes remerciements vont également aux directeurs de l'UMR EPOC, de la station marine et de l'équipe ECOBIOC pour m'avoir accueillie au sein de leur personnel durant ces années de thèse; Merci à Philippe Bertrand, Antoine Grémare, Frédéric Garabetian et Xavier de Montaudouin.

A tous les Chtis wimereusiens que j'ai eu le plaisir de fréquenter lors de mes épopées nordiques. Tout d'abord laissez-moi rétablir une vérité : oui il fait plus froid à Wimereux et navrée de l'énoncer, mais j'ai eu souvent du mauvais temps lors de mes passages bien que vous me prétendiez qu'il faisait un grand ciel bleu la semaine précédente ! Une seule victoire : j'ai évité la neige à chaque fois ! Un grand Merci à tous pour votre accueil, votre gentillesse et tous les bons moments passés en votre compagnie. Je remercie - sans ordre particulier - Eric, Isabelle, Virginie, Mikaël et Sylvain - merci de m'avoir accueillie dans la Grégory's team, pour votre patience, vos conseils et l'aide que vous m'avez

consacrée, Céline (je te souhaite pleins de belles choses pour ta thèse et tout le reste), Olivier et Armony (encore félicitations Doc') !

À la team d'Irotea pour nos échanges chaleureux et les bons souvenirs que j'y ai semé depuis mon Master 2, j'aimerais remercier ici les membres de l'équipe EPBX notamment Mario, Jérémy, Jonathan, Michel (cette liste étant non-exhaustive) et aussi quelques anciennes, parties vers de nouveaux horizons : Mélanie, Stéphanie, Christine, Géraldine et Delphine, ...

Aux étudiants de Licence, Master 1 et Master 2 qui ont du subir mes enseignements. Malgré quelques « pfff de toute façon ça sert à rien », j'espère que ce n'était pas si horrible que cela et avoir pu apporter à certains quelques éléments de compréhension d'Analyses Multivariées et de Statistiques et/ou un intérêt pour le zooplancton (compartiment clé du réseau trophique) ! Et une pensée aux privilégiés qui sont passés en stage et que je n'oublie pas avec une mention spéciale à Camille, Cécile, Emilie, Marine, Lucie, Matthieu, Alexandre, Ludo et Jérôme.

Je terminerai avec des mercis pour les plus proches...

Mes Ami(e)s de longue date, que j'ai pas mal négligés ces temps-ci, en espérant qu'ils ne m'en tiendront pas trop rigueur si je suis devenue autiste une grande partie de ces trois ans et que la thèse prenait toute la place ou presque ! Pour moi, vous n'étiez jamais loin...

Ma Tatie, qui m'a toujours soutenue, encouragée et pour qui ma réussite compte beaucoup. J'espère que tu seras fière de moi. Un grand Merci car tu assures en tant que marraine et pour avoir toujours été là pour moi.

Mes parents, sans qui je ne serais pas là ou j'en suis aujourd'hui. Un grand merci à vous. Et même si mon début de thèse a été quelque peu mouvementé pour des raisons annexes, j'ai espoir qu'un jour les choses s'arrangeront d'elles-mêmes. J'espère que cette thèse vous rendra fiers de moi et confiants en l'avenir.

Je n'oublie pas un r'miaou-ciemment à mon petit monstre à 4 pattes, ma Fourlegs, ma destructrice de murs, papiers peints, pulls en laine, et autres grattoirs en tous genres mais pourtant tellement apaisante en distributrice de câlins et autres ronrons nocturnes ou lorsque j'étais sur pc à travailler.

Je terminerai par "the last but not the least", Lui, pour qui ma liste de remerciements pourrait facilement doubler le nombre de pages déjà écrites s'il me fallait être exhaustive (et encore !) et puis il serait bien le premier à s'en plaindre ! Merci pour ta présence rassurante à mes côtés, ta patience - surtout les derniers jours de rédaction -, pour avoir supporté mon mauvais caractère et mes cris dans les périodes de stress, les relectures, les séances de répétition d'oraux, de réunions ou autres cours (que tu as enduré contraint et forcé car j'avais besoin d'un public), pour ton soutien indéfectible mais aussi pour m'avoir remise à ma place quand « [j']exagère tout de même (!) » ou pour me faire comprendre que « non, cela ne se dit pas en anglais » et pour mes phrases de 7 lignes de long (n'essaie donc pas de compter pour celle-ci !), que « même en français, cela ne passerait pas » ! Merci surtout de m'avoir fait confiance et de m'avoir suivie loin de Paris et de la Finance, Mi, car le bonheur ensemble à la maison cela n'a pas de prix. Merci d'avoir été mon rayon de soleil et de continuer à l'être. Et parce que 我愛你.

Merci à tous...

RÉSUMÉ

Les estuaires font partie des écosystèmes les plus productifs de la planète. Ils constituent une zone d'importants échanges de matières et jouent à ce titre un rôle capital pour les cycles biogéochimiques. Du fait de leur position à l'interface entre domaines continental et marin, ils sont également un lieu de passage obligatoire pour de nombreuses espèces de poissons migrateurs ou tiennent lieu de nourricerie et de refuge. Ces systèmes sont contraints par de nombreuses pressions de natures diverses dont certaines en lien avec les activités humaines locales (p. ex. pêcheries, transport maritime, dragages, pollutions accrues, etc.). Ces altérations viennent s'ajouter à la variabilité intrinsèque de ces systèmes naturellement complexes (variabilité spatio-temporelle de différents facteurs environnementaux ; c.-à-d. température, salinité, turbidité, etc.). Toutefois, une intensification de ces altérations, dont une partie est associée à la composante climatique des changements globaux, est observée depuis ces dernières décennies. Ces modifications avérées et leurs incidences sur les communautés biologiques constituent un enjeu en matière de gestion des écosystèmes estuariens. Cependant, par manque de chroniques de données continues suffisamment longues, peu d'études sur l'évolution à long terme de systèmes estuariens ont été réalisées à ce jour. Pour mes travaux, j'ai eu à ma disposition un ensemble de chroniques uniques - acquises depuis 35 ans - associées à plusieurs suivis écologiques de l'estuaire de la Gironde (notre site atelier). L'objectif général de cette thèse est de caractériser l'évolution globale du système dans son ensemble (physico-chimie et biologie) et d'identifier les forçages impliqués. L'originalité de ces travaux, par rapport aux études spécifiques déjà menées, consiste à analyser l'évolution de l'ensemble des descripteurs caractéristiques du fonctionnement d'un système modèle et de qualifier la part relative aux forçages globaux. L'étude des séries chronologiques, *via* une approche *end-to-end* basée sur des analyses multivariées, permet d'identifier deux changements abrupts d'état de l'écosystème de l'estuaire de la Gironde, associés à des fluctuations hydroclimatiques à large échelle (bassin Atlantique nord) mais aussi à une échelle plus locale (estuaire). Des hypothèses relatives aux possibles mécanismes impliqués, reliant les altérations climatiques à large échelle aux altérations observées à l'échelle des communautés biologiques estuariennes, sont discutées. Un deuxième volet de la thèse, au travers d'une approche modélisatrice basée sur le concept de niche d'Hutchinson, permet d'identifier un changement de répartition spatiale, longitudinale, des populations de

copépodes estuariennes en réponse au réchauffement des masses d'eau et à la marinisation de l'estuaire. Enfin un troisième volet de mes travaux a été consacré à l'étude spécifique d'une espèce de copépode invasive : *Acartia tonsa*. Suivant une double approche modélisatrice permettant d'estimer à la fois les niches fondamentale et réalisée de l'espèce, ces travaux illustrent l'importance relative des changements climatiques qui ont facilité la colonisation et l'essor de cette espèce dans l'estuaire.

Mots clés : estuaire, évolutions à long terme, changement climatique, marinisation, changement abrupt, analyses multivariées, niche écologique, copépodes, poissons.

ABSTRACT

Estuaries are among the most productive ecosystems on Earth. They constitute important areas for materials exchanges and play therefore a crucial part in biogeochemical cycles. Because of their location at the interface between marine and continental realms, they are also a migratory path for different fish species and in some cases, a nursery or a refuge area. These systems are submitted to many pressures, some of them being related to anthropogenic activities (e.g fisheries, maritime traffic, dredging, rising pollutions, etc.). These changes are superimposed to the intrinsic variability of these naturally complex ecosystems (characterized by a spatio-temporal variability of different environmental factors; i.e., temperature, salinity, turbidity, etc.). However, since recent years, an intensification of these alterations, being partly linked to the climatic component of Global Change, is observed. These changes, already documented, and their incidence on biological communities, constitute a challenge for the future management of estuarine ecosystems. However, due to a lack of long-term continuous time series, for now few studies on the long-term evolutions of estuarine systems have been reported. In this work, I used a unique set of data (35 years) provided by an ecological monitoring of the Gironde estuary (the model of estuary used in the study). The main objective of this thesis is to characterize the evolution of the whole system (physico-chemistry and biology) over the last three decades and to identify the forcings involved. The originality of this work comes from a global analysis of the main estuarine descriptors and from the evaluation of the relative contribution of global forcings. A study based on multivariate analyses, through an end-to-end approach, reveals two abrupt shifts in the state of the ecosystem of the Gironde estuary. These two changes appear to be linked to hydroclimatic fluctuations at a regional scale (North Atlantic basin) and also at a local scale. Some hypotheses on the possible mechanisms involved, linking the large-scale climatic alterations to the changes observed on the biological estuarine communities are discussed. A second study that uses a modeling approach based on the ecological niche concept of Hutchinson, identifies a change in the spatial (longitudinal) distribution of estuarine copepod populations in response to warming and marination processes. Finally, a third work focuses on an invasive copepod species: *Acartia tonsa*. A double modeling approach estimates both the fundamental and realized niches of the species. The results highlight the relative importance of climate changes that facilitated the colonization of the estuary by *A. tonsa*.

Key words: estuary, long-term changes, climate, marinisation, abrupt shift, multivariate analyses, ecological niche, copepods, fish.

SOMMAIRE

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION	1
1.1. Un contexte de changement climatique global avéré	2
1.2. Les écosystèmes estuariens.....	3
1.2.1 Des systèmes associés à de forts enjeux socio-écologiques	3
1.2.2 Définition physique d'un estuaire.....	4
1.2.3 Vision biologique : le paradoxe estuarien.....	5
1.3. Conceptualisation et problématisation du sujet d'étude.....	6
1.3.1. Évolution pluri-décennale de la répartition spatiale des communautés biologiques (zooplancton et ichtyofaune) estuariennes.....	6
1.3.2. Évolution des systèmes esturiens : changements graduels ou changements d'états abrupts de l'écosystème ?	9
1.3.3 Étude de cas : le changement climatique peut-il favoriser la colonisation d'un estuaire par une espèce invasive ?	11
CHAPITRE 2 : MATÉRIEL & MÉTHODES	16
2.1. L'estuaire de la Gironde : site atelier et modèle.....	18
2.1.1. Caractéristiques physiques du système estuarien	18
2.1.1.1. Le plus grand estuaire sud-ouest Européen.....	18
2.1.1.2. Un contexte hydro-sédimentaire particulier	19
2.1.1.3. Un milieu sous fortes contraintes : climatiques et anthropiques ..	22
2.1.2. Communautés biologiques de l'estuaire.....	26
2.1.2.1. Une faible production primaire	26
2.1.2.2. Une communauté zooplanctonique paucispécifique	27

2.1.2.3. L'ichtyofaune estuarienne	30
2.2. Suivis d'observation à long terme	31
2.2.1. Suivi écologique du centre nucléaire de production d'électricité (CNPE) du Blayais	31
2.2.1.1. Campagnes d'échantillonnage de l'état de référence de l'estuaire .	32
2.2.1.2. Campagnes récurrentes.....	35
2.2.2. Suivi d'observation de l'estuaire de la Gironde (SOGIR)	36
2.2.3. Suivi halieutique du CNPE : campagnes Transect.....	36
2.3. Données complémentaires	38
2.3.1. Données hydrologiques	38
2.3.2. Données climatiques locales.....	39
2.3.3. Données climatiques à large-échelle (bassin nord Atlantique)	39
2.3.3.1. Variables climatiques	39
Températures de surface (Sea Surface Temperature ; SST) et champs de pression de surface (Sea Level Pressure ; SLP)	39
2.3.3.2. Indices climatiques.....	40
Anomalies de température de surface de l'hémisphère nord (Northern Hemisphere Temperature ; NHT)	40
Oscillation Multi-décennale de l'Atlantique (Atlantic Multidecadal Oscillation; AMO) .	40
Oscillation nord-Atlantique (North Atlantic Oscillation ; NAO)	40
Mode de variabilité de l'Atlantique Est (East Atlantic Pattern ; EAP)	41
2.4. Prétraitement des bases de données.....	41
2.5. Traitement statistique et analyse de données	42

2.5.1. Synthèse des analyses relatives au chapitre 3 (article sous presse)	2.5.2.
Synthèse des analyses relatives au chapitre 4 (article sous presse).....	43
2.5.2. Synthèse des analyses relatives au chapitre 4 (article sous presse).....	44
2.5.3. Synthèse des analyses relatives à l'Annexe 2 (article soumis).....	45
2.5.4. Synthèse des analyses relatives au chapitre 5 (article accepté)	46
CHAPITRE 3	48
3.1. Évolution pluri-décennale de la répartition spatiale de la communauté zooplanctonique estuarienne.....	49
3.1.1. Avant-propos	49
3.1.2. En résumé	88
CHAPITRE 4	90
4.1. Évolution des systèmes estuariens : changements graduels ou changements d'états abrupts de l'écosystème ?	91
4.1.1. Avant-propos	91
4.1.2. En résumé	127
CHAPITRE 5	129
5.1. Changement climatique et évolution de la biodiversité : facilitation de la colonisation de l'estuaire par une espèce invasive (copépode <i>Acartia tonsa</i>) ?.....	130
5.1.1. Avant-propos	130
5.1.2. En résumé	161
DISCUSSION & CONCLUSIONS.....	163
BIBLIOGRAPHIE.....	183
ANNEXE 1	208
ANNEXE 2	217

ANNEXE 3	241
ANNEXE 4	254

TABLE DES FIGURES

Figure 1 : Schémas adaptés et simplifiés du concept écologique de niche d'Hutchinson (1957). **A.** Schéma d'après Chevillot (2011). **B.** Exemple illustré de la niche écologique (*sensu* Hutchinson) à : une **(a)**, deux **(b)**, et trois **(c)** dimensions. D'après le cours de G. Wilkinson et L. Wolfenbarger

8

Figure 2 : Définitions illustrées : **(a).** d'une évolution linéaire graduelle d'état d'écosystème ; **(b).** d'un changement abrupt d'état d'écosystème réversible ; **(c).** d'un changement abrupt d'état d'écosystème irréversible ou "*catastrophic regime shift*". Source : deYoung *et al.* 2004

10

Figure 3 : **A.** Planche d'identification du copépode calanoïde *Acartia tonsa* d'après Mazzochi *et al.* (1995). **B.** Photo d'*A. tonsa* au microscope. Source : collection du musée Micropolitain, U.K.

13

Figure 4 : Définitions illustrées de niche réalisée et niche fondamentale. D'après le cours de B. K. Penney.

14

Figure 5 : Carte de l'estuaire de la Gironde

18

Figure 6 : Définition d'un estuaire hypersynchrone (adapté de Sottolichio 1999)

19

Figure 7 : Asymétrie de la marée. D'après Allen *et al.* 1980

19

Figure 8 : Boîtes à moustache de la variabilité intra-annuelle des débits ($\text{m}^3.\text{s}^{-1}$) de l'estuaire de la Gironde (période 1975-2009).

19

Figure 9 : Circulation résiduelle et transport de particules fines de sédiment. D'après Dyer 1986, modifié par Sottolichio 1999.

20

Figure 10 : Gradient de salinité et différenciations de 3 / 4 zones distinctes dans l'estuaire de la Gironde. D'après Lobry 2004.

21

Figure 11 : Evolution des débits (en $\text{m}^3.\text{s}^{-1}$) de la Gironde, de la Garonne et de la Dordogne.

22

Figure 12 : Moyennes mensuelles ($\pm$ écart-type) des abondances (ind.m ⁻³) des espèces de copépodes entre 2004 et 2008 (Selleslagh <i>et al.</i> 2012).	27
Figure 13 : Répartition longitudinale des espèces de zooplancton le long du gradient de salinité. D'après Nzigou 2012.	28
Figure 14 : Synthèse des campagnes suivis écologiques du Blayais et SOGIR, adaptée de David (2006). A. Rappel des sites d'échantillonnage. B. Rappel des périodes et fréquences d'acquisition. C. Liste des paramètres suivis. 'BM' basse mer, 'PM' pour Pleine Mer, 'MF' mi-flot, 'MJ' mi-jusant, 'S' surface et 'F' fond.	32
Figure 15 : Carte de l'estuaire de la Gironde et points d'échantillonnage (campagnes 1975-76 en jaune, 2003 en orange).	33
Figure 16 : Carte de l'estuaire de la Gironde et points de suivis récurrents (suivis écologique et halieutique du CNPE de Blaye et SOGIR).	35
Figure 17 : Synthèse des campagnes "Transect". A. Évolution du protocole d'échantillonnage depuis 1979 (figure adaptée de Béguer 2009). B. Rappel des sites échantillonnés (sites temporaires en rose). C. Informations complémentaires et schéma des principaux engins d'échantillonnage.	37
Diagramme synthétique des analyses relatives au chapitre 3.	43
Diagramme synthétique des analyses relatives au chapitre 4.	44
Diagramme synthétique des analyses relatives à l'Annexe 2.	45
Diagramme synthétique des analyses relatives au chapitre 5.	46

TABLE DES ENCADRÉS

Encadré 1 : Schéma conceptuel présentant la problématique générale de la thèse	15
Encadré 2 : Principaux acquis des analyses exploratoires de travaux précédentes	17
Encadré 3 : Caractérisation du contexte physico-chimique de l'estuaire méso-oligohalin de ces 35 dernières années	24
Encadré 4 : Évolution décennale des espèces zooplanctoniques de l'estuaire méso-oligohalin.....	29
Encadré 5 : Evolution décennale des espèces de poissons de l'estuaire méso-oligohalin	31
Encadré 6 : Agrégation des années 1975-1976.....	34
Encadré 7 : L'écosystème de la Gironde peut-il être considéré comme réactif ?.....	164
Encadré 8 : Fluctuations dans le Golfe de Gascogne et marinisation de l'estuaire	165
Encadré 9 : Modification de structure de communauté de l'ichtyofaune de l'estuaire méso-oligohalin (d'après l'Annexe 2).....	168

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION

1.1. Un contexte de changement climatique global avéré

De nos jours, la réalité du changement global fait consensus auprès de la communauté scientifique d'experts sur le climat (GIEC 2001, GIEC 2007). Ils définissent le changement climatique comme : *"un changement d'état du système climatique détecté (par l'emploi de tests statistiques) par le biais d'un changement de moyenne et/ou de variance (variabilité des propriétés climatiques) et s'étendant sur une longue période de temps, de l'ordre de la décennie et plus."* Ce changement peut à la fois être dû à la variabilité naturelle du climat et résulter de l'activité humaine (de la composante anthropique du changement climatique), au travers par exemple d'une modification de la composition chimique de l'atmosphère : production anthropique de gaz à effet de serre (dioxyde de carbone ' CO_2 ', méthane ' CH_4 ', protoxyde d'azote ' N_2O ', et gaz fluorés ; Hughes 2000) ou changement d'utilisation des sols parmi d'autres effets susceptibles de moduler l'incidence du climat.

L'incidence de ce changement climatique est perceptible à plusieurs échelles d'espace et de temps. On distingue de fait classiquement le changement climatique agissant à très large échelle, globale ou planétaire, de changements pouvant s'observer à une échelle plus locale. Parmi les processus observés à large échelle, de nombreux travaux s'accordent à montrer une augmentation généralisée des températures moyennes de l'air et des océans, une intensification de la fonte des glaciers, ainsi qu'une hausse du niveau de la mer. D'après les estimations du GIEC (2007), la hausse globale des températures de surface est d'environ de + 0,74°C en 100 ans (contre + 0,6°C estimée en 2001), la perte d'étendue de glace en Arctique d'environ -2.7 % par décennie depuis 1978 (et -7 % pour la couverture neigeuse des glaciers des montagnes de l'hémisphère nord), alors que la hausse du niveau des mers observée est d'environ +1.8 mm par an depuis 1961 (avec une intensification après 1993). Des changements du climat régional (à échelle plus locale) sont également de plus en plus décrits, principalement au travers (i) d'une hausse des températures, notamment des lacs et rivières, pouvant affecter la structuration thermique des colonnes d'eau et la qualité des milieux et (ii) de profondes modifications du cycle de l'eau (p. ex. des phénomènes de marinisation ; GIEC 2007). Ces changements régionaux, divergeant d'une région à l'autre, peuvent induire une hétérogénéité à l'échelle globale.

Les conséquences de ces altérations abiotiques des écosystèmes (en réponse à

des changements avérés parmi lesquels l'augmentation de température, l'acidification des eaux, les variations de teneurs en oxygène dissous, ...) sont connues pour exercer à leur tour une incidence sur les organismes et les systèmes biologiques (Parmesan *et al.* 1999, Hughes 2000, Walther *et al.* 2002). Parmi les effets les plus notables, il est possible de citer des conséquences sur la physiologie des organismes (Arrhenius 1889, Magnuson *et al.* 1979) et/ou sur leur phénologie (modifications de la temporalité de processus biologiques), notamment un décalage temporel de leur période de reproduction ou de migration (Edwards & Richardson 2004, David *et al.* 2007b). Ces incidences figurent parmi des effets identifiés sur des populations se maintenant dans des écosystèmes en mutation et sont à distinguer de modifications pouvant résulter, par exemple, de stratégies d'évitement. Parmi ces dernières, des changements d'aires de répartition, par exemple des déplacements de populations vers de plus hautes latitudes, altitudes (en milieu terrestre) et/ou grandes profondeurs (en milieu marin) (Pauli *et al.* 1996, Parmesan 1996, Parmesan *et al.* 1999, Thomas & Lennon 1999, Nicolas *et al.* 2011) ont été documentés. Conjointement, cet ensemble de modifications, observées à l'échelle des communautés, induit une conséquence directe ou indirecte sur la biodiversité des écosystèmes. Cette incidence se traduit le plus souvent par la mise en évidence du déclin, de la disparition du moins locale de certaines espèces (notamment d'espèce boréales ; Edgar *et al.* 2005, Parmesan 2006, Schwartz *et al.* 2006, Le Bohec *et al.* 2008), ou à l'inverse, de l'essor d'autres espèces (tropicales ou thermophiles ; Quéro *et al.* 1998, Stebbing *et al.* 2002, Poulard & Blanchard 2005, Rose 2005).

Les écosystèmes côtiers et littoraux figurent parmi les écosystèmes les plus sensibles au changement global, étant soumis d'une part au changement climatique et d'autre part à d'importantes pressions anthropiques de natures variées susceptibles de moduler ou d'exacerber l'incidence du climat (Jouanneau *et al.* 1990, Castelnaud 1994, Mauvais & Guillaud 1994, Bamber & Seaby 2004, David 2006, Couptry *et al.* 2008, Girardin *et al.* 2008).

1.2. Les écosystèmes estuariens

1.2.1 Des systèmes associés à de forts enjeux socio-écologiques

Ces écosystèmes côtiers et littoraux, incluant les estuaires, occupent environ 6 % de la superficie des eaux marines (Costanza *et al.* 1997) concentrant près de 60 % de

la population mondiale (Goodland 1995 ; et 75 % d'ici 2025, Bianchi 2007) et figurent également parmi les zones les plus productives de la planète (les estuaires supportent jusqu'à 80-90 % des pêches américaines - pour les seuls estuaires américains ; NSCEC 1998). Les estuaires contribuent à 33% de la valeur économique des systèmes marins (Costanza *et al.* 1997), constituant, par ailleurs, des zones dites d'interface entre domaines continental et marin. Aussi ces écosystèmes sont-ils souvent associés à de forts enjeux économiques et sociaux, constituant historiquement d'importantes voies de navigation, de concentration de population (22 des 32 villes les plus peuplées sont situées sur des estuaires ; soit près d'un tiers de la population mondiale) et d'activités industrielles. Ces systèmes hautement productifs (Costanza *et al.* 1997) ont également une grande importance écologique, constituant un lieu de nourricerie (Pasquaud *et al.* 2012) et un couloir migratoire pour de nombreuses espèces - notamment de poissons et d'oiseaux -, mais aussi une zone de croissance ou encore de refuge (Rochard *et al.* 1990, McLusky & Elliott 2004, Pasquaud *et al.* 2012).

1.2.2 Définition physique d'un estuaire

D'après Pritchard qui en donne une première définition en 1955, les estuaires se définissent comme : "*des bras de mer semi-clos avec une libre connexion avec la mer et dont l'eau de mer est diluée par des apports en eau douce*". Cette définition assez large, basée sur la physique, regroupe les estuaires formés d'embouchures et/ou de vallées immergées, les fjords, les lagunes et les estuaires issus de processus tectoniques.

Cette première définition, complétée par Potter *et al.* (2010), inclut une vision temporaire possible des estuaires pour lesquels la connexion avec la mer peut être non-permanente (exemple de certains estuaires australiens ou d'Afrique du Sud). La vision des géologues Harris & Heap (2003) ajoute une complexité supplémentaire à ces premières descriptions en y intégrant une vision sédimentaire des estuaires pouvant être considérés comme des puits à particules, d'origine soit continentale, soit marine. Ces systèmes, géologiquement jeunes, sont en effet naturellement voués à un comblement dans le cas d'un taux d'accumulation sédimentaire constant (Ray 2005). Enfin, d'un point de vue géomorphologique, on distingue classiquement les estuaires en fonction du processus physique dominant qui les gouverne : les débits des rivières, la marée (énergie tidale) ou les vagues (Dalrymple *et al.* 1992).

1.2.3 Vision biologique : le paradoxe estuarien

Elliott & McLusky (2002) insistent les premiers sur la nécessité d'une prise en considération des compartiments biologiques dans la définition et la caractérisation des systèmes estuariens (ce qui n'était pas le cas dans les précédentes définitions évoquées jusque là). En effet, les estuaires, de par leur contexte changeant depuis l'aval (embouchure), jusqu'à leur limite amont (limite de pénétration haline, Pritchard 1955 ; et/ou de perception de la marée dynamique, Fairbridge 1980), offrent aux organismes qui le peuplent une succession ou mosaïque d'écosystèmes. Cela tient principalement aux différents gradients physiques et chimiques qui les caractérisent. À cette structuration du milieu répond généralement une répartition spatiale des différentes espèces. Celles-ci sont naturellement soumises à une forte variabilité des conditions environnementales de leur écosystème (variabilité tidale, saisonnière et à long terme ; Castel 1993, David 2006). On parle souvent de "paradoxe estuarien"¹ (Elliott & Quintino 2007) pour caractériser la difficulté à distinguer la variabilité naturelle du milieu de celle liée aux activités humaines. Elliott & Quintino nuancent toutefois l'emploi du terme de stress pour les organismes estuariens :

- (i) expliquant la nécessité de considérer la variabilité naturelle des conditions environnementales estuariennes comme stressante pour les seuls organismes dont la gamme de tolérance ne concorde pas avec les conditions rencontrées et/ou changeantes du milieu (c'est-à-dire *sensu* Hutchinson une inadéquation de leur niche) ;
- (ii) rappelant aussi l'importance de considérer les estuaires comme des *continuum*s biologiques régis par des gradients environnementaux ;
- (iii) et insistant sur le fait que la biodiversité (ou la forte richesse spécifique) n'est pas un pré-requis pour le bon fonctionnement écologique (d'un estuaire).

De fait, ces systèmes sont généralement caractérisés par une paucispécificité (nombre d'espèces autochtones recensées faible) associée dans le même temps à une forte productivité. Ceci pourrait s'expliquer par la bonne adaptation des espèces en présence et/ou leur caractère euryèce (espèces souvent euryhalines et/ou eurythermes ; McLusky & Elliott 2004).

¹ *estuarine quality paradox* (Elliott & Quintino 2007).

1.3. Conceptualisation et problématisation du sujet d'étude

Dans le contexte actuel de changement global, il semble pertinent de s'interroger sur le devenir, l'évolution, voir l'adaptabilité de ces espèces à un environnement plus stressant encore. La question se pose notamment de savoir si, considérant un système modèle, très anthropisé (forçage local) et naturellement variable, il serait possible de détecter un signal climatique (forçage global) agissant sur l'écosystème estuarien. En effet, de récents travaux ont montré que de profonds changements s'opéraient au niveau de ces systèmes estuariens (Scavia *et al.* 2002, Goberville *et al.* 2010, Cloern *et al.* 2010, Goberville *et al.* 2011). Si des changements ont largement été décrits en milieu marin comme dans l'Atlantique nord, par exemple en terme de modification et de remontée de limites d'aires de répartition (Quéro *et al.* 1998, Cabral & Ohmert 2001, Delpech 2007) ou encore de structure de communautés en réponse à des forçages climatiques (oiseaux et ichtyofaune, Brunel & Boucher 2007, Luczak *et al.* 2011), d'autres l'ont été en milieu continental (rivières : poissons, Lassalle & Rochard 2009, invertébrés, Floury 2013 ; lacs : phytoplancton, Anneville *et al.* 2002). La question du comportement des zones d'interface, quant à elle, reste peu étudiée et se posent notamment la question de :

- (i) la nature des réponses des organismes estuariens (modification de répartition intra-estuaire, de phénologie des organismes, etc.),
- (ii) leur réactivité aux modifications de leur environnement (existence d'une réponse ? délai de réponse ?) et de la linéarité ou non des réponses environnementale et biologique,
- (iii) l'échelle des changements opérés à la fois en terme de diversité (nombre d'espèces concernées) et d'emprise spatiale des processus (échelle globale *vs* locale).

Chacun de ces points a ainsi fait l'objet d'un travail spécifique accepté ou sous presse. Le premier point est abordé dans le chapitre 3, les deux suivants font l'objet du chapitre 4, alors que le chapitre 5 est consacré à un cas d'étude détaillé ci-après.

1.3.1. Évolution pluri-décennale de la répartition spatiale des communautés biologiques (zooplancton et ichtyofaune) estuariennes

Considérant un système estuarien macrotidal modèle, l'estuaire de la Gironde, le premier questionnement s'est porté sur la répartition spatiale des communautés biologiques en présence. Ce questionnement fait suite à de précédents travaux ayant identifié des changements dans la physico-chimie de l'estuaire (marinisation, réchauffement des masses d'eaux, etc... ; David *et al.* 2005, Goberville *et al.* 2010). Le choix a été fait de s'intéresser à une communauté biologique, le zooplancton (et plus précisément les copépodes), dont la répartition spatiale est inféodée à la courantologie locale et est susceptible de refléter de possibles modifications de propriétés des masses d'eaux (p. ex. de température ou salinité). Il était suspecté que ces organismes soient les témoins d'une possible remontée vers l'amont du système planctonique estuarien en réponse au réchauffement et à la pénétration accrue de masses d'eaux marines. Il s'agissait également de tester l'hypothèse de remontée passive des organismes (considérés comme des particules inertes), comme proposé par Castel & Veiga (1990), *versus* une hypothèse de remontée passive associée à un comportement. Pour cette étude, deux points de comparaison de l'estuaire (deux états de référence) ont été considérés, distants d'environ une trentaine d'années d'intervalle (1975-76 *versus* 2003).

L'hypothèse sous-jacente est en accord avec le principe de la niche d'Hutchinson (1957) et considère les processus de réchauffement et de marinisation (pénétration accrue de masses d'eaux marines) avérés de plusieurs systèmes estuariens (David *et al.* 2007b, Goberville *et al.* 2010).

Cette hypothèse a consisté à supposer qu'il serait possible d'observer ou de détecter un changement de répartition spatiale des organismes se maintenant dans une région estuarienne leur garantissant des conditions environnementales favorables / adaptées à leur physiologie.

Cette hypothèse, est par conséquent basée sur le postulat que les espèces occupent une "niche écologique" définie comme un hyper-volume pour lequel chaque dimension de l'espace représente une ressource (alimentaire, substrat, etc.) ou une condition environnementale (température, salinité, etc.) telle que l'on observe classiquement une distribution gaussienne des espèces avec des *maxima* de densité associés à une gamme spécifique de valeurs pour chaque paramètre ou dimension donnée (Figure 1).

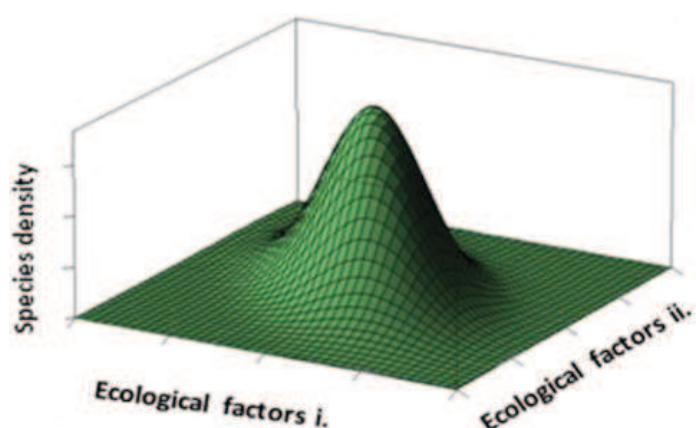


Figure 1A : Schéma adapté et simplifié du concept écologique de niche d'Hutchinson (1957). D'après Chevillot (2011).

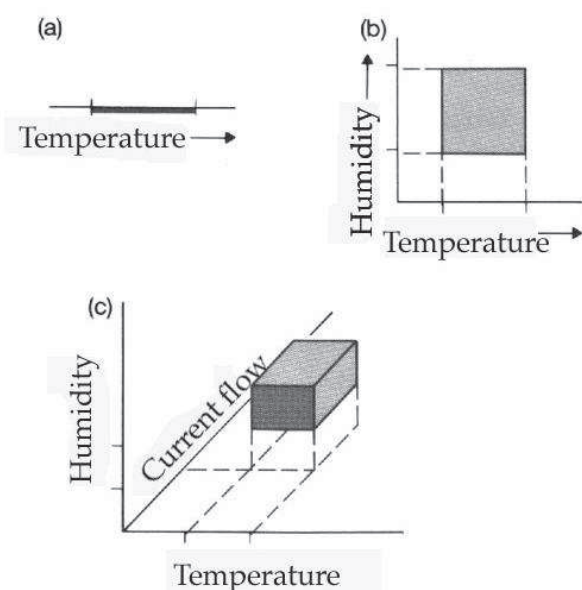


Figure 1B : Exemple illustré de la niche écologique (*sensu* Hutchinson) à une (a), deux (b) et trois (c) dimensions. D'après le cours de G. Wilkinson et L. Wolfenbarger.

Considérant deux paramètres environnementaux, la température de l'eau et la salinité, reflétant les modifications actuelles du climat (GIEC 2001, 2007) et connus à la fois pour gouverner le métabolisme et la physiologie des organismes (Arrhenius 1889, Magnuson *et al.* 1979, Mauchline 1998, Beaugrand & Reid 2003), une approche modélisatrice a été développée. Il s'agissait :

- (i) de caractériser l'enveloppe environnementale (niche restreinte à deux dimensions) de différentes espèces de copépodes²,
- (ii) de tester l'existence d'une possible modification de répartition spatiale de ces populations,
- (iii) et le cas échéant, de voir si cette modification de répartition pourrait être reliée

² Remarque : Seules données biologiques disponibles pour les deux états de référence. Un travail complémentaire a été réalisé sur l'ichtyofaune en collaboration avec des collègues d'Irstea (Annexe 1).

aux modifications environnementales en lien avec le changement climatique (c'est-à-dire avec le réchauffement des masses d'eau et la marinisation).

Les détails méthodologiques et conceptuels de ce premier questionnaire sont repris dans les chapitres 2 et 3, au travers d'une première publication scientifique.

1.3.2. Évolution des systèmes estuariens : changements graduels ou changements d'états abrupts de l'écosystème ?

Bénéficiant d'une longue chronique de données unique (d'une trentaine d'années) nécessaire à l'étude de modifications à long terme, je me suis logiquement interrogée sur le *continuum* temporel des changements intervenus. Si la première étude renseigne sur la comparaison de deux visions instantanées du système estuarien, il manquait à la compréhension une vision complémentaire continue dans le temps. Cette partie s'est attachée plus précisément à l'étude des évolutions à long terme, graduelles ou non, linéaires ou non linéaires, des compartiments biologiques estuariens suivis (à savoir le phytoplancton par le biais d'un proxy de la biomasse chlorophyllienne - la concentration en chlorophylle *a* -, le zooplancton et l'ichtyofaune).

La question de la linéarité des réponses des communautés biologiques se pose en effet dans un contexte de changement climatique en cours dans la mesure où de précédents travaux sur ces mêmes compartiments en milieu marin, continental et estuarien ont permis de détecter des effets de seuil et des changements abrupts au sein des communautés (Anneville *et al.* 2002, Weijerman *et al.* 2005, deYoung *et al.* 2008, Scheffer 2009, Cloern *et al.* 2010, Luczak *et al.* 2011). Parmi les facteurs impliqués, l'incidence du climat, par exemple au travers d'une augmentation graduelle des températures, observée à large échelle ces dernières années (Reid & Beaugrand 2012), additionnée à des pressions anthropiques locales croissantes, a permis à certains écosystèmes d'atteindre des points de non-retour ou "*tipping points*" (Millenium Ecosystem Assessment 2005). On parle classiquement de changement abrupt ("*shift*" ou "*abrupt shift*" ; deYoung *et al.* 2008) ou dans certains cas de transition critique d'état d'écosystème ("*critical transition*" *sensu* Scheffer 2009).

deYoung *et al.* (2004) définissent ces changements abrupts comme "*des changements soudains entre deux états contrastés d'un système*". Ils précisent que le qualificatif 'soudain' se rapporte à une période de temps de basculement d'un état à l'autre du système relativement succincte en comparaison avec la durée des états contrastés persistants (Figure 2).

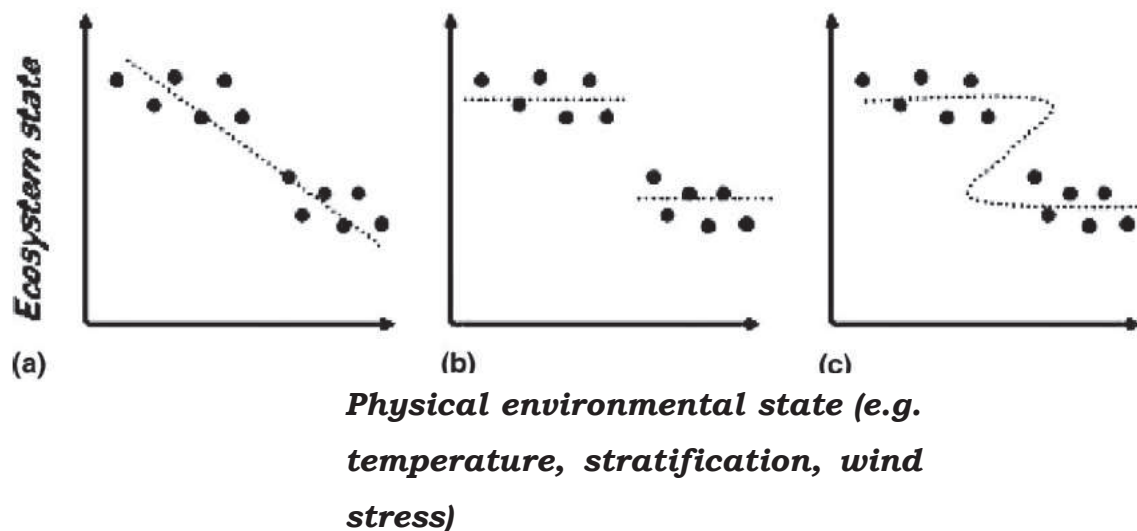


Figure 2 : Définition illustrée (a) d'une évolution linéaire graduelle d'état d'écosystème, (b) d'un changement abrupt d'état d'écosystème réversible et (c) irréversible ou '*catastrophic regime shift*'. Source : deYoung *et al.* 2004.

Parmi les forçages les plus fréquemment identifiés, ils citent le réchauffement global et les oscillations climatiques à large échelle au niveau de l'atmosphère et des océans (qui sont les plus facilement observables). La détection de ces changements d'état d'écosystème est le plus souvent évaluée à partir de variables descriptives. Ils coïncident fréquemment avec des franchissements de valeurs seuil liés à l'existence de barrières physiologiques (thermiques par exemple) pour les organismes pouvant conduire à des changements détectés à l'échelle des populations ou des communautés biologiques (Weijerman *et al.* 2005, Beaugrand *et al.* 2008). Dans certains cas, ces franchissements de valeurs seuil correspondent à l'effet de facteurs traduisant l'intensification de pressions locales, ou encore d'une action conjointe de facteurs (p. ex. climatiques - globaux et/ou locaux - et anthropiques). Un autre point intéressant était de savoir si considérant ce système modèle, très anthropisé et naturellement variable, il serait possible de détecter un signal/forçage climatique agissant sur l'écosystème estuarien (modifiant par exemple son fonctionnement) et par quelle voie d'action.

L'autre question directement associée à celle de l'existence et le cas échéant, à la nature (linéaire, graduelle ou non) des réponses à long terme des communautés estuariennes, est celle des forçages agissant sur ces communautés mais aussi celle de la temporalité des réponses (des communautés biologiques notamment) et de la réactivité du système dans son ensemble (depuis l'environnement jusqu'à la biologie). deYoung *et al.* (2008) ou encore plus récemment Beaugrand (com. pers.) rappellent que le travail à l'échelle de compartiments abiotiques et biotiques doit inclure une réflexion autour de la possible existence de décalages temporels dans les réponses des organismes à une même pression (Beaugrand 2004). Parmi les hypothèses avancées, il est possible de citer des différences liées aux cycles de vie des organismes, à leur longévité ou encore à des réponses non uniformes au sein des différentes communautés (liées aux tolérances ou traits d'histoire de vie divergents d'une espèce à l'autre).

Ce second questionnement est développé dans le chapitre 4 au moyen d'une approche *end-to-end* intégrant les producteurs primaires jusqu'aux prédateurs supérieurs (poissons). Les détails méthodologiques sont présentés dans la publication scientifique, intégrée au chapitre, mais aussi en partie dans le chapitre 2 (*sketch diagram* détaillé en chapitre 2.5.2). L'une des spécificités supplémentaire de cette étude est aussi d'intégrer à la fois des facteurs climatiques globaux (agissant à l'échelle du bassin Atlantique nord) et locaux permettant d'évaluer l'emprise spatiale des processus forçants potentiellement impliqués. Enfin, l'emploi d'outils multivariés adaptés apporte une information sur les possibles espèces ou taxons répondant à de possibles changements d'environnement³.

1.3.3 Étude de cas : le changement climatique peut-il favoriser la colonisation d'un estuaire par une espèce invasive ?

Parmi les évolutions à long terme précédemment observées sur les communautés biologiques au sein du site atelier, la Gironde, les résultats de la thèse de David (2006) avaient mis en évidence le succès de l'établissement d'une espèce de copépode

³ Une seconde publication (Annexe 2), en collaboration avec des collègues d'Irstea Bordeaux, vient compléter certains résultats spécifiques à l'ichtyofaune.

invasive : *Acartia tonsa* (Dana, 1849 ; Figure 3). L'hypothèse du vecteur introductif proposé serait celui d'un transport par eaux de ballast (David *et al.* 2007b). La description de la série temporelle des abondances de l'espèce alors disponible mettait en évidence une progression exponentielle de l'espèce et son établissement avéré depuis la fin des années 90. L'espèce a ainsi atteint des abondances similaires à celles de l'espèce dominante native du système, *Eurytemora affinis* (Poppe 1880). Une des hypothèses avancée pour expliquer le succès de cette colonisation par l'espèce était le réchauffement et la marinisation du système. Dans cette dernière étude, cette hypothèse est testée.

Le postulat de départ est qu'une espèce introduite, si elle est transportée dans un nouvel écosystème, parvient à se maintenir puis à coloniser en densité conséquente son nouvel environnement sous réserve de trouver des conditions favorables. Ces conditions peuvent notamment regrouper :

- (i) une niche vacante / exploitable,
- (ii) des ressources spatiales et/ou nutritives disponibles,

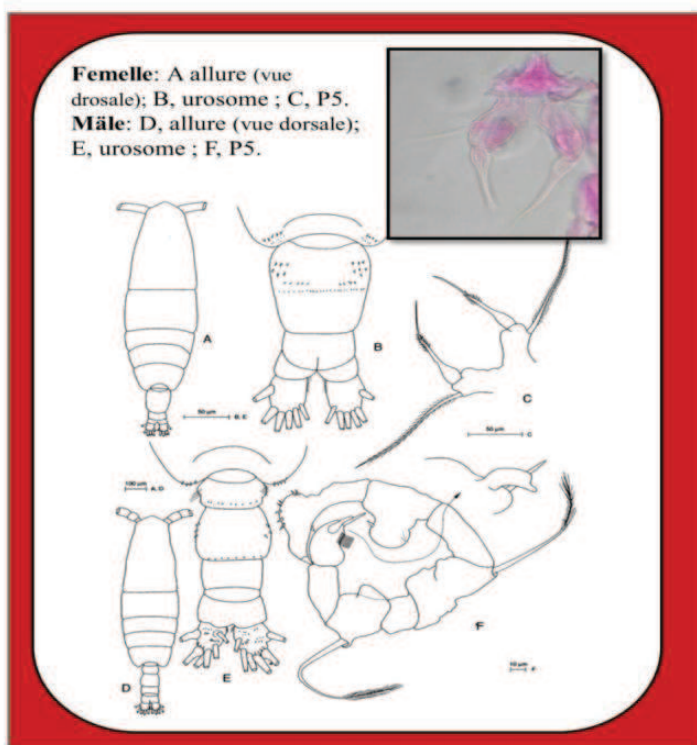
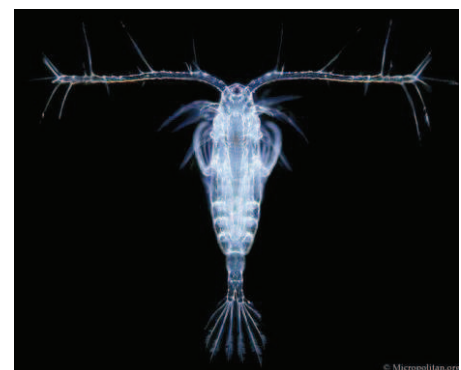
**A****B**

Figure 3 :

A. Planche d'identification du copépode calanoïde *Acartia tonsa* d'après Mazzochi *et al.* 1995.

B. Photo d'*A. tonsa* au microscope. (Collection du musée Micropolitain, U.K.).

- (iii) des interactions biotiques favorisant son essor (ex: espèce compétitive, prédation + mortalité naturelle inférieure à la production de l'espèce, stratégie de survie, etc.)
- (iv) et une gamme de valeurs mesurées de paramètres environnementaux rencontrée compatible avec la niche fondamentale (au sens de physiologique) de l'espèce.

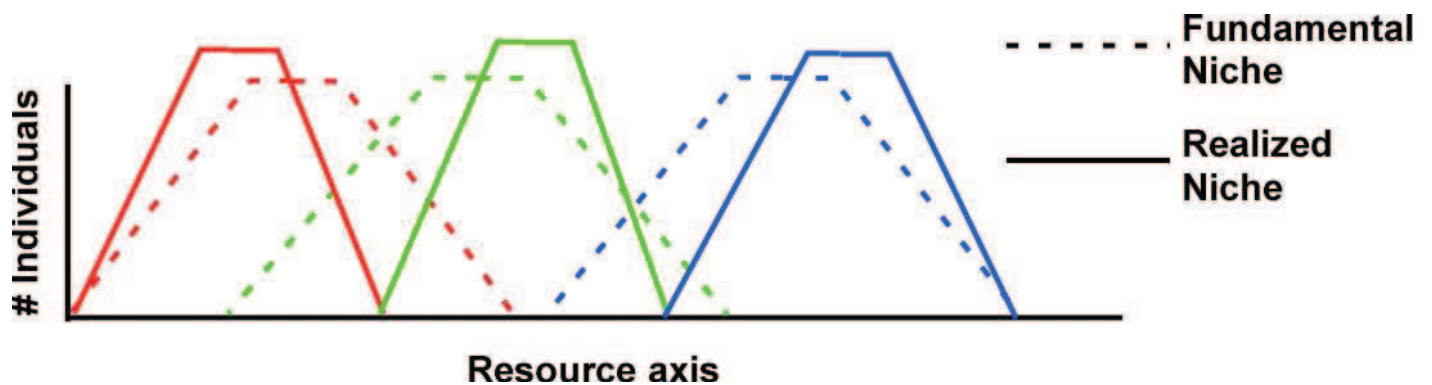
C'est principalement ce dernier aspect qui a été étudié, notamment afin de tester si les conditions environnementales, en actuelle évolution en relation avec le changement climatique, pourraient "expliquer" l'établissement de l'espèce dans notre système. Plus précisément, il est tenté de répondre à la question : dans quelle mesure les modifications environnementales liées au changement climatique peuvent-elles expliquer l'établissement d'une espèce nouvellement introduite ? Ou en d'autres termes : quelle est la part du climat ?

Afin de répondre à ce dernier questionnement, dans la continuité des précédents travaux, a été utilisée une double approche modélisatrice. Sont de nouveau considérés les deux mêmes paramètres environnementaux que dans le chapitre 3, à savoir la température de l'eau et la salinité, témoins des modifications actuelles du climat (GIEC 2007) et exerçant une incidence sur le métabolisme et la physiologie des organismes - notamment des copépodes - (Mauchline 1998).

L'une des particularités de la démarche suivie a été de permettre d'appréhender les différences entre la niche réalisée de l'espèce et sa niche fondamentale (Figure 4). Hutchinson distingue de fait ces deux niches (Figure 4). Ces travaux ont ainsi permis, au travers d'une modélisation d'enveloppe environnementale (sur le modèle de celle du chapitre 3 mais adaptée à *A. tonsa*) mais aussi par discrétisation des données, d'estimer la niche réelle de l'espèce et de la confronter à des données empiriques. L'emploi du modèle non-paramétrique probabiliste de niche écologique NPPEN (Beaugrand *et al.* 2011) a ensuite permis une estimation de la niche fondamentale de l'espèce. C'est par l'emploi combiné de ces deux types d'estimation qu'est évalué si le changement climatique, au travers d'un réchauffement et d'une marinisation des masses d'eau, peut avoir favorisé l'essor de l'espèce.

Ce dernier questionnement est développé dans le chapitre 5. Il est présenté sous la forme d'une publication scientifique acceptée par la revue *PLOS ONE*.

L'ensemble des publications présentées dans les différents chapitres ou annexes a été mis au format du manuscrit de thèse afin d'avoir une homogénéité de présentation et d'en faciliter la lecture.



- "La niche écologique d'une espèce, si elle est limitée par des facteurs abiotiques, définit une niche fondamentale (au sens de physiologique) et la variabilité spatiale des conditions abiotiques dans un espace géographique détermine l'habitat potentiel d'une espèce.
- Les niches des espèces peuvent être plus restreintes encore sous l'effet d'interactions biologiques directes ou indirectes (p. ex. utilisation d'une ressource ou substrat par une autre espèce), ce qui conduit à l'obtention d'une niche réalisée."

Figure 4 : Définitions illustrées de niche réalisée et niche fondamentale. (D'après le cours de B. K. Penney.)

CHAPITRE 2 : MATÉRIEL & MÉTHODES

Evolution pluri-décennale de l'estuaire de la Gironde : principaux acquis

Ces acquis s'appuient essentiellement sur des études exploratoires des jeux de données récoltés dans l'estuaire depuis la fin des années 1970.

- Caractérisation de tendances environnementales à long-terme (David *et al.* (2005, 2007), Pasquaud (2006), Béguer (2009), Savoye *et al.* (2012))

ces dernières sont reprises pour parties dans l'Encadré 3 (confirmées avec 2-6 années supplémentaires)

- Observation de modifications physico-chimiques en réponse à un forçage climatique régional (à l'échelle du littoral français; Goberville 2010, Goberville *et al.* 2010) :

modification du régime des vents zonaux dans l'Atlantique nord avec une potentielle incidence sur les patterns de précipitations et *in fine* sur les concentrations en sels nutritifs et chlorophylle *a* via les débits

caractérisation d'un changement abrupt observé à l'échelle de plusieurs écosystèmes côtiers (façade Atlantique, Manche et Méditerranée) *ca.* 2000.

- Mise en évidence de grandes évolutions pluri-décennales au sein des communautés estuariennes (phytoplancton, zooplancton, David *et al.* 2005, David *et al.* 2007; poissons, Rochard & Pronier 1990, Delpéch 2009, Nicolas *et al.* 2011, Lassalle & Rochard 2009, Pasquaud *et al.* 2012, petite faune vagile, Béguer 2009) :

baisse des concentrations en chlorophylle *a* active,

diminution des abondances du mysidacé *Mesopodopsis slabberi* (réchauffement? 1978-2002),

pas de tendance (à long-terme) observée sur les autres espèces natives de zooplancton, mais colonisation de l'estuaire par une espèce de copépode introduite, *Acartia tonsa* et observation d'une tendance exponentielle : hypothèse d'effets conjoints de la marinisation, du réchauffement et d'activités anthropiques locales (centrale),

remonté des espèces de copépodes *A. bifilosa* et *E. affinis* en réponse à la remonté du B.V.,

modification de la saisonnalité d'*A. bifilosa* (compétition avec *A. tonsa*),

modification de la dynamique de population d'*E. affinis* associée à une réduction marquée du nombre d'œufs portés par femelle,

évolutions décennales contrastées entre espèces de poisson de l'estuaire,

modification de l'aire de répartition spatiale d'espèces estuariennes (échelle de côtes européennes Atlantique) vers de plus hautes latitudes,

déclin de plusieurs espèces de poissons amphihalines en limite sud d'aire de répartition
apparition d'une espèce de crevette exotique, *Palaemon macrodactylus* (1998)

Cette thèse s'inscrit dans un continuum de travaux (à différentes échelles spatio-temporelles) consacrés à l'étude du fonctionnement des écosystèmes estuariens dans un contexte de changement global et considérant comme système modèle, la Gironde.

Ce travail s'appuie par conséquent sur les acquis issus de ces travaux, notamment les analyses exploratoires réalisées sur les chroniques de données acquises depuis 1975 (cf. Encadré 2). Aussi, au lieu de reprendre le même type d'analyses, ce qui ne constituerait qu'une mise à jour de résultats acquis 2-5 ans plus tôt (David et al. 2005, 2007a, 2007b, Béguer et al. 2009, Delpech 2009), ces derniers s'appuyant sur l'exploitation des mêmes séries temporelles, quelques exemples de séries brutes sont présentées dans l'Encadré 3.

2.1. L'estuaire de la Gironde : site atelier et modèle

2.1.1. Caractéristiques physiques du système estuarien

2.1.1.1. Le plus grand estuaire sud-ouest Européen



Considéré comme le plus grand estuaire d'Europe Occidentale (Salomon 2002), l'estuaire de la Gironde naît de la confluence de la Garonne et de la Dordogne au niveau du Bec d'Ambès ($45^{\circ}02'21.24''\text{N}$, $0^{\circ}36'02.25''\text{W}$) et s'étend sur environ 76 km jusqu'à son point le plus aval, à la pointe de Grave (rive gauche ; $45^{\circ}35'21.35''\text{N}$, $1^{\circ}02'22.31''\text{W}$) et/ou à la pointe de la Courbe (en rive droite). Cette limite correspond également à celle de la marée dynamique ou "Tidal Freshwater Area" (TFA ; Elliott & Hemingway 2002).

Couvrant une superficie de 635 km² à pleine mer, l'estuaire de la Gironde draine un

Figure 5 : Carte de l'estuaire de la Gironde

bassin versant d'environ 71 000 km² (bassins de la Garonne et de la Dordogne confondus). Il peut être classiquement subdivisé en quatre zones distinctes : l'estuaire fluvial (en amont du bec d'Ambes), l'estuaire amont (Bec d'Ambès à St-Christoly), l'estuaire aval (aval de St-Christoly) et l'embouchure (en aval de la pointe de Grave ; Figure 5).

2.1.1.2. Un contexte hydro-sédimentaire particulier

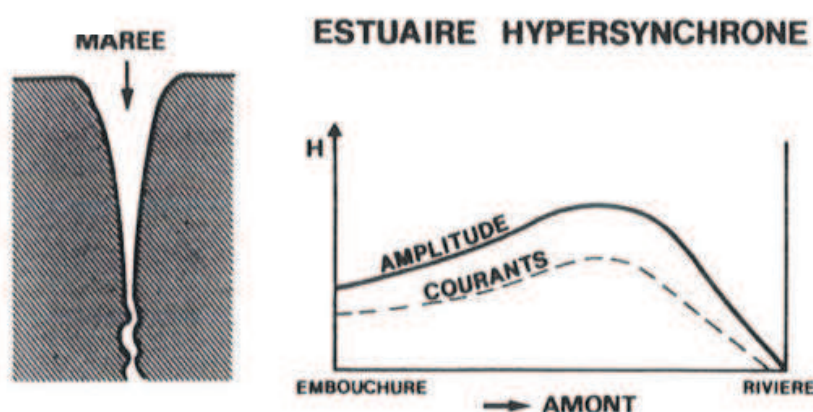


Figure 6 : Définition d'un estuaire hypersynchrone (adapté de Sottolichio 1999).

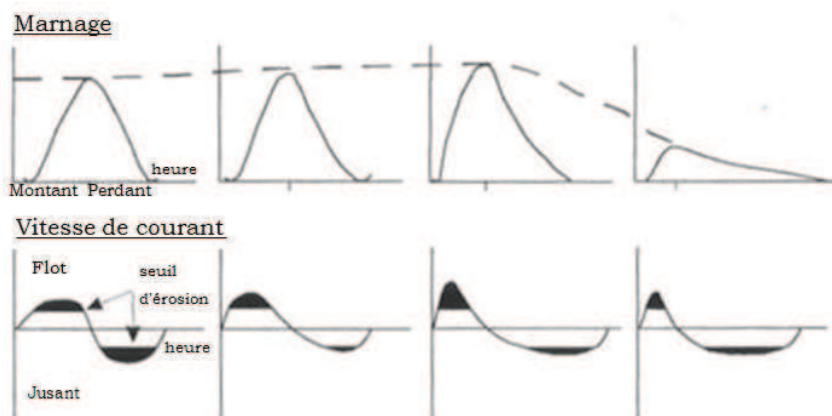


Figure 7 : Asymétrie de la marée (d'après Allen *et al.* 1980).

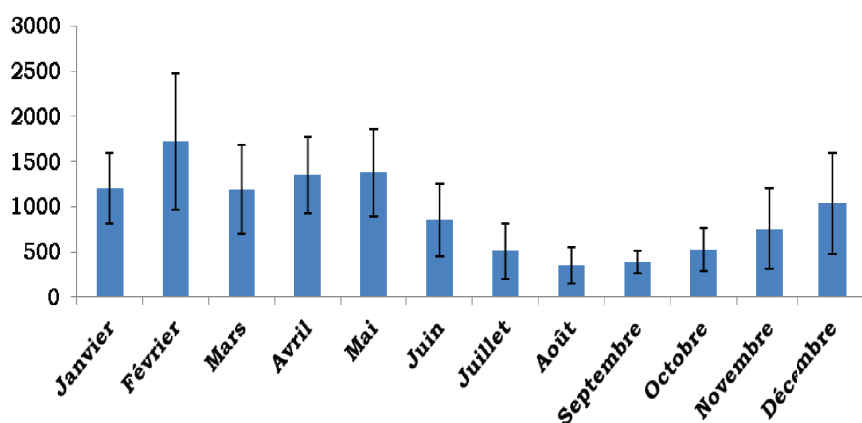


Figure 8 : Boîtes à moustache de la variabilité intra-annuelle des débits (m³.s⁻¹) de l'estuaire de la Gironde (période 1975-2009).

L'estuaire de la Gironde est décrit comme un estuaire macrotidal « type » avec un marnage variant entre 1,5 m (lors des marées de faibles coefficients) et 5 m (aux forts coefficients de marée ; Sottolichio & Castaing 1999). Il est soumis à des marées de type semi-diurnes de période d'environ 12h25. L'onde de marée se modifie lors de sa propagation au sein de l'estuaire ; son amplitude augmentant lors de sa progression vers l'amont du

fait à la fois de la convergence des rives et d'une diminution de profondeur (Figure 6). Aussi l'estuaire est-il décrit comme hypersynchrone (Le Floch 1961, Allen *et al.* 1980, Latouche & Jouanneau 1994).

Par ailleurs, le rétrécissement de la section d'écoulement

de l'estuaire augmente également l'intensité des courants de marée devenant dissymétrique au profit du jusant (Figure 7). Les courants de flot (de marée montante) de plus courte durée sont ainsi plus intenses que ceux de jusant (de marée descendante ; Allen *et al.* 1980, Castaing 1981).

De régime hydrologique pluvionival, l'estuaire est alimenté par d'importants apports automnaux et hivernaux en précipitation, apports renforcés par la fonte des neiges (Pyrénées) au printemps. Le débit moyen de la Gironde est estimé à $\sim 989 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$ par Allen *et al.* (1972). Désormais, il est couramment évalué à partir de la résultante de mesures journalières effectuées par les autorités du Grand Port Maritime de Bordeaux à La Réole (débit de la Garonne) et à Pessac-sur-Dordogne (Dordogne). Cette évaluation, négligeant les apports d'affluents tels que la rivière Isle ou de la Dronne, sous-estime d'environ 15 % la valeur réelle des débits moyens de la Gironde (Schäfer *et al.* 2002). Le cycle saisonnier des débits de la Gironde est caractérisé par des *maxima* hivernaux associés à d'importantes crues (principalement en janvier-février) et par des *minima* ($< \sim 700 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$) estivaux lors des étiages de juillet-septembre (Figure 8).

Cette forte variabilité des apports continentaux d'eau douce de l'amont répond à une importante variabilité des apports océaniques pouvant être jusqu'à 30 à 40 fois plus importants (Allen *et al.* 1977) et perceptibles jusqu'à près de 180 km de l'embouchure (Sottolichio & Castaing 1999). Cependant, durant les périodes de forts débits, une forte advection fluviale peut réduire l'incidence de la marée dynamique, repoussant alors la limite tidale (TFA) très en aval. À l'inverse, en période de fort étiage, celle-ci peut être déplacée très en amont. Une stratification de la colonne d'eau



Figure 9 : Circulation résiduelle et transport de particules fines de sédiment (d'après Dyer, 1986 modifié par Sottolichio 1999).

peut être plus ou moins marquée à l'aval selon l'importance des débits ; avec des eaux douces, moins denses, en surface et des eaux marines sur le fond. Cette stratification est moins importante vers l'amont (Allen *et al.* 1972), voire

quasi-inexistante dans la zone médiane de l'estuaire, par exemple face à la centrale (J. Castel com. pers. dans David *et al.* 2007b).

Combinée à cet écoulement d'eaux douces en surface et d'eaux salées en profondeur, la forte accumulation de matières en suspensions (MES ; Sottolichio & Castaing 1999), liée au lessivage des 71000 km² du bassin versant de la Gironde, est à l'origine de la formation d'un "bouchon vaseux" (zone de turbidité maximum pouvant dépasser 1 g.l⁻¹ ; Castaing & Allen 1981, Etcheber *et al.* 2011). Ce bouchon vaseux résulte plus précisément du piégeage de particules fines du fait d'une circulation résiduelle en amont de l'intrusion saline (Figure 9). Ce dernier, réparti autour de l'isohaline 0,5 P.S.U. (*Practical Salinity Unit* ; P.S.U.), marque donc le front entre les masses d'eaux marines et continentales (Sottolichio & Castaing 1999, Allen & Ingram 2002).

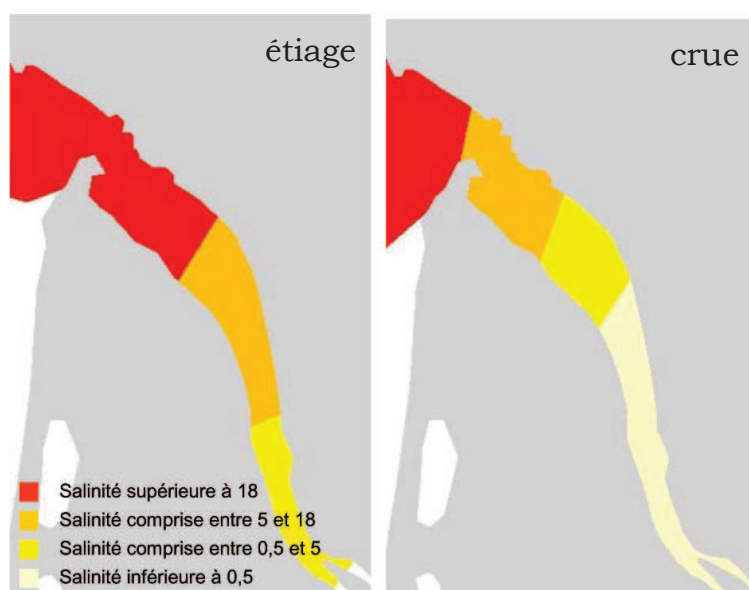


Figure 10 : Gradient de salinité et différenciations de 3 / 4 zones distinctes dans l'estuaire de la Gironde (d'après Lobry 2004).

Directement lié aux variations de conditions hydrologiques (débits *versus* onde de marée), l'estuaire présente également un gradient halin depuis l'embouchure (salinités les plus élevées) vers l'amont (avec des salinités quasi-nulles dans l'estuaire fluvial ; voir Figure 5). Cependant l'estuaire présente également une variabilité temporelle de salinité

associée au cycle tidal (*maxima* observés au flot et à pleine mer) mais également au coefficient de marée et

à l'importance des débits (*maxima* en fin d'été et *minima* hivernaux). Par ailleurs, un gradient de salinité transversal peut être observé du fait d'isohalines obliques par rapport aux berges (de plus faibles valeurs étant observées sur la rive droite). En considérant différentes classes de salinité, l'estuaire est classiquement subdivisé en trois régions distinctes : l'estuaire oligo-halin (< 5 P.S.U.), l'estuaire méso-halin (5 à 18 P.S.U.) et l'estuaire poly-halin (> 18 P.S.U. ; Figure 10).

2.1.1.3. Un milieu sous fortes contraintes : climatiques et anthropiques

Outre ses caractéristiques environnementales naturellement fluctuantes, l'estuaire de la Gironde possédant une importante variabilité spatio-temporelle de nombreux paramètres (David *et al.* 2005, David 2006), de récentes études ont mis en évidence d'importantes modifications à long terme du contexte environnemental au court de ces trente dernières années (David *et al.* 2005, Cazaubon 2006, David 2006, Delpech 2007, Etcheber *et al.* 2011, Savoye *et al.* 2012).

L'estuaire de la Gironde, est soumis comme de très nombreux systèmes estuariens à la fois à un forçage climatique naturel agissant à échelles globale et locale - en partie amplifié par les activités humaines (composante anthropique du réchauffement climatique) - et à d'autres pressions anthropiques de natures diverses. Le réchauffement climatique a induit de profondes modifications du contexte physico-chimique de l'estuaire de la Gironde. L'une des premières conséquences sans conteste est un réchauffement avéré des températures de l'eau de l'estuaire, estimé en moyenne à environ + 2°C en 30 ans (Cazaubon 2006, David 2006, Savoye *et al.* 2012). Cette augmentation des températures de l'eau semble répondre à une augmentation des températures atmosphériques (Cazaubon 2006) bien que les eaux estuariennes puissent être très localement réchauffées par les rejets du centre nucléaire de production d'électricité (CNPE) du "Blayais" (Castel 1989 ; Figure 5).

Dans le même temps, une importante baisse des débits de la Gironde a été observée, récemment estimée pour la période 1975-2011 (article soumis en Annexe 2 ;

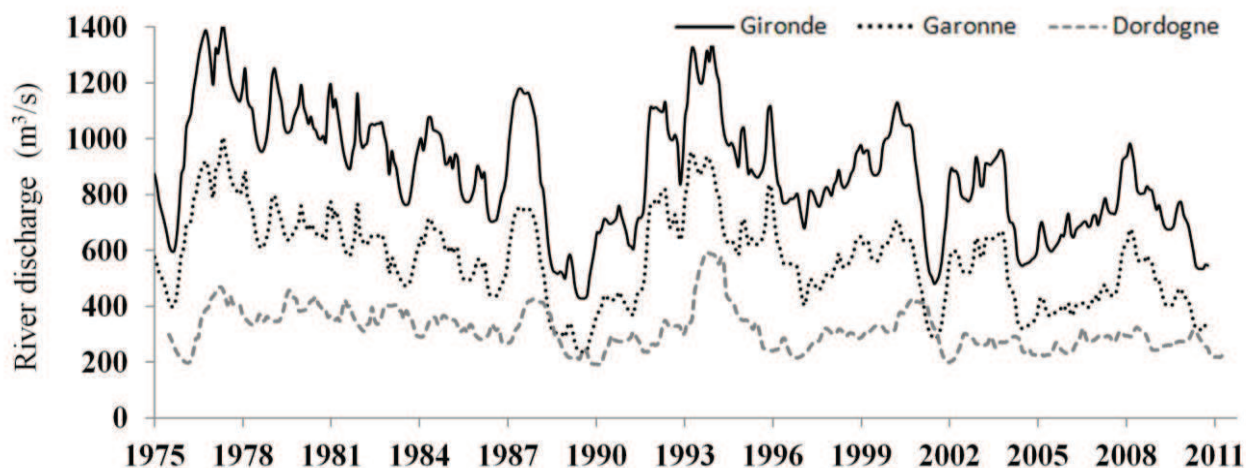


Figure 11 : Evolution des débits (en $\text{m}^3.\text{s}^{-1}$) de la Gironde, de la Garonne et de la Dordogne. Séries filtrées par moyennes mobiles (fenêtre annuelle, simple passage).

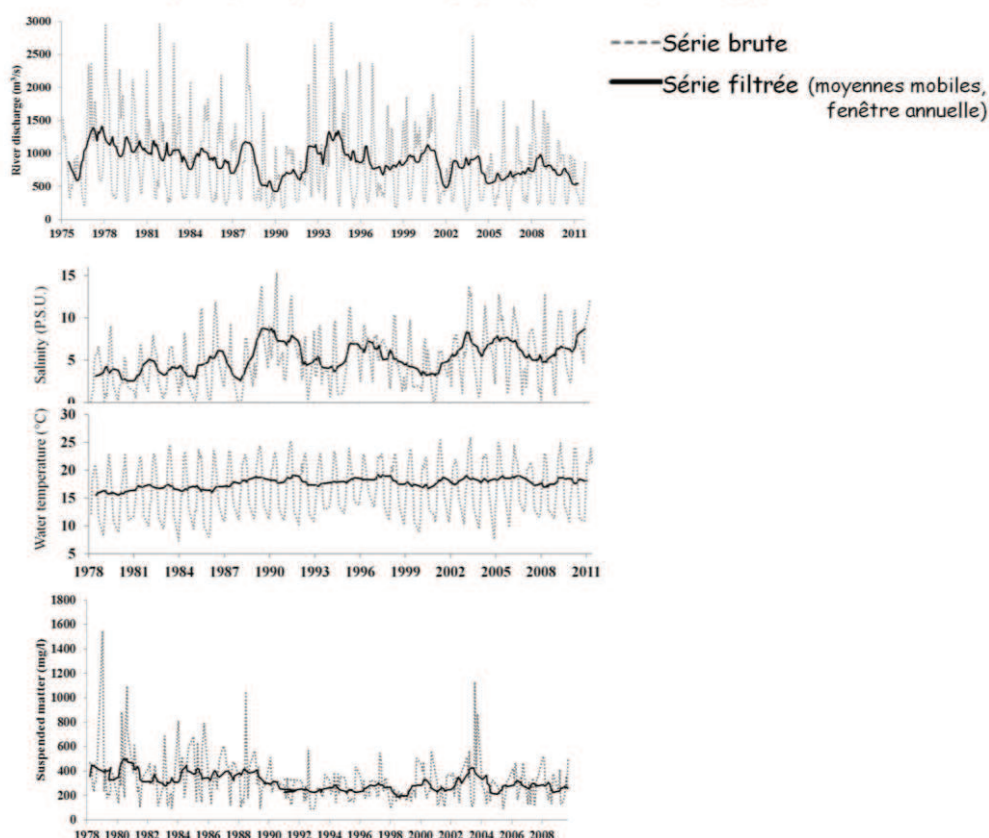
Figure 11) à environ $-355 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$. Cette diminution précédemment décrite par Cazaubon (2006) ou encore Coupry *et al.* (2008) pourrait résulter d'une forte diminution des précipitations sur le bassin versant (principalement de la Garonne ; article soumis). Toutefois, cette diminution des débits pourrait également s'expliquer, du moins en partie, par une hausse de la demande en eau (Coupry *et al.* 2008).

La baisse des débits de l'estuaire (en possible lien avec la baisse des précipitations), observée à long terme, associée au réchauffement des eaux estuariennes, aurait conduit à une augmentation de la salinité des masses d'eaux (David *et al.* 2005, 2007b). Ce processus s'expliquant par une pénétration accrue de masses d'eaux marines dans l'estuaire, ayant progressé vers l'amont en réponse à la baisse des débits, a été désigné par le terme de "marinisation" par David *et al.* (2007b).

Enfin cette baisse des débits aurait également conduit à une diminution de la turbidité estuarienne, particulièrement dans l'estuaire aval, du fait d'une réduction de la période de présence du bouchon vaseux dans cette zone (Coupry *et al.* 2008). À l'inverse, le nombre de jours de présence du bouchon vaseux à Bordeaux ou Libourne a fortement augmenté dans le même temps. Dans un contexte hydrologique avec de sévères étiages ($< 700 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$) de plus en plus récurrents (1989, 1990, 1991, 1997, 2002, 2005, 2006, 2007 et 2011), combiné à une hausse des températures, de possibles épisodes hypoxiques à anoxiques (de 0 à 20 % de saturation en oxygène) sont déjà sources de préoccupation pour les communautés biologiques en présence (Etcheber *et al.* 2011).

Contexte physico-chimique de l'estuaire méso-oligohalin - (1975-2012)

- Détails des séries brutes de quelques paramètres physiques et hydrologiques (Annexe 2) :



- Caractérisation de tendances hydro-climatiques à long-terme (quantification des évolutions), d'après l'Annexe 2 :

Period	Parameter	Trend	Variation	Variation per decade
1975-2011	Air temperature (°C)	+ ***	+ 1.7	+ 0.45
	River discharge (m ³ /s)	- ***	- 354.7	- 95.9
	Dordogne river discharge	- ***	- 248.9	- 67.3
	Garonne river discharge	- ***	- 105.8	- 28.6
	Rainfall (mm)	- *	- 18.3	- 5.0
	Dordogne rainfall	ns	/	/
1978-2011	Garonne rainfall	- ***	- 19.7	- 5.3
	Water temperature (°C)	+ ***	+ 1.9	+ 0.56
	Salinity (P.S.U.)	+ ***	+ 2.8	+ 0.82

A retenir:

- réchauffement des masses des eaux,
- marinisation (baisse des débits en relation avec une diminution des précipitations locales et sur le bassin versant -cf. Annexe2- et augmentation de la salinité) ,
- baisse de la teneur en M.E.S. (tendance non présentée, bouchon plus en amont).
- existence d'évolutions non-linéaires (ex. de la série de salinité).

Ajoutées à ces pressions environnementales résultant d'altérations climatiques, des pressions anthropiques ont possiblement déjà impacté le fonctionnement général de l'écosystème estuarien de la Gironde (Mauvais & Guillaud 1994). Parmi elles, l'installation du CNPE du Blayais en 1978, infrastructure majeure sur l'estuaire, aurait entraîné des altérations sur les composantes biotiques et abiotiques de l'écosystème estuarien (Bamber & Seaby 2004, David *et al.* 2005). La centrale est ainsi connue pour induire un réchauffement très local (d'environ + 1 à + 3°C ; Béguer 2009) des eaux estuariennes mais également pour son activité de pêche de nombreux organismes planctoniques et de la petite faune vagile (mysidacés et crevettes ; Boigontier & Mounié 1986, Béguer 2009). Bien que possiblement restitués à leur environnement naturel, ces organismes subissent à la fois un stress mécanique, de fortes variations de pressions et une forte élévation de température sans phase d'acclimatation.

Par ailleurs, l'installation d'autres infrastructures, des barrages situés en amont, comme à Tuilières sur la Dordogne, et Golfech sur la Garonne, peut avoir plusieurs incidences parmi lesquelles une altération des débits associés à des prélèvements d'eau accrus⁴ en période estivale, mais également de frein voire d'obstacle dans la migration d'espèces de poissons amphihalins (Rochard *et al.* 1990, Imbert *et al.* 2008).

Toujours à l'amont, sur le bassin versant de l'estuaire, la présence d'activités industrielles au niveau du bassin de Decazeville (mines du site de Viviez, sur le Riou Mort) est à l'origine d'une contamination métallique de l'estuaire, principalement en cadmium et en zinc (Jouanneau *et al.* 1990, Grousset *et al.* 1999). Bien qu'en diminution ces flux de contaminants transportés depuis le Riou Mort vers l'estuaire, varient entre 5 et 30 t.an⁻¹ selon les années sèches ou humides (avec des apports plus ou moins importants ; Schäfer *et al.* 2002). Outre ces polluants métalliques, l'estuaire de la Gironde présente également des concentrations en polluants organiques : hydrocarbures aromatiques polycycliques HAP, polychlorobiphényles PCB et pesticides, ces derniers étant associés aux activités de maïsiculture et de viticulture (Budzinsky *et al.* 1998). Si la Garonne et la Dordogne sont considérées comme

⁴ Absence de données publiques (et/ou disponibles) quantitatives des prises d'eau (Smeag : <http://www.eptb-garonne.fr/>).

faiblement contaminées par les HAP, les teneurs de l'Isle sont plus élevées, atteignant les 2000 ng.g⁻¹. Les concentrations en PCB sont quant à elles comprises en moyenne entre 10 ng.g⁻¹ et 50 ng.g⁻¹ alors que les teneurs en pesticides restent faibles toute l'année à l'exception des périodes de traitement des cultures, à la fin du printemps et au début d'été.

Parmi les altérations physiques du milieu conduisant, entre autres, à une amplification de la fragmentation d'habitat pour les organismes en présence, l'aménagement et l'urbanisation des berges ou encore l'entretien des voies de navigation peuvent constituer une source de pression anthropique supplémentaire associée à l'activité portuaire de la ville de Bordeaux. À titre d'exemple, les opérations de dragage des deux principaux chenaux de l'estuaire, le chenal de navigation côté rive gauche et le chenal de Saintonge, côté rive droite (Figure 5), résultent en un volume dragué parmi les plus importants d'Europe, estimé à environ 6 millions de m³ pour la seule année 2000 (David 2006).

Enfin, l'activité de pêche amateur et professionnelle constitue une des principales sources de pression directe affectant les communautés piscicoles estuariennes (Castelnaud 1994, Girardin *et al.* 2008). Néanmoins une forte baisse de l'activité a été enregistrée *via* l'étude de l'évolution des suivis de captures, de l'effort de pêche et par-là même des captures par unité d'effort de pêche (CPUE). Ainsi la production totale annuelle des pêches professionnelles serait passée de 1000 t à moins de 100 t ces trente dernières années (Bégue 2009).

2.1.2. Communautés biologiques de l'estuaire

Dans un tel contexte environnemental - en pleine évolution - soumis à d'importantes contraintes, les communautés biologiques en présence, normalement adaptées à un environnement naturellement fluctuant, sont susceptibles de se maintenir pour certaines. Pour d'autres, de possibles altérations sont attendues.

Quels taxons composent les différentes communautés estuariennes de la Gironde ?

2.1.2.1. Une faible production primaire

L'estuaire de la Gironde, qualifié d'estuaire très turbide (Sottolichio 1999),

présente de fortes teneurs en MES induisant une faible production primaire très limitée par la faible pénétration de lumière (Irigoien & Castel 1997). La biomasse phytoplanctonique de l'estuaire est relativement faible comparée à d'autres estuaires européens, avec un cycle saisonnier de concentration en chlorophylle *a* classique mais présentant de faibles amplitudes de variation (Lemaire *et al.* 2002, David *et al.* 2005).

Cette production primaire est nulle dans le bouchon vaseux, la biomasse chlorophyllienne locale mesurée étant vraisemblablement associée à une remise en suspension de microphytobenthos issu des vasières intertidales (Irigoien & Castel 1997). L'apport à la production primaire de ces 50 km² de vasières intertidales de la Gironde, bien que peu étudiée jusqu'à présent (Nzigou *et al.* soumis), serait non négligeable, de l'ordre d'environ 6 à 13 gC.m⁻².an⁻¹ à l'échelle des 635 km² de l'estuaire, mais insuffisante lorsque rapportée à l'échelle de l'estuaire. De ce fait, l'estuaire a été caractérisé d'estuaire hétérotrophe (Abril *et al.* 1999, Goosen *et al.* 1999), l'essentiel du matériel phytoplanctonique estuarien résultant probablement de transports allochtones de matériel de l'aval (Nzigou 2012) ou de matériel dégradé de l'amont (Lemaire *et al.* 2002). Enfin, des détritiques de matériel végétal plus grossier (>315 µm) seraient charriés dans l'estuaire lors d'importants épisodes de crues des principaux tributaires de la Gironde (Garonne et Dordogne ; Fuentes Cid *et al.* 2012).

2.1.2.2. Une communauté zooplanctonique paucispécifique

Du fait de cette production primaire limitée, le compartiment zooplanctonique prend une place de choix et, premier maillon hétérotrophe, il constitue un compartiment clé au sein du réseau trophique de l'estuaire assurant ainsi le transfert de carbone organique (allochtone et/ou autochtone) d'origine bactérienne vers les

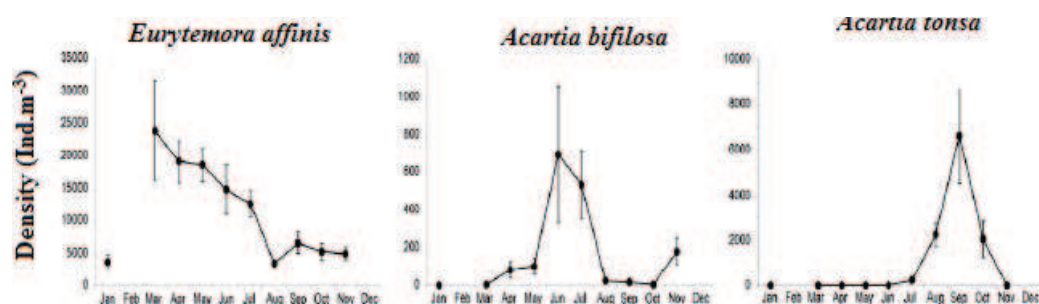


Figure 12 : Moyennes mensuelles ($\pm$ écart-type) des abondances (ind.m⁻³) des espèces de copépodes entre 2004 et 2008 (Selleslagh *et al.* 2012)

maillons trophiques supérieurs (c.-à-d. crustacés, poissons, etc. ; David *et al.* 2005, Rombouts *et al.* 2009). La communauté zooplanctonique de l'estuaire de la Gironde est

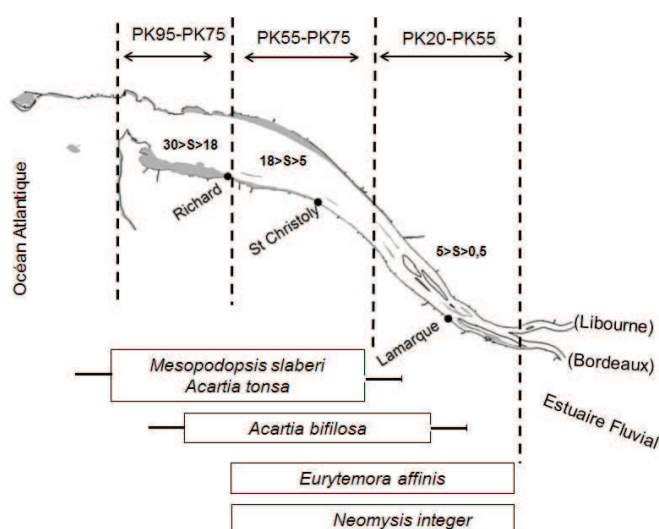


Figure 13 : Répartition longitudinale des espèces de zooplancton le long du gradient de salinité (d'après Nzigou 2012).

préférentiellement observé en amont du bouchon vaseux, ce dernier piégeant certains individus au même titre que les particules fines en suspension (Castel & Feurtet 1989, Sautour & Castel 1995) alors qu'*A. bifilosa* est observé plus en aval, avec une préférence pour de plus fortes salinités, dans l'estuaire méso- et polyhalin (Castel 1995, Sautour & Castel 1995). *E. affinis* se trouve dans des régions oligohalines (5 - 15 P.S.U. ; Von Vaupel-Klein & Weber 1975, Gyllenberg & Lundquist 1979, David *et al.* 2005) à lacustres (Dindinaud *et al.* en préparation) et des masses d'eau de températures comprises entre 9 °C à 14,9 °C (entre mars et juin : période maximale de biomasse) selon l'estuaire considéré (l'Ems, l'Escaut ou la Gironde ; Sautour & Castel 1995). *A. bifilosa* était l'espèce dominante de l'estuaire mésohalin comme dans plusieurs autres estuaires européens (Soetaert & Van Rijswijk 1993, Mouny & Dauvin 2002, Vieira *et al.* 2003) jusqu'à la fin des années 90 (~1999 ; David *et al.* 2007b). Depuis lors, une nouvelle espèce invasive, le copépode *Acartia tonsa* (Dana, 1849), probablement arrivée dans l'estuaire via des eaux de ballast (David *et al.* 2007b), s'est établie dans l'estuaire (David *et al.* 2007b, Chaalali *et al.* sous presse), majoritairement dans l'estuaire méso- et polyhalin (Figure 10), atteignant des abondances comparables à celles de l'espèce native dominante de l'estuaire, *Eurytemora affinis*.

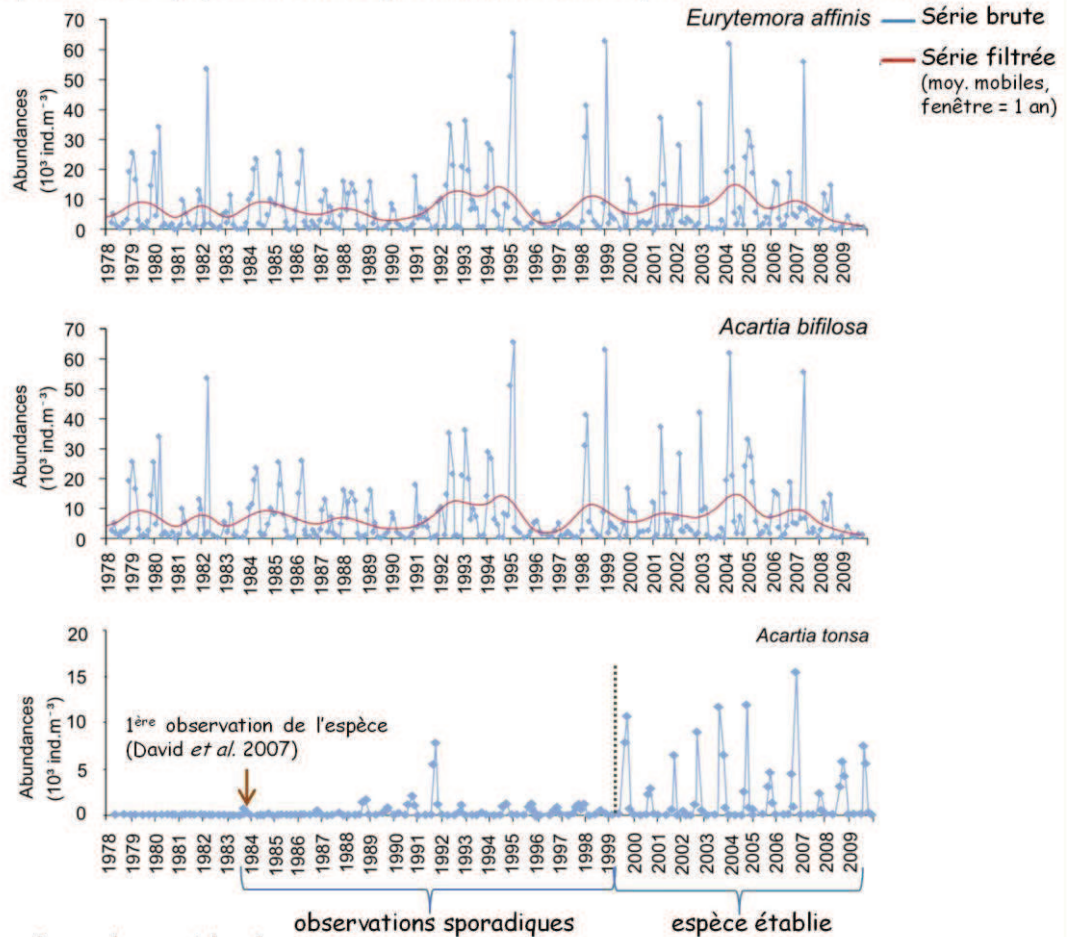
dite paucispécifique. Elle se caractérise historiquement par quatre espèces majeures ; deux copépodes, *Eurytemora affinis* (Poppe 1880) et *Acartia bifilosa* (Giesbrecht 1881), et deux mysidacés, *Neomysis integer* (Leach 1814) et *Mesopodopsis slabberi* (Van Beneden 1861) (Sorbe 1981, Castel 1993).

Le copépode *Eurytemora affinis* est

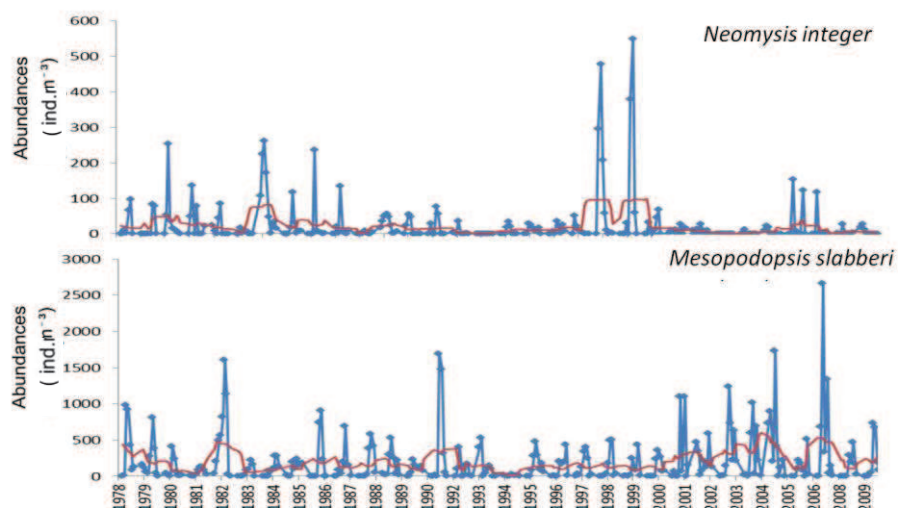
préférentiellement observé en amont du bouchon vaseux, ce dernier piégeant certains individus au même titre que les

Contexte biologique (zooplancton) de l'estuaire méso-oligohalin - (1978-2012)

- 3 espèces de copépodes (deux espèces natives et une espèce introduite : *A. tonsa*)



- 2 espèces de mysidacés



- À retenir :**
- Cinq espèces de zooplancton (hors espèces méroplanctoniques présentes de manière sporadique), dont une espèce introduite : *Acartia tonsa*
 - Forte variabilité interannuelle
 - Confirmation de l'absence d'évolution significative des abondances (hormis pour *A. tonsa*; et résultat différent de celui de David (2006) pour *M. slabberi*)

Concernant le cycle saisonnier de ces trois espèces (Figure 12, d'après Selleslagh *et al.* 2012), une période de production est observée autour d'avril et certaines années, une seconde production à l'automne, vers septembre, pour *E. affinis* et en juillet-août pour les *Acartia* spp. (Feurtet 1989, David 2006, Selleslagh *et al.* 2012 : Annexe 3). Les deux espèces de mysidacés, maillon supérieur dans la chaîne trophique estuarienne (Lobry *et al.* 2008) sont des prédateurs de copépodes. De ce fait, leur dynamique saisonnière et leur distribution spatiale répondent à celles de leurs proies respectives (Figure 13 d'après Nzigou 2012). Concernant leur dynamique saisonnière, des abondances maximales sont observées en avril et septembre pour *N. integer* et autour de juillet-août pour *M. slabberi* (David *et al.* 2005, Selleslagh *et al.* 2012).

2.1.2.3. L'ichtyofaune estuarienne

Si l'on s'intéresse à présent au maillon trophique supérieur, l'ichtyofaune, sa communauté se compose de près de 90 espèces différentes observées dans l'estuaire au cours de ces 30 dernières années (Girardin *et al.* 2008), appartenant à des guildes écologiques différentes en fonction de l'emploi que font les espèces de l'estuaire. Les plus représentées sont celles des espèces résidentes estuariennes "*estuarine resident*", d'eau douce "*freshwater*", diadromes "*diadromous*", catadromes "*catadromous*", juvéniles marines "*marine juvenile*", marines migrantes "*marine seasonal migrant*" et marines accidentelles "*marine adventitious visitors*" ; Elliott & Dewailly 1995, Lobry *et al.* 2003, Delpech *et al.* soumis).

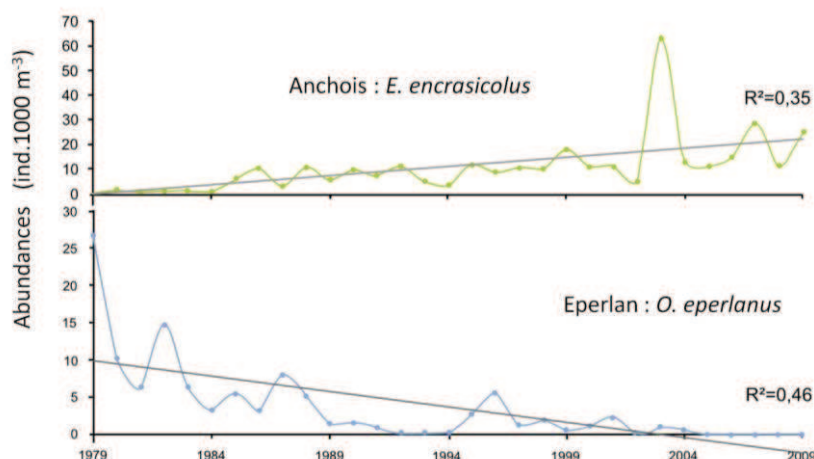
L'une des particularités de la Gironde est la présence de 11 espèces de migrateurs amphihalins (Lobry *et al.* 2003), richesse unique par comparaison aux estuaires d'Europe de l'Ouest (Béguer *et al.* 2007), et compte une espèce très emblématique : l'esturgeon *Acipenser sturio* (Rochard *et al.* 2001). La répartition spatiale des assemblages de poissons semble répondre à un gradient aval-amont classique avec une structuration opposant des espèces pélagiques, généralement marines en surface et dans la colonne d'eau à des espèces benthiques et démersales plus sédentaires (Lobry 2004). Ces dernières sont de fait plus abondantes en période hivernale, alors que l'abondance d'espèces marines est en augmentation à partir du printemps et en été.

Contexte biologique (poissons) de l'estuaire méso-oligohalin - (1975-2012)

A retenir : - 14 espèces avec une fréquence > 2 %
- évolutions temporelles contrastées :

Détails des séries temporelles brutes et tendances associées de l'anchois et de l'Eperlan (zone médiane de l'estuaire, 1978-2012)

(voir aussi Annexe 1)



* disparition d'une espèce amphihaline emblématique, l'éperlan (Rochard & Pronier 1990)
* essor d'une espèce marine migrante, l'anchois, en progression depuis ~1984

- variabilité interannuelle non linéaire de l'évolution d'abondance des espèces

2.2. Suivis d'observation à long terme

L'estuaire de la Gironde fait l'objet de nombreux suivis d'observation depuis plus d'une trentaine d'années, évaluant son contexte environnemental (physico-chimique) et les communautés biologiques en présence (Castel 1993, Abril *et al.* 1999, Sottolichio 1999, David *et al.* 2005, Girardin *et al.* 2008, Béguer 2009, Goberville *et al.* 2010, Savoye *et al.* 2012). Ces suivis ont permis l'acquisition d'une chronique unique de données relatives à de nombreux paramètres descriptifs des conditions du milieu. Ils contribuent ainsi à un apport de connaissances pluridisciplinaires pour l'étude de l'évolution à long terme d'un système modèle, représentatif des estuaires macrotidaux sud-ouest européens (Salomon 2002).

2.2.1. Suivi écologique du centre nucléaire de production d'électricité (CNPE) du Blayais

2.2.1.1. Campagnes d'échantillonnage de l'état de référence de l'estuaire

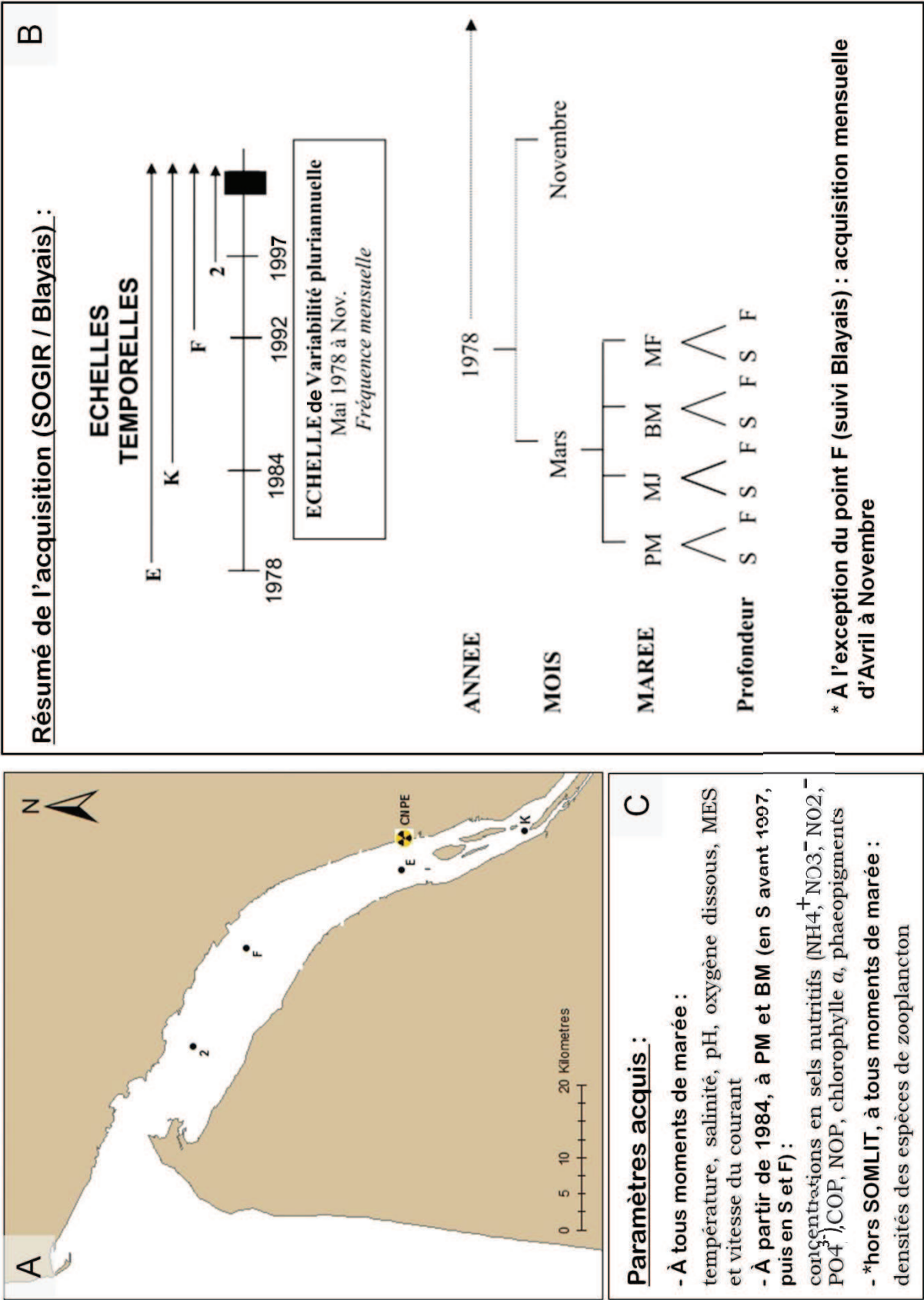


Figure 14 : Synthèse des campagnes suivis écologiques du Blayais et SOGIR, adaptée de (David 2006). **A.** Rappel des sites d'échantillonnage. **B.** Rappel des périodes et fréquences d'acquisition. **C.** Liste des paramètres suivis. 'BM' basse mer, 'PM' pour Pleine Mer, 'MF' mi-flot, 'MJ' mi-jusant, 'S' surface et 'F' fond.

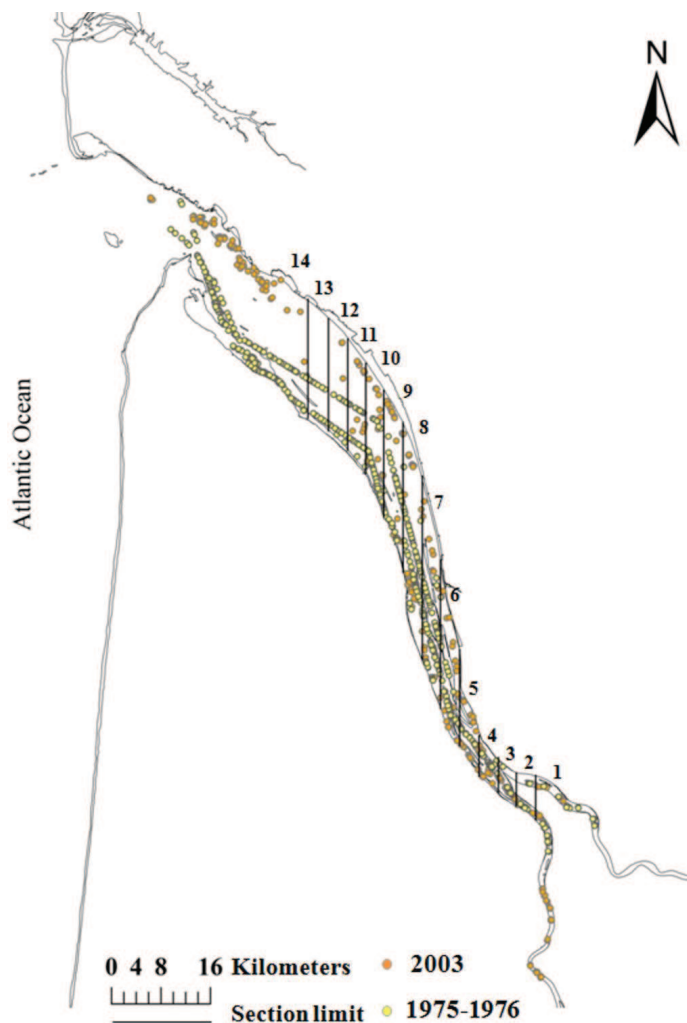


Figure 15 : Carte de l'estuaire de la Gironde et points d'échantillonnage (campagnes 1975-76 en jaune, 2003 en orange).

L'installation et la mise en service du CNPE du Blayais, située à environ 52 km en amont de la ville de Bordeaux (Figure 5) a nécessité consécutivement la mise en place d'un suivi récurrent d'observation visant à caractériser l'état écologique de l'estuaire de la Gironde (suivis écologique et halieutique du CNPE) mais aussi de campagnes d'échantillonnage visant à caractériser des états de référence de l'estuaire avant la mise en service du CNPE en 1975-1976 (Castel 1975-1976), et un autre état de référence plus récent, en 2003 par la campagne RETROGIR (David 2003), soit environ 30 ans après sa mise en service. Les années 1975 et 1976 ont été regroupées pour des contraintes d'acquisition (échantillonnages annuels incomplets), ces deux années étant proches de par leurs caractéristiques environnementales et notamment hydrologiques (Encadré 6). Les données

acquises lors de ces deux campagnes d'échantillonnage de l'état de référence de l'estuaire à trente années d'écart ont permis l'acquisition de mesures de paramètres physico-chimiques et biologiques identiques une fois par mois avec une période d'échantillonnage commune (pour ces deux campagnes) d'avril à octobre (Figure 15). En cas de doublons (mêmes mois échantillonnés), les données des mêmes mois ont été moyennées. Toutefois, les stratégies d'acquisition de ces deux campagnes diffèrent.

L'échantillonnage de l'état de référence de 1975-1976 a été réalisé à points fixes, à 1 m du fond et de la surface, toutes les 3 h environ, c'est à dire à 4 moments de marée

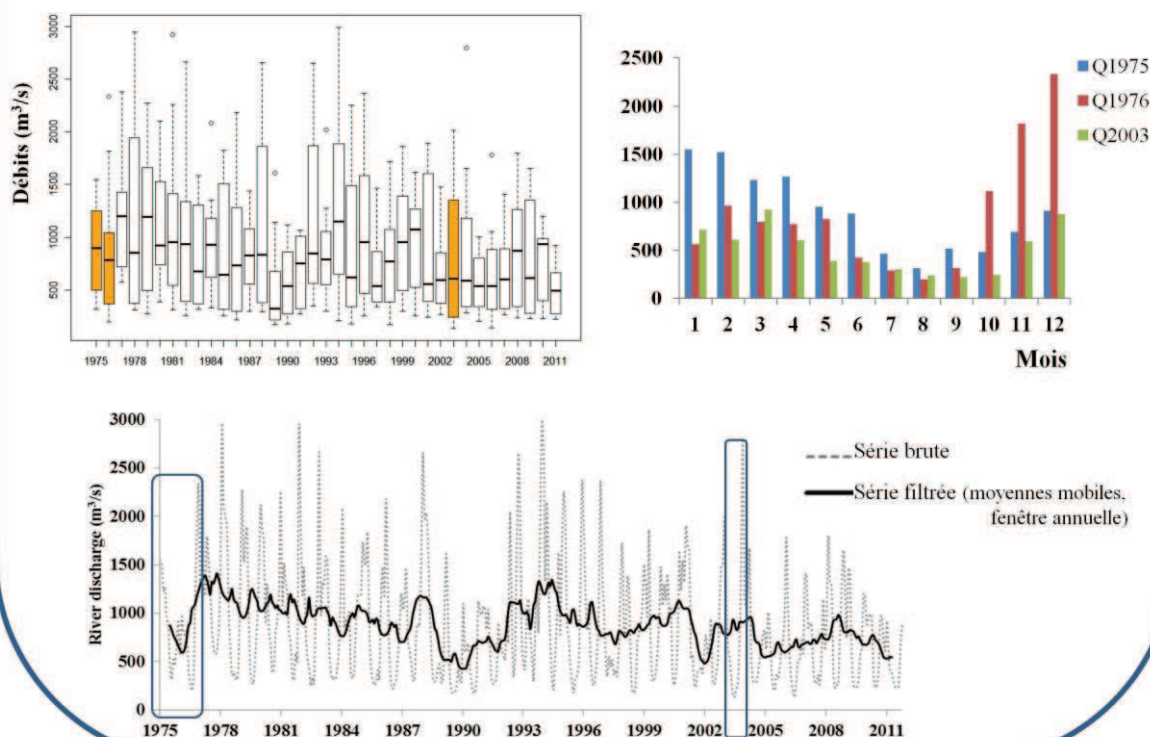
Choix d'agrégation des données des années 1975-1976

Le choix d'utiliser les données 1975-76 d'une part et 2003 d'autre part pour permettre une comparaison de la modification spatiale de la distribution du plancton a été guidé par 2 aspects :

- la disponibilité des données pour ces années,
- le fait que ces années soient marquées par des signatures hydrologiques proches (très faibles débits), parfois décrits comme pouvant être représentatifs de ce qui sera trouvé dans l'estuaire à l'horizon 2050.

L'agrégation des données des campagnes d'état de référence de 1975 et 1976 répond à une contrainte méthodologique : échantillonnage annuel partiel (1975 et 1976) avec nécessité de regrouper les mois échantillonnés lors des 2 années pour reconstituer un échantillonnage annuel complet.

Cette option a été retenue en s'appuyant sur le fait que les 2 années considérées (75-76) sont semblables du point de vue du contexte environnemental (voir Fig. 2, chapitre 3) et notamment du contexte hydrologique : évolution interannuelle et saisonnière des débits :



(pleine mer 'PM', mi-jusant 'MJ', basse mer 'BM' et mi-flot 'MF'), aux points kilométriques (PK)⁵ : 20, 35, 42, 52, 62, 67, 78, 89. Pour la campagne RETROGIR (2003), l'acquisition s'est faite le long d'un transect amont-aval, toutes les 3 unités de salinité. Une trentaine de stations ont été échantillonnées dans le chenal de navigation

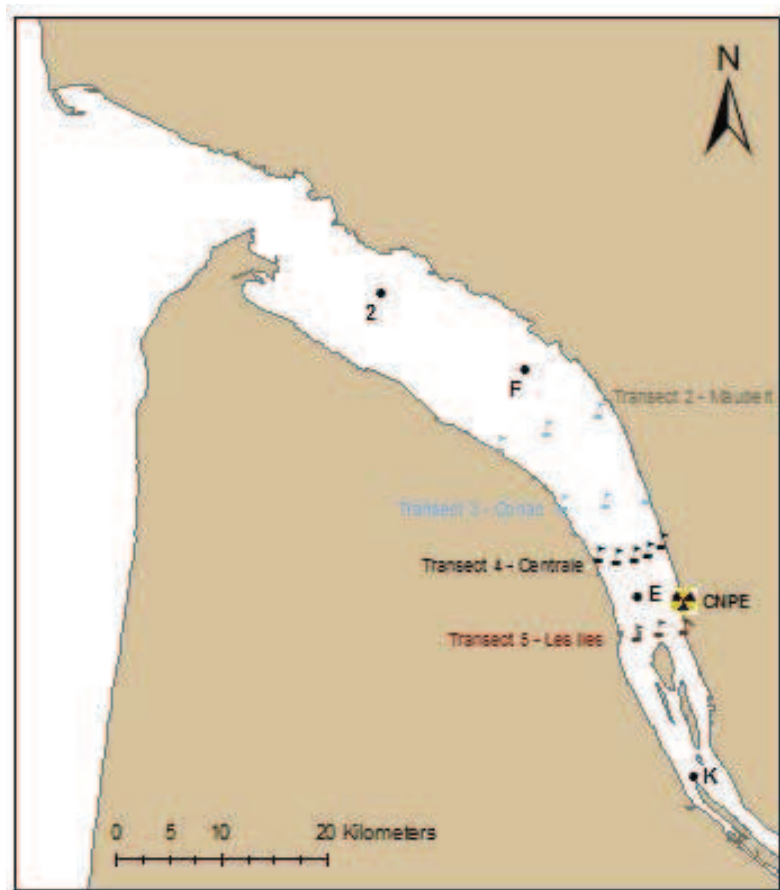


Figure 16 : Carte de l'estuaire de la Gironde et points de suivis récurrents (suivis écologique et halieutique du CNPE de Blaye et SOGIR).

(rive gauche) et dans le chenal de Saintonge (rive droite), à 1 m du fond et sous la surface. L'ensemble des points échantillonnés pour une position théorique de pleine mer est présenté en Figure 15.

Pour chacune de ces deux campagnes, les mesures de plusieurs paramètres physiques et chimiques, incluant la température de l'eau, la salinité, les concentrations en MES, chlorophylle *a* et phaeopigments ont été acquises. Des pêches de traits obliques de zooplancton ont aussi été réalisées à l'aide d'un filet de type WP2, de vide de maille de 200 μ m munis de volucompteur afin de permettre d'exprimer les abondances des

différentes espèces identifiées par unité de volume (m^{-3}).

2.2.1.2. Campagnes récurrentes

Des campagnes récurrentes d'observation, dans le cadre du suivi écologique du CNPE de Blaye, ont débuté en 1978. Le programme pluriannuel de surveillance a été modifié par décision préfectorale à deux reprises par l'ajout de nouveaux points de suivis et de paramètres. Les prélèvements sont effectués à quatre moments de marée (pleine mer, mi-jusant, basse mer et mi-flot) à points fixes : au point E (PK 52, point

⁵ PK 0 : pont de pierre de Bordeaux et PK 100 : Le Verdon.

kilométrique 52 depuis le Pont de Pierre de Bordeaux) à partir de mai 1978, au point K (PK 30), depuis avril 1984 et au point F (PK 67), depuis avril 1992. L'échantillonnage est réalisé 8 mois par an, entre avril et novembre, à 1 m sous la surface et à 1 m au-dessus du fond. Les paramètres échantillonnés *via* ce suivi (Figure 14) incluent :

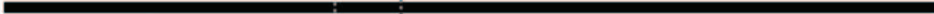
- la température de l'eau, la salinité, la concentration en oxygène dissous, en M.E.S., acquis à tous les moments de marée,
- à partir de 1984, les concentrations en chlorophylle *a*, phaeopigments, COP, NOP, nitrates, nitrites, ammonium, silicates, phosphates, à basse mer et pleine mer, uniquement en surface avant 1997, et en surface et au fond depuis lors.
- Des abondances d'espèces zooplanctoniques (copépodes et mysidacés) sont également obtenues à partir de pêches horizontales, réalisées à l'aide d'un filet de type WP2, de vide de maille de 200 µm muni d'un volucompteur, depuis mai 1978.

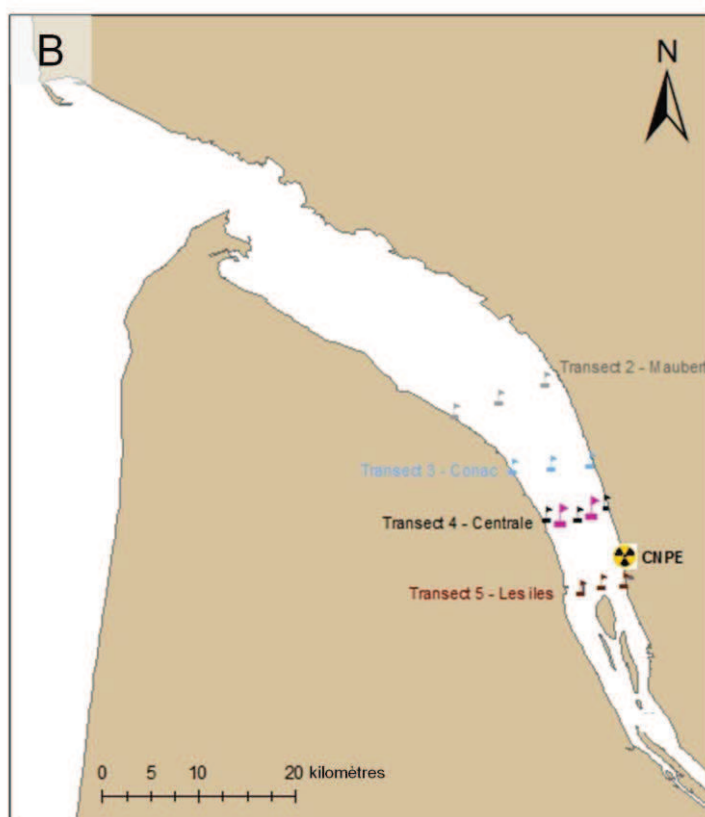
2.2.2. Suivi d'observation de l'estuaire de la Gironde (SOGIR)

En complément des campagnes récurrentes du suivi du CNPE du 'Blayais', a débuté en 1997 un autre suivi résultant de la contribution de l'UMR EPOC aux activités du Service d'Observation en Milieu LITtoral (SOMLIT ; <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr/>) sur l'estuaire de la Gironde (SOGIR). L'acquisition mensuelle, hors période hivernale (février et décembre), a permis d'inclure une station supplémentaire au suivi déjà en place, le point 2 (PK 86 ; Figure 14). Il a également permis l'acquisition des paramètres descripteurs de la qualité des eaux (cf. chapitre 2.2.1.2 et Figure 14) en bénéficiant d'une méthodologie d'acquisition et d'analyse, commune au sein d'un réseau, pour l'ensemble des points (point F exclu). Les données acquises dans ce cadre ont la particularité de bénéficier d'une validation à l'échelle nationale.

2.2.3. Suivi halieutique du CNPE : campagnes Transect

Répondant à l'obligation réglementaire de son autorisation de rejet, le Centre nucléaire de production d'électricité du Blayais a mis en place un suivi halieutique de l'estuaire de la Gironde consistant en des campagnes mensuelles - des transects - de

A																	
Années		1 9 7 9	...				1 9 8 8	1 9 9 1	...				2 0 1 1				
Bateau	Ctgreif																
	Vahiné																
	Esturial																
Engin	Cadre de fond																
	Pibalour 3,15m²																
	Pibalour 4m²																
Temps pêche		9-10 min ← 7 min → ~ 5 min → ~ 7 min															
Surface/Fond	Simultanées																
	Décalées (>1 j)																
Transect	T2																
	T3																
	T4																
	T5																
Prélèvements (n)	T2 Surface													3	3		
	Fond													3	3		
	T3 Surface													3	3	3	3
	Fond													-	3	3	3
	T4 Surface	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	3	3		
	Fond	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	3	3		
	T5 Surface													3	3	3	3
	Fond													-	3	3	3
Marée	Flot et jusant																
	Fin flot à début																
	Mi-flot à étale																



Résumé :

C

• Période et fréquence d'acquisition

- 1979 – 87 : tous les 15 jours
4 moments de marée
surface et fond (non simultané)
- 1988 – ... : mensuelle,
étal de pleine mer et mi-flot
surface et fond (simultané)

• Standardisation par :

- Pool des mesures de surface/fond
- Moyennes par transect et par mois

• Engins de pêche :

RQ : « les engins utilisés capturent globalement de la même façon et font toujours les mêmes passes sur une population donnée pour des conditions similaires d'utilisation. »
(S. Pasquaud com. pers.)

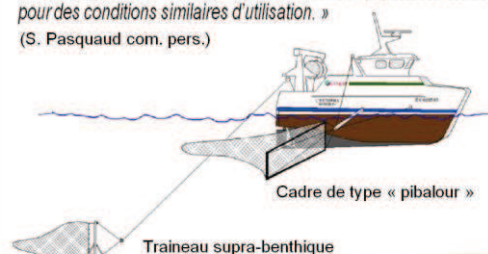


Figure 17 : Synthèse des campagnes "Transect". **A.** Évolution du protocole d'échantillonnage depuis 1979 (figure adaptée de Béguer 2009). **B.** Rappel des sites échantillonnés (sites temporaires en rose). **C.** Informations complémentaires et schéma des principaux engins d'échantillonnage.

captures scientifiques de la petite faune circulante (poissons et petite faune vagile, en général crabes et crevettes) encadrant le site du CNPE. Débuté en 1979, ce suivi a fait l'objet de plusieurs modifications depuis sa mise œuvre. Plusieurs transects ont notamment été ajoutés afin d'étendre la zone de prélèvement à la zone susceptible d'être soumise à la tache thermique de la centrale, champs proche et lointain (Figure 16). Les stratégies d'échantillonnage ont également été uniformisées ; fréquence des prélèvements, engins utilisés, nombre de sites échantillonnés par transect, etc., dont le détail est présenté Figure 17.

Ces campagnes ont permis d'acquérir des données d'abondance de plusieurs espèces de poissons, échantillonnées à l'aide d'un pibalour, dans le cas de pêche de surface, ou d'un cadre de fond, pour l'échantillonnage du fond. Les engins utilisés étant munis de volucompteurs, les densités d'organismes sont rapportées par 1000 m³ (Lambert 1996, Lobry 2004, Béguer 2009).

Concernant les changements intervenus dans ce suivi, les principaux consistent en une uniformisation des fréquences d'échantillonnage, passant de bi-mensuelle jusqu'en 1987 à mensuelle depuis, ainsi qu'une augmentation du nombre de sites échantillonnés. Les données ainsi obtenues ont été standardisées pour être les plus homogènes possibles et comparables. Pour chaque site (d'un même transect), les données de surface et de fond ont d'abord été poolées, puis des moyennes par transect et par mois ont été calculées, en moyennant les valeurs des sites d'un même transect.

2.3. Données complémentaires

Les données suivantes ont été acquises en dehors du cadre des suivis présentés plus haut. Il s'agit de données fournies par différents organismes (Grand Port Maritime de Bordeaux, Centre Météo France, etc.), intégrées aux différentes études présentées dans le manuscrit.

2.3.1. Données hydrologiques

Les données de débit exprimées en m³.s⁻¹ de la Gironde et de ses principaux affluents, Garonne et Dordogne, ont été fournies par le Grand Port Maritime de Bordeaux. Les débits journaliers de la Garonne et de la Dordogne sont enregistrés à La

Réole et à Pessac-sur-Dordogne depuis 1960. Pour l'ensemble des études, est estimé le débit de la Gironde en sommant ceux de la Garonne et de la Dordogne. Cette méthode néglige la contribution de petits affluents comme la rivière Isle ou la Dronne, conduisant à une sous-estimation du débit de la Gironde d'environ 15% d'après Schäfer *et al.* (2002) et considéré comme constant pour toute la série de données.

2.3.2. Données climatiques locales

Des données mensuelles de température de l'air, en degrés Celsius, et de cumul de hauteur de précipitation, en millimètre, mesurées en plusieurs stations météorologiques le long de l'estuaire (Mérignac, Pauillac et Royan) et sur le bassin versant de la Garonne (Agen et Toulouse) et de la Dordogne (Bergerac et Périgueux) ont été fournies par le centre régional Météo France de Mérignac. Les données de précipitation sur le bassin versant ont été cumulées par rivière et pour l'ensemble du bassin versant de la Gironde (Agen, Toulouse, Bergerac et Périgueux) pour avoir un reflet de l'évolution de la pluviométrie sur le bassin versant de l'estuaire, pour les besoins d'un travail spécifique (Annexe 2).

2.3.3. Données climatiques à large-échelle (bassin nord Atlantique)

Enfin, des données climatiques à large-échelle, plus précisément à l'échelle de l'hémisphère nord et/ou du bassin Atlantique nord complètent l'ensemble des données précédemment décrites et ont été traitées dans le cadre des travaux présentés dans le manuscrit. Elles ont servi plus spécifiquement à une étude portant sur l'incidence des fluctuations du climat à large échelle sur la variabilité temporelle du climat local de l'estuaire de la Gironde (chapitre 4).

2.3.3.1. Variables climatiques

Températures de surface (Sea Surface Temperature ; SST) et champs de pression de surface (Sea Level Pressure ; SLP)

Des données spatialisées de température de surface de la mer et de champ de pression de surface sont fournies par le NOAA-CIRES Climate Diagnostics Center (Woodruff *et al.* 1987). Elles sont issues du jeu de données Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set (COADS) en accès libre (<ftp://ftp.cpc.ncep.noaa.gov/>). Il s'agit de données annuelles interpolées sur une grille de résolution 1° x 1° et pour une

fenêtre spatiale comprise entre 40°N et 70°N en latitude et 80°W et 20°E en longitude. Elles sont disponibles pour la période 1950-2011.

2.3.3.2. Indices climatiques

Anomalies de température de surface de l'hémisphère nord (Northern Hemisphere Temperature ; NHT)

Les "Northern Hemisphere Temperature anomalies" (NHT) désignent les anomalies de température de surface de l'hémisphère nord, dont les données annuelles étaient disponibles pour la période 1950-2009 et ont été fournies par le *National Centre for Atmospheric Research*, tout comme celles des autres indices, à savoir l'AMO, la NAO et l'EAP.

Oscillation Multi-décennale de l'Atlantique (Atlantic Multidecadal Oscillation; AMO)

L'oscillation multi-décennale Atlantique (AMO) est un mode de variabilité climatique du système océan-atmosphère perceptible à grande échelle et d'une période d'environ 70 ans. Sa variabilité naturelle se traduit par une variation d'environ 0,4°C (Enfield *et al.* 2001) et ce phénomène est connu pour exercer un impact fort sur les SST. L'indice de l'AMO utilisé a été construit par le passage d'un filtre par moyennes mobiles (désaisonnalisation) sur les anomalies de SST au niveau de l'Atlantique (de l'hémisphère nord).

Oscillation nord-Atlantique (North Atlantic Oscillation ; NAO)

L'oscillation nord-Atlantique (NAO) est un mode de variabilité résultant d'une alternance de masses atmosphériques à l'échelle de l'Atlantique nord (Dickson & Turrell 2000) entre les hautes pressions (anticyclone) centrées sur l'Atlantique subtropical et les basses pressions (dépression) autour de l'Islande. Cette oscillation atmosphérique modulant la variabilité du climat, avec une périodicité d'environ 8 ans, a une emprise spatiale s'étendant de la côte Est des États-Unis jusqu'en Sibérie et de l'Arctique à l'Atlantique subtropical (Hurrell *et al.* 2001). Cette oscillation atmosphérique observée toute l'année, est particulièrement forte en hiver, ce qui explique une part importante de la variabilité des champs de pression (SLP) de Décembre à Février (Hurrell 1995, Marshall *et al.* 2001). Cet indice se calcule classiquement comme la différence de pressions de surface mesurées dans une station

météorologique proche du centre anticyclonique des Açores et celles d'une autre proche du centre dépressionnaire. Les alternances de signe de cet indice sont principalement associées à des modifications dans la vitesse des vents de l'Atlantique nord.

Mode de variabilité de l'Atlantique Est (East Atlantic Pattern ; EAP)

L' "East Atlantic Pattern" est un mode de variabilité atmosphérique proche/dérivé de la NAO. Ce mode résulte du calcul d'une différence de pression entre deux dipôles (décalés vers l'Est par rapport à ceux de la NAO) et de centres de coordonnées (55 ° N, 20-35 ° W) et (25-35 ° N, 0-10 ° W). Son incidence est perceptible à l'échelle de tout le nord de l'océan Atlantique, d'Est en Ouest (Decastro *et al.* 2006, Barnston & Livezey 1987).

2.4. Prétraitement des bases de données

L'ensemble des bases mises à disposition pour les différentes études qui sont présentées dans le manuscrit de thèse ont nécessité une importante préparation au préalable. En effet, si le service SOMLIT dispose d'une cellule qualité certifiant les données avec assignation de codes de qualité en fonction de la nature des données : "mauvaises", "douteuses", "sans réplikat", "bonnes", "acquises hors protocole SOMLIT", à "absentes", ce n'était pas le cas des autres données. C'est d'ailleurs la raison pour laquelle les données (environnementales) fournies par le SOMLIT ont été systématiquement utilisées pour la période à partir de 1997.

Un premier travail a donc consisté à :

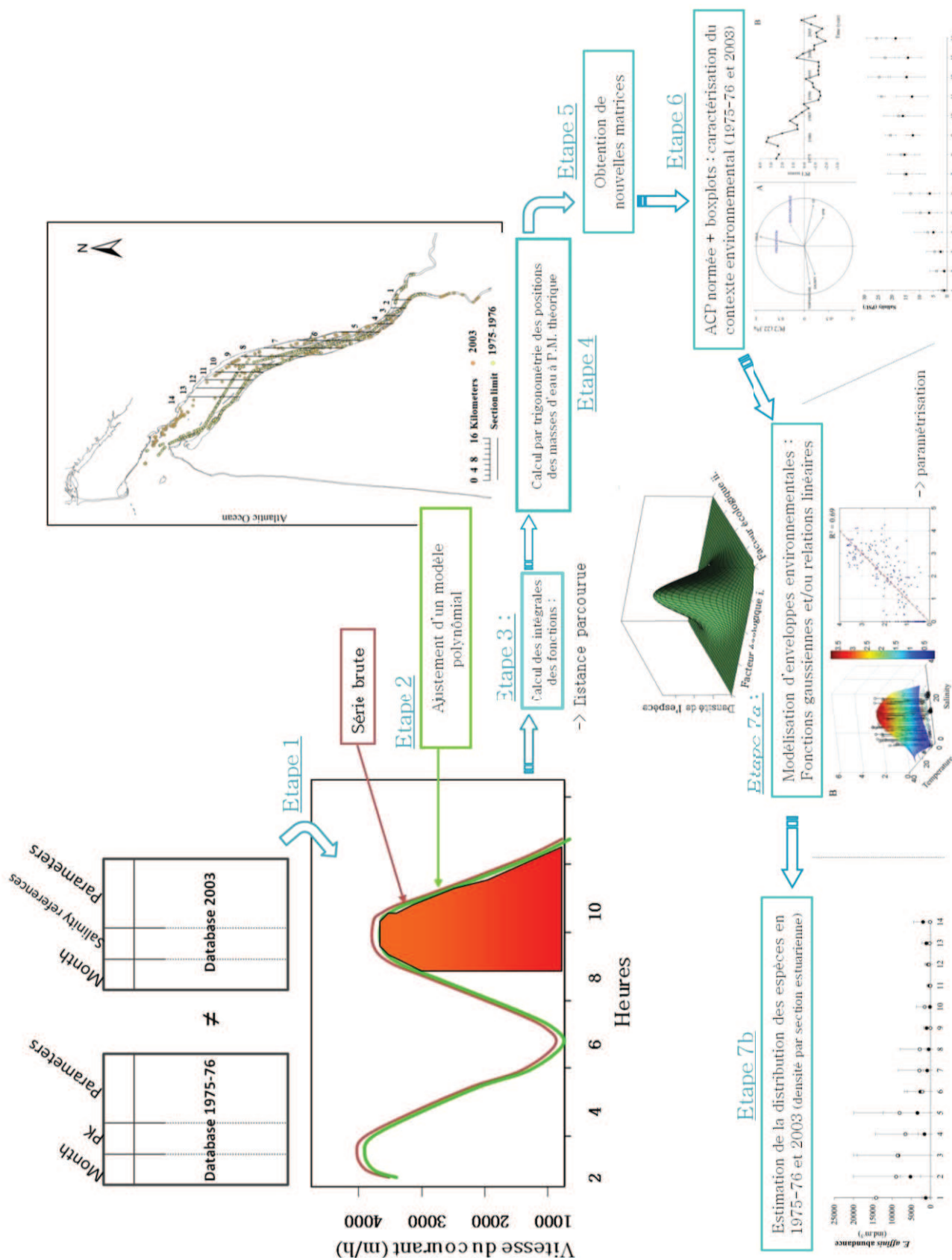
- (i) compléter (récupération de paramètres supplémentaires, de données d'archives, etc.) et mettre à jour les différentes bases jusqu'à 2011, et notamment à extraire les séries de paramètres climatiques initialement au format netcdf, à sélectionner les plages spatiales et la période d'intérêt pour chacun d'eux,
- (ii) valider les données disponibles (détection d'outliers, de données aberrantes, comparaison entre séries issues des différents suivis, etc.),

(iii) et homogénéiser les différentes matrices en fonction du traitement numérique choisi.

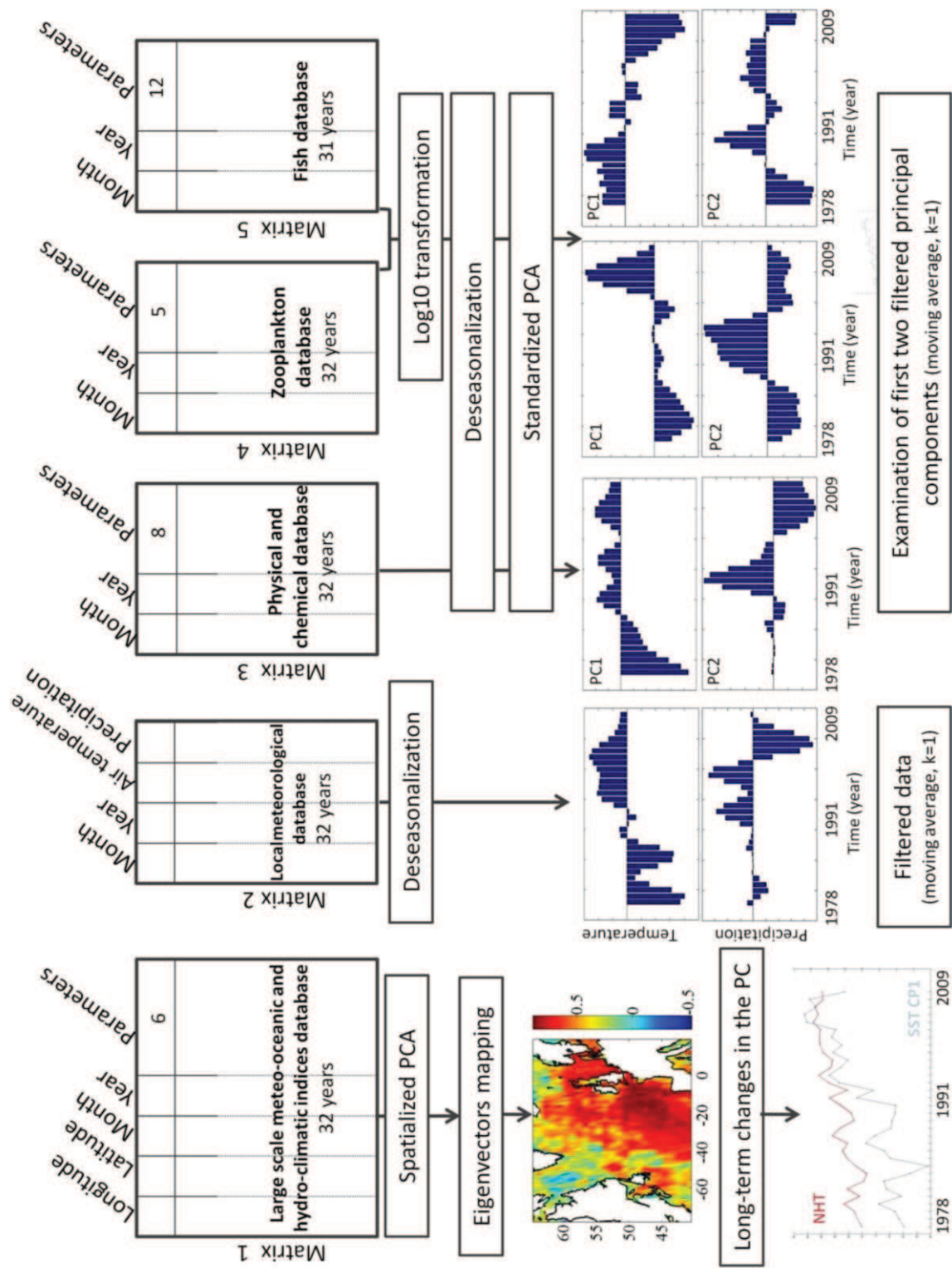
2.5. Traitement statistique et analyse de données

L'ensemble du traitement statistique et des analyses de données effectuées dans le cadre de ces travaux de thèse sont succinctement présentés par chapitre et/ou article, auxquels les différentes méthodes d'analyse se rapportent, par l'intermédiaire de diagrammes synthétiques ("*sketch diagrammes*") et repris de manière plus approfondie dans chaque article.

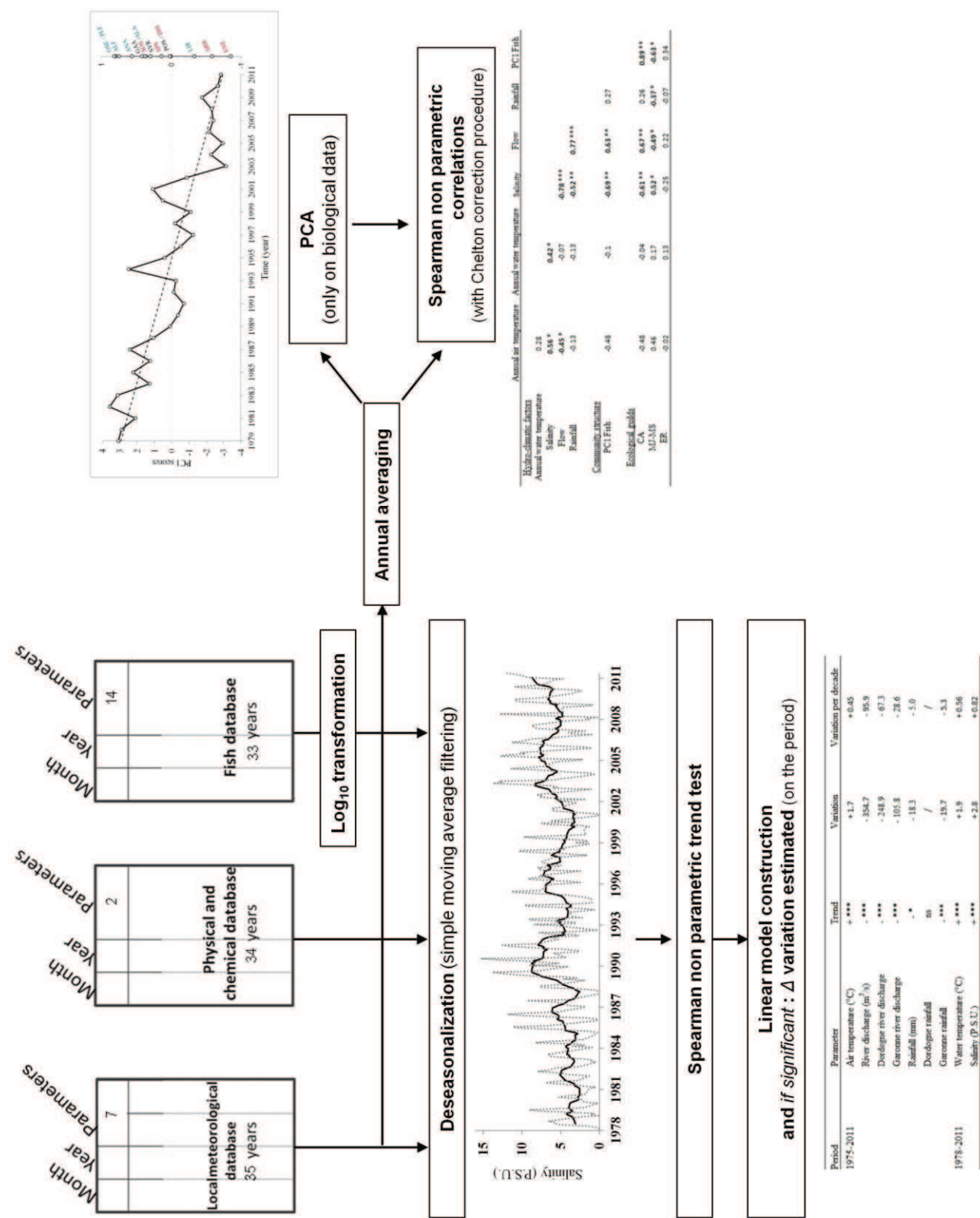
2.5.1. Synthèse des analyses relatives au chapitre 3 (article sous presse)



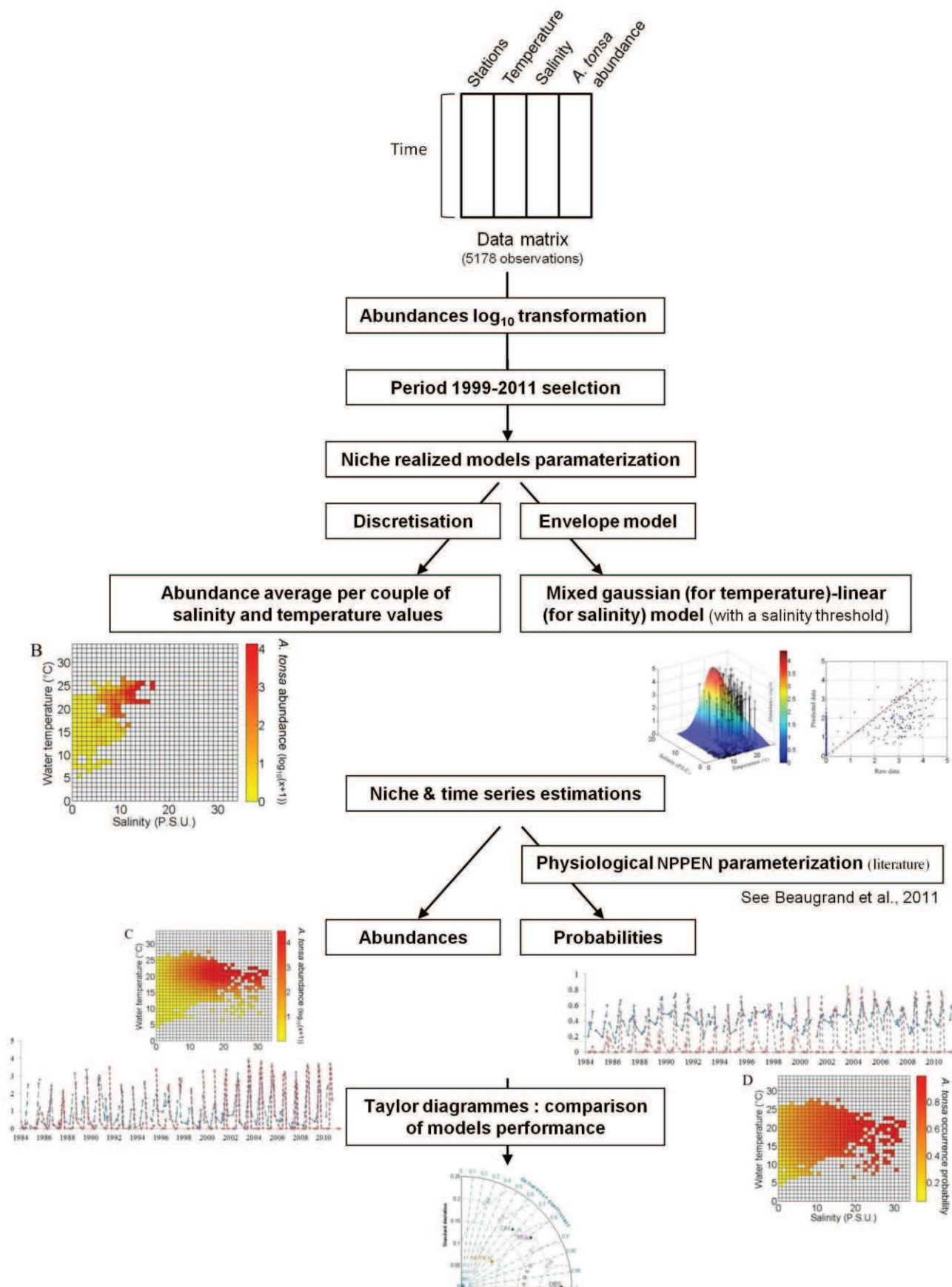
2.5.2. Synthèse des analyses relatives au chapitre 4 (article sous presse)



2.5.3. Synthèse des analyses relatives à l'Annexe 2 (article soumis)



2.5.4. Synthèse des analyses relatives au chapitre 5 (article accepté)



CHAPITRE 3

Évolution pluri-décennale de la distribution spatiale de la communauté zooplanctonique estuarienne

- "Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: a warming and marinsation consequence?"

3.1. Évolution pluri-décennale de la répartition spatiale de la communauté zooplanctonique estuarienne

3.1.1. Avant-propos

Le présent chapitre vise à apporter des éléments permettant de caractériser l'évolution de la structuration spatiale des communautés biologiques au sein d'un système estuarien, la Gironde, plus précisément le zooplancton et les copépodes étant pris comme modèles d'étude. Considérant les modifications physico-chimiques à l'œuvre et déjà identifiées en réponse au changement climatique (Castel 1993, David *et al.* 2005, 2007b, Delpech 2007, Goberville *et al.* 2010, Pasquaud *et al.* 2012), l'hypothèse faite est qu'une incidence de ces changements sur la répartition longitudinale de ce taxon, directement inféodé au déplacement des masses d'eau est probable. Spécifiquement, dans un contexte de réchauffement des eaux et de marinisation du système (David *et al.* 2005, 2007b), il s'est agi de tester l'hypothèse d'une remontée des espèces estuariennes vers l'amont et d'une pénétration accrue d'espèces néritiques, témoin d'une possible remontée vers l'amont de l'ensemble du système planctonique estuarien. Pour cette étude, les organismes modèles choisis, à savoir les copépodes, présentaient plusieurs avantages. En effet, composants majoritaires du compartiment zooplanctonique estuarien, et pouvant représenter jusqu'à près de 90% des organismes recensés dans certains systèmes (Mouny & Dauvin 2002), ils sont connus pour être inféodés aux mouvements des masses d'eau, leur capacité de nage ne leur permettant pas de s'affranchir des courants (Mauchline 1998). Ils ont également pour autre caractéristique d'être considérés comme de bons indicateurs du changement climatique (Hays *et al.* 2005, Beaugrand *et al.* 2009, David sous presse). Cette particularité est associée à leurs courts temps de génération limitant l'influence de cohortes plus âgées et leur survie, sur la taille de la population, ce qui implique par conséquent un couplage plus grand entre changement environnemental et dynamique de la communauté. Le signal et l'incidence d'altérations climatiques sont de fait susceptibles d'être plus lissés dans le cas de suivis d'organismes à cycles de vie longs, en comparaison à des organismes planctoniques tels que les copépodes.

Certaines études ont déjà documenté de tels changements de répartition spatiale intra-estuaire d'organismes zooplanctoniques, et notamment de copépodes. Parmi elles, Appeltans *et al.* (2003) rapportent un déplacement de la population du copépode *Eurytemora affinis* dans l'Escaut, vers des masses d'eaux de plus faible salinité. Cette modification serait, dans ce cas, à relier à la modification d'un forçage local : l'amélioration de la qualité du milieu associée à une meilleure oxygénation des eaux à l'amont. Dans la lignée de ces travaux, disposant de deux états de référence de l'estuaire de la Gironde avec une résolution spatiale fine, indispensable à ce type de travaux, dans l'échantillonnage de nombreux paramètres (biologiques et physico-chimiques), l'évolution à trente années d'intervalle (1975-76 *versus* 2003) de la répartition spatiale de plusieurs espèces de copépodes en relation avec un forçage climatique a été analysée. Elle a porté en l'occurrence sur la répartition des deux espèces autochtones dominantes, *Eurytemora affinis* et *Acartia bifilosa*, et d'un groupe d'espèces estuariennes néritiques.

Une approche de modélisation basée sur l'estimation des enveloppes environnementales⁶ des différents taxons a été mise en œuvre, le terme « d'enveloppe » étant utilisé ici pour désigner une niche *sensu* Hutchinson (1957) qui serait restreinte à deux dimensions ; en fonction de la salinité et de la température. Il s'agissait de répondre aux questions suivantes :

- est-il possible d'observer des modifications de répartition spatiale des espèces de copépodes ? Le cas échéant, est-il possible de les relier au réchauffement des masses d'eau et/ou à la marinisation de l'estuaire de la Gironde ?
- est-il possible de qualifier l'importance du réchauffement *versus* de la marinisation pour chaque groupe ?

⁶ En accord avec le concept décrit par Hutchinson (1957) et se basant sur une examination graphique des données brutes d'abondances des espèces en fonction de la température et de la salinité, des distributions 'classiques' (relations gaussiennes ou linéaires) ont été paramétrées : relation gaussienne privilégiée si un maximum d'abondance flanqué de décroissances de part et d'autre de ce maximum était observé et relation linéaire dans le cas contraire.

Ce chapitre est présenté sous la forme d'une publication scientifique, acceptée par la revue *Estuarine, Coastal & Shelf Science (ECSS)*, actuellement sous presse⁷. Elle paraîtra dans un volume spécial du colloque international *ELET, Estuarine and Lagoon Ecosystem Trajectories*, qui s'est tenu à Bordeaux du 25 au 28 Octobre 2011 et durant lequel, elle a été présentée par Xavier Chevillot. Elle avait été précédemment présentée par mes soins au workshop international intitulé *The effects of climate change on vulnerable life traits of aquatic ectotherms : towards an integrated approach*, à l'*Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research* de Bremenhaven (18-21 Septembre 2011). Une seconde étude à laquelle j'ai eu l'opportunité de collaborer, qui est présentée dans l'Annexe 1, parue elle aussi dans *ECSS* (Pasquaud *et al.* 2012), vient apporter des informations complémentaires relatives à l'ichtyofaune.

⁷ Elle est disponible *via* le lien :

<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0272771412004544>



Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: A warming and marinisation consequence?

Aurélie Chaalali^{a,*}, Xavier Chevillot^{a,c}, Grégory Beaugrand^b, Valérie David^a, Christophe Luczak^b,
Philippe Boët^c, Aldo Sottolichio^d, Benoit Sautour^a

^aUMR CNRS 5805, Environnements et Paléoenvironnements Océaniques et Continentaux, Université Bordeaux 1, Station Marine d'Arcachon, 2 rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon, France

^bCNRS UMR 8187, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, Station Marine de Wimereux, France

^cIrstea, Unité Ecosystèmes estuariens et Poissons migrateurs amphihalins, Cestas Gazinet, France

^dUMR CNRS 5805 EPOC, Université Bordeaux 1, Talence, France

Abstract

The Gironde is the largest estuary of South-West Europe and is one of the best monitored estuarine systems in the world. This macrotidal estuary is characterized by a low biodiversity in both oligo- and mesohaline zones. Its zooplankton community is constituted by only five major species, three calanoid copepods (including one invasive species) and two mysids. Retrospective analyses have already documented a warming associated to a phenomenon of marinisation. Here, we investigate the influence of both marinisation and warming on the spatial distribution and the abundance of copepods (i.e. *Eurytemora affinis*, *Acartia bifilosa* and neritic species) in the Gironde estuary. We modelled the environmental envelope of the copepods as a function of salinity and temperature to demonstrate that the alteration of their longitudinal distribution in the estuary between 1975 and 2003 was the result of both changing temperature and salinity. Although the upstream movement of neritic species was mostly related to salinity, we show that the augmentation of both temperature and salinity was at the origin of the upstream progression of both *Acartia bifilosa* and *Eurytemora affinis*. These results suggest that the

distribution of copepods can be affected by both anthropogenic forcing and climatic change, which modulate the physic-chemistry of the Gironde estuary.

Keywords: Gironde estuary, marinisation, copepods, temperature, climate change, environmental envelope

1. Introduction

The effects of climate change on marine ecosystems have become unequivocal since recent years (Cloern et al., 2010; Hatun et al., 2009). Changes concern all biological compartments and are altering the biodiversity of both marine and estuary ecosystems (Attrill and Power, 2002; Goberville et al., 2010; Halpern et al., 2008). Estuarine ecosystems, which have undeniable economic value (e.g. fishing ground, important tourism, industrial, and traffic area (Costanza et al., 1997)), at the interface between marine and freshwater systems, constitute complex environments characterised by great ecological and biological value (e.g. habitat for many species, nursery, refuge or growth area (Beck et al., 2001; Blaber and Blaber, 1980; Haedrich, 1983)). Consequences of Global Change on these environments have also been recently documented. Two processes are frequently described: a marinsation, i.e. an increased intrusion of marine waters (David et al., 2005) and a surface water warming (SST) with a possible incidence on the estuary hydrological properties (Goberville et al., 2010; Scavia et al., 2002).

Temperature and salinity are important parameters since they govern both the spatial and temporal changes occurring along an estuary (Elliott and McLusky, 2002; Pritchard, 1967). Changes in the thermal regime have often profound consequences for the dynamic regime of coastal ecosystems (Goberville et al., 2010; Scavia et al., 2002). Temperature effects on biological processes were first described by Arrhenius (1889) as leading the kinetics of many metabolic reactions (e.g. speed of enzymatic reaction, increase in metabolism). Temperature has also well-known ecological effects on reproduction, locomotion, feeding rates and species interaction (Beaugrand and Reid, 2003; Magnuson et al., 1979; Mauchline, 1998), the influence of this parameter ramifying throughout the trophodynamics of the ecosystem (Kirby and Beaugrand, 2009).

The spatial distribution of a species along an estuary is mainly linked to salinity (Elliott and Hemingway, 2002; Vilas et al., 2009) since the salinity preferendum differs from a species to another. Salinity changes

indeed can induce osmotic stress that increases the risk of mortality of individual species and lead in some cases to a reduction in inter-specific competition (Vilas et al., 2009). Effects of salinity on zooplankton organisms was particularly documented for copepods having vertical migrations in water bodies with different characteristics (Sautour and Castel, 1995).

Recently, a long-term increase in salinity has been described in the Gironde estuary (David et al., 2005). In the present state of knowledge, it has been described as a response to a general reduction of freshwater discharges, due to both climate change and anthropogenic forcings. One of the anthropogenic factors is the increase of water pumping in the upstream watershed, with strong effects on river flow (Delpech personal communication). This salinity rise has been termed marination (David et al., 2005). The associated reduction in river flow has led to an upstream shift in the Maximum Turbidity Zone (MTZ, (David et al., 2005; Sottolichio and Castaing, 1999) with a resulting upstream movement of brackish waters that could also imply changes in the spatial distribution of zooplankton due to the MTZ movement, which is known to be a physical barrier for some species such as *Eurytemora affinis* (e.g. ovigerous females (Castel, 1995)) or can disturb both their survival and fecundity rates (Gasparini et al., 1999; Sautour and Castel, 1995). Some studies on European estuaries have already documented significant changes in zooplankton distribution ranges. For example, Appeltans et al. (2003) reported a spatial shift in the population of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* from brackish water towards lower salinities in the Schelde estuary that coincided with an increase in oxygen concentration in the freshwater zone.

In this paper, we investigate the spatial distribution of the main copepod taxa (i.e. *Eurytemora affinis*, *Acartia bifilosa* and neritic species) in relation to recent marination and changes in temperature in the Gironde estuary. We model the environmental envelope of the copepods as a function of salinity and temperature to demonstrate that the alteration of their longitudinal distribution in the estuary between 1975 and 2003 was the result of both changes in temperature and salinity.

2. Materials and methods

2.1 The Gironde estuary

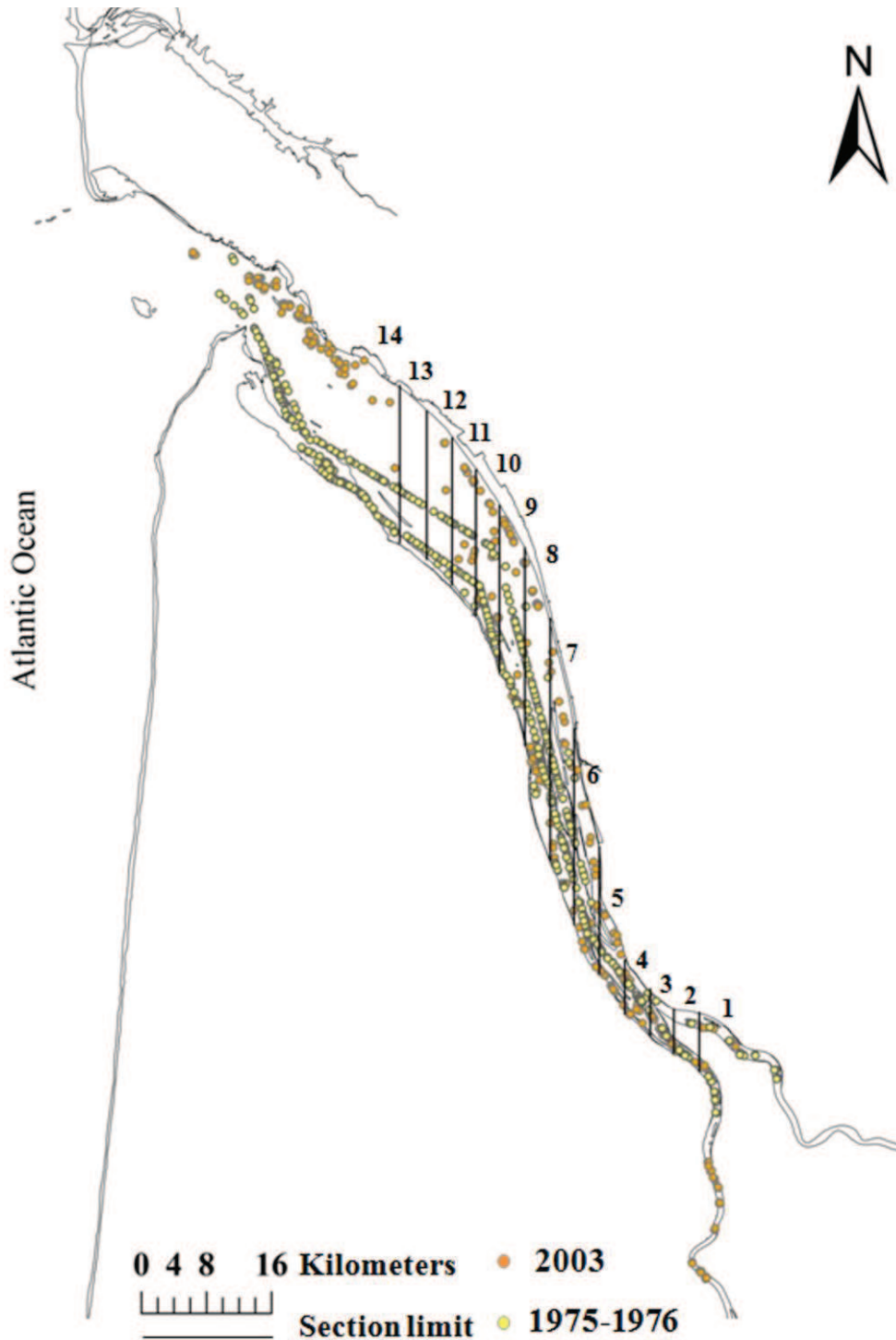


Figure 1: Map of the Gironde estuary and sampling stations (campaign 1975-76 in yellow dots and campaign 2003 in orange dots)

The Gironde estuary (latitude $45^{\circ}20'N$, longitude $0^{\circ}45'W$), considered as the largest South-Western European estuary, covers an area of about 625 km^2 at high tide (Fig. 1; Boigontier and Mounié, 1984; Lobry et al., 2003). This estuary is 70 kilometers long, beginning at the junction of the rivers Dordogne and Garonne draining 71000 km^2 (Jouanneau and Latouche, 1981) with a mean flow ranging from $250 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (August-September) to $1500 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (January-February). The upstream limit of the salinity intrusion was estimated between 40 and 75 km from the inlet depending upon the river-flow. The Gironde is also one of the most turbid European estuaries

with a mean concentration of suspended matter higher than 500 mg.l^{-1} in the MTZ (Sautour and Castel, 1995). Because of this high turbidity, the Gironde estuary is characterized by a reduced primary production compared to other similar systems (i.e. the Schelde or the Ems (de Jonge and Van Beusekom, 1992; Heip et al., 1995)).

2.2 Biological models

Due to the light-limitation of autochthonous primary production, the Gironde estuary is often described as heterotroph (Irigoien and Castel, 1997). Primary consumers (zooplankton) are considered as playing a key role in the Gironde estuary trophic food web and consequently in the carbon cycle (David et al., 2006; Lobry et al., 2008). Moreover because of their short life cycle and generation time, these organisms have also been described as good bioindicators as they exhibit rapid response to climate change (David, in press).

Regarding the zooplankton estuarine diversity, it is composed of 5 dominant species including 3 calanoid copepod species (*Eurytemora affinis*, *Acartia bifilosa*, and *Acartia tonsa*) (Castel, 1993; David et al., 2007; David et al., 2005). The copepod *E. affinis* was described upstream from the maximum of turbidity zone (MTZ) and both Acartidae were documented more downstream in the poly- and meso-haline parts of the estuary (Castel, 1995; Sautour and Castel, 1995). Another zooplankton community is being found in the polyhaline zone of the Gironde estuary with reduced densities but a high diversity: neritic copepods (e.g. *Calanus helgolandicus*, *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Centropages hamatus*, *Oithonasimilis*, and *Euterpina acutifrons*) originated from the estuary plume (i.e. the Bay of Biscay (D'Elbée and Castel, 1991)). We focused our study on copepod species as they dominate the zooplankton in the Gironde estuary (Sautour and Castel, 1995).

2.3 Databases

2.3.1 Environmental and zooplankton data

2.3.1.1 Long-term time series

Time series of environmental and zooplankton data (1978-2009) were provided by the “Blayais” nuclear power plant monitoring programme. Different environmental parameters (water temperature, salinity, dissolved dioxygen, suspended particulate matter (SPM), chlorophyll *a*, and nitrogen oxides concentrations, current speed and river discharge) and biological parameters (3 zooplankton species abundances (ind.m⁻³)) were monitored from March 1978 to November 2009. Samples were collected 9 times a year at Station E (median point in the estuary located at 52 km downstream from Bordeaux city). Only these long-term data were considered (even if data were available for 2 other stations; see Castel 1995) in order to consider the longest time series period (32 years *versus* 24 and 12 years respectively for stations E, K, and F). Sampling was carried out at 1 m below the surface and 1 m above the bottom at 3h intervals during a tidal cycle (high and low tide, flood and ebb tide).

2.3.1.2 Monitoring surveys of years 1975-76 and 2003

Environmental and zooplankton data were provided by two distinct monitoring campaigns with different sampling strategies. The monitoring of 1975-76 (monitoring of the reference state of the Gironde estuary before the establishment of the ‘Blayais’ nuclear power plant) was monthly performed at 8 stations (respectively at kilometer points ‘KP’, 20, 35, 42, 52, 62, 67, 78, and 89 from Bordeaux city) at 1 m below the surface and 1 m above the bottom at 3h intervals during a tidal cycle (high and low tide, flood and ebb tide). Due to some missing data, we gathered years 1975 and 1976 by averaging same months values. For the second monitoring (2003), the sampling strategy was to sample along an upstream-downstream transect each 3 salinity units at 1 m below the surface and 1 m above the bottom. The parameters in common to both campaigns (used for the different data analyses) were: water temperature, salinity, SPM, chlorophyll *a* and phaeopigments concentrations.

2.3.2 Local meteorological parameters

Monthly data of local air temperature (°C) and cumulated precipitation (millimeter per month), measured

at Pauillac meteorological station (kilometer point 52 downstream from Bordeaux city – nearest meteorological station from the median point of the estuary), were provided by the Météo France Centre of Mérignac for the period 1975-2009 (35 years).

2.4 Data analyses

2.4.1 Data pre-treatment

Due to a difference in the sampling strategies of the years 1975-76 and 2003 monitoring, the two campaigns data bases were first homogenised by computing the theoretical position at high tide of all sampled water bodies to get rid of the impact of tidal water movement on zooplankton position. We used the hydro-sedimentary model SIAM 3D (Brenon and Le Hir, 1999) applied to the Gironde estuary (Sottolichio et al., 2000) to get current speed curves plotted against time per sections of similar hydrodynamics and every 10 tidal coefficient units. We integrated the model curve equation to find the distance covered by the water bodies between their sampling moment and the corresponding high tide moment. The theoretical positions of each water bodies at high tide were finally obtained by trigonometry and are presented in Fig. 1.

2.4.2 Characterization of the temporal variations of environmental conditions

2.4.2.1 Characterization of years 1975-76 and 2003 regarding to environmental conditions

A standardized Principal Components Analysis (PCA) was performed on annual means of different environmental parameters (water temperature, salinity, dissolved oxygen, suspended matter, chlorophyll *a*, and phaeopigments concentrations) for the period 1975-2009 (except year 1977 that was not monitored). Local precipitations and river discharge were used as supplementary variables, as indicators of local hydrology, these parameters being also strongly correlated to chlorophyll *a* and nutrients concentrations (see Goberville et al., 2010). The principal components (PC1 ENV) were plotted against time.

2.4.2.2 Spatial pattern of annual salinity, temperature, and copepods annual abundance in 1975-76 and 2003

In order to characterize the difference of spatial pattern of salinity, temperature, and copepods abundance, annual means were computed per estuary section of about 5 km (14 sections in total) for years 1975, 1976 (common mean for both years 1975 and 1976) and year 2003. Corresponding standard deviations were also computed for each value.

2.4.3 Characterisation of the environmental envelope

Using raw data of salinity and temperature of both years 2003 and 1975-76 (homogenised databases), we modelled the abundance of each species or taxonomic group as a function of both temperature and salinity. We examined graphically the relationships between the abundance of each taxon and environmental variables (not shown). When a maximum of abundance flanked by two decreasing slopes was detected, we applied a Gaussian function. Such function is often used to model the ecological niche sensu Hutchinson (Fort et al., 2012). When such a maximum was not found, we modelled the abundance of the species as a function of the environmental parameter using a linear function. All methods were computed using the MATLAB language.

2.4.3.1 The statistical model for *E. affinis*

We tested that the abundance of *E. affinis* abundance (as $\log_{10}(x+1)$) 'E' was the sum of a linear relationship with salinity 'S' and a Gaussian relationship with water temperature 't', as follows:

$$E = M_{Eobs} \times e^{-\left(\frac{(t-u)^2}{2s^2}\right)} + aS + C$$

with a the coefficient of proportionality and C the constant of the linear relationship between *E. affinis* and salinity S, u and s the thermal optimum and thermal tolerance of *E. affinis*, respectively. The linear relationship between *E. affinis* and salinity S determines the maximum of abundance of *E. affinis* at its thermal optimum. M_{Eobs} is the observed maximum density for *E. affinis*. The coefficients M_{Eobs} , a, C,

u, and s were found by minimising the sum of squares of the residuals assessed by calculating the differences between observed and predicted abundance of *E. affinis* ($\log_{10}(x+1)$):

$$F(M_{Eobs}, a, C, u, s) = \sum_{i=1}^n [L_i - f(M_{Eobs}, a, C, u, s; S_i, t_i)]^2$$

with n the number of observed data (312 observations). Therefore, the degree of freedom was equalled to $df=312 \text{ observations} - 3 \text{ parameters}=309$.

2.4.3.2 The statistical model for *A. bifilosa*

The abundance of *A. bifilosa* (as $\log_{10}(x+1)$) ‘A’ was modelled as the product of a Gaussian relationship with water temperature t, and a Gaussian relationship with salinity S, as follows:

$$A = M_{Aobs} \times e^{-\left(\frac{(t-u)^2}{2s^2}\right)} \times e^{-\left(\frac{(S-\mu)^2}{2\sigma^2}\right)}$$

with M_{Aobs} the maximum density observed for *A. bifilosa*, u and s the thermal optimum and thermal tolerance of *A. bifilosa*, and μ and σ the salinity optimum and salinity tolerance respectively. The coefficients M_{Aobs} , u, s, μ , and σ were found by minimising the sum of squares of the residuals assessed by calculating the differences between observed and predicted abundance of *A. bifilosa* ($\log_{10}(x+1)$):

$$F(M_{Aobs}, a, C, u, s) = \sum_{i=1}^n [L_i - f(M_{Aobs}, a, C, u, s; S_i, t_i)]^2$$

with n the number of observed data (252 observations). Therefore, the degree of freedom equalled to $df=252 \text{ observations} - 4 \text{ parameters}=248$.

2.4.3.3 The statistical model for neritic copepods

The abundance of neritic copepods (as $\log_{10}(x+1)$) ‘N’ was modelled as the sum of a linear relationship with water temperature t and a Gaussian relationship with salinity S, as follows:

$$N = M_{Nobs} \times e^{-\left(\frac{(S-\mu)^2}{2\sigma^2}\right)} + at + C$$

with a the coefficient of proportionality and C the constant of the linear relationship between neritic copepods and water temperature, u and s the salinity optimum and salinity tolerance of neritic copepods, respectively. The linear relationship between neritic copepods and water temperature determines the maximum of abundance of neritic copepods at its salinity optimum. M_{Nobs} is the maximum density of neritic copepods. The coefficients M_{Nobs} , a , C , u , and s were found by minimising the sum of squares of the residuals assessed by calculating the differences between observed and predicted abundance of neritic copepods ($\log_{10}(x+1)$):

$$F(M_{Nobs}, a, C, u, s) = \sum_{i=1}^n [L_i - f(M_{Nobs}, a, C, u, s; S_i, t_i)]^2$$

with n the number of observed data (312 observations). Therefore, the degree of freedom was equalled to $df=312 \text{ observations} - 3 \text{ parameters}=309$.

In each case (for the three taxa), a validation step consisted in estimating the relationship between modelled and observed abundance using the Pearson coefficient of determination (Fig. 5).

2.4.4 Upstream movement prediction

Annual abundances were computed per section along the estuary for all taxa for both years 1975-76 and 2003 in order to compare these estimations to the raw data and to test whether modelled abundance as a function of temperature and salinity could explain the observed movement of the three species or taxonomic group. We also computed the mean weighted distance distribution (centroid) for the three taxa and both periods in order to qualify their potential movement (see the method in Yanicelli et al., 2006).

3. Results

3.1 Long-term changes in environmental conditions

The first three principal components (PC1 and PC2) of the principal components analysis performed on environmental parameters (Fig. 2) explained respectively 42.8, 22.3% and 19.4% of total variance (84.5% in total). The first principal component (PC1) was negatively related to water temperature and positively related to suspended particulate matter and dissolved oxygen. PC2 was positively related to chlorophyll *a* concentrations. The third principal component (19.4%) was negatively related to salinity and better represented on the variables factor map (PC1 - PC3, see Appendix 1).

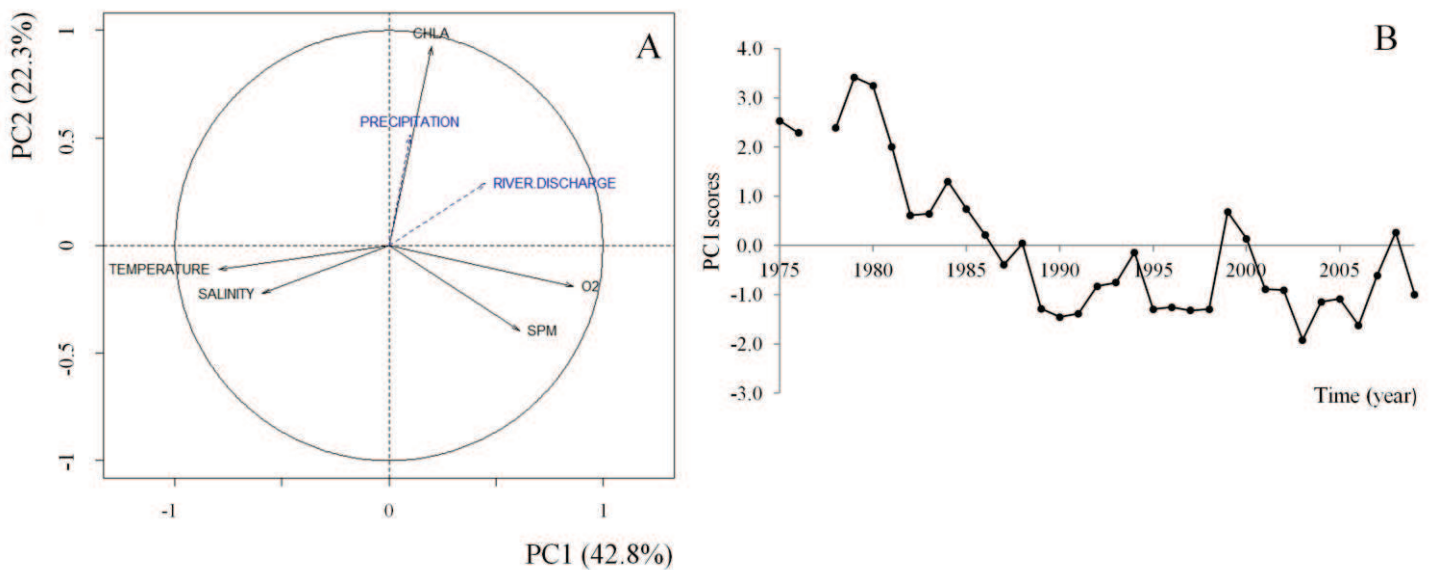


Figure 2: Principal Components Analysis on environmental parameters: variables correlation circle (A). Local precipitations (precipitation) and river discharge (Flow) were used as supplementary variables; active variables were water temperature (T), salinity (S), dissolved oxygen (O2), suspended matter (SPM) and chlorophyll *a* (CHLA) concentrations. (B) Long-term changes in the first principal component.

Long-term changes in PC1 were examined (Fig. 2). The first component reflected the main changes of the

estuarine system: a warming of the estuary associated to a decrease in turbidity and oxygen saturation. Whereas the first years of the time series (1975-1976) were characterized by lower temperatures (and salinity, PC3 not shown) and higher concentrations in chlorophyll *a*, recent years (2003-2009) were characterized by higher temperatures (and salinity, PC3 not shown) and associated to reduced precipitation and river discharges.

3.2 Longitudinal changes in annual salinity and copepod abundance in 1975-76 and 2003

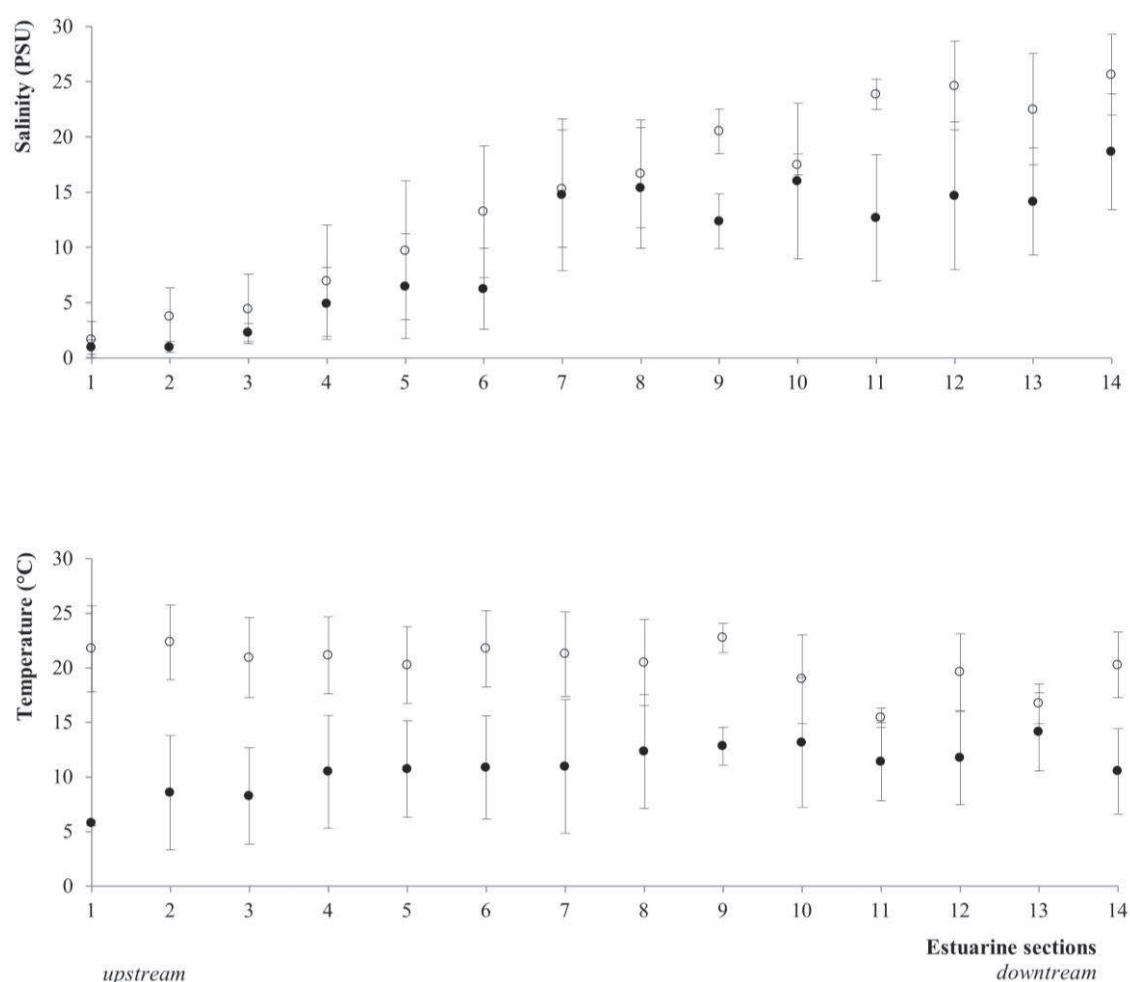


Figure 3: Spatial variability in annual salinity (A) and temperature (B) from the estuary upstream sections (1) to the downstream estuary sections (14): black dots for year 2003 and white dots for year 1975-1976.

Annual salinity and temperature values were higher in 2003 for all sections of the estuary even if this trend was more perceptible in the upstream sections for temperature data and in the downstream sections for salinity (Fig. 3).

Annual abundances in both *E. affinis* and *A. bifilosa* increased in the upstream sections where these species were found in 1975-76 and decreased in its downstream sections between 1975-76 and 2003. Neritic copepods increased in densities in 2003 compared to 1975-76. In 2003, neritic copepods were recorded up to the fourth estuarine section (~45 km downstream from Bordeaux city or 55 km upstream from the mouth of the Gironde estuary, Fig. 4).

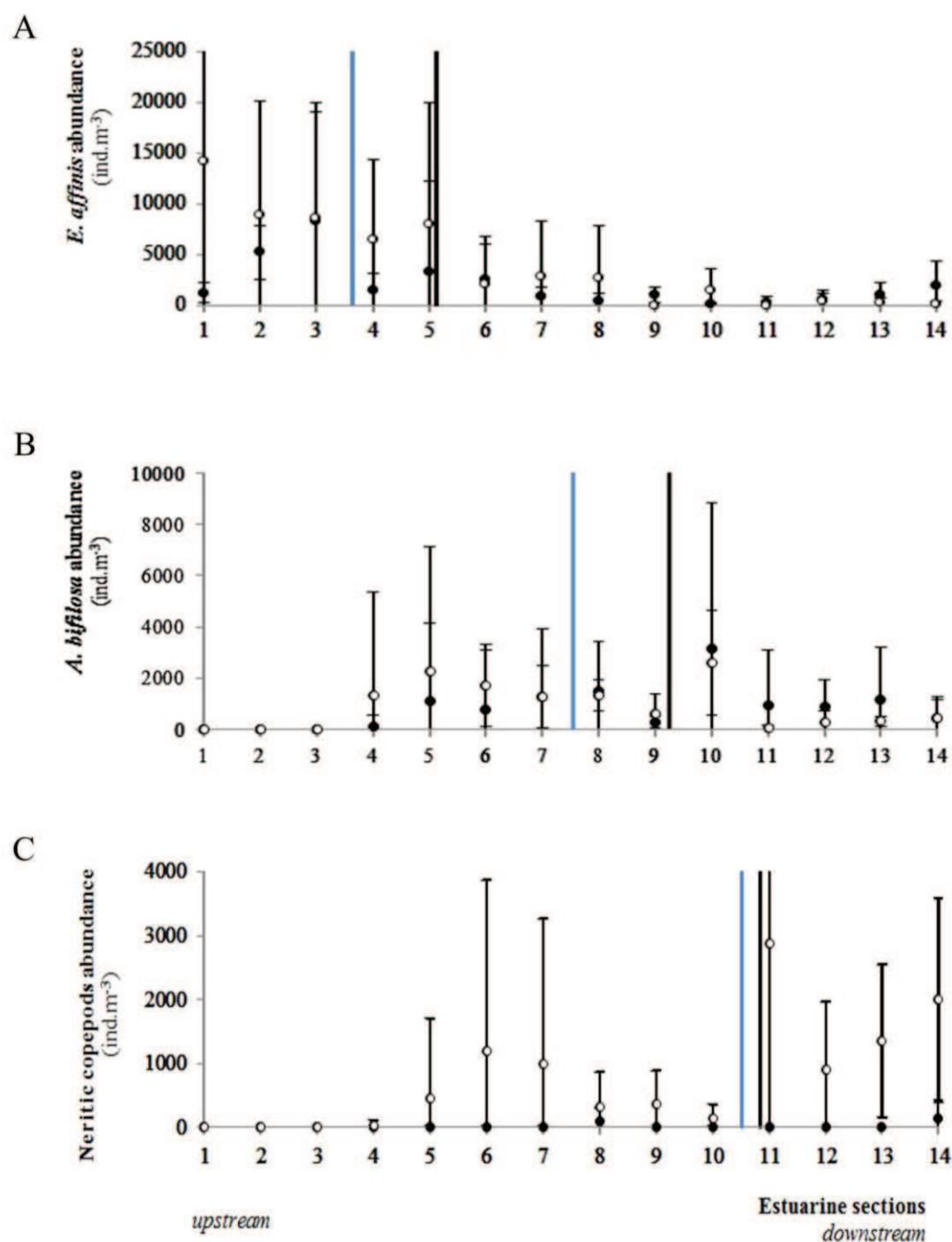


Figure 4: Spatial variability in the annual abundance of (A) *Eurytemora affinis*, (B) *Acartia bifilosa*, and (C) Neritic copepods from the estuary upstream sections (1) to the downstream estuary sections (14): black dots for year 2003 and white dots for year 1975-1976. Species centroids computed per period (1975-76 in black and 2003 in blue) were superimposed.

3.3 Statistical models

The examination of the potential relationships between the abundance of each taxon and both key environmental parameters (i.e., temperature and salinity; Fig. 5) suggested: (i) gaussian interactions between *E. affinis* and temperature (with an optimum around 15°C), neritic copepods and salinity (optimum ~ 29 P.S.U.), and *A. bifilosa* and both parameters (thermal optimum ~ 20°C and salinity ~ 16 P.S.U.), and (ii) linear relationships between *E. affinis* and salinity, and neritic copepods and temperature (Fig. 5).

Our models explained respectively 59%, 69%, and 67% of the total variance of the abundances of *E. affinis*, *A. bifilosa*, and neritic copepods for both years 1975-76 and 2003 (Fig. 5). Our model misestimating was mainly related to the non-prediction of zero abundance.

3.4 Upstream movement prediction

Globally our models did estimate upstream movements of the estuarine copepods (see also the centroids computed that globally shifted upstream for the three taxa). Increased densities were estimated in the upstream sections (oligo- and mesohaline areas) where the taxa were already present (but in lower abundances) in 1975-76. In the polyhaline area, an important progression upstream was predicted for the neritic copepods, but the modelled abundances (Fig. 6) were underestimated compared to raw data (See Fig. 4). This is related to the difference between the linear regression (between neritic copepods abundance raw data and predicted data) and the bisector; the slope of regression line being less important than the one of the bisector.

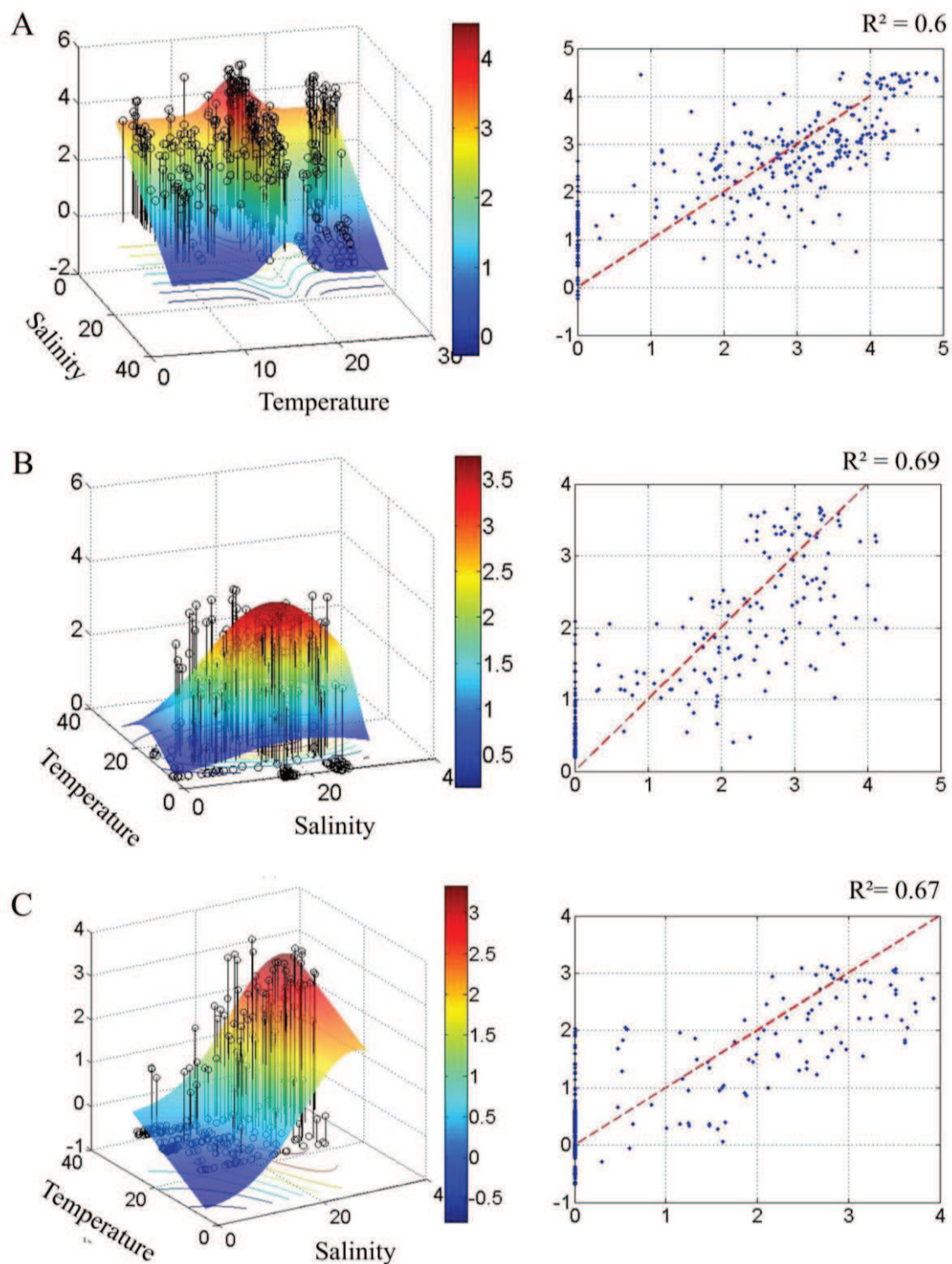


Figure 5: Abundance of (A) *Eurytemora affinis*, (B) *Acartia bifilosa*, and (C) Neritic copepods as a function of both annual salinity and temperature (left). Estimated species abundances were plotted against raw data and both the bisector and the Pearson coefficient of determination were superimposed (right).

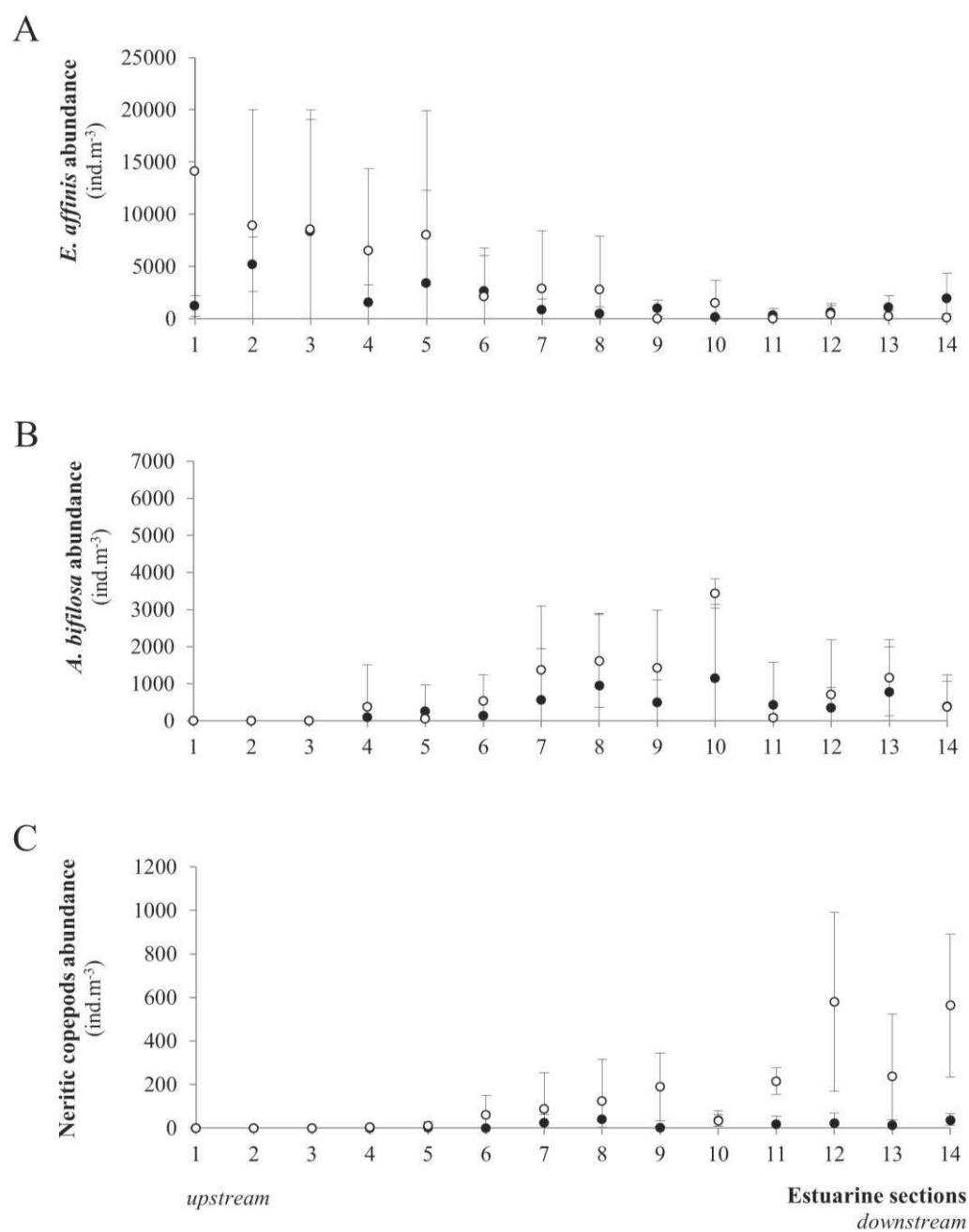


Figure 6: Spatial variability in the predicted annual abundance of (A) *Eurytemora affinis*, (B) *Acartia bifilosa*, and (C) Neritic copepods from the estuary upstream sections (1) to the downstream estuary sections (14): black dots for year 2003 and white dots for year 1975-1976.

4. Discussion

Climatic variability and climate change particularly influence both coastal ecosystems and estuaries (Goberville et al., 2010; Halpern et al., 2008; 2011). More specifically, previous studies already pointed out the alteration of the Gironde estuary due to the combined influence of anthropogenic forcing and climate change (David et al., 2005; Etcheber et al., 2011; Goberville et al., 2010; Pasquaud et al., 2012). David et al. (2005) first described a long-term marinisation process that-is-to-say the salinity increase as if the Gironde system was moving upstream. This marinisation was associated to a reduction in river discharge and river run-off, originating from the Garonne and Dordogne rivers. This phenomenon has probably been exacerbated by the increasing demand in irrigation (Delpech personal communication) that in turn led to an upstream shift of the MTZ (David et al., 2005; Sottolichio and Castaing, 1999). As a consequence reduced turbidities were noticed in the middle and downstream parts of the estuary (data not shown) with possible consequences on biological compartments (data not published). Some other effects not yet elucidated, are related to changes on the asymmetry of the tide, partly due to the anthropogenic deepening of the upstream Garonne in the years 60s (Castaing et al., 2006). The relative impact of changes on the tide are still under investigation (Sottolichio et al., 2011), but it is expected that they may contribute to the enhanced trapping of suspended sediment and the general upstream shift of the salinity front and the TMZ.

The distribution of the copepod *Eurytemora affinis*, one of the two native estuarine copepod species, seemed to be associated to temperate water (near 15°C) and low values of salinity (near 0 P.S.U.). These results are in accordance with literature indicating that *E. affinis* is found in the whole oligohaline estuarine areas (David et al., 2005; Gyllenberg and Lundquist, 1979; Von Vaupel-Klein and Weber, 1975) and associated to water temperatures ranging from 9°C to 14.9°C (between March and June, during the maximum of biomass period) depending on the considered estuary (e.g. Ems estuary, Schelde, and

Gironde estuary) according to Sautour et al. (1995). These estimated ranges of tolerance values are also supported by physiological studies that documented that shorter species development time (e.g. eggs incubation time, generation time; see for instance Vuorinen, 1982; Bradley, 1975) are associated to temperature around $\sim 14^{\circ}\text{C}$ (Escaravage and Soetaert, 1993) and increasing development rates to rising temperature (from 8 to 17°C). Our results also illustrated an upstream displacement of *Eurytemora affinis* population that is in agreement with the observations of Appeltans et al. (2003) and especially the capacity of *E. affinis* to colonize upstream areas (Appeltans et al., 2003) as its maximum abundance zone seems to have shifted. We also stressed the importance of two ecological parameters conditioning *E. affinis* distribution (water temperature and salinity, both being important, see appendix 2A) but we did not take into account the dissolved oxygen, although this species progression in freshwaters was already observed in response to improved oxygen concentrations (Tackx et al., 2004). Etcheber et al. (2011) estimated oxygen saturation in the Gironde estuary between 40 and 100%, with episodic critical values under 20% only observed in Bordeaux city during the ebb phase in summer, in the MTZ. However, considering the fact that the estuarine turbidity maximum (ETM) may act as an entrapment zone for zooplankton, as it appeared in a study of the Chesapeake Bay (Roman et al., 2001) and was also characterized by Modéran et al. (2010) as an ecotone (as it is an environmentally stressful zone/barrier between freshwater and a salinity gradient zone), turbidity may be considered as an additional important factor controlling the longitudinal distribution of this species in the Gironde estuary (Sautour and Castel, 1995). Actually, as high turbidities are located more upstream (Etcheber et al., 2011), we cannot exclude the hypothesis that the population of this species would be localized just upstream of the turbidity maximum as a result of both hydrodynamic processes and survival (Gasparini et al., 1999; Sellner and Bundy, 1987) as it was hypothesized by Castel (1993).

Acartia bifilosa, was the dominant copepod species in the Gironde estuary in the mesohaline area,

seaward of the maximum turbidity area until 1999 (David et al., 2005; Irigoien and Castel, 1995; Sautour and Castel, 1995). It was preferentially found in more downstream estuarine sections (at 52 km downstream from Bordeaux city, (David et al., 2005)). This is also observed in other estuaries (Mouny and Dauvin, 2002; Soetaert and Van Rijswijk, 1993; Vieira et al., 2003). In a recent study (unpublished), we also showed that the occurrence of this species (and the ones of the mysid *Mesopodopsis slabberi*) is closely linked to increasing temperature and salinity. Our work indicates a shift in *A. bifilosa* distribution due to both the marinisation and warming trends, but it also highlights an upstream displacement of the population. The evaluation of the importance of the two considered ecological factors (see appendix 2B) revealed that both temperature and salinity parameters explained the movement of *A. bifilosa* towards more upstream sections with a possibly more pronounced and conditioning water temperature effect. This species also experienced a phenological change with a production period occurring one month earlier than before as a result of *A. tonsa* establishment (David et al., 2007). Therefore, we can wonder if *A. tonsa* could not have influenced *A. bifilosa* spatial distribution. This hypothesis seems being supported by Aravena et al. work (2009). Thus, Aravena et al. documented noticeable changes in another *Acartia* species, *A. clausi*. Its distribution in the estuary of Bilbao shifted in response to *A. tonsa* successful colonization since 2003.

Considering the neritic copepods, for which a maximum of abundance was expected in the estuarine plume (as they are mainly found in the Bay of Biscay (Sautour and Castel, 1999)), we show both their increasing abundances (between 1975-76 and 2003) and their upstream progression in the estuarine system. These results have to be nuanced as the dominant species (in terms of density) composing the neritic taxonomic group in 2003 (not the case in 1975-76) was *Euterpina acutifrons* and this species represented an average percentage of 66.8 % of total neritic copepods abundance (with a range between 0 and 100%). Nevertheless an intermediate position between marine and estuarine conditions was assigned

to this species by Gonçalves et al. (2010). However comparing to more marine ecosystems such as the Bay of Marennes-Oléron (Sautour and Castel, 1995), we referred to this species as neritic (as originally found in the Bay of Biscay). This point has to be considered regarding the important upstream progression of neritic copepods observed between 1975 and 2003 (as neritic copepods were found until 55 km upstream from the mouth of the Gironde estuary) but this does not contest the increased abundances of neritic copepods into the estuary. Besides the more important ecological parameter that would condition their longitudinal distribution is salinity (see appendix 2C).

These results really support our hypothesis of a response of all three taxonomic groups to the warming and the marinisation process of the Gironde estuary and highlight the importance of salinity as a key factor controlling the spatial distribution of the zooplankton along the estuary. However, our work also suggests the importance of a second ecological factor, water temperature as temperature also explained the upstream movement of *E. affinis* and to a lesser extent the movement of *A. bifilosa* and the group of neritic copepods.

Our observations suggest a movement of the taxa to remain within their respective environmental envelope. Indeed copepods transport is mainly related to water bodies movement as they have no sufficient swimming aptitude to get rid of water bodies circulation. However if copepods had moved passively, we would have expected their upstream movement to be strongly and essentially driven by salinity. Because copepods perform vertical migrations, we cannot completely discard the fact that instead of being distributed in a passive way with water bodies (Castel and Veiga, 1990), this taxonomic group might use the hydrodynamics of the estuary (e.g. water discharge (Peitsch et al., 2000)) to progress upstream along the estuary. This hypothesis is in agreement with Seuront et al. (2006) who provided evidence of an endogenous behavioral adaptive strategy for *E. affinis* independent of its circadian activity (Hough and Naylor, 1992). Thus, Seuront et al. (2006) highlighted that increased salinity increased

swimming activity of both males and non-ovigerous females of *E. affinis*. Furthermore Hills (1991) used a sinusoidal model, which demonstrated that copepods, by their diel vertical migration, may control their horizontal distribution in systems characterized by strong tidal movements. However, Kimmerer et al. (1998) concluded that despite diel differences in *E. affinis* vertical distribution, suggesting an active migration, this would be insufficient to reverse species seaward transport. Thus, they hypothesized that *E. affinis* spatial gradient would be mainly linked to its predation by *Potamocorbula amurensis*. Furthermore, the hydrodynamics hypothesis cannot be reasonably evoked alone regarding the generation time of copepods (~ 1 month) and the time scale we used, even though an effect could have been detected at a long-term scale. An alternative hypothesis may result in a combination of different processes dealing with species plasticity or acclimatisation to environmental changes but also resulting from species reproduction success, survival, competition, resource availability, and predation. With the exception of some neritic copepods, species were already present in upstream sections but in low/residual abundances. Thus, species movement may suggest that they have found more suitable conditions to develop or have even been displaced by new established species (e.g. *A. tonsa*, see Aravena et al., 2009). Temperature and salinity may indeed affect many physiological processes, acting on copepods reproduction, locomotion, feeding rates, osmoregulation and species interaction (Beaugrand and Reid, 2003; Castel, 1993; Elliott and Hemingway, 2002; Magnuson et al., 1979; Mauchline, 1998; Sautour and Castel, 1995; Vilas et al., 2009); the consequences and mechanisms of this longitudinal shift need therefore further investigations. However our results and model predictions have also to be linked with the observations of Pasquaud et al. (2012) who found an increased number of marine migrant fish species in the estuary. Their results left open the question of the new potential preys they could have found. Our concordant results address therefore the issue of the induced changes in the Gironde trophic food web resulting from the movement of these different taxa. Indeed, the movement of all or part of the trophodynamics of the estuary can lead to important changes in the distribution of their predators/preys

and may induce strong consequences on the whole food web (Durant et al., 2007). Biogeographical shifts (Perry et al., 2005) or even match/mismatch responses are likely to occur (Durant et al., 2007; Murawski, 1993). Trophic cascades and amplifications previously observed in other systems (Kirby and Beaugrand, 2009) might also alter the ecosystem.

5. Conclusions

In conclusion, by modelling the environmental envelopes of the neritic copepods and both dominant copepod native species, *Acartia bifilosa* and *Eurytemora affinis*, we pointed out an alteration in copepods spatial distribution between 1975 and 2003. The models which considered only 2 climate-driven parameters (water temperature and salinity) provided coherent estimations with raw data. This emphasizes the importance of both descriptors relative to the marinisation and the warming of the Gironde estuary. Our result showed an upstream progression of neritic species that appear to be mostly due to salinity while for both dominant copepod native species the upstream movement comes from the augmentation of both temperature and salinity. The consequences of copepods longitudinal distribution changes have to be fully investigated while also considering predators. This would allow a more global view of the ecosystem changes involved as some alterations of the Gironde trophic food web are already expected.

Acknowledgements

We express our acknowledgments to people from the National Institute for the Sciences of the Universe (INSU), Irstea Bordeaux, and the whole members of the SOMLIT team - technicians, researchers, captains and crews - who have contributed to the collection of samples since 1975. Data since 1997 are available at: <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr>. We also thank Météo France for providing us meteorological data.

This monitoring program was supported by Electricité de France (EDF), the Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), and the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS). This study was funded by the Conseil Régional d'Aquitaine.

Bibliography

- Appeltans, W., Hannouti, A., Van Damme, S., Soetaert, K., Vanthomme, R., Tackx, M., 2003. Zooplankton in the Schelde estuary (Belgium The Netherlands). The distribution of *Eurytemora affinis*: effect of oxygen? *J. Plankton Res.* 25, 1441-1445.
- Aravena, G., Villate, F., Uriarte, I., Iriarte, A., Ibáñez, B., 2009. Response of *Acartia* populations to environmental variability and effects of invasive congenics in the estuary of Bilbao, Bay of Biscay. *Estuar Coast Shelf Sci* 83, 621–628.
- Arrhenius, S., 1889. *Z. Phys. Chem.* 4, 226-248.
- Attrill, M.J., Power, M., 2002. Climatic influence on a marine fish assemblage. *Nature* 417, 275-278.
- Beaugrand, G., Edwards, M., Brander, K., Luczak, C., Ibanez, F., 2008. Causes and projections of abrupt climate-driven ecosystem shifts in the North Atlantic. *Ecol. Lett.* 11, 1157-1168.
- Beaugrand, G., Luczak, C., Edwards, M., 2009. Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. *Glob. Change Biol.* 15, 1790-1803.
- Beaugrand, G., Reid, P.C., 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Glob. Change Biol.* 9, 801-817.
- Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P.F., Weinstein, M.R., 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience* 51, 633-641.
- Blaber, S.J.M., Blaber, T.G., 1980. Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *Journal of fish biology* 17, 143-162.
- Boigontier, B., Mounié, D., 1984. Contribution à la connaissance de la dynamique de la macrofaune benthodémersale et pélagique en Gironde. Tentatives et difficultés pour relativiser l'impact mécanique d'une centrale nucléaire: le Blayais (Gironde), Sciences et Techniques en Production Animale option

Ichtyologie Appliquée. ENSAT, Toulouse, p. 491.

Bradley, B. P., 1975. The anomalous influence of salinity on temperature tolerances of summer and winter populations of the copepod *Eurytemora affinis*. Biol. Bull. 148, 26-34.

Brenon, I., Le Hir, P., 1999. Modelling the turbidity maximum in the Seine estuary (France): Identification of formation processes. Estuar. Coast. Shelf Sci. 49, 525-544.

Castaing, P., Etcheber, H., Sottolichio, A., Cappé, R. 2006. Evaluation de l'évolution hydrologique et sédimentaire du système Garonne-Dordogne-Gironde. Rapport UMR 5805 EPOC pour l'Agence de l'Eau Adour-Garonne, 65 pp.

Castel, J., Veiga, J., 1990. Distribution and retention of the copepod *Eurytemora affinis* hirundoides in a turbid estuary. Marine Biology 107, 119-128..

Castel, J., 1993. Long-Term Distribution Of Zooplankton In The Gironde Estuary And Its Relation With River Flow And Suspended Matter. Cahiers De Biologie Marine 34, 145-163.

Castel, J., 1995. Long-term changes in the population of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in the Gironde estuary (1978-1992). Hydrobiologia 311, 85-101.

Cloern, J.E., Hieb, K.A., Jacobson, T., Sanso, B., Di Lorenzo, E., Stacey, M.T., Largier, J.L., Meiring, W., Peterson, W.T., Powell, T.M., Winder, M., Jassby, A.D., 2010. Biological communities in San Francisco Bay track large-scale climate forcing over the North Pacific. Geophys. Res. Lett. 37.

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

D'Elbée, J., Castel, J., 1991. Zooplankton from the continental shelf of the southern Bay of Biscay exchange with Arcachon Basin, France. Ann. Inst. Oceanog. 67, 35-48.

David, V., in press. Le plancton, indicateur du changement climatique.

David, V., Chardy, P., Sautour, B., 2006. Fitting a predator-prey model to zooplankton time-series data in

the Gironde estuary (France): Ecological significance of the parameters. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 67, 605-617.

David, V., Sautour, B., Chardy, P., 2007. The paradox between the long-term decrease of egg mass size of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* and its long-term constant abundance in a highly turbid estuary (Gironde estuary, France). *J. Plankton Res.* 29, 377-389.

David, V., Sautour, B., Chardy, P., Leconte, M., 2005. Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: The Gironde estuary (France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64, 171-184.

de Jonge, V.N., Van Beusekom, J.M., 1992. Contribution of resuspended microphytobenthos to total phytoplankton in the Ems estuary and its possible role for grazers. *Neth. J. Sea Res.* 30, 91-105.

Durant, J.M., Hjermann, D.O., Ottersen, G., Stenseth, N.C., 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Clim. Res.* 33, 271-283.

Elliott, M., Hemingway, K.L., 2002. *Fishes in Estuaries*. Oxford: Blackwell Science.

Elliott, M., McLusky, D.S., 2002. The need for definitions in understanding estuaries. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 55, 815-827.

Escaravage, V., Soetart, K., 1993. Estimating secondary production for the brackish Westerschelde copepod population *Eurytemora affinis* (Poppe) combining experimental data and field observations. *Cah. Biol. Mar.* 34, 201-214.

Etcheber, H., Schmidt, S., Sottolichio, A., Maneux, E., Chabaux, G., Escalier, J.M., Wennekes, H., Derriennic, H., Schmeltz, M., Quemener, L., Repecaud, M., Woerther, P., Castaing, P., 2011. Monitoring water quality in estuarine environments: lessons from the MAGEST monitoring program in the Gironde fluvial-estuarine system. *Hydrology And Earth System Sciences* 15, 831-840.

Fairbridge, R.W., 1980. The estuary: its definition and geochemical role, in: In: Olausson, E., Cato, I.E. (Eds.), *Chemistry and Geochemistry of Estuaries*. John Wiley, New York, pp. 1-35.

Fort, J., Beaugrand, G., Grémillet, D., Phillips, R.A., 2012. *Biologging, Remotely-Sensed Oceanography*

and the Continuous Plankton Recorder Reveal the Environmental Determinants of a Seabird Wintering Hotspot. PLoS ONE 7(7).

Gasparini, S., Castel, J., Irigoien, X., 1999. Impact of suspended particulate matter on egg production of the estuarine copepod, *Eurytemora affinis*. J. Mar. Syst. 22, 195-205.

Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B., Treguer, P., 2010. Climate-driven changes in coastal marine systems of western Europe. Mar. Ecol.-Prog. Ser. 408, 129-U159.

Goncalves, A.M.M., De Troch, M., Marques, S.C., Pardal, M.A., Azeiteiro, U.M., 2010. Spatial and temporal distribution of harpacticoid copepods in Mondego estuary. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 90, 1279-1290.

Gyllenberg, Lundquist, 1979. Utilization of dissolved glucose by two copepod species. Ann. Zool. 15.

Haedrich, R.L., 1983. Estuarine fishes, in: Ketchum, B.H. (Ed.), Estuaries and Enclosed Seas. Ecosystems of the World, pp. 183-207.

Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. Science 319, 948-952.

Hatun, H., Payne, M.R., Beaugrand, G., Reid, P.C., Sando, A.B., Drange, H., Hansen, B., Jacobsen, J.A., Bloch, D., 2009. Large bio-geographical shifts in the north-eastern Atlantic Ocean: From the subpolar gyre, via plankton, to blue whiting and pilot whales. Prog. Oceanogr. 80, 149-162.

Heip, C.H.R., Goosen, N.K., Herman, P.M.J., Kromkamp, J., Middelburg, J.J., Soetaert, K., 1995. Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries, Oceanography And Marine Biology - An Annual Review, Vol 33. U C L Press Ltd, London, pp. 1-149.

Hills, A.E., 1991. A mechanism for horizontal zooplankton transport by vertical migration in tidal currents. Marine Biology 11, 485-491.

-
- Hough, A.R., Naylor, E., 1992. Biological and physical aspects of migration in the estuarine amphipod *Gammarus zaddachi*. *Marine Biology* 112, 437-443.
- Irigoin, X., Castel, J., 1995. Feeding Rates And Productivity Of The Copepod *Acartia-Bifilosa* In A Highly Turbid Estuary - The Gironde (Sw France). *Hydrobiologia* 311, 115-125.
- Irigoin, X., Castel, J., 1997. Light limitation and distribution of chlorophyll pigments in a highly turbid estuary: The Gironde (SW France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 44, 507-517.
- Jouanneau, J.M., Latouche, C., 1981. The Gironde estuary, in: Fuchtbauer, H., Lisitzyn, A.P., Millerman, J.F., Seibold, E.E. (Eds.), *Contributions to Sedimentology*, Stuttgart, pp. 1-115.
- Kimmerer, W.J., Burau, J.R., Bennett, W.A., 1998. Tidally oriented vertical migration and position maintenance of zooplankton in a temperate estuary. *Limnol. Oceanogr.* 43(7), 1697-1709.
- Kirby, R.R., Beaugrand, G., 2009. Trophic amplification of climate warming. *Proceedings Of The Royal Society B-Biological Sciences* 276, 4095-4103.
- Lobry, J., David, V., Pasquaud, S., Lepage, M., Sautour, B., Rochard, E., 2008. Diversity and stability of an estuarine trophic network. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 358, 13-25.
- Lobry, J., Mourand, L., Rochard, E., Elie, P., 2003. Structure of the Gironde estuarine fish assemblages: a comparison of European estuaries perspective. *Aquat. Living Resour.* 16, 47-58.
- Luczak, C., Beaugrand, G., Jaffré, M., Lenoir, S., 2011. Climate change impact on Balearic shearwater through a trophic cascade. *Biology Letters*, 702-705.
- Magnuson, J.J., Crowder, L.B., Medvick, P.A., 1979. Temperature As An Ecological Resource. *American Zoologist* 19, 331-343.
- Mauchline, J., 1998. *The Biology of Calanoid Copepods*, Academic Press ed.
- McLusky, D.S., 1981. *The estuarine ecosystem*.
- Moderan, J., Bouvais, P., David, V., Le Noc, S., Simon-Bouhet, B., Niquil, N., Miramand, P., Fichet, D., 2011. Zooplankton community structure in a highly turbid environment (Charente estuary, France): Spatio-

temporal patterns and environmental control. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 88, 219-232.

Mouny, P., Dauvin, J.C., 2002. Environmental control of mesozooplankton community structure in the Seine estuary (English Channel). *Oceanologica Acta* 25, 13-22.

Murawski, S.A., 1993. Climate-Change And Marine Fish Distributions - Forecasting From Historical Analogy. *Transactions Of The American Fisheries Society* 122, 647-658.

Nicolas, D., Chaalali, A., Drouineau, H., Lobry, J., Uriarte, A., Borja, A., Boët, P., 2011. Impact of global warming on European tidal estuaries: some evidence of northward migration of estuarine fish species. *Regional Environmental Change* 11, 639-649.

Pasquaud, S., Béguer, M., Hjort Larsen, M., Chaalali, A., Lobry, J., 2012. Does the global change impact the fish nursery function for marine species in estuaries? The case of the Gironde estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.

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

Pritchard, D.W., 1967. What is an estuary: Physical viewpoint, in: (ed.), I.L.G. (Ed.), *Estuaries*, Washington, pp. 3-5.

Roman, M.R., Holliday, D.V., Sanford, L.P., 2001. Temporal and spatial patterns of zooplankton in the Chesapeake Bay turbidity maximum. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 213, 215-227.

Sautour, B., Castel, J., 1995. Comparative Spring Distribution Of Zooplankton In 3 Macrotidal European Estuaries. *Hydrobiologia* 311, 139-151.

Sautour, B., Castel, J., 1999. Grazing activity of mesoplanktonic copepods in a shallow bay during an algal spring bloom (Marennes-Oleron Bay, France). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 79, 73-84.

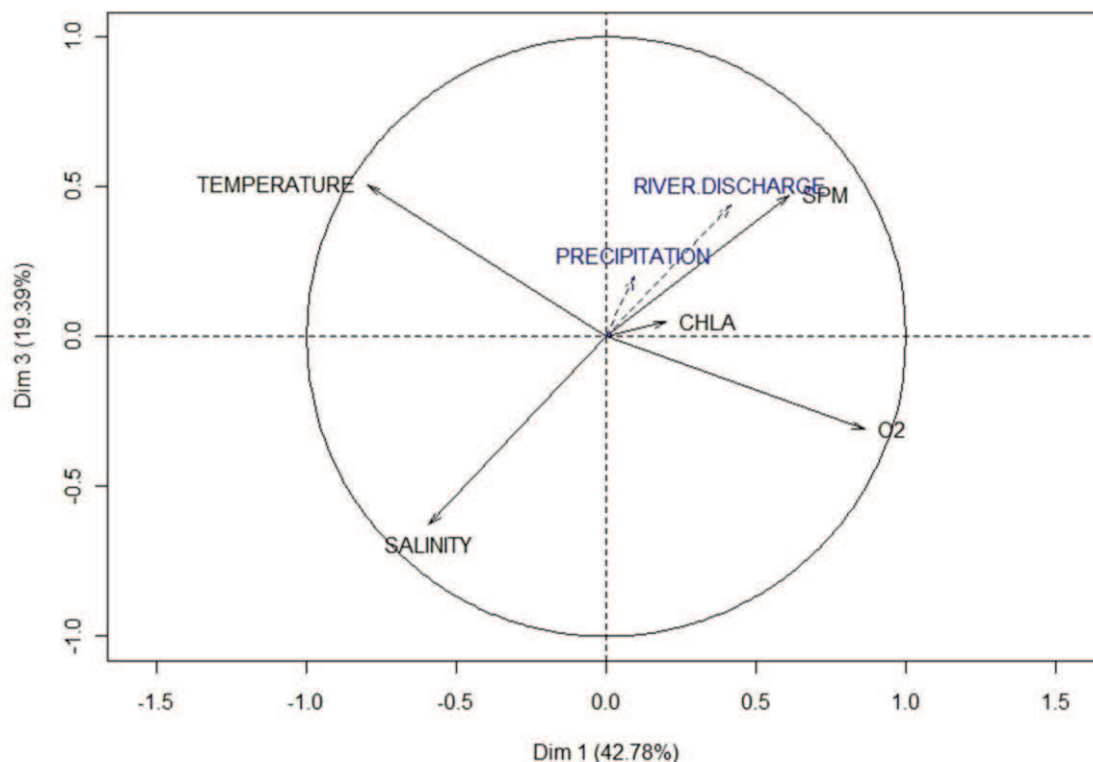
Scavia, D., Field, J.C., Boesch, D.F., Buddemeier, R.W., Burkett, V., Cayan, D.R., Fogarty, M., Harwell, M.A., Howarth, R.W., Mason, C., Reed, D.J., Royer, T.C., Sallenger, A.H., Titus, J.G., 2002. Climate change impacts on US coastal and marine ecosystems. *Estuaries* 25, 149-164.

-
- Sellner, K.H., Bundy, M.H., 1987. Preliminary results of experiments to determine the effects of suspended sediments on estuarine copepod *Eurytemora affinis*. *Continental Shelf Research* 7, 62-72.
- Seuront, L., 2006. How does salinity influence the swimming speed of the estuarine calanoid copepod *Eurytemora affinis*? *J. Plankton Res.* 28, 805-813.
- Soetaert, K., Van Rijswijk, P., 1993. Spatial and temporal patterns of the zooplankton in the Waterschelde estuary. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 97, 47-59.
- Sottolichio, A., Castaing, P., 1999. A synthesis on seasonal dynamics of highly-concentrated structures in the Gironde estuary. *Comptes rendus de l'académie des sciences Serie II. Fascicule A - Sciences de la terre et des planètes* 329, 795-800.
- Sottolichio, A., Le Hir, P., Castaing, P., 2000. Modeling mechanisms for the stability of the turbidity maximum in the Gironde estuary, France, *Coastal And Estuarine Fine Sediment Processes*, pp. 373-386.
- Sottolichio, A., Castaing, P., Etcheber, H., Maneux, E., Schmeltz, M., Schmidt, S., 2011. Observations of suspended sediment dynamics in a highly turbid macrotidal estuary, derived from continuous monitoring. *Journal of Coastal Research*, Sp. Issue 64, 1579-1583.
- Tackx, M.L.M., De Pauw, N., Van Mieghem, R., Azemar, F., Hannouti, A., Van Damme, S., Fiers, F., Daro, N., Meire, P., 2004. Zooplankton in the Schelde estuary, Belgium and the Netherlands. Spatial and temporal patterns. *J. Plankton Res.* 26, 133-141.
- Vieira, L., Azeiteiro, U., Re, P., Pastorinho, R., Marques, J.C., Morgado, F., 2003. Zooplankton distribution in a temperate estuary (Mondego estuary southern arm: Western Portugal). *Acta Oecologica-International Journal Of Ecology* 24, S163-S173.
- Vilas, C., Drake, P., Pascual, E., 2009. Inter- and intra-specific differences in euryhalinity determine the spatial distribution of mysids in a temperate European estuary. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 369, 165-176.
- Von Vaupel-Klein, J.C., Weber, R.E., 1975. Distribution of *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida) in relation to salinity: in situ and laboratory observations. *Neth. J. Sea Res.* 9, 297-310.

Vuorinen, I., 1982. The effect of temperature on the rates of development of *Eurytemora hirundoides* (Nordvist) in laboratory culture. *Ann. Zool. Fennici* 19, 129-134.

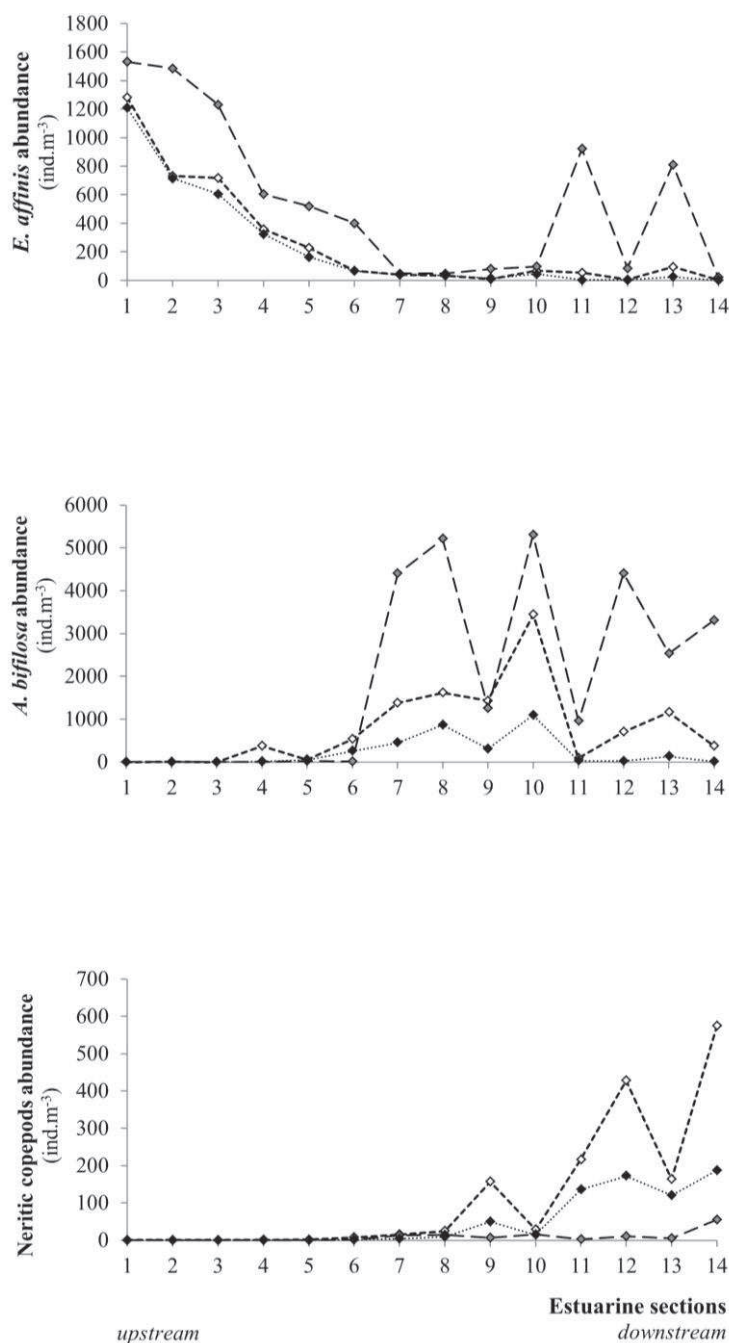
Yanicelli, B., Castro, L., Valle-Levinson, A., Atkinson, L., Figueroa, D., 2006. Vertical distribution of decapod larvae in the entrance of an equatorward facing bay of central Chile: implications for transport. *Journal of Plankton Research* 28, 19-37.

Appendix



PARAMETERS	CORRELATION			COSINE ²	
	PC1	PC2	PC3	PC1-PC2	PC1-PC3
TEMPERATURE	-0.80	-0.11	0.51	0.65	0.89
SALINITY	-0.59	-0.22	-0.63	0.40	0.74
O2	0.86	-0.19	-0.31	0.78	0.84
CHLA	0.20	0.93	0.05	0.90	0.04
SPM	0.61	-0.40	0.47	0.53	0.60
RIVER.DISCHARGE	0.42	0.27	0.44	0.24	0.36
PRECIPITATION	0.09	0.49	0.20	0.25	0.05

Appendix 1: Principal Components Analysis on environmental parameters: variables correlation circle (A; Factor map: PC1 – PC3). Local precipitations (PRECIPITATION) and river discharge (RIVER.DISCHARGE) as supplementary variables and water temperature (T), salinity (S), dissolved oxygen (O₂), suspended matter (SPM) and chlorophyll *a* (CHLA) concentrations as active variables. (B) Table of correlations between first principal components (PC1, PC2, and PC3) and environmental parameters and cumulative squared cosine for PCs 1-2 and 1-3.



Appendix 2: Spatial variability of predicted annual abundance of (A) *Eurytemora affinis*, (B) *Acartia bifilosa*, and (C) Neritic copepods from the estuary upstream sections (1) to the downstream estuary sections (14): white dots for predicted data of year 2003, grey dots for predicted data computed with salinity values of year 1975-1976 and temperature values of year 2003, and black dots for predicted data computed with temperature values of year 1975-1976 and salinity values of year 2003.

3.1.2. En résumé ...

Question posée par cette étude : Observe-t-on une modification de répartition spatiale des organismes en réponse à la marinisation et au réchauffement des eaux estuariennes ? Choisisant des organismes planctoniques, traceurs de masses d'eau, ce travail cherche à discriminer si modification observée il y a, et si elle constituerait un déplacement passif des organismes ou résulterait à la fois d'un transport et d'un comportement de ces organismes.

Les résultats

- La mise en œuvre d'une approche modélisatrice permettant d'estimer les enveloppes environnementales, de température et de salinité, des différents taxons a permis d'estimer leurs *optima* et gammes de tolérance thermiques et halins respectifs (*optima* thermiques estimés d'environ 15°C pour *E. affinis* et 20°C pour *A. bifilosa*; et halins de 0 P.S.U., 16 P.S.U. et de 29 P.S.U. respectivement pour *E. affinis*, *A. bifilosa* et le groupe de copépodes néritiques). Ces résultats obtenus sont cohérents avec la littérature.
- Confrontés aux données d'observation disponibles (états de référence), l'emploi de ces modèles a permis d'identifier une modification de la répartition spatiale intra-estuaire, longitudinale, des espèces de copépodes étudiées en 30 ans : une remontée vers l'amont des populations d'*Eurytemora affinis*, d'*Acartia bifilosa* et d'une communauté aval de copépodes néritiques.
- Les modifications observées seraient liées à la fois au réchauffement des eaux estuariennes et à la marinisation du système, bien que ce soit la marinisation qui semble être le processus le plus important, notamment pour les espèces néritiques et pour *E. affinis*, ce qui correspond à l'hypothèse de déplacement passif de Castel & Veiga (1990).

Élargissements

- Néanmoins la modification de répartition spatiale observée ne serait pas exclusivement imputable à l'hydrologie. Si ces travaux mettent ainsi en évidence l'incidence d'autres facteurs explicatifs, abiotiques et biotiques, impliqués, l'hypothèse principale avancée repose sur une part de comportement des organismes.

CHAPITRE 4

Évolution des systèmes estuariens : changements graduels ou changements d'états abrupts de l'écosystème ?

- "Climate-caused abrupt shifts in a European macrotidal estuary"

4.1. Évolution des systèmes estuariens : changements graduels ou changements d'états abrupts de l'écosystème ?

4.1.1. Avant-propos

Le chapitre précédent s'intéresse à l'étude des modifications de répartition spatiale des populations de copépodes, au moyen de deux instantanés (*snapshots*) de l'estuaire à 30 ans d'écart. Il s'appuie en effet sur des données acquises avec une haute résolution spatiale obtenues par deux campagnes d'état de référence de l'estuaire. Les résultats soulignent la qualité de « bioindicateur » du changement climatique des copépodes, organismes zooplanctoniques dépendants des masses d'eau pour leur déplacement et dont les modifications de répartition spatiale permettent par conséquent d'évaluer de possibles altérations des conditions environnementales du milieu (Hays *et al.* 2005). Ce chapitre a mis en évidence une réponse des populations estuariennes de copépodes, principalement à la marinisation et au réchauffement de l'estuaire. Toutefois cette vision du système et de son évolution, à savoir continue ou au contraire discontinue, par cette première approche reste (partiellement) limitée : il manque en effet à la compréhension une vision continue et dynamique des modifications intervenues durant cette période couvrant les trois dernières décennies. Cette limite a été contournée grâce à l'existence d'une chronique de données biologiques et environnementales, climatiques et physico-chimiques, issues de plusieurs suivis d'observation de l'estuaire. L'analyse temporelle commune, au moyen d'analyses multivariées, essentiellement des ACP, des paramètres descripteurs du compartiment pélagique, apporte des éléments de compréhension à mettre en relation avec l'évolution à long terme des communautés biologiques étudiées (producteurs primaires planctoniques, zooplancton et poissons).

Concernant ces évolutions à long terme des communautés biologiques, plusieurs travaux ont récemment généralisé l'existence d'évolutions dites non-linéaires à l'échelle des écosystèmes, en très large majorité marins (deYoung *et al.* 2004, Carpenter & Brock 2006, Scheffer 2009). Ceux-ci ont caractérisé des changements abrupts, désignés sous le terme de *shifts* (deYoung *et al.* 2004, 2008) traduisant des modifications rapides d'états d'écosystème, passant d'un état persistant vers un autre,

en réponse à des perturbations. Ces évolutions non linéaires pluriannuelles résulteraient de l'existence de barrières physiologiques pour les organismes ou d'effets de seuil (deYoung *et al.* 2004, Scheffer 2009). Ces *shifts* ont été observés dans plusieurs systèmes marins, en mer du Nord (Kroncke *et al.* 1998, Reid & Edwards 2001, Weijerman *et al.* 2005, Beaugrand *et al.* 2008), mer Méditerranée (Conversi *et al.* 2010), mer Baltique (Alheit *et al.* 2005) ou encore dans l'Atlantique (Luczak *et al.* 2011), ou terrestres, comme le lac de Genève (Anneville *et al.* 2010), et concernant des communautés très différentes (phytoplancton, zooplancton, poissons, benthos, oiseaux marins). Les travaux de Cloern *et al.* (2010), dans la baie de San Francisco, ont mis en évidence l'existence d'évolutions semblables en milieu estuarien. Cet ensemble de travaux met l'accent sur l'emprise spatiale à laquelle sont observées ces modifications abruptes, simultanées ou non, et sur le caractère général des modifications observées, car pouvant concerner plusieurs compartiments biologiques impactés simultanément.

C'est pourquoi, une étude s'est intéressée, dans le chapitre 4, aux questions suivantes :

- quelles sont les principales évolutions à long terme observables à l'échelle de l'écosystème de la Gironde, considéré dans sa partie oligo-mésohaline ?
- Ces évolutions sont-elles linéaires, graduelles ou abruptes (pour la période considérée) ?
- Quels facteurs et forçages sont impliqués ? quels en sont les mécanismes ?

La réponse de l'écosystème dans son ensemble, depuis l'environnement jusqu'à la biologie, étant considérée, une approche dite par compartiment a été mise en œuvre permettant également de répondre à une dernière question :

- observe-t-on des décalages temporels dans les réponses des différents compartiments ou, au contraire, des réponses synchrones ?

Ce chapitre est présenté sous la forme d'une publication scientifique acceptée par

la revue *Estuaries & Coasts* et sous presse⁸. Elle a été valorisée par des présentations orales à deux colloques internationaux, le colloque *ELET* de Bordeaux, mentionné au chapitre précédent, et le symposium *Vulnerability of coastal ecosystems to global change and extreme events* de Biarritz (18-21 Octobre 2011), ainsi qu'un poster au colloque national sur les *Changements Globaux : Enjeux et Défis* à Toulouse (9-11 Juillet 2012).

Une seconde étude, à laquelle j'ai été associée, présentée dans l'Annexe 2 (Chaalali *et al.* soumise à *Estuaries, Coastal and Shelf Science*), apporte des éléments qui viennent compléter les résultats présentés dans ce chapitre. Elle développe une approche plus fonctionnelle basée sur les guildes écologiques définies par Elliott & Dewailly (1995) permettant d'étudier l'existence des modifications de structure de communauté de l'ichtyofaune.

Enfin, un troisième travail spécifique à la communauté des copépodes de la zone polyhaline de l'estuaire, peu étudiée jusqu'alors, complète ces approches en s'intéressant à la même problématique mais sur un autre compartiment biologique. Ce travail comprend d'une part l'étude de l'influence de modifications hydro-climatiques globales et locales sur la structure de communauté aval des copépodes, et d'autre part, la caractérisation de possibles changements de diversité, intervenus à l'échelle de la dernière décennie. Actuellement en cours de finalisation, il n'a pas été inclus au chapitre mais est présenté sous la forme d'un article en préparation en Annexe 4.

⁸ Disponible *via* le lien : <http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs12237-013-9628-x#page-1>

Estuaries and Coasts
DOI 10.1007/s12237-013-9628-x

Climate-Caused Abrupt Shifts in a European Macrotidal Estuary

Aurélie Chaalali • Grégory Beaugrand • Philippe Boët •
Benoît Sautour

Received: 12 March 2012 / Revised: 6 March 2013 / Accepted: 2 April 2013
© Coastal and Estuarine Research Federation 2013

¹Université Bordeaux 1, Environnements et Paléoenvironnements Océaniques et Continentaux, CNRS UMR 5805 (EPOC),
Station Marine d'Arcachon, Rue du Pr. Jolyet, 33120 Arcachon, France

²Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, CNRS UMR 8187 (LOG), Station Marine de Wimereux, 28 avenue Foch,
62930 Wimereux, France

³Irstea, Unité Ecosystèmes estuariens et Poissons migrateurs amphihalins, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Gazinet,
France

*To whom correspondence should be addressed. E-mail: a.chaalali@epoc.u-bordeaux1.fr

CNRS UMR 5805, Station Marine d'Arcachon, 2 rue du Pr. Jolyet, 33120 Arcachon, France.

Phone number: + 33 (0)5 56 22 39 01. Fax number: + 33 (0)5 56 83 51 04.

Abstract

Although many consequences of climate change on marine and terrestrial ecosystems are well documented, the characterization of estuarine ecosystems specific responses and the drivers of the changes are less understood. In this study, we considered the biggest Southwestern European estuary, the Gironde, as a model of a macrotidal estuary to assess the effects of both large- (i.e., North Atlantic basin-scale) and regional-scale climate changes. Using a unique set of data on climatic, physical, chemical, and biological parameters for the period 1978-2009, we examined relations between changes in both the physical and chemical environments and pelagic communities (plankton and fish) via an end-to-end approach.

Our results show that the estuary experienced two abrupt shifts (~1987 and ~2000) over the last three decades, which altered the whole system. The timing of these abrupt shifts are in accordance with abrupt shifts reported in both marine (e.g., in the North Sea, the Mediterranean Sea, and along the Atlantic) and terrestrial (e.g., in European lakes) realms. Although this work does not allow a full understanding of the dynamical processes through which climate effects propagate along the different compartments of the ecosystem, it provides evidence that the dynamics of the largest estuary of Southwest Europe is strongly modulated by climate change at both regional and global scales.

Keywords: Climate change, end-to-end approach, abrupt shifts, estuarine environment, plankton, fish

Introduction

It has been established that climate change has a major influence on marine ecosystems (Hatun et al. 2009, Cloern et al. 2010) affecting all biological compartments from phytoplankton to top predators, influencing biodiversity, and the structure and functioning of ecosystems (Beaugrand et al. 2008, Luczak et al. 2011). Both phenological and biogeographical changes have been documented (Edwards and Richardson 2004, Perry et al. 2005). Climatic variability and global climate change also influence littoral ecosystems (Halpern et al. 2008, Goberville et al. 2010, 2011). For instance, Attrill and Power (2002) used the North Atlantic Oscillation (NAO) index, to show that climatic variability explains a large part of the changes observed in the diversity, abundance, and growth of juvenile marine fishes in estuaries. Nicolas et al. (2011) provided evidence for a climate-induced biogeographical shift in estuarine fish species along the European west Atlantic coasts. Marine ecosystems are known to respond to temperature changes in a non-linear way (Carpenter and Brock 2006). Abrupt ecosystem shifts were therefore identified. Those shifts mainly resulted from species' critical thermal limits (Carpenter and Brock 2006, Beaugrand et al. 2008).

Temperature is among the most conspicuous factors governing changes in marine systems (Bopp et al. 2002, Scavia et al. 2002, Beaugrand et al. 2009, Goberville et al. 2010). However, it has become more evident that this parameter acts in synergy with others to alter the states of marine ecosystems (Goberville et al. 2011) including fishing and pollution from maritime traffic. For example, overfishing has a direct impact on the abundance of commercial species (Pauly 2003) and many works have provided evidence that the effect of climate change on fish increases when the stocks are weakened by overfishing (Beaugrand and Kirby 2009a). Maritime traffic, via ballast waters, increases the number of invasive species such as copepods (David et al. 2007) and shrimps (Beguer et al. 2008). Raitos et al. (2010) showed that the appearance of tropical species in the eastern part of the Mediterranean Sea was highly positively correlated with sea surface warming. On a smaller scale, other anthropogenic local pressures

may act in synergy with climatic forcing. For instance, damming and water pumping especially in summer, may have strong effects on river discharge (Rochard et al. 1990) and prevent the migration of some fish species (Imbert et al. 2008). Human infrastructures, as for example nuclear power plants that release warm waters, may locally modify both the abiotic and biotic components of the ecosystems (Bamber and Seaby 2004, David et al. 2005).

In this paper, we investigate the influence of both climatic variability and global climate change on long-term (multidecadal) changes of the Gironde estuary. First, we explore the correlations between both sea surface temperature and sea level pressure in the North Atlantic and large-scale meteo-oceanic indices. Second, we examine the influence of both large-scale and regional climate change on the physical and chemical properties of the Gironde estuary, and its zooplankton and fish diversity. Finally, we discuss the role of climate variability in the long-term changes of estuarine ecosystems, and highlight potential local direct anthropogenic influences that might exacerbate or mitigate their responses.

Methods

Study area

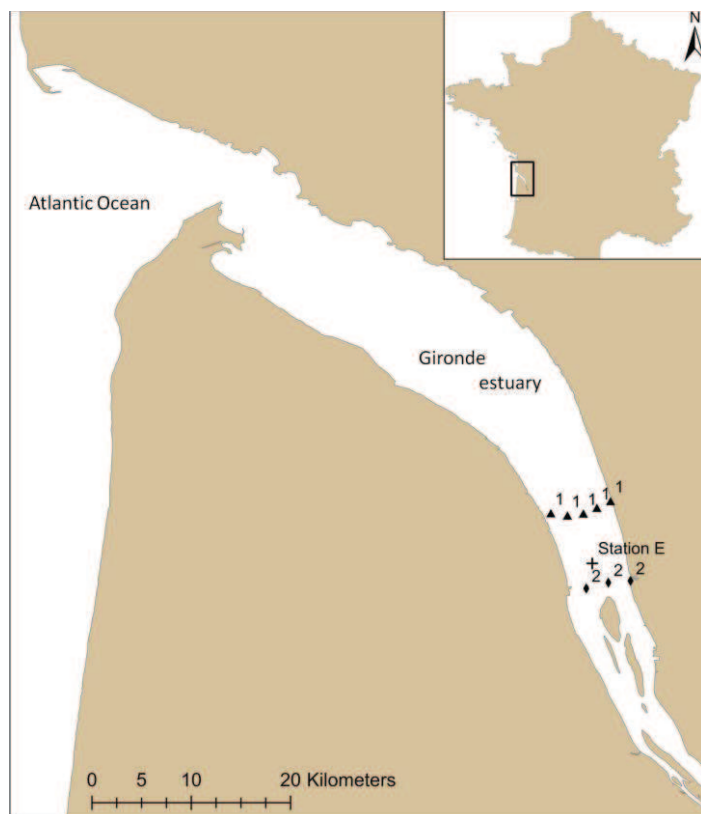


Fig. 1: The Gironde estuary. Sampling station E is indicated by a '+' and transects 1 and 2 respectively by a '1' and '2'.

The Gironde estuary (latitude 45°20'N, longitude 0°45'W) is among the largest estuaries of the southern and western part of Europe, representing an area of about 625 km² at high tide [Fig. 1, (Lobry et al. 2003)]. This 70-km long estuary formed by the rivers Dordogne and Garonne drains 81,000 km² (Allen et al. 1972) with a mean flow ranging from 250 m³ (August-September) to 1,500 m³ (January-February). The Gironde is also one of the most turbid European estuaries with a mean suspended matter concentration higher than 500 mg.l⁻¹ (Sautour and Castel 1995, Abril et al. 1999).

The Gironde estuary is characterized by a strong spatio-temporal variability already documented (by David et al. 2005). The authors described some significant long-term trends in the physical chemistry of the Gironde and related them to changes in environmental parameters (i.e., temperature, salinity, suspended matter concentration and active chlorophyll in the water column). Regarding Gironde zooplankton diversity, it is composed of only 5 dominant species including 3 calanoid copepod species (*Eurytemora affinis*, *Acartia bifilosa* and *Acartia tonsa*) and two mysids (*Neomysis integer* and *Mesopodopsis slabberi*; David et al. 2005). Biological shifts have also been documented. For example *Acartia tonsa* invaded the Gironde in 1983. The calanoid reached rapidly comparable densities to those of the dominant native species *Eurytemora affinis* (David et al. 2007). Other studies on fish in the Gironde

(Pronier and Rochard 1998, Nicolas et al. 2011, Pasquaud et al. 2012) also pointed out long-term trends possibly modulated by climate-driven environmental changes [e.g., the smelt *Osmerus eperlanus*, (Pronier and Rochard 1998)].

Large-scale climatic parameters

The Sea Surface Temperature (SST) and Sea Level Pressure (SLP) data were provided by the NOAA-CIRES Climate Diagnostics Center (Woodruff et al. 1987) and are part of the Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set (COADS, 1° enhanced data). Monthly data, recorded in a 1° longitude x 1° latitude grid, are available for the period 1960-2009. An annual mean was calculated for each geographical cell of the spatial domain between 40°N and 70°N of latitude and 80°W and 20°E of longitude (spatial resolution of 1° x 1°) for the period 1960-2009. These data were gathered in Matrix 1.

Large-scale meteo-oceanic and hydro-climatic indices

We used three meteo-oceanic indices and one hydro-climatic index (in Matrix 1) to examine potential relationships between long-term changes in annual SST and SLP and large-scale sources of hydro-meteorological or hydro-climatic variability.

The North Atlantic Oscillation (NAO) is the most important mode of variability in the Northern Hemisphere atmospheric circulation. The atmospheric oscillation modulates climate variability (with an ~8-years period) from the eastern seaboard of the United States to Siberia and from the Arctic to the subtropical Atlantic (Hurrell et al. 2001). It is a basin-scale alternation of atmospheric mass over the North Atlantic between the high pressures centered on the subtropical Atlantic and the low pressures around Iceland. This atmospheric oscillation, observed during the whole year, is particularly strong in winter, explaining an important part of the sea level pressure variability (SLP) from December to February (Hurrell 1995, Marshall et al. 2001). The changes in the pressure gradient from one index phase

to another imply strong modifications in the winds speed and direction over the North Atlantic and also in the heat and moisture transport between the ocean and the surrounding continents.

The Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO) is a large-scale mode of observed multidecadal climate variability (with an ~ 70 -years period) with alternated warm and cool phases over large parts of the Northern Hemisphere (Knight et al. 2006). Many examples of regional multidecadal climate variability have been related to the AMO, such as northeastern Brazilian rainfalls, or the North American and European summer climate. Its natural variability has a range of 0.4°C (Enfield et al. 2001). This phenomenon has a strong impact on SST. The AMO index we used was built by computing a moving average on Atlantic (detrended) SST anomalies north of the equator. The National Centre for Atmospheric Research provided the NAO and AMO index data from 1860 to 2009.

The East Atlantic Pattern (EAP) is a low-frequency variability mode over the North Atlantic detected in all months but May-August. Similar to the NAO, this pattern consists of a North-South dipole of anomaly centers near 55°N , $20\text{--}35^{\circ}\text{W}$ and $25\text{--}35^{\circ}\text{N}$, $0\text{--}10^{\circ}\text{W}$ that spans the entire North Atlantic Ocean from East to West (Barnston and Livezey 1987, Decastro et al. 2006).

The Northern Hemisphere Temperature (NHT) anomalies over the period 1950-2009 were provided by the NOAA's Climate Prediction Center and downloaded from the website: <ftp://ftp.cpc.ncep.noaa.gov/>.

Local meteorological hydrological parameters

Monthly data of local air temperature ($^{\circ}\text{C}$) and precipitation (millimeter per month), measured at Pauillac meteorological station (kilometer point 50 downstream from Bordeaux city), were provided by the Météo France Centre of Mérignac. First, the data were deseasonalized. The deseasonalization was performed by subtracting from the original time-series the corresponding seasonal index values. Then, an annual mean

was calculated for the period 1978-2009 (32 years). The two parameters were gathered in Matrix 2 (32 years x 2 parameters).

Environmental and zooplankton data

Environmental data were provided by both the “Blayais” nuclear power plant and the French Coastal Monitoring Network SOMLIT (Service d’Observation en Milieu Littoral, <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr>) monitoring programs. SOMLIT gathers data from 8 marine stations that monitor some key environmental parameters (see Goberville et al. 2010, Savoye et al. 2012): sea temperature, salinity, dissolved dioxygen, nitrate and nitrite, suspended matter, chlorophyll *a* concentrations, current speed, river discharge, some biological parameters including 5 zooplankton species (Table 1). The parameters were monitored from March 1978 to November 2009. Samples were collected 9 times a year at a fixed station (E), located 52 km from Bordeaux city. Sampling was carried out 1 m below the surface and 1 m above the bottom at 3 h intervals during a tidal cycle (high and low tide, flood and ebb tide). Only data from high and low tide surface samples were averaged and used because some parameters (e.g., the nutrients and chlorophyll *a* concentrations) were only measured at these times. Thus, we considered an average tidal moment reflecting a complete tidal cycle, integrating both marine and freshwater influences. An annual average was computed for each physico-chemical variable and species for the period 1978-2009 after data were deseasonalized using the method described above. Matrix 3 (32 years x 8 variables) contains a total of 8 physical and chemical parameters and Matrix 4 (32 years x 5 species) a total of 5 species.

Fish data

From 1979 to 1988, fish sampling was carried out twice a month. Samples were collected 1 m below the surface and 1 m above the bottom. Twelve species were monitored (Table 1). Only one transect, composed of 5 sites was monitored (Transect 1; Fig. 1) during this period. After 1988, another transect

was added (Transect 2; Fig. 1), each transect being composed of 3 sampling sites. For each sampling, the volume measurement of water filtered was determined with flow meters (General Oceanics 2030 R) to determine fish species densities per cubic meter (m^3). Therefore, this study used pooled bottom and surface data (in order to catch the whole species diversity) that were then averaged per transect and per month. We used data from Transect 1 till 1988 and means of data from Transects 1 and 2 data after this year. Matrix 5 (31 years x 12 species) consisted of an annual mean for each of the 12 species for the period 1979-2009. We only selected fish species with an occurrence frequency over 20% (results not shown). An annual average was calculated for each species for the period 1979-2009 after data were deseasonalized with the same method described previously.

Table 1: List of studied species

Copepods	<i>Acartia bifilosa</i>
	<i>Acartia tonsa</i>
	<i>Eurytemora affinis</i>
Mysids	<i>Mesopodopsis slabberi</i>
	<i>Neomysis integer</i>
Fish	<i>Alosa alosa</i>
	<i>Alosa fallax</i>
	<i>Engraulis encrasicolus</i>
	<i>Anguilla anguilla</i>
	<i>Gasterosteus aculeatus</i>
	<i>Platichthys flesus</i>
	<i>Pomatoschistus minutus</i>
	<i>Dicentrarchus labrax</i>
	<i>Liza ramada</i>
	<i>Solea vulgaris</i>
	<i>Sprattus sprattus</i>
	<i>Syngnathus rostellatus</i>

Data analyses

Analysis 1: Principal Components Analyses (PCA) on geolocalized data (annual SST and SLP)

Two standardized Principal Components Analyses (PCAs), described in details in (Beaugrand et al. 2002), were performed on SST and SLP data matrices (Matrix 1) at the scale of the North Atlantic (40°N, 65°N, 80°W, 20°E) to interpret both spatial and temporal changes in SST and in SLP. Eigenvectors were normalized to represent the spatial correlation with the corresponding principal components. Normalized eigenvectors were mapped to identify areas most correlated with the first two principal components that summarize long-term changes in annual SST or SLP.

Prior to the analysis, annual means were calculated after transforming monthly data as anomalies by subtracting the long-term average of the corresponding month and geographical cell. The first principal components are called hereafter: PC1 SST; PC2 SST; PC3 SST; PC1 SLP; PC2 SLP; PC3 SLP.

Analysis 2: Principal Components Analyses (PCA) on local estuarine data

Three standardized PCAs were performed on each data matrix: (1) Environmental data matrix (Matrix 3); (2) zooplankton Matrix (Matrix 4) and (3) fish Matrix (Matrix 5). The PCAs were performed on a correlation matrix to (i) identify the main long-term changes that took place in both abiotic and biotic data (PCs time series analysis), (ii) reveal the most important variables that are representative of each long-term change (i.e., each principal component) and (iii) examine the correlations between components and both regional and global meteo-oceanic and hydro-climatic variables.

To facilitate reading, our results are mostly presented as bar plots of normalized principal components (component scores were normalized by subtracting the average from each value and then dividing by the standard deviation) of each analysis against time, the principal component data being first smoothed by applying a simple moving average of order 1. The first principal components are called: PC1 Env.; PC2

Env. (PCA on Matrix 3); PC1 Zooplankton; PC2 Zooplankton (PCA on Matrix 4); PC1 Fish; PC2 Fish (PCA on Matrix 5).

Matrices 1 and 2 only contained two local meteorological variables and were therefore only examined graphically.

Analysis 3: Examination of the relationships between principal components and other related variables

We combined results from PCAs into a single matrix, adding important variables for interpreting changes. The matrix 32 years x 20 variables had the following variables: PC1 SST; PC2 SST; PC3 SST; PC1 SLP; PC2 SLP; PC3 SLP; PC1 Env.; PC2 Env.; PC1 Zooplankton; PC2 Zooplankton; PC1 Fish; PC2 Fish; PC3 Fish; local air temperature; local precipitation; NAO; AMO; NHT; EAP. We calculated the correlation matrix and then converted the correlation matrix **C** into a distance matrix **D** by applying the following equation:

$$D = 1 - |C|$$

The hierarchical flexible agglomerative clustering method (Lance and Williams 1967) was then applied onto the distance matrix 20 x 20 variables to identify relationships between variables. Lance and Williams (1967) proposed this general model that encompasses most of the agglomerative clustering methods. By fixing the values of the four parameters α_j , α_m , β , γ , (see Lance and Williams 1967, Legendre and Legendre 1998), one can go from the single to the complete linkage. Here, α_j was fixed to 0.625, α_m to 0.625, β to -0.25 and γ to 0 so that the method was close to the unweighted centroid clustering (also called unweighted pair-group centroid method, Legendre and Legendre 1998). We then examined graphically all variables that the cluster analysis above identified as relevant and examined their long-

term trends. The variables were divided in three categories according to their type of long-term changes, their nature and scale.

Analysis 4: Identification of major discontinuities during the period 1978-2009

Our analysis was restricted to the only variables that were identified as important in the previous analysis and we calculated the distance matrix 32 years x 32 years using the Chord distance (Legendre and Legendre 1998). Then, the use of hierarchical flexible agglomerative clustering method detailed above allowed us to identify homogeneous time periods and the main discontinuities.

All the analyses were performed with MATLAB.

Results

Analysis 1: Principal Components Analyses on geolocalised data (annual SST and SLP)

The first standardized PCA revealed an increase in annual SST anomalies with an acceleration phase *circa* 1993 (Fig. 2). The increase in the first Principal Component (PC1; 28.3% of the total variance) reflected an increase in annual SST anomalies (i.e., positive correlation with the first PC or positive values of the first normalized eigenvector) over the East Atlantic basin and regions located around the

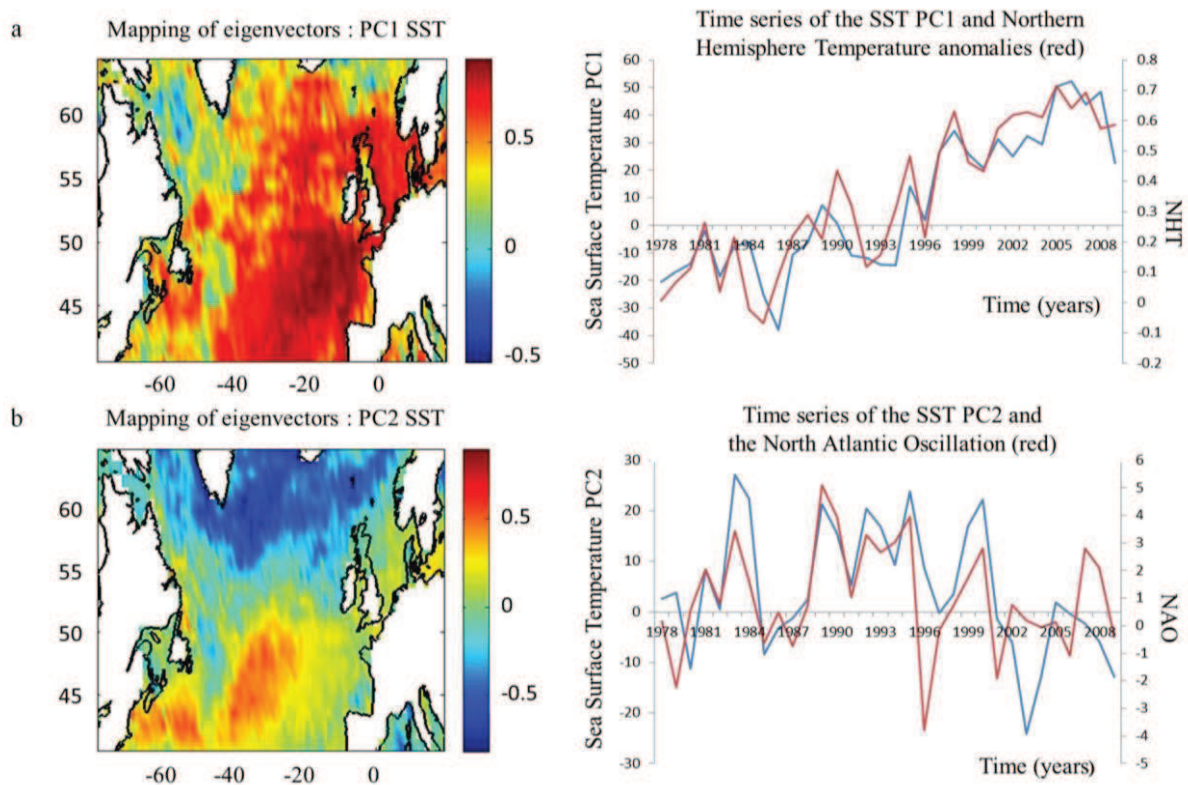


Fig. 2: Principal Components Analysis of long-term changes in annual SST in the North Atlantic Ocean.

A. First normalized eigenvector (left) and principal component (in blue; right) in relation to NHT anomalies. B. Second normalized eigenvector (left) and principal component (in blue; right) in relation to the state of the NAO (in red).

United Kingdom (Fig. 2). The first PC was positively correlated to NHT anomalies ($r = 0.97$; $p_{ACF} < 0.05$; Table 2) and the AMO index ($r = 0.95$, $p_{ACF} < 0.05$). The second PC (9.2% of the total variance) reflected variability in annual SST anomalies positively related to the state of the NAO ($r = 0.64$, $p_{ACF} < 0.05$). Values of the second PC were inversely correlated to annual SST anomalies over the Subarctic Gyre and positively correlated over areas located to the north of the Subtropical Gyre in the western part of the Atlantic basin. Interestingly, the first PC of annual SST anomalies was positively related to the state of the EAP ($r = 0.72$, $p_{ACF} < 0.05$). A gradual change was observed *circa* 1997, which was in part explained by the EAP index.

Table 2: Pearson's correlations with the modified Chelton method⁹ (significant correlations in bold, $p < 0.05$)

		Large scale meteo-oceanic indices				SST		SLP	
		NAO	AMO	NHT	EAP	SST PC1	SST PC2	SLP PC1	SLP PC2
Large scale indices	NAO	1	-	-	-	-	-	-	-
	AMO	-0.33	1	-	-	-	-	-	-
	NHT	-0.12	0.94*	1	-	-	-	-	-
	EAP	-0.34	0.72*	0.71*	1	-	-	-	-
SST	SST PC1	-0.19	0.95*	0.97*	0.72*	1	-	-	-
	SST PC2	0.64*	-0.50*	-0.44*	-0.57*	-0.44*	1	-	-
SLP	SLP PC1	0.77*	-0.16	0	-0.2	-0.03	0.40*	1	-
	SLP PC2	0.40*	-0.06	0.06	0.31	0.04	0.25	0.18	1

The second standardized PCA performed on annual SLP anomalies revealed that the year-to-year variability of the first PC (18.6% of the total variance, Fig. 3)¹⁰ was highly correlated positively to the

⁹ Cette méthode a été appliquée sur les p-values obtenues afin de prendre en considération l'auto-corrélation des séries temporelles.

¹⁰ Remarque : Concernant la part de variance expliquée par les premières composantes de ces deux ACP spatialisées, ils peuvent aisément s'expliquer par la taille des matrices employées (600 lignes x 12000 colonnes). De plus, la contribution de chaque composante devrait être $1/600 = 0.17\%$ or $18.6\% \gg 0.17\%$ (conforté par la méthode de rupture de pente, résultat non présenté). D'autre part, la pertinence des composantes a été évaluée selon ce qu'elle représentait et non pas pour son inertie (Jolliffe, 2002).

state of the NAO index ($r = 0.77$, $p_{ACF} < 0.05$). Although this result was expected, the mapping of the first normalized eigenvector that identified the main center of actions (low pressure cell centered over Iceland and high pressure cell centered over the Azores) indicated that interannual fluctuations in annual SLP can be modulated by the state of the NAO in areas close to the Gironde estuary.

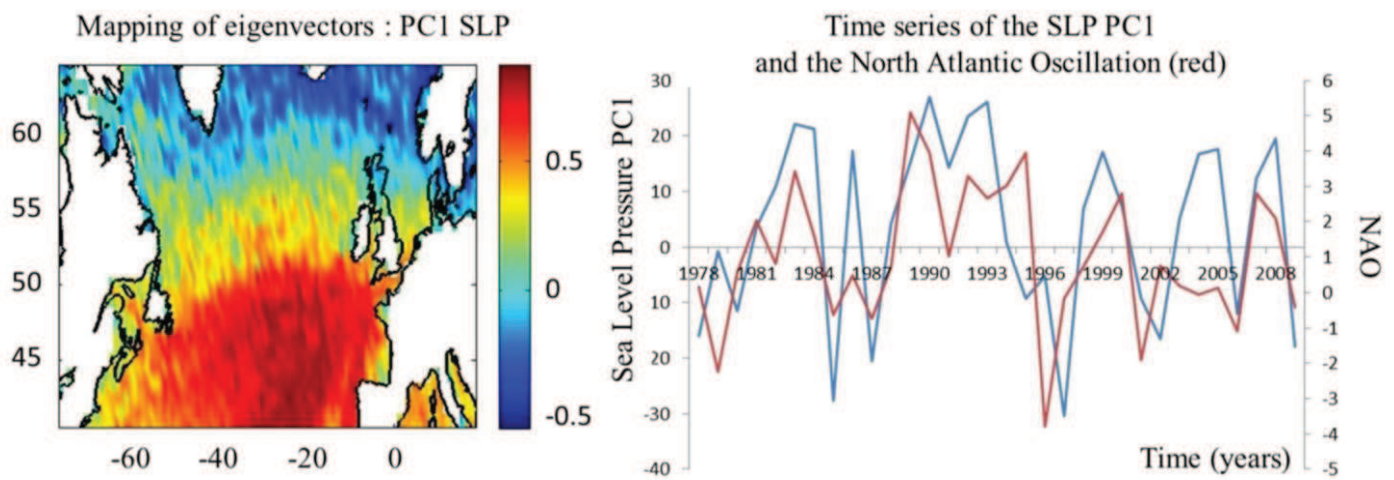


Fig. 3: Principal Components Analysis of long-term changes in annual SLP in the North Atlantic Ocean. First normalized eigenvector (left) and year-to-year changes in the first principal component of SLP (in blue; right) and in the state of the NAO (in red).

Analysis 2: Principal Components Analyses (PCA) on local estuarine data (matrices 3, 4 and 5)

A first standardized PCA was performed on the matrix year x 8 environmental parameters (Matrix 3). The first PC explained 43.8 % of the total variance. Examination of the first normalized eigenvector (not shown) indicated that variables such as local temperature and salinity were negatively related to the first PC and that variables such as dissolved dioxygen concentrations, current speed and river discharge were positively related to the first PC. The second PC explained 23.3 % of the total variance. Examination of the second eigenvector indicated that the second PC was mainly related positively to chlorophyll *a* and nitrate and nitrite concentrations.

A second standardized PCA was performed on the matrix year x 5 zooplankton species (Matrix 4). The first PC explained 35.7 % of the total variance. Examination of the first normalized eigenvector (not shown) showed that the first PC was positively correlated to *Acartia bifilosa* and *Mesopodopsis slabberi* densities. The second PC explained 23.6% of the total variance. Examination of the second normalized eigenvector indicated that the second PC was negatively correlated to *Neomysis integer* densities.

A third standardized PCA was performed on the matrix years x fish species (Matrix 5). The first PC explained 21.7 % of the total variance. Examination of the first normalized eigenvector (not shown) showed that the first PC was positively correlated to twaite shad (*Alosa fallax*) and three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) densities. The second PC explained 18.2 % of the total variance. Examination of the normalized eigenvector (not shown) revealed that the second PC was positively related to the European flounder (*Platichthys flesus*) densities and negatively related to the European sprat (*Sprattus sprattus*) densities.

Analysis 3: Examination of the relationships between principal components and other related variables

The cluster analysis on variables showed there were two groups (Fig. 4A). Group 1 mainly consisted of variables that were correlated (positively or negatively) and the second group (Group 2) of variables that were poorly correlated. We used group 1 and four parameters (Env. PC1, Zooplankton PC1, Local air temperature, and Fish PC2) quite highly correlated from the second group (Group 2) to perform a cluster analysis to identify homogeneous time periods and temporal discontinuities (Fig. 4B). The analysis revealed two abrupt shifts: the first occurred between 1987 and 1988 and the second between 1996 and 1997 (and perhaps a third less marked shift, between 2001 and 2002).

Then we examined graphically all variables in the first group. First, we looked at long-term changes in hydro-climatological and meteo-oceanic indices (Fig. 5). This analysis showed a clear gradual shift

around 1996. The first shift (87-88) (only detectible on local air temperature) was much harder to detect probably due to the second being largest.

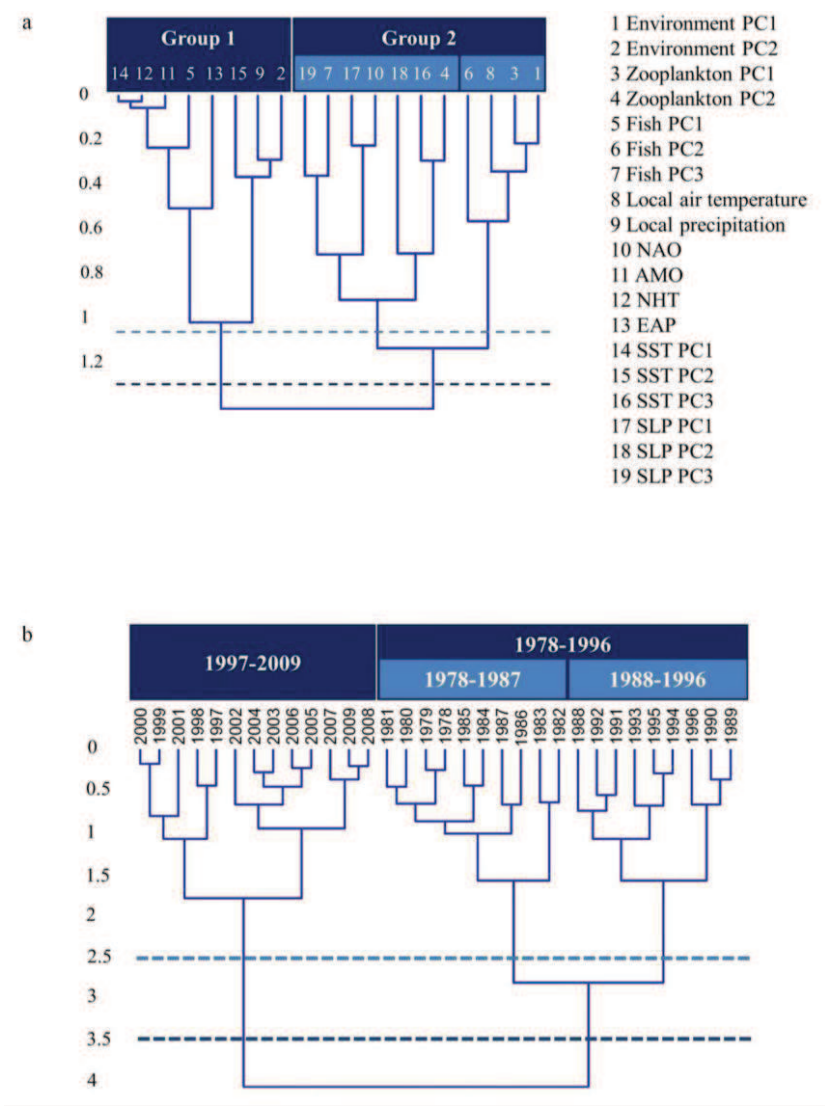


Fig. 4: Hierarchical clustering. A On filtered parameters data (top).B On the years when considering the data from the first group of variables (bottom)

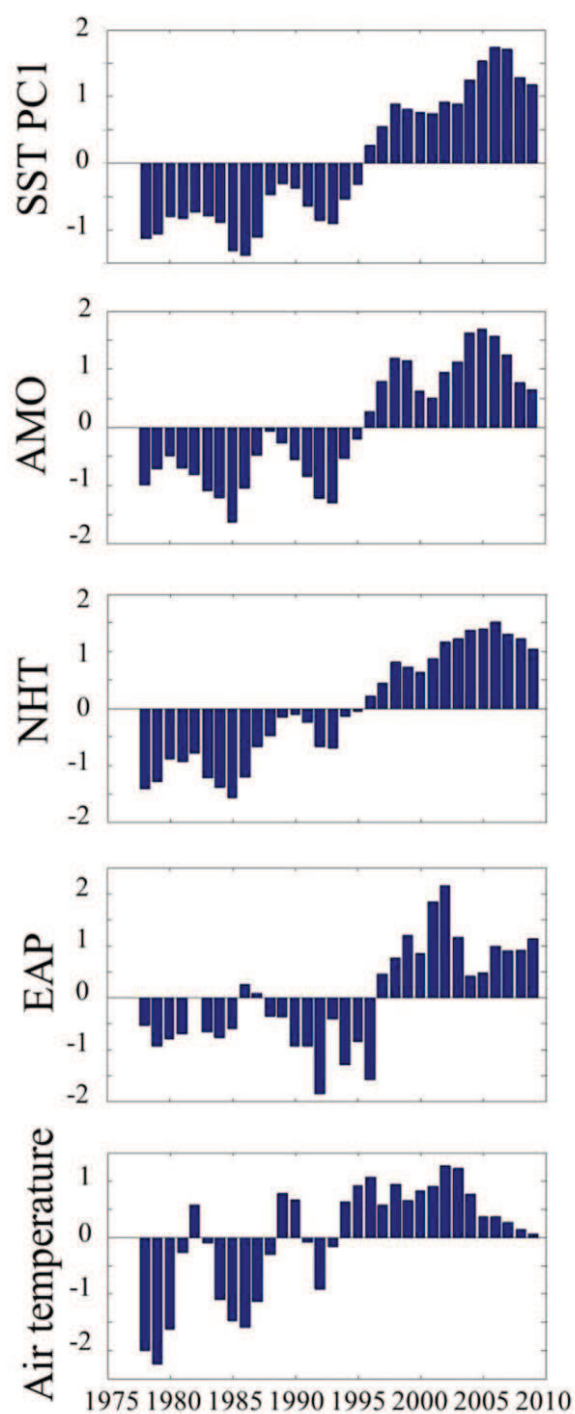


Fig. 5: Time series of normalized (A) SST PC1; (B) AMO; (C) NHT; (D) EAP; and (E) Air temperature

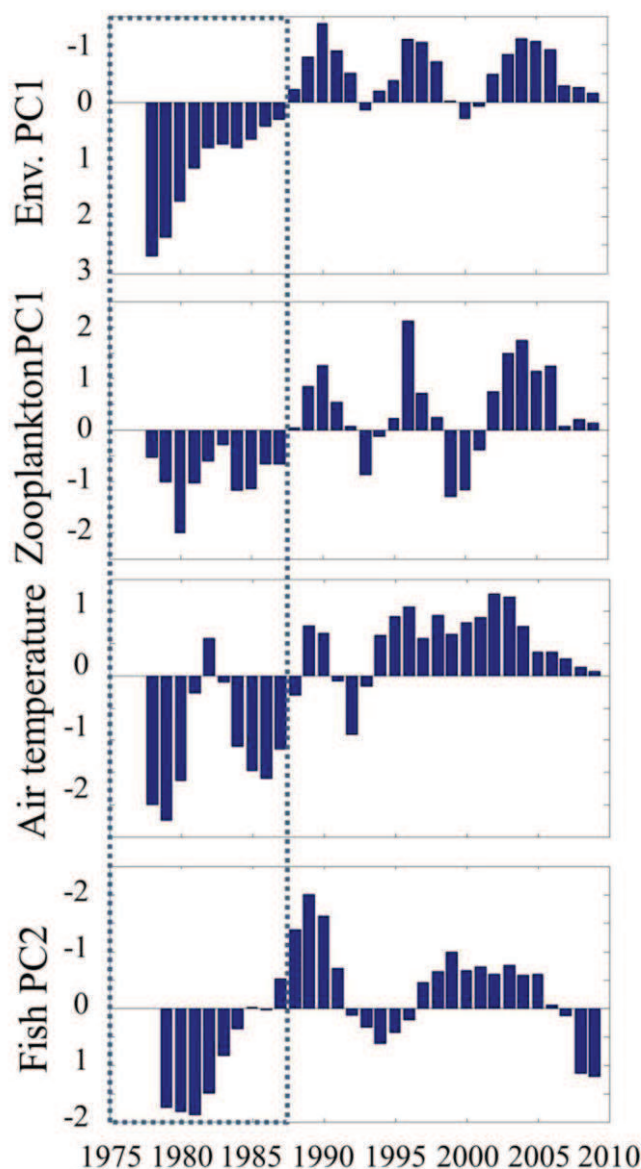


Fig. 6: Time series of normalized (A) PC1 of physicochemical parameters; (B) PC1 of zooplankton species; (C) Air temperatures; and (D) PC2 of fish species

A group of (more local) variables more clearly revealed the first shift that occurred at the end of 80s, *circa* 1987 (Fig. 6) with synchronous switches in the sign of the first principal component scores of physical chemistry, the first principal component scores of zooplankton, and the second principal component score of fish.

The major change observed on climate data (Fig. 5) *circa* 1996 did not correspond to a shift in the local ecosystem parameters. Interestingly an abrupt change of the ecosystem state was observed at the beginning of the 2000s. This later change was therefore perceptible as a switch in the sign of the second principal component scores of physical chemistry, the second principal component scores of SST, local precipitations, and the first principal component scores of fish (Fig. 7). This result has to be however nuanced regarding to the HAC results. Even if we graphically suggested a late shift in the Fish PC1, this PC seemed indeed linked to large-scale climatic variables, showing a less marked response (i.e., a possible shift at the end of the 90ies, see Fig 7).

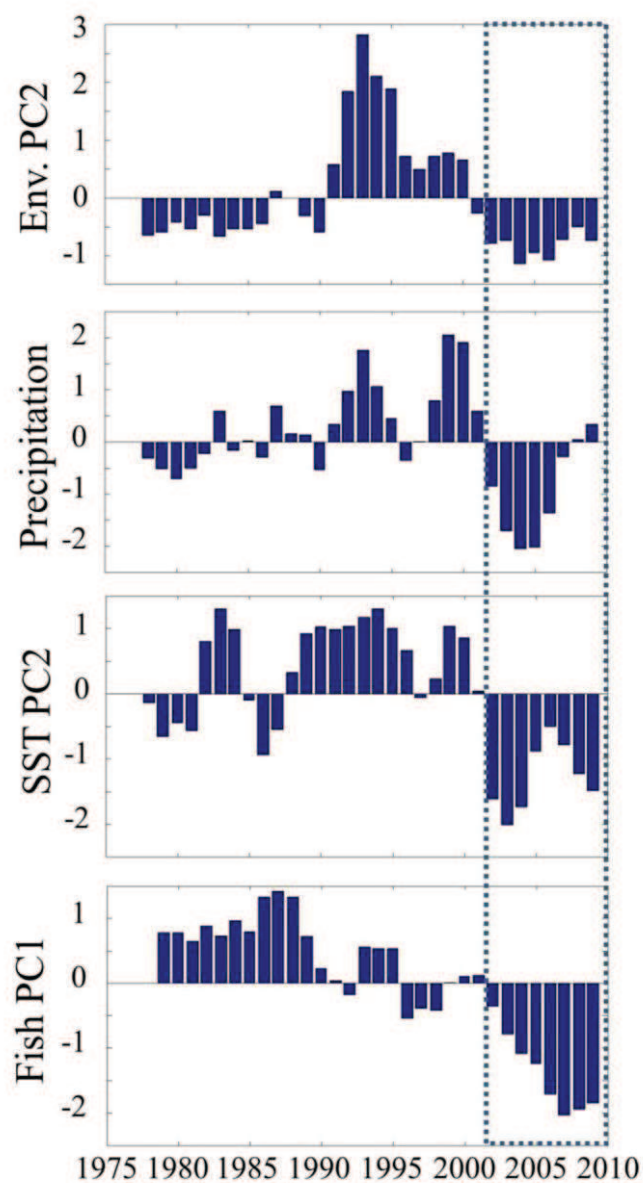


Fig. 7: Time series of normalized (A) PC2 of physicochemical parameters; (B) Local precipitations; (C) SST PC2; and (D) PC1 of fish species

Discussion

As expected, large-scale meteo-oceanic indices did influence long-term spatial changes in annual SST and SLP. Long-term changes in annual SST that affect the Gironde estuary (first PC SST) are positively and highly correlated to the AMO and NHT anomalies. Interestingly, the state of the EAP explains a large proportion (52% of the total variance) of the variance of long-term changes in annual SST. Although this index does not explain a significant part of the variance in the ecosystem state of the estuary, its effects on annual SST suggest that the EAP may be an important climatic proxy when bioclimatological investigations are conducted in the region. This pattern of atmospheric variability explains the long-term changes in the abundance of several species over Europe. For instance, this index is inversely correlated to the abundance of tiger moth *Arctia caja* in the United Kingdom (Conrad et al. 2003). The examination of the spatial changes of the influence of the NAO on annual SST suggests that this atmospheric oscillation is unlikely to influence the Gironde estuary through its effects on annual SST. This result is also in agreement with correlation maps already calculated in the North Atlantic sector (Dickson and Turrell 2000, Beaugrand and Reid 2003). However, it is possible that the NAO has a moderate or sporadic impact on the ecosystem state of the estuary through its effects on annual SLPs (Fig. 3), which influence both the atmospheric circulation and precipitation (Hurrell and Deser 2009). Our results are also in agreement with Goberville et al. (2010), who did not find any significant correlation between the state of the NAO and the state of the coastal systems along French coasts from the English Channel to the Mediterranean Sea. Beaugrand et al. (2000) found a significant correlation between the plankton community and the NAO in the English Channel, yet our investigation found this influence to be not statistically significant in the Bay of Biscay.

Our analyses showed that the warming of the Gironde estuary paralleled the rise in global temperatures with two pronounced accelerating phases *circa* 1987 and 1996 (Fig. 5). Investigating changes in sea surface temperatures in the Large Marine Ecosystems (LME), Belkin (2009) showed that many oceanic

regions experienced a particularly intense warming after 1987 and 1995 that may constitute manifestations of an interannual variability. Reid and Beaugrand (2012) found a pronounced increase in SST at the end of the 1990s over all continental shelves of the oceans but the East Pacific. Although the first shift in sea temperatures coincided with a change in the Gironde ecosystem state (Fig. 6), the second shift was not followed by another abrupt ecosystem shift (Fig. 4 *versus* Fig. 5). Instead, we found an ecosystem shift after 2001 (Fig. 7), which possibly reflects a response to a substantial rise in ocean heat content observed at a global scale (Levitus et al. 2009).

The 1987 shift influenced both abiotic (water temperature, salinity, dissolved oxygen, SPM, river discharge and current speed) and biotic parameters such as zooplankton (e.g., *Acartia bifilosa* and *Mesopodopsis slabberi*) and fish (e.g., *Sprattus sprattus* and *Platichthys flesus*) (Fig. 6). This shift had severe consequences on the physical and chemical properties of the estuary. A strong warming was observed, together with the acceleration of the salinity rise (David et al. 2005). This process reflecting an increased intrusion of marine waters, was first termed 'marinisation' by (David et al. 2007). The phenomenon of marinisation was associated to a decrease in river discharge and river runoff, originating from the Garonne river (not significant in the Dordogne river, results not shown) also likely to have been reinforced by the reduction in precipitation that occurred after ~2000 (see Fig. 7). The phenomenon of marinisation has probably been exacerbated by the increasing demand in irrigation that has in turn reduced turbidity ($\Delta_{\text{SPM}} = -0.31 \text{ g.l}^{-1}$) with a decrease in the number of days of presence of the maximum turbidity zone (MTZ) in the middle part of the estuary (David et al. 2005, Couprie et al. 2008). The increase in both temperature and salinity may have favoured *Mesopodopsis slabberi* and *Acartia bifilosa*. These species are probably the best indicator of the change that occurred at the end of the 1980s. These results are in agreement with the observations of David et al. (2005), who showed that high abundances of *A. bifilosa* were positively correlated with high salinities and temperatures. *Acartia bifilosa* longitudinal distribution along the estuary could be strongly driven by salinity and water temperature, the species

having optimal haline and thermal values centered on 16 and 20°C, respectively (Chaalali et al. in press). Its increasing densities observed in the median part of the Gironde estuary (sampling site E, Fig. 1) could possibly reflect the spatial shift observed in *A. bifilosa* distribution as the species was preferentially found in more downstream estuarine parts 30 years ago (Chaalali et al. in press). In the context of water warming and marinisation, upstream regions of the estuary would more correspond to the environmental envelop of *A. bifilosa*. This could also constitute a response of *A. bifilosa* to the successful establishment of *A. tonsa* (Aravena et al. 2009). Concerning *Mesopodopsis slabberi*, it is known to be a marine species living in coastal areas and using estuaries for juvenile development (especially in summer; Mouny et al. 2000). Its increase in density could therefore also reflect the marinisation process observed in the Gironde (Chaalali et al. in press, David et al. 2005).

After the 1987 shift, some fish species that use the system as a nursery ground experienced a significant change in their abundance in response to both salinity and temperature increases. This was particularly noticeable for the European sprat (*Sprattus sprattus*), which increased its density (Pasquaud, personal communication). In contrast, the European flounder (*Platichthys flesus*) diminished (results not shown). Pasquaud et al. (2012) pointed out that the increase in salinity had a positive effect on the majority of small marine pelagic fish densities, probably offering more suitable conditions, especially for *Engraulis encrasicolus* and *Sprattus sprattus*. Opposite trends were also observed, especially for catadromous species (i.e., the smelt, Pronier and Rochard 1998), that are known to be sensitive to climate changes and are even expected to disappear from most basins located in their southern distribution limit (Lassalle and Rochard 2009). The example of the decrease in density of European flounder in the Bay of Biscay continental shelf seems to support our results (Cabral et al. 2001).

The 1987 abrupt shift detected in the Gironde estuary has also been observed in other temperate northern ecosystems. For example, Reid and Edwards (2001) detected an abrupt ecosystem shift in the North Sea circa 1988. These authors found substantial biological changes ranging from phytoplankton (e.g.,

Phytoplankton Colour Index) to zooplankton (e.g., *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus*) and fish (e.g., *Trachurus trachurus*). These alterations were also identified in the benthic community structure of the southern North Sea (Kroncke et al. 1998). Weijerman et al. (2005) analyzing an important amount of both biological and physical data found a pronounced modification in the ecosystem after 1987 in the North Sea. Subsequent analyses revealed that food web interactions were altered after the shift (Kirby and Beaugrand 2009b). Other ecosystems exhibited an abrupt shift at about the same time. In the Baltic Sea, concomitant changes were also observed from phytoplankton to zooplankton to fish after about 1987 (Alheit et al. 2005). For instance, a reduction in the abundance of diatoms was accompanied by an increase in the abundance of dinoflagellates as a response to a pronounced/severe warming. The abundance of the key copepods *C. finmarchicus* and *Pseudocalanus* spp. collapsed whereas both *Temora longicornis* and *Acartia* spp. remained elevated. Similar abrupt ecosystem shifts were described in the Mediterranean Sea (Conversi et al. 2010) and even in some European lakes (Anneville et al. 2002). Recent findings also suggest that similar changes happened in other basins such as the Black Sea (Conversi et al. 2010). Our analysis on global sea surface temperatures allows us to better understand changes that appeared in the Gironde estuary (Fig. 2A), the North and Baltic Seas as a change is detected *circa* 1987 in all these regions. It is however unlikely that the connection occurred through the NAO as suggested by Conversi et al. (2010) because the effect of the NAO on temperature is not spatially uniform (Dickson and Turrell 2000) (see also Fig. 2B).

A second abrupt ecosystem shift was detected *circa* 2001 (Fig. 7). However, it did not follow the major climatic shift observed after about 1996, which triggered some abrupt shifts/changes in the regions close to the Gironde estuary. Luczak et al. (2011) found a concomitant change in zooplankton, European anchovy and sardine (*Sardina pilchardus*) abundances and in the occurrence of the Balearic shearwater (*Puffinus mauretanicus*). This change that took place after 1995 was observed in a region corresponding to the Bay of Biscay and the Celtic Sea, as well as in areas around the United Kingdom. These biological

changes were attributed to an increase in sea surface temperature. Our results show that the responses of biological systems to hydro-climatological changes are inherently nonlinear and complex, with potential lags difficult to identify in a retrospective study. The more recent abrupt shift in the dynamic regime [sensu (Scheffer 2009)] of the Gironde estuary might be related to the substantial rise in ocean heat content documented at a global scale (Levitus et al. 2009, Reid and Beaugrand 2012) after the end of the 1990s. Above, we used the terminology 'dynamic regime', instead of 'stable state' (of the Gironde estuary) since cycles and intrinsic fluctuations are the more frequent functioning way in nature (Scheffer 2009). But this ecosystem change also coincided with a major alteration in the coastal systems seen in both nutrient concentrations and dissolved oxygen and observed along the western part of the French coast. These changes would be driven by an alteration in atmospheric circulation related mainly to meridional wind, which in turn affected regional patterns of precipitation (Goberville et al. 2010). One of the hydrological consequences of this change consisted of a major decrease in the river discharge leading to falling chlorophyll *a* and nitrate and nitrite concentrations (see Fig. 7) as a result of lower continental inputs and runoff, an effect also suggested by Goberville et al. (2010). Some fish species such as the twaite shad (*Alosa fallax*), the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) experienced this abrupt shift. The twaite shad densities regressed at this period (see Fig. 7). This anadromous species using the estuary as a nursery ground and juvenile stages are known to be more sensitive to hypoxic or anoxic conditions [the young shad growth being affected by deteriorated dissolved oxygen conditions, (Maes et al. 2008)]. Moreover recently, the estuary experienced particularly pronounced drought events (Etcheber et al. 2011) associated with reduced precipitation and river discharge (see Fig. 7), leading to higher turbidities and consequently to greater bacterial activity (especially at low tide and during summer) with possible anoxic consequences (Heip et al. 1995). It would also be interesting to further investigate the incidence of potential anoxic and hypoxic events on the estuarine food web, especially on primary producers and zooplankton (Kromkamp et al. 1995, Irigoien and Castel 1997, David et al. 2007). Thus, a

reduction in zooplankton production and in the organisms' food collecting abilities was documented (Gasparini et al. 1999, David et al. 2007, Gonzalez-Ortegon et al. 2010). At a higher level, fish suffered sub-lethal consequences resulting from the clogging of their gills or from a decrease in their reproductive success with more abnormal larvae and mortality (Marchand 1993, Marshall and Elliott 1998, Griffin et al. 2009).

Despite a bias induced by the sampling strategy, our results seem to support Taylor et al. (2006) that showed a diminution of the three-spined stickleback associated with an increase in turbidity (linked in our case to the hydrological consequences of this second ecosystem shift).

Our results suggest that despite local anthropogenic influences, the Gironde estuary experienced two abrupt shifts that altered the system, from the physical and chemical environment to plankton and fish. However, dynamical processes, through which climate influence might have propagated through the system, remain difficult to separate. Although mechanisms and potential intermediate pathways leading to these shifts remain elusive, our analyses establish a clear link between the 1987 abrupt ecosystem shift and an alteration in large-scale hydro-climatological forcing, which triggered other shifts at the same time in other European regions, including terrestrial systems (Anneville et al. 2002). The second shift which occurred after 2001 cannot be read as a direct response of the ecosystem to the pronounced climatic shift because it was detected a few years later. Our results suggest that the alteration occurred through regional hydro-climatic channels such as the effect of precipitation on river runoff.

Acknowledgements

We express our thanks to staff of the National Institute for the Sciences of the Universe (INSU), and especially of the Aquitaine Observatory of Sciences of the Universe (OASU), the Irstea Bordeaux, and the entire SOMLIT team - technicians, researchers, captains and crews - who have contributed to the collection of samples since 1978. Data since 1997 are available at: <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr>. Special thanks are due to Ms. Gaëlle Pauliac and Mr. Boris Phu for their comments and suggestions and to the anonymous referees for their valuable comments and revision that improved the quality of this paper. We also thank Météo France for providing us meteorological data. This monitoring program was supported by Electricité de France (EDF), the Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), and the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS). This study was funded by the Conseil Régional d'Aquitaine.

References

- Abril, G., H. Etcheber, P. Le Hir, P. Bassoullet, B. Boutier, and M. Frankignoulle. 1999. Oxic/anoxic oscillations and organic carbon mineralization in an estuarine maximum turbidity zone (The Gironde, France). *Limnology And Oceanography* **44**:1304-1315.
- Alheit, J., C. Mollmann, J. Dutz, G. Kornilovs, P. Loewe, V. Mohrholz, and N. Wasmund. 2005. Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s. *ICES Journal Of Marine Science* **62**:1205-1215.
- Allen, G. P., P. Castaing, and Klingebiel, A. 1972. Study On Circulation Of Water Masses At Mouth Of Gironde. *Comptes Rendus Hebdomadaires Des Seances De L Academie Des Sciences Serie D* **275**:181-&.
- Anneville, O., S. Souissi, F. Ibanez, V. Ginot, J. C. Druart, and N. Angeli. 2002. Temporal mapping of phytoplankton assemblages in Lake Geneva: Annual and interannual changes in their patterns of succession. *Limnology And Oceanography* **47**:1355-1366.
- Aravena, G., F. Villate, I. Uriarte, A. Iriarte, B. Ibáñez. 2009. Response of *Acartia* populations to environmental variability and effects of invasive congeners in the estuary of Bilbao, Bay of Biscay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **83**: 621–628.
- Attrill, M. J., and M. Power. 2002. Climatic influence on a marine fish assemblage. *Nature* **417**:275-278.
- Bamber, R. N., and R. M. H. Seaby. 2004. The effects of power station entrainment passage on three species of marine planktonic crustacean, *Acartia tonsa* (Copepoda), *Crangon crangon* (Decapoda) and *Homarus gammarus* (Decapoda). *Marine Environmental Research* **57**:281-294.
- Barnston, A. G., and R. E. Livezey. 1987. Classification, seasonality and persistence of low-frequency atmospheric circulation patterns. *Mon. Wea. Rev* **115**:1083-1126.
- Beaugrand, G., M. Edwards, K. Brander, C. Luczak, and F. Ibanez. 2008. Causes and projections of abrupt climate-driven ecosystem shifts in the North Atlantic. *Ecology Letters* **11**:1157-1168.
- Beaugrand, G., F. Ibanez, and P. C. Reid. 2000. Spatial, seasonal and long-term fluctuations of plankton in relation to hydroclimatic features in the English Channel, Celtic Sea and Bay of Biscay. *Marine Ecology-Progress Series* **200**:93-102.
- Beaugrand, G., C. Luczak, and M. Edwards. 2009. Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. *Global Change Biology* **15**:1790-1803.
- Beaugrand, G., and P. C. Reid. 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology* **9**:801-817.
- Beaugrand, G., P. C. Reid, F. Ibanez, J. A. Lindley, and M. Edwards. 2002. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* **296**:1692-1694.
- Beguer, M., S. Pasquaud, P. Noel, M. Girardin, and P. Boët. 2008. First description of heavy skeletal deformations in *Palaemon* shrimp populations of European estuaries: the case of the Gironde (France). *Hydrobiologia* **607**:225-229.
- Belkin, I. M. 2009. Rapid warming of Large Marine Ecosystems. *Progress In Oceanography* **81**:207-213.
- Bopp, L., C. Le Quere, M. Heimann, A. C. Manning, and P. Monfray. 2002. Climate-induced oceanic oxygen fluxes: Implications for the contemporary carbon budget. *Global Biogeochemical Cycles* **16**.
- Carpenter, S. R., and W. A. Brock. 2006. Rising variance: a leading indicator of ecological transition. *Ecology Letters* **9**:308-315.
- Cabral, H. N., and B. Ohmert. 2001. Diet of juvenile meagre, *Argyrosomus regius* within the Tagus estuary. *Cahiers de Biologie Marine* **42**, 289-293.
- Chaalali, A., X. Chevillot, G. Beaugrand, V. David, C. Luczak, P. Boët, A. Sottolichio, and B. Sautour. in press. Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: a warming and marination

- consequence? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2012.12.004>
- Cloern, J. E., K. A. Hieb, T. Jacobson, B. Sanso, E. Di Lorenzo, M. T. Stacey, J. L. Largier, W. Meiring, W. T. Peterson, T. M. Powell, M. Winder, and A. D. Jassby. 2010. Biological communities in San Francisco Bay track large-scale climate forcing over the North Pacific. *Geophysical Research Letters* **37**.
- Conrad, K. F., I. P. Woiwod, and J. N. Perry. 2003. East Atlantic teleconnection pattern and the decline of a common arctiid moth. *Global Change Biology* **9**:125-130.
- Conversi, A., S. F. Umani, T. Peluso, J. C. Molinero, A. Santojanni, and M. Edwards. 2010. The Mediterranean Sea Regime Shift at the End of the 1980s, and Intriguing Parallelisms with Other European Basins. *Plos One* **5**.
- Coupry, B., M. Neau, and T. Leurent. 2008. Évaluation des impacts du changement climatique sur l'estuaire de la Gironde et prospective à moyen terme. EAUCEA.
- David, V., B. Sautour, and P. Chardy. 2007. The paradox between the long-term decrease of egg mass size of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* and its long-term constant abundance in a highly turbid estuary (Gironde estuary, France). *Journal of Plankton Research* **29**:377-389.
- David, V., B. Sautour, and P. Chardy. 2007. Successful colonization of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary (SW France) - Natural or anthropogenic forcing? *Estuarine Coastal And Shelf Science* **71**:429-442.
- David, V., B. Sautour, P. Chardy, and M. Leconte. 2005. Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: The Gironde estuary (France). *Estuarine Coastal and Shelf Science* **64**:171-184.
- Decastro, M., N. Lorenzo, J. J. Taboada, M. Sarmiento, I. Alvarez, and M. Gomez-Gesteira. 2006. Influence of teleconnection patterns on precipitation variability and on river flow regimes in the Mino River basin (NW Iberian Peninsula). *Climate Research* **32**:63-73.
- Dickson, R. R., and W. R. Turrell. 2000. The NAO: the dominant atmospheric process affecting oceanic variability in home, middle, and distant waters of european atlantic salmon. *in* D. Mills, editor. *The ocean life of Atlantic salmon. Environmental and biological factors influencing survival*. Fishing News Books, Bodmin.
- Edwards, M., and A. J. Richardson. 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* **430**:881-884.
- Enfield, D. B., A. M. Mestas-Nunez, and P. J. Trimble. 2001. The Atlantic multidecadal oscillation and its relation to rainfall and river flows in the continental US. *Geophysical Research Letters* **28**:2077-2080.
- Etcheber, H., S. Schmidt, A. Sottolichio, E. Maneux, G. Chabaux, J. M. Escalier, H. Wennekes, H. Derriennic, M. Schmeltz, L. Quemener, M. Repecaud, P. Woerther, and P. Castaing. 2011. Monitoring water quality in estuarine environments: lessons from the MAGEST monitoring program in the Gironde fluvial-estuarine system. *Hydrology and Earth System Sciences* **15**:831-840.
- Gasparini, S., J. Castel, and X. Irigoien. 1999. Impact of suspended particulate matter on egg production of the estuarine copepod, *Eurytemora affinis*. *Journal of Marine Systems* **22**:195-205.
- Goberville, E., G. Beaugrand, B. Sautour, and P. Treguer. 2010. Climate-driven changes in coastal marine systems of western Europe. *Marine Ecology-Progress Series* **408**:129-U159.
- Goberville, E., G. Beaugrand, B. Sautour, and P. Treguer. 2011. Evaluation of coastal perturbations: A new mathematical procedure to detect changes in the reference state of coastal systems. *Ecological Indicators* **11**:1290-1300.
- Gonzalez-Ortegon, E., M. D. Subida, J. A. Cuesta, A. M. Arias, C. Fernandez-Delgado, and P. Drake. 2010. The impact of extreme turbidity events on the nursery function of a temperate European estuary with regulated freshwater inflow. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **87**:311-324.

- Goosen, N. K., J. Kromkamp, J. Peene, P. van Rijswijk, and P. van Breugel. 1999. Bacterial and phytoplankton production in the maximum turbidity zone of three European estuaries: the Elbe, Westerschelde and Gironde. *Journal Of Marine Systems* **22**:151-171.
- Griffin, F. J., E. H. Smith, C. A. Vines, and G. N. Cherr. 2009. Impacts of suspended sediments on fertilization, embryonic development, and early larval life stages of the Pacific herring, *Clupea pallasii*. *Biological Bulletin* **216**:175-187.
- Halpern, B. S., S. Walbridge, K. A. Selkoe, C. V. Kappel, F. Micheli, C. D'Agrosa, J. F. Bruno, K. S. Casey, C. Ebert, H. E. Fox, R. Fujita, D. Heinemann, H. S. Lenihan, E. M. P. Madin, M. T. Perry, E. R. Selig, M. Spalding, R. Steneck, and R. Watson. 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* **319**:948-952.
- Hatun, H., M. R. Payne, G. Beaugrand, P. C. Reid, A. B. Sando, H. Drange, B. Hansen, J. A. Jacobsen, and D. Bloch. 2009. Large bio-geographical shifts in the north-eastern Atlantic Ocean: From the subpolar gyre, via plankton, to blue whiting and pilot whales. *Progress In Oceanography* **80**:149-162.
- Heip, C. H. R., N. K. Goosen, P. M. J. Herman, J. Kromkamp, J. J. Middelburg, and K. Soetaert. 1995. Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries. Pages 1-149 in *Oceanography And Marine Biology - An Annual Review*, Vol 33. U C L Press Ltd, London.
- Hurrell, J. W. 1995. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitations. *Science* **269**:676-679.
- Hurrell, J. W., J.W. Y. Kushnir, M. Visbeck. 2001. The North Atlantic Oscillation. *Science* **291**: 603-605.
- Hurrell, J. W., and C. Deser. 2009. North Atlantic climate variability: The role of the North Atlantic Oscillation. *Journal Of Marine Systems* **78**:28-41.
- Imbert, H., S. de Lavergne, F. Gayou, C. Rigaud, and P. Lambert. 2008. Evaluation of relative distance as new descriptor of yellow European eel spatial distribution. *Ecology Of Freshwater Fish* **17**:520-527.
- Irigoin, X., and J. Castel. 1997. Light limitation and distribution of chlorophyll pigments in a highly turbid estuary: The Gironde (SW France). *Estuarine Coastal and Shelf Science* **44**:507-517.
- Kirby, R.R., G. Beaugrand, and J. A. Lindley. 2009a. Synergistic Effects of Climate and Fishing in a Marine Ecosystem. *Ecosystems* **12**:548-561.
- Kirby, R.R., and G. Beaugrand. 2009b. Trophic amplification of climate warming. *Proceedings of the Royal Society B* **276**:4095-4103.
- Knight J.R., R.J. Allan, C.K. Folland, M. Vellinga, M.E. Mann. 2005. A signature of persistent natural thermohaline circulation cycles in observed climate. *Geophys Res Lett* **32**: 125-143.
- Kromkamp, J., J. Peene, P. Vanrijswijk, A. Sandee, and N. Goosen. 1995. Nutrients, light and primary production by phytoplankton and microphytobenthos in the eutrophic, turbid Westerschelde estuary (The Netherlands). *Hydrobiologia* **311**:9-19.
- Kroncke, I., J. W. Dippner, H. Heyen, and B. Zeiss. 1998. Long-term changes in macrofaunal communities off Norderney (East Frisia, Germany) in relation to climate variability. *Marine Ecology-Progress Series* **167**:25-36.
- Lance, G.N., and W.T. Williams. 1967. A general theory of classificatory sorting strategies. I. Hierarchical systems. *Comput. J.* **9**:60-64.
- Lassalle, G., and E. Rochard. 2009. Impact of 21st century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology* **15**, 1072-1089.
- Legendre, P., and L. Legendre. 1998. Numerical ecology, 2nd edition edition, Amsterdam.
- Levitus, S., J. I. Antonov, T. P. Boyer, R. A. Locarnini, H. E. Garcia, and A. V. Mishonov. 2009. Global ocean heat content 1955-2008 in light of recently revealed instrumentation problems. *Geophysical Research Letters* **36**.
- Lobry, J., L. Mourand, E. Rochard, and P. Elie. 2003. Structure of the Gironde estuarine fish

- assemblages: a comparison of European estuaries perspective. *Aquatic Living Resources* **16**:47-58.
- Luczak, C., G. Beaugrand, M. Jaffré, and S. Lenoir. 2011. Climate change impact on Balearic shearwater through a trophic cascade. *Biology Letters*.
- Maes, J., M. Stevens, and J. Breine. 2008. Poor water quality constrains the distribution and movements of twaite shad *Alosa fallax fallax* (Lacepede, 1803) in the watershed of river Scheldt. *Hydrobiologia* **602**:129-143.
- Marchand, J. 1993. The influence of seasonal salinity and turbidity maximum variations of the nursery function of the Loire estuary (France). *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* **27**:427-436.
- Marshall, J., Y. Kushner, D. Battisti, P. Chang, A. Czaja, R. Dickson, J. Hurrell, M. McCartney, R. Saravanan, and M. Visbeck. 2001. North Atlantic climate variability: Phenomena, impacts and mechanisms. *International Journal Of Climatology* **21**:1863-1898.
- Marshall, S., and M. Elliott. 1998. Environmental influences on the fish assemblage of the Humber estuary, UK. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **46**:175-184.
- Nicolas, D., A. Chaalali, H. Drouineau, J. Lobry, A. Uriarte, A. Borja, and P. Boët. 2011. Impact of global warming on European tidal estuaries: some evidence of northward migration of estuarine fish species. *Regional Environmental Change* **11**:639-649.
- Pasquaud, S., M. Béguer, M. Hjort Larsen, A. Chaalali, E. Cabral, and J. Lobry. 2012. Increase of marine juvenile fish abundances in the middle Gironde estuary related to warmer and more saline waters, due to global changes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **104**: 46-53.
- Pauly, D. 2003. Ecosystem impacts of the world's marine fisheries. *Global Change NewsLetter* **55**:21-23.
- Perry, A. L., P. J. Low, J. R. Ellis, and J. D. Reynolds. 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* **308**:1912-1915.
- Raitsos, D. E., G. Beaugrand, D. Georgopoulos, A. Zenetos, A. M. Pancucci-Papadopoulou, A. Theocharis, and E. Papathanassiou. 2010. Global climate change amplifies the entry of tropical species into the Eastern Mediterranean Sea. *Limnology And Oceanography* **55**:1478-1484.
- Reid, P. C., and G. Beaugrand. 2012. Global synchrony of an accelerating rise in sea surface temperature. *Journal Of The Marine Biological Association Of The United Kingdom*.
- Reid, P. C., and M. Edwards. 2001. Long-term changes in the Pelagos, Benthos and fisheries of the North Sea. Pages 107-115 in *Burning Issues Of North Sea Ecology*. E Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Rochard, E., G. Castelnaud, and M. Lepage. 1990. Sturgeons (Pisces, Acipenseridae) - Threats And Prospects. *Journal Of Fish Biology* **37**:123-132.
- Salomon, J.-N. 2002. L'inondation dans la basse vallée de la Garonne et l'estuaire de la Gironde lors de la tempête du siècle (27-28 décembre 1999). *Géomorphologie: relief, processus, environnement* **8**:127-134.
- Savoye, N., David, V., Morisseau, F., Etcheber, H., Abril, G., Billy, I., Charlier, K., Oggian, G., Derriennic, H., and B. Sautour. 2012. Origin and composition of particulate organic matter in a macrotidal turbid estuary: the Gironde Estuary, France. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **108**:16-28.
- Sautour, B., and J. Castel. 1995. Comparative Spring Distribution Of Zooplankton In 3 Macrotidal European Estuaries. *Hydrobiologia* **311**:139-151.
- Scavia, D., J. C. Field, D. F. Boesch, R. W. Buddemeier, V. Burkett, D. R. Cayan, M. Fogarty, M. A. Harwell, R. W. Howarth, C. Mason, D. J. Reed, T. C. Royer, A. H. Sallenger, and J. G. Titus. 2002. Climate change impacts on US coastal and marine ecosystems. *Estuaries* **25**:149-164.
- Scheffer, M. 2009. *Critical transitions in nature and society*, Princeton.
- Taylor, E. B., J. W. Boughman, M. Groenenboom, M. Sniatynski, D. Schluter, and J. L. Gow. 2006. Speciation in reverse: morphological and genetic evidence of the collapse of a three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) species pair. *Molecular Ecology* **15**:343-355.

- Valiela, I. 1995. Marine Ecological Processes, (Second edition) edition. Springer-Verlag, New York, USA.
- Weijerman, M., H. Lindeboom, and A. F. Zuur. 2005. Regime shifts in marine ecosystems of the North Sea and Wadden Sea. *Marine Ecology-Progress Series* **298**:21-39.
- Woodruff, S. D., R. J. Slutz, R. L. Jenne, and P. M. Steurer. 1987. A Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set. *Bulletin Of The American Meteorological Society* **68**:1239-1250.

4.1.2. En résumé ...

Question posée par cette étude : *quelles sont les principales évolutions temporelles observées au niveau des communautés biologiques étudiées ? Elle nous interroge sur la nature graduelle ou non, linéaire ou non de ces évolutions ainsi que sur la réactivité du système dans son ensemble et sur l'échelle des forçages (climatiques ?) impliqués.*

Résultats

- Les résultats ont permis la caractérisation de deux changements abrupts d'état de l'écosystème estuarien : le premier intervenu vers la fin des années 80 (principalement en réponse à une intensification du réchauffement climatique) et le plus récent au début des années 2000 (suite à une modification de la circulation atmosphérique).
- Une grande réactivité du système dans son ensemble est observée avec une absence de décalage temporel entre les altérations climatiques, tant à l'échelle globale que locale, et physico-chimiques ou biologiques.
- Considérant un système très anthropisé, comme l'estuaire de la Gironde, un des apports de ces travaux est qu'il a été possible de détecter une réactivité très forte au forçage climatique global, malgré des forçages locaux prégnants, altérant le système dans son ensemble.

Élargissements

- Enfin, ces résultats posent la question de la résilience des écosystèmes estuariens en pleine mutation et dont les transitions abruptes détectées sont susceptibles d'altérer le fonctionnement global et la pérennité de services écosystémiques assurés. Ils seront repris et développés plus en détails en chapitre 6 (discussion).

CHAPITRE 5

Changement climatique et évolution de la biodiversité : facilitation de la colonisation de l'estuaire par une espèce invasive (copépode *Acartia tonsa*) ?

- "Climatic facilitation of the colonization of an estuary by *Acartia tonsa*"

5.1. Changement climatique et évolution de la biodiversité : facilitation de la colonisation de l'estuaire par une espèce invasive (copépode *Acartia tonsa*) ?

5.1.1. Avant-propos

Le chapitre précédent a permis d'identifier deux changements abrupts de l'état de l'écosystème de la Gironde en réponse à un forçage climatique, l'intensification du réchauffement global et la modification de la circulation atmosphérique déjà constatée par Goberville *et al.* (2010). L'importance du forçage climatique ayant affecté le fonctionnement de l'écosystème dans son ensemble a également été caractérisée. Un signal climatique a ainsi pu être détecté et ceci malgré d'importantes pressions anthropiques (p. ex. aménagements associés aux activités humaines - dragage, transport maritime, centrale, barrages, Castel 1989, Bamber & Seaby 2004 Couprie *et al.* 2008; pêche, Castelnaud 1994, Girardin *et al.* 2008, etc.), qui étaient susceptibles de moduler son incidence et connues pour influencer localement des paramètres descripteurs de l'environnement (p. ex. biomasse phytoplanctonique David *et al.* 2005 ; oxygène, M.E.S., Etcheber *et al.* 2011). Ces résultats ont également montré la forte réactivité du système dans son ensemble à répondre à un même forçage hydro-climatique avec une quasi-absence de décalage temporel entre les différents compartiments étudiés depuis l'environnement jusqu'à la biologie ; le zooplancton et les poissons.

À la suite de ces travaux, l'attention a porté sur l'étude de cas du copépode calanoïde *Acartia tonsa*. Les travaux de la thèse de David (2006) ont montré le succès de l'établissement de cette espèce invasive, probablement introduite dans l'estuaire par des eaux de ballast (David *et al.* 2007b). Depuis sa première observation en 1983, l'espèce a atteint des abondances similaires à celles de l'espèce de copépode dominante native, *Eurytemora affinis*, et l'hypothèse avancée permettant d'expliquer le succès de cette colonisation de l'estuaire par l'espèce était la marinisation et le réchauffement du système (David *et al.* 2007b).

Il s'agissait donc de tester cette hypothèse tout en tentant de répondre également à la question suivante :

- dans quelle mesure le changement climatique à lui seul peut-il expliquer la colonisation de l'estuaire par une espèce invasive ?

À cette fin, les incidences du changement climatique ont été restreintes à deux seuls paramètres, la température de l'eau et la salinité, qui sont connus comme régulant de nombreux processus métaboliques et physiologiques chez les copépodes, notamment la vitesse de réactions enzymatiques, la reproduction, la locomotion, la nutrition, osmorégulation, etc. (Arrhenius 1889, Magnuson 1979, Mauchline 1998, Vilas *et al.* 2009).

De précédentes études, portant elles aussi sur des introductions d'espèces, ont d'ores et déjà mis en évidence que le changement climatique pouvait influencer sur l'établissement réussi d'espèces invasives (Gucu 2002, Raitso *et al.* 2010). Raitso *et al.* (2010) ont ainsi montré que l'apparition et le développement d'espèces benthiques et pélagiques tropicales dans la partie orientale de la mer Méditerranée étaient significativement corrélés à un réchauffement des températures de surface (SST). Dans le cas de la Gironde, pour appréhender cette question, c'est une double approche modélisatrice qui a été utilisée, visant à estimer à la fois la niche réalisée et la niche fondamentale (c.-à-d. physiologique) de l'espèce. Cette méthodologie s'est basée d'une part sur une discrétisation des données et sur l'ajustement d'un modèle d'enveloppe, semblable à ceux développés dans le chapitre 3, et d'autre part, sur l'emploi du modèle probabiliste non-paramétrique de niche écologique NPPEN développé par Beaugrand *et al.* (2011). Cette double approche devait permettre (i) d'estimer *a posteriori* les séries temporelles d'abondances d'*Acartia tonsa* et (ii) de qualifier la part du climat dans l'essor de l'espèce.

Ce chapitre est également présenté sous la forme d'une publication en cours de parution (acceptée par la revue *PLOS ONE*). Elle a été valorisée par des présentations orales, à différents états d'avancement, lors de deux colloques internationaux, le colloque *ISOBAY XIII* à Santander (11-13 Avril 2012) et le colloque *ECSA 50* de Venise (3-7 Juin 2012), ainsi qu'à un colloque national, *JILO 2012* à Clermont-Ferrand (19-21

Octobre 2012).

Climatic facilitation of the colonization of an estuary by *Acartia tonsa*

Aurélie Chaalali¹, Grégory Beaugrand², Virginie Raybaud², Eric Goberville^{2,4}, Valérie David¹, Philippe Boët³, Benoit Sautour¹

¹Université Bordeaux 1, Environnements et Paléoenvironnements Océaniques et Continentaux, CNRS
UMR 5805 (EPOC), Station Marine d'Arcachon, Rue du Pr. Jolyet, 33120 Arcachon, France

²Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, CNRS UMR 8187 (LOG), Station Marine de Wimereux,
28 avenue Foch, 62930 Wimereux, France

³Irstea, Unité Ecosystèmes estuariens et Poissons migrateurs amphihalins, 50 avenue de Verdun, 33612
Cestas Gazinet, France

⁴Université Lille 1 - Sciences et Technologies (USTL), UMR 8198 GEPV, Laboratoire de Génétique et
Evolution des Populations Végétales, 59655 Villeneuve d'Ascq, France

*To whom correspondence should be addressed. E-mail: a.chaalali@epoc.u-bordeaux1.fr

CNRS UMR 5805, Station Marine d'Arcachon, 2 rue du Pr. Jolyet, 33120 Arcachon, France.

Phone number: + 33 5 56 22 39 01. Fax number: + 33 5 56 83 51 04.

Abstract

Global change has become a major driving force of both terrestrial and marine systems. Located at the interface between these two realms, estuarine ecosystems are probably the place where both direct and indirect effects of human activities conspire together to affect biodiversity from phytoplankton to top predators. Among European estuarine systems, the Gironde is the largest estuary of Western Europe and many studies have provided evidence that it has been affected by a variety of anthropogenic stressors such as thermal and chemical pollution, physical alterations and exploitation, especially for maritime traffic. In such a context, species introduction is also a current major issue with the establishment of strong competitive species that could lead to ecosystem reorganization with potential decrease or even disappearance of native species. In the Gironde estuary, this hypothesis was proposed for the invasive shrimp species *Palaemon macrodactylus* as a decrease in the native species abundance was observed at the same time. Although species introduction often takes place via ballast water, the influence of climate-driven changes on the establishment of new species remains a key issue. The calanoid copepod *Acartia tonsa*, observed in the Gironde estuary for the first time in 1983, have since colonized most part of the estuary, reaching a level of abundance comparable to the dominant native species *Eurytemora affinis*. In this study, using both the concept of the ecological niche *sensu* Hutchinson (fundamental and realized niches) and statistical models, we reveal that the dynamics of the colonization of *A. tonsa* was facilitated by environmental conditions that have become closer to its environmental optimum with respect to temperature and salinity.

Key words: global change, species colonization, ecological niche, *Acartia tonsa*, temperature, salinity

Introduction

Marine biodiversity and ecosystems are being altered by many human-induced factors including overexploitation of marine resources [1,2], chemical pollution and physical alterations [3], eutrophication and invasion of exotic species [4-6]. Fisheries have affected the marine environment through both direct and indirect effects [1,2,7]. After habitat degradation, the introduction of non-native species in an environment is a major cause of extinction [8,9]. So far, marine invasions have been less investigated although their magnitude and frequency may lead to profound changes in ecosystem functioning and biological community structure [4,10,11].

Estuaries, located at the interface between terrestrial and marine realms, constitute habitat for many species or even nursery, refuge and growth area [12-14]. However, these ecosystems are being affected by human activities such as fishing, polluting, and maritime traffic [15,16]. For example, maritime traffic increases the number of invasive species (e.g. copepods [17]; shrimps [18]) potentially transported via ballast waters. Survival of these species depends on environmental conditions within their new ecosystem and climate change may influence the establishment of alien species [19]. For example, Raitsos et al. [20] showed that the appearance of benthic and pelagic tropical species in the eastern part of the Mediterranean Sea was highly positively correlated with sea surface warming.

When they manage to survive, invasive species may impact their new ecosystem by affecting both its structure and functioning with implications for the whole trophic food web [17,18,21]. For example, the establishment of the invasive copepod species *Acartia tonsa* in the oligo-mesohaline zone of the Gironde estuary led to a phenological shift in the native copepod *Acartia bifilosa*, production period occurring one month earlier than before [17]. *Acartia tonsa* also invaded the estuary of Bilbao and altered the spatial distribution of the native copepod *Acartia clausi* [21].

In this study, we used the concept of the ecological niche *sensu* Hutchinson (fundamental and realized

niches) to investigate the drivers involved in the colonization of *A. tonsa*. We considered two climate-driven parameters, temperature and salinity, for their well-known influence on biological processes. Indeed, temperature controls the kinetics of many metabolic reactions (e.g. speed of enzymatic reaction, increase in metabolism; Arrhenius [22]) and influences species reproduction, locomotion, feeding rates and interaction between species [23-25]. Salinity may induce potential osmotic stress, increasing the risk of species mortality [26]. Considering these two parameters, we evaluated the importance of climate change in the colonization of the Gironde estuary by the copepod *Acartia tonsa*. We applied a double modeling approach, based on both realized and fundamental niches, to provide evidence that the successful establishment of *Acartia tonsa* was the result of both changes in temperature and salinity.

Materials and Methods

Study area



Figure 1: Map of the Gironde estuary with the three sampling sites (F, E, and K).

The Gironde estuary (latitude 45°20'N, longitude 0°45'W), a 70-km long estuary formed by the junction of rivers Dordogne and Garonne [27], is the largest south-western European estuary (Fig. 1). With a mean suspended matter concentration higher than 500 mg.l⁻¹ [28,29], it is one of the most turbid European estuaries. The Gironde is characterized by a strong spatial and temporal variability in both physical and chemical properties [30]. In addition to its natural variability, ecosystem is submitted to both this climatic and anthropogenic forcings [17,30-33]. Among the anthropogenic pressures, the maritime traffic (Bordeaux harbor; hull fouling, semi-dry ballast, and ballast water) represents an

important cause of species introduction [17,18]. Therefore, the Gironde estuary can be considered as a hotspot for species introduction. The calanoid copepod species *Acartia tonsa*, first introduced in 1983 by ballast waters, is an example of species that found suitable conditions to establish in the Gironde estuary.

Environmental and zooplankton data

Environmental data were provided by both the "Blayais" nuclear power plant and the SOMLIT (Service d'Observation en Milieu Littoral, a French coastal monitoring network : <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr> ; see [33] or [34]) joint monitoring. Twelve environmental parameters and the five zooplankton species densities (including 3 copepods and 2 mysids) were monthly monitored from March

1978 to November 2009. Here, we only focused on water temperature, salinity and density of *Acartia tonsa* per m³. Samples were collected nine times a year (except for site F monitored eight times a year) at three given sites (Figure 1): (1) site E, located at 52 km from Bordeaux city, since 1978; (2) site K, located at 30 km from Bordeaux city, since 1984; (3) site F, located at 67 km from Bordeaux city, since 1992 [30]. Sampling was carried out at 1 m below the surface and 1 m above the bottom at 3h intervals during a tidal cycle (high and low tide, flood and ebb tide).

We combined all triplets of temperature/salinity/*Acartia tonsa* abundance available in all sampling sites and obtained the data matrix: 5178 observations x 3 variables (Matrix 1). To only consider the period since species establishment, from 1999 to 2010, (the year 2011 being incomplete), we extracted data from Matrix 1. Only considering data from site E, we obtained a second matrix: 920 observations x 3 variables (Matrix 2).

Data analyses

Based on these two matrices, we determined the ecological niche of *Acartia tonsa* as a function of both monthly water temperature and salinity. **Analysis 1** determined the realized niche, i.e. the niche including the effect of species interaction and dispersal [35,36] by using categories of temperature and salinity in a discrete model. **Analysis 2**, applying a mixed Gaussian-linear model, also estimated species realized niche. **Analysis 3** determined the fundamental niche, i.e. the niche without the effect of dispersal or species interaction [35]. Physiological thresholds obtained from literature were subsequently implemented in the new ecological niche model NPPEN (Non-Parametric Probabilistic Ecological Niche model; [37]). NPPEN is an ecological niche model that worked on presence-only data. The model uses a simplification of the Multiple Response Permutation Procedure (MRPP) based on the Generalized Mahalanobis distance [37]. The three model approaches were then compared using the Taylor diagrams (**Analysis 4**; [38]).

Analysis 1: Characterization of the realized niche by discrete model (DM)

Using an approach similar to Beaugrand et al. [39], we used Matrix 2 (1999-2010 for site E) to compute

the realized niche of *A. tonsa* (abundances transformed in $\log_{10}(x+1)$) as a function of monthly water temperature (from 0 to 35°C every 1°C) and salinity (from 0 to 35 P.S.U. every 1 P.S.U.). This estimation of *A. tonsa* realized niche for the period 1999-2010 was compared to the realized niche computed from all available data (for all sampling sites, i.e. Matrix 1). Using only data from site E (the longest time series) and the reference period 1999-2010, we removed any problem of circularity as the test of the model (**Analysis 4**) was performed on data from site E and other sites (F and K) for the period 1984-1998. From the knowledge of monthly water temperature and salinity of all sites, we retrieved the expected abundance of *A. tonsa* in all sites from 1984 to 2011 (see Figure 2B).

Analysis 2: Characterization of the realized niche by a Mixed Gaussian-linear (MGL)_model

To estimate the realized niche of *A. tonsa*, we used for this second analysis monthly water temperature and salinity data of sampling site E for the period 1999-2010 (Matrix 2). We graphically examined the relationships between the abundance of *A. tonsa* and the two environmental variables (not shown). The model was Gaussian for temperature because the examination of the data showed a maximum of abundance (as $\log_{10}(x+1)$) flanked by two decreasing slopes. Such a function is often used to model the ecological niche. As the relationship between salinity and abundance (as $\log_{10}(x+1)$) was linear between 0 and 17 P.S.U. and leveled off after, we used a linear function between 0 and 17 P.S.U. For salinities under 17 P.S.U., the resulting model was the product of a linear relationship for salinity 'S' and a Gaussian relationship for water temperature 't' (Eq. 1). For salinities over 17 P.S.U., the model only considered the effect of temperature (Eq. 2):

$$\text{For } S < 17 \text{ P.S.U. : } A = \frac{S}{17} M_{Aobs} e^{-\left(\frac{(t-u)^2}{2s^2}\right)} \quad (\text{Eq. 1})$$

$$\text{For } S \geq 17 \text{ P.S.U. : } A = M_{Aobs} e^{-\left(\frac{(t-u)^2}{2s^2}\right)} \quad (\text{Eq. 2})$$

with '1/17' the constant value of the linear relationship between *A. tonsa* and salinity S, u and s the thermal optimum and thermal amplitude of *A. tonsa*, respectively.

M_{Aobs} is the observed maximum density for *A. tonsa*. The coefficients M_{Aobs} , a, u, and s were estimated by minimizing the sum of squares of the residuals assessed by calculating the differences between observed and predicted abundance (as $\log_{10}(x+1)$) of *A. tonsa* [40]:

$$F(M_{Aobs}, u, s) = \sum_{i=1}^n [L_i - f(M_{Aobs}, u, s; S_i, t_i)]^2 \quad (\text{Eq. 3})$$

with n the number of observed data (920 observations). From the knowledge of the monthly water temperature and salinity of all sampling sites, we calculated the expected abundance of *A. tonsa* for each site from 1984 to 2011 (Figure 5).

Analysis 3: Characterization of the fundamental niche by the model NPPEN

To characterize the fundamental niche of *A. tonsa*, we incorporated physiological thresholds to the ecological niche model NPPEN. The model was parameterized using species physiological survival limits. According to the literature [41,42], we determined a range of salinity between 0 and 72 P.S.U. and a range of temperature between -2 and 42°C. The eurybiontic property of the species with respect to these two parameters is exceptional. From the knowledge of the monthly water temperature and salinity of all sites, we subsequently calculated the probability of occurrence of *A. tonsa* in all sites from 1984 to 2011 (see Figure 6). For each site, the probabilities of occurrence of *A. tonsa* were then compared to the standardized abundances (between 0 and 1) of the species. Standardization was performed for each site by using the formula:

$$x^* = (x - \min) / (\max - \min) \quad (\text{Eq. 4})$$

with x the abundance of *A. tonsa*, $\min$ and $\max$ the minimum and maximum values of vector x , respectively.

Analysis 4: Models skill assessment using Taylor's diagrams

Validation and quantification of errors are important steps in any modeling study. Firstly, they provide the degree of confidence that may be given to the model for the prediction of phenomena. In addition, they can help to improve current models by revealing the mechanisms most poorly represented. There are many statistical methods to compare models and measurements and to define the level of performance of a model [43]. Each of them gives different but complementary information. Each can be used separately to test one aspect of the model, but the simultaneous use of several methods can be performed to get an overall assessment of the adjustment given by the simulation to the observed variations. This is the solution chosen by Taylor [38], which proposed to assess the performance of models by representing on a single diagram the standard deviation of the data and those of the model, the Root Mean Square Deviation (RMSD) and the correlation coefficient r between the model and the data. A detailed description of the Taylor's diagram and formulas involved are given in Taylor [38]. This useful tool have first been developed for atmospheric general circulation models [38] but has also been applied to physical-biogeochemical coupled models [44,45] and generalized additive models [46]. In our case, we used Taylor's diagrams to compare the results of our three models, in each sampling site: DM' for the Discrete Model, 'MGL' for the Mixed Gaussian-Linear model and 'NPPEN' for the ecological niche model. For the comparison, all data having been previously normalized between 0 and 1 using the following formula using Eq. 4.

All methods were computed using the MATLAB language.

Results

Estimation of both realized and fundamental niches of A. tonsa

The discrete and mixed Gaussian-linear models, estimating the realized niche of *A. tonsa* (Figures 2B and 2C), revealed patterns similar to the observed one (Figure 2A) despite the fact that we considered less values on Figure 2B (only data from period 1999-2010). Regarding species maximal abundances, the mixed Gaussian-linear model suggested a thermal optimum around 21.5°C ($\pm 4.5^\circ\text{C}$ according to the function minimizing the sum of squares of the residuals) and salinity suitable conditions over ~ 15 P.S.U. Low species abundances were estimated for temperatures below 10°C and salinities below 3-5 P.S.U. (Figures 2A-C).

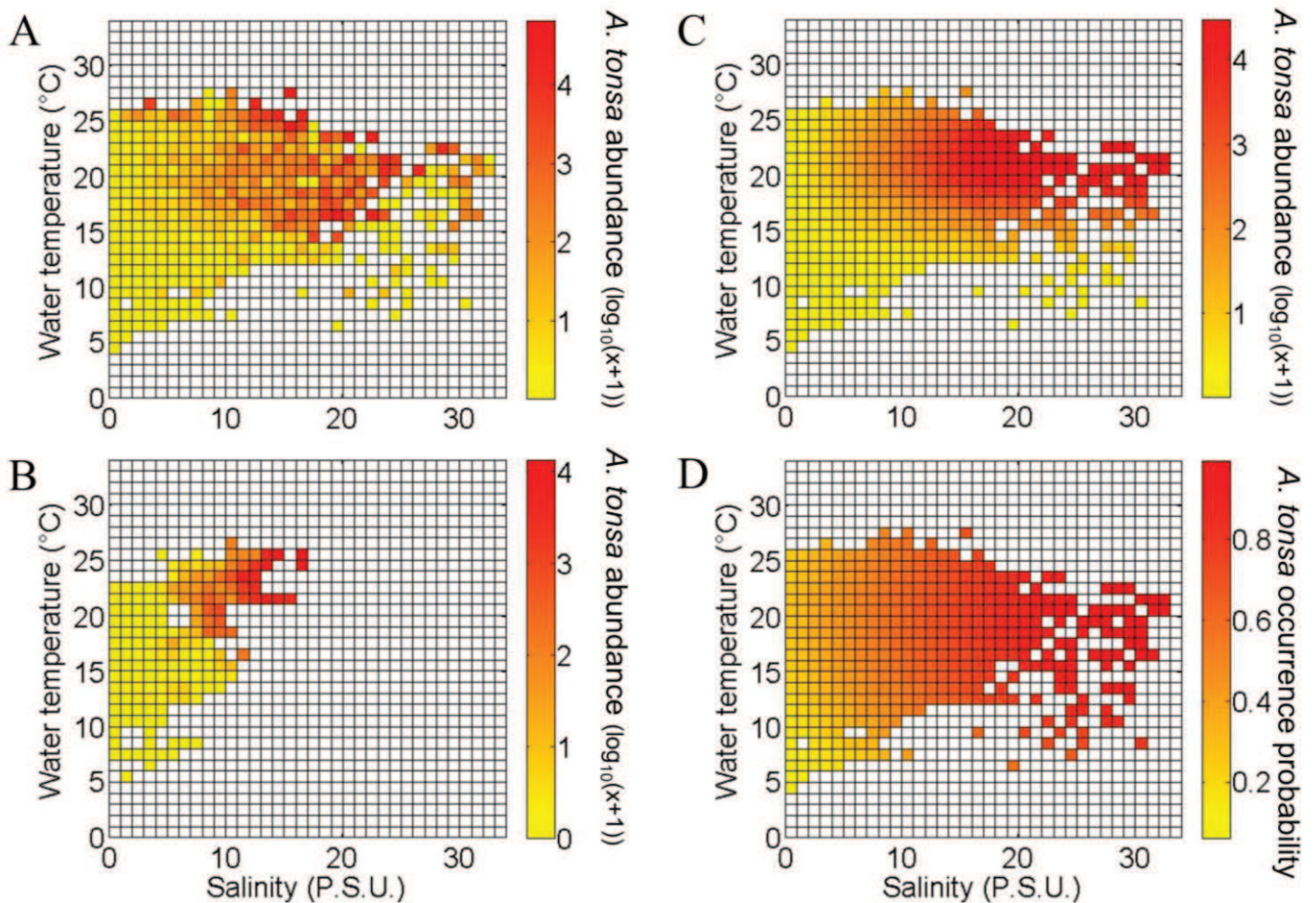


Figure 2: Observed and modeled ecological niche of *Acartia tonsa* in the Gironde estuary. A. Observed niche of *A. tonsa* ($\log_{10}(x+1)$) as a function of monthly water temperature and salinity

(considering all available data). **B.** Realized niche of *A. tonsa* ($\log_{10}(x+1)$) as a function of monthly water temperature and salinity. **C.** Realized niche of *A. tonsa* ($\log_{10}(x+1)$) as a function of monthly water temperature and salinity modeled by a mixed Gaussian-linear model. **D.** Fundamental niche of *A. tonsa* (occurrence probability) modeled by the NPPEN model.

The fundamental niche of *A. tonsa* estimated by the NPPEN model was more extended than its realized niche (Figure 2D). Species environmental optima (i.e. probabilities > 0.8) were obtained for a temperature ranging from 13 to 24°C and a salinity exceeding 15 P.S.U.

Estimation of A. tonsa abundance and occurrence probabilities times series

When both observed and estimated abundances of *A. tonsa* were compared for each sampling site, we found that both the discrete and mixed Gaussian-linear models reproduced well the seasonality of *A. tonsa*. However, the two models systematically underestimated species abundances at site K where the species is less abundant (Figures 3C and 5C). Either way both modeled and observed time series suggested a spatial saline gradient with maximal densities observed at site F (the more downstream). Finally, both models reproduced the long-term trends observed at each site for the species (r varying between 0.35 and 0.81; Figure 4). The two estimations were also not too different because their positions on the Taylor diagrams were close. However, the mixed Gaussian-linear model (MGL) was more accurate than the two other models. Indeed, although the standard deviation of the discrete model (DM) was close to the observations (only for sampling site F, $\sigma_{DM} = 0.32$ and $\sigma_{OBS} = 0.35$ respectively; Figure 4A), the Pearson correlation coefficients were systematically higher for the mixed Gaussian-linear model than for the discrete model while the RMSDs were low.

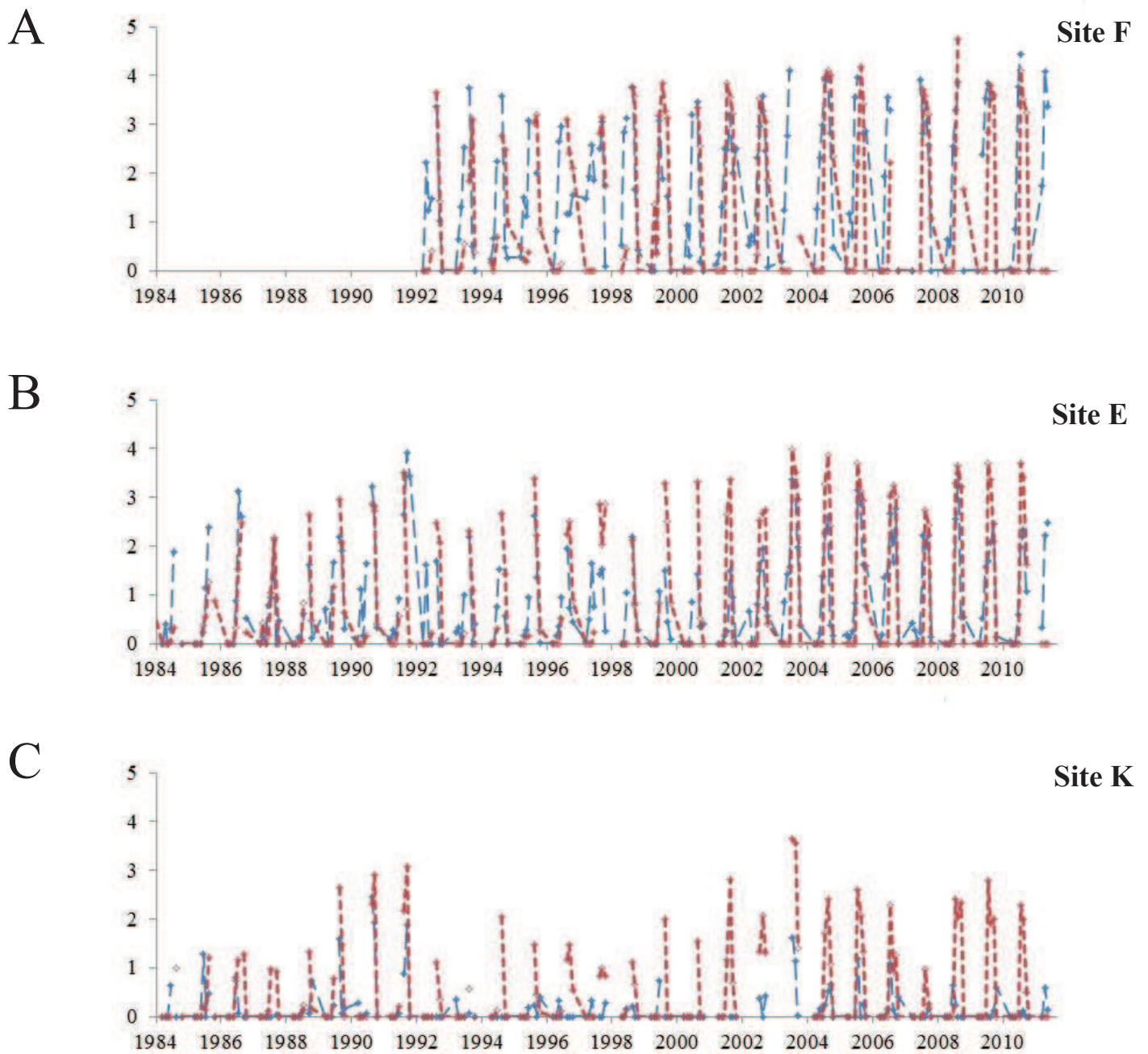
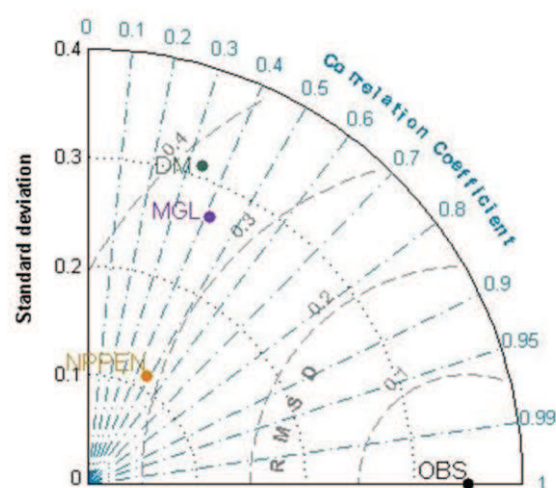


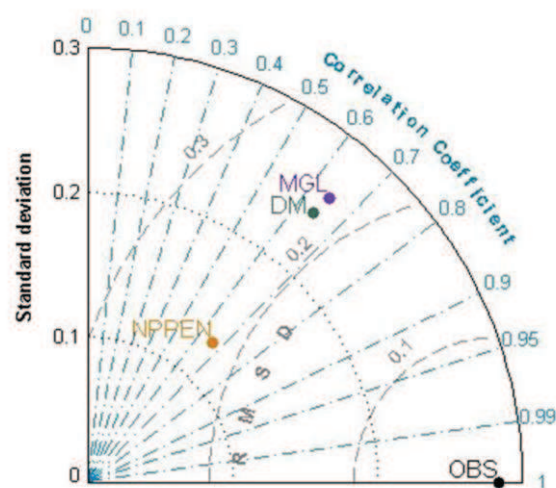
Figure 3: Comparison between observed (in red) and estimated (in blue) abundance of *Acartia tonsa* ($\log_{10}(x+1)$) at three sampling stations in the Gironde estuary. A. Station F. B. Station E. C. Station K. Estimated data originated from the realized niche assessed by discretization from monthly water temperature and salinity (see Fig. 2B).

A



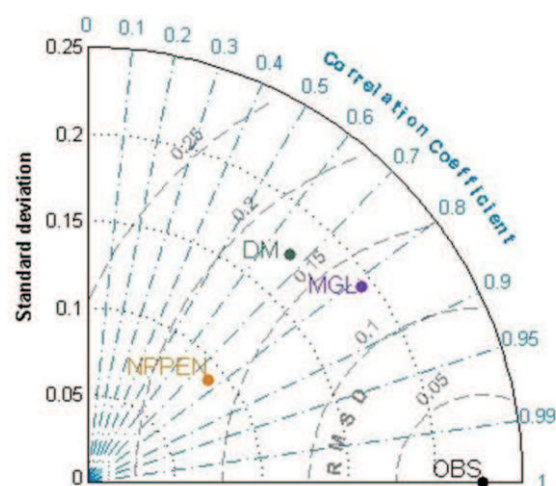
Site F

B



Site E

C



Site K

Figure 4: Comparison for the period 1984-1998 of the three models performances using Taylor's diagrams (Taylor 2001) ('DM' for discrete model, 'MGL' for the mixed Gaussian-linear model, and 'NPPEN' for the ecological niche NPPEN model). A. Station F. B. Station E. C. Station K.

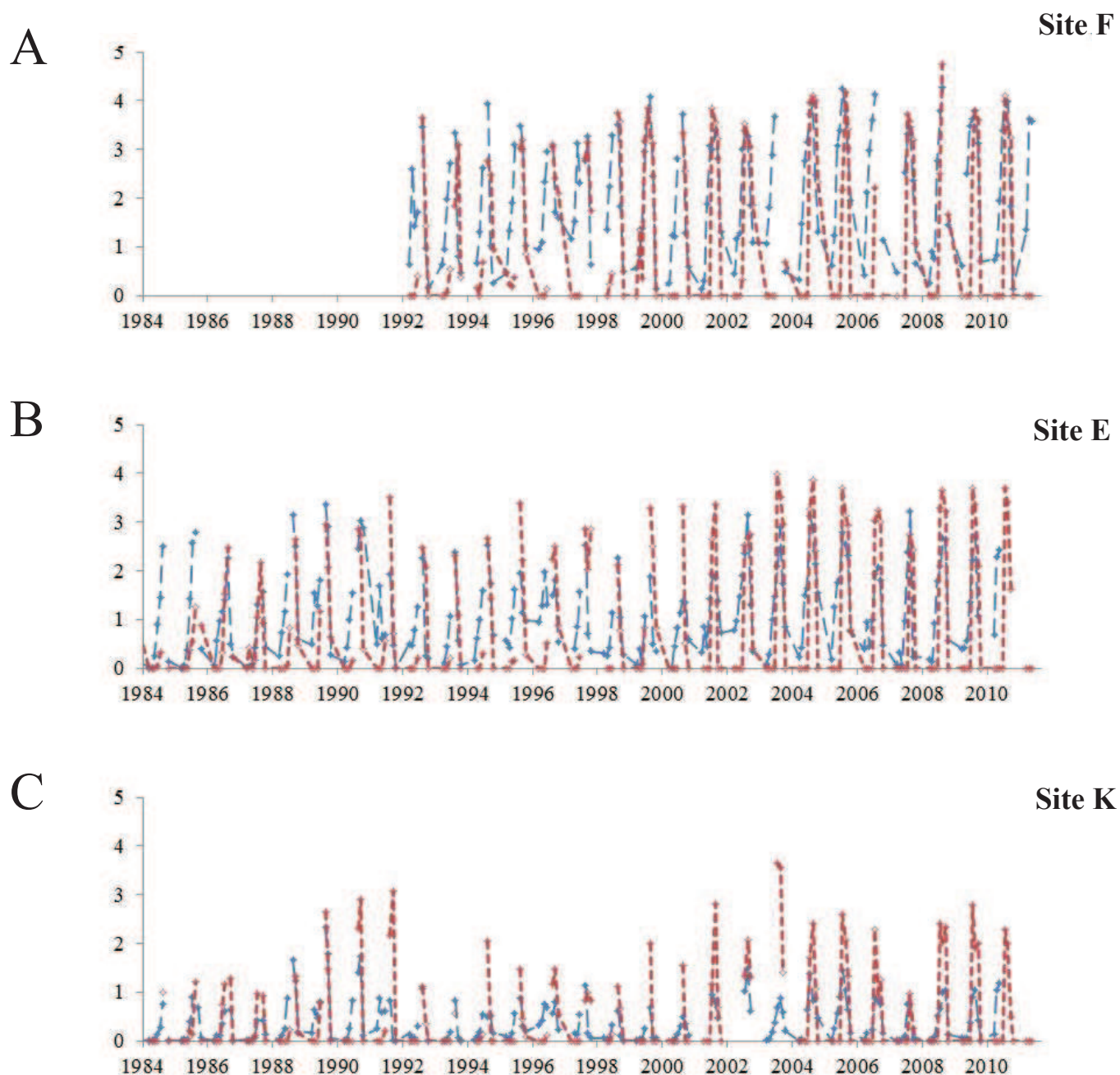


Figure 5: Comparison between observed (in red) and modeled (in blue) abundance of *Acartia tonsa* ($\log_{10}(x+1)$) at three sampling stations in the Gironde estuary. A. Station F. B. Station E. C. Station K. Modeled data originated from the realized niche assessed from monthly water temperature and salinity and using a mixed Gaussian-linear model (see Fig. 2C).

Year-to-year changes in the probabilities of occurrence of *A. tonsa*, assessed by the NPPEN model, showed a phase of increasing probabilities from 1983 (first observation of the species) to ~1992 in both sites E and K. Although the seasonality was detected, the pattern was less clear than the pattern retrieved from both the discrete and mixed Gaussian-linear models. However the NPPEN model estimated a spatial distribution of *A. tonsa* in accordance with the salinity gradient: higher probabilities were estimated for the site F (Figure 6A), intermediate for site E (Figure 6B) and low probabilities for site K (Figure 6C).

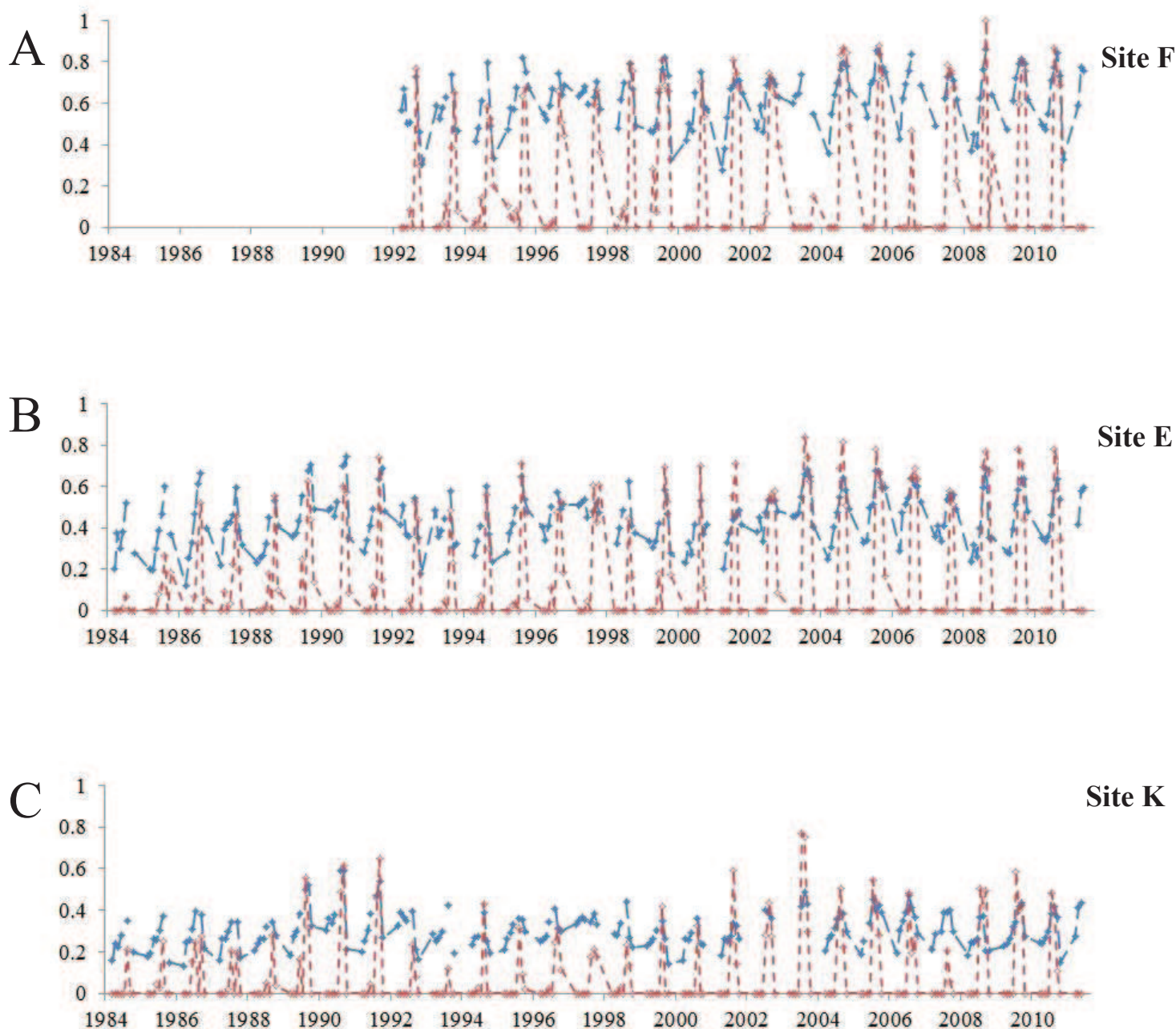


Figure 6: Comparison between observed (in red) and modelled (in blue) abundance of *Acartia tonsa* ($\log_{10}(x+1)$) at three sampling stations in the Gironde estuary. A. Station F. B. Station E. C. Station K. Modeled data originated from the NPPEN model (see Fig. 2D).

The RMSD and correlation coefficients between observed (i.e. abundances having been standardized) and estimated times series from the NPPEN model were similar to those of the empirical models ('DM' and 'MGL'; Figure 4). Its position away from the observations on Taylor diagrams was due to the low standard deviations ($\sigma_{\text{NPPEN}} \leq 0.13$) of the NPPEN model. One explanation could be that the occurrence probability range was already between 0 and 1 before normalization.

Relation between hydro-climatic evolution and *A. tonsa* abundance

The monthly temperature and salinity associated with each sampling of *A. tonsa* at site E for the period 1978-1983 were characterized by maximal values of $\sim 26^{\circ}\text{C}$ and ~ 14 P.S.U. (23.5°C and 13.5 P.S.U. in August). We recall here that we only disposed of data before 1983 for sampling site E. Changes in both salinity and temperature in the Gironde estuary (blue dots, Figure 7) between the two period, before (1978-1983, Figure 7A) and after the apparition of *A. tonsa* (1984-2011, Figure 7B) highlighted the influence of warming and marinisation processes, changes in environmental conditions being associated to higher estimated abundance of *A. tonsa* (Figure 7).

Comparable results with the NPPEN model (results not shown) were observed. Although the estimated probabilities of occurrence of *A. tonsa* were low for the period 1978-1983 (between 0 and 0.4), high probabilities (between 0.7 and 1) were observed from 1984 onwards.

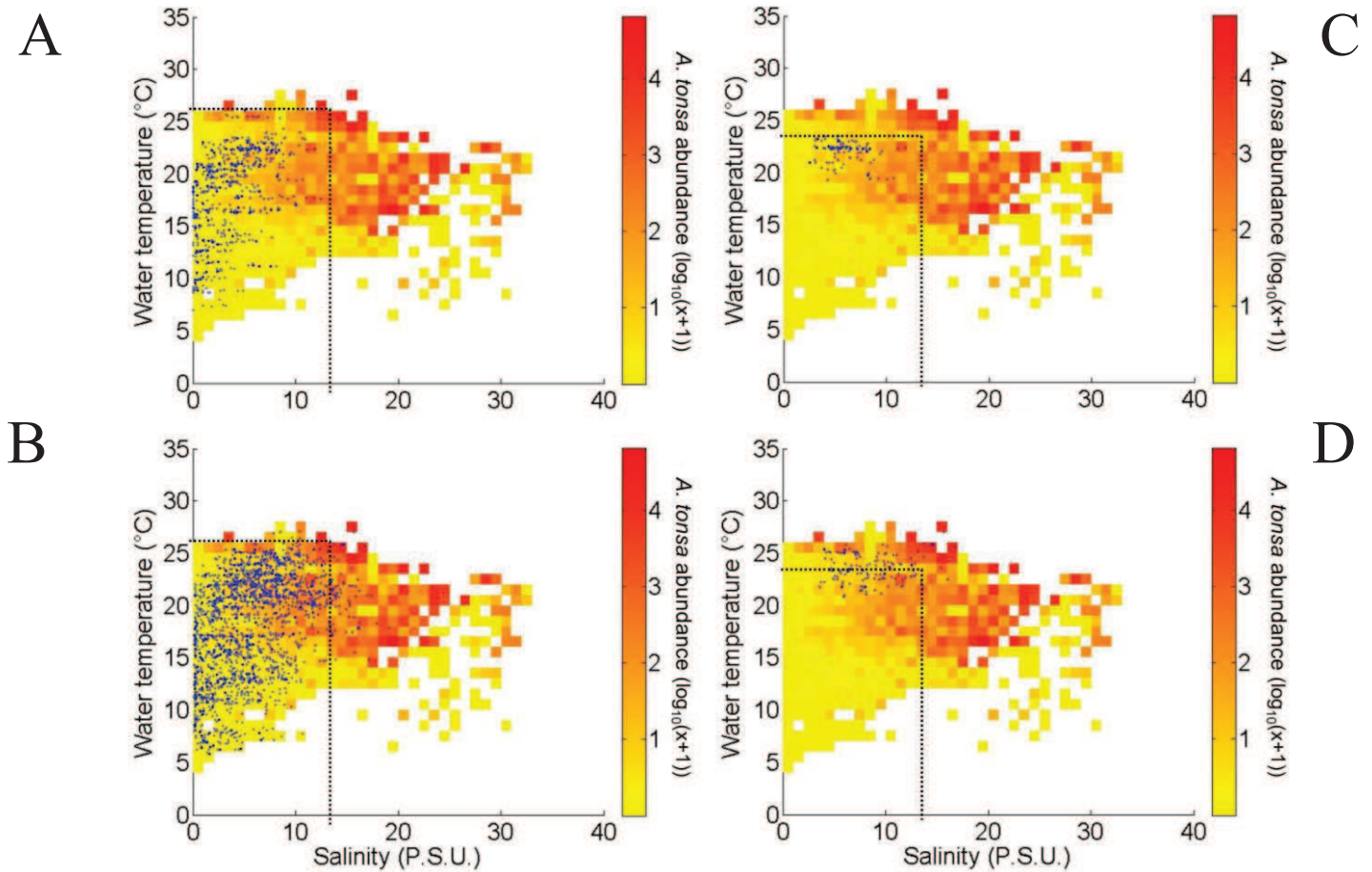


Figure 7: Monthly water temperature and salinity of each record of *Acartia tonsa* at Station E. A. Occurrences of *Acartia tonsa* (blue dots) for period 1978-1983 (all months). **B.** Occurrences of *Acartia tonsa* (blue dots) for period 1978-1983 (August). **C.** Occurrences of *Acartia tonsa* (blue dots) for period 1984-2011 (all months). **D.** Occurrences of *Acartia tonsa* (blue dots) for period 1984-2011 (August). The estimated realized niche was superimposed (see Fig. 2A). Both temperature and salinity maxima from period 1978-1983 were also superimposed as black dotted lines.

Discussion

Brylinski [47] first presented a map of the spatial distribution of the copepod *A. tonsa* in Europe. Originating from the North American coast, *A. tonsa* could have been transported by maritime traffic to Europe. According to David et al. [17], the copepod was observed in the Gironde estuary for the first time in 1983. Many studies have been conducted on the ecology of the species to assess its physiological traits [41,48-54]. All the authors defined *A. tonsa* as a euryhaline and eurytherm species with a very large range of tolerance measured by both *in situ* and laboratory experiments [41]. These two properties explain its ubiquity in many Atlantic Ocean estuaries [41,42,47]. Gonzales [42] evaluated species critical thermal maximum and lethal temperature. By gradually increasing temperature until "uncoordinated" movements of the species, a critical thermal maximal value around 37°C (50% of individuals being able to tolerate a temperature of 37°C for 4h) was evaluated and a lethal death temperature near 41-46.3°C was assessed. The species was able to adapt to a wide range of temperature between -1°C and 32°C, Gonzales [42] collected several individuals in the Narragansett bay (Rhode Island) at temperature of about -1°C. Cervetto et al. [41] experimentally characterized both the maximum and minimum values of salinity in which *A. tonsa* could survive. They estimated an impressive range between ~1 and 72 P.S.U. with an optimal adaptation of the species between 15 and 22 P.S.U. for copepodites. These results were in accordance with previous observations [55], which found a maximal salinity threshold of 25 P.S.U. for nauplii stages. This upper value would limit the colonization of marine waters by the early stages of development of *A. tonsa*, these stages being more sensitive than the adults to changes in salinity [55].

Our estimations of both fundamental and realized niches are therefore in accordance with these experimental measurements. Estimated optimal salinity conditions were observed for values over 15-17 P.S.U. and a maximal value of 34 P.S.U. was observed in the estuary for the period 1999-2011. Moreover, our results estimated low abundances of *A. tonsa* for a salinity value under 3-5 P.S.U.. These results are supported by previous studies on species eggs quiescence and hatching success. Hojgaard et al. [49] showed that a strong quiescence process was induced at 0 salinity (and at both 17 and 25 °C) and

Holste and Peck ([50]; see also Peck and Holste [52]) observed an asymptotical increase in eggs hatching success for salinity between 0 and 17 P.S.U., a maximum being observed between 17 and 25 P.S.U.

Regarding temperature, we estimated an optimal value around 17-25°C with all modeling approaches and a density reduction being estimated under a temperature value of 10°C for empirical models and 13°C for the NPPEN model. However this species is also known to potentially produce diapause eggs (or low quality eggs; Zillioux and Gonzalez [56]), at a thermal threshold experimentally estimated at about 10-13°C. Under this minimal temperature value, species may produce diapause eggs and no hatching was observed for eggs incubated at low temperatures (<12°C) by Holste and Peck [50] and interestingly a maximum was observed between 22-23°C.

When the realized niche of *A. tonsa* was compared to its fundamental niche (Figures 2A, B, C versus 2D), we noticed some differences, especially for species occurrence at low temperatures (< 13°C). These temperature values, mainly corresponding to winter conditions, are associated to species absence from samplings (see [30,57]) even if the NPPEN model did not estimate null probabilities of species occurrence (with all salinity values associated; from 0 to ~30 P.S.U.). However, the success of an invader population over time can not only be linked to abiotic parameters such as temperature or salinity. Biotic resistance exerted by native species can also possibly play a role and induce some differences between invader's realized and fundamental niches [58-60]. Indeed, the native copepod species *Eurytemora affinis* has a production period centered around March [30]. *E. affinis* would be favored at this period when the maximum turbidity zone (MTZ) is particularly important because this species is known (i) to be able to feed on detritus and detrital vegetal matter in contrast with *A. tonsa* [17], and (ii) to have a higher ability to select its prey among inorganic matter compared to *Acartia* spp. [61]. Thus, the NPPEN model would have not taken into account the presence of *E. affinis*. This hypothesis may be especially true for salinities between 0 and 18 P.S.U. (conditions encountered in the oligo-mesohaline estuarine regions). Regarding higher salinities, other species are present - some neritic copepod species -, that also have not been considered in the NPPEN model. Moreover, some of these species have recently been proved to

significantly progress in the estuary in response to the estuary marinisation [62]. In conclusion, the physiological niche of *Acartia tonsa* estimated by the NPPEN model only reflected what would be the fundamental niche if no other parameter was acting, for example, with no resource or space competition. This may also explain the difference observed between species realized and fundamental niches.

Considering species temporal variability with only 2 climate-driven parameters, we estimated values of *A. tonsa* abundances at each site. Although our models underestimated species density, especially at the more upstream site, the seasonality of *A. tonsa* was well reproduced with a production peak around August. This result was in accordance with species seasonal pattern characterized by an autumnal peak of abundance regardless the time series period or site (see [17]) and with other studies in many North European estuaries (the Scheldt, [63]; the Ems, [64]). No lag was found between observed data times series and the models results as it can be the case sometimes since models are not taking into account a possible temporal lag associated to species development time. Our model also estimated a spatial distribution responding to the estuary haline gradient with maximal abundances estimated at the more downstream site. This result was not surprising as *A. tonsa* was observed in the polyhaline area of the Gironde estuary a long time before it was first recorded in the oligo-mesohaline area in 1983 [17].

Since its first record in the Gironde estuary in 1983, species abundance substantially increased [17]. After 1999, the density of the copepod became superior to the abundance of its autochthonous congener species, *A. biflosa* and even reached densities comparable with the dominant native species *E. affinis* [17,30]. The colonization process of the species took place in different phases: from 1978 to 1982, *A. tonsa* was absent; from 1983 to 1987, species was sporadically observed; from 1988 to 1992, the calanoid was present in low abundance; from 1993 to 1998, the species exponentially increased; and since 1999 high abundances of *A. tonsa* are regularly observed [17]. Regarding the NPPEN estimations, similar long-term trends were noticeable as we observed an increasing trend in estimated probabilities of occurrence; higher probabilities being estimated toward the end of the time series, reflecting the establishment of the species. However, the NPPEN model did not reproduce/estimate the seasonality of *A. tonsa* as well as the

two empirical models. We suspect that one of the possible explanations could be linked/due to the parameterization of species physiological niche. We used species survival range (found in the literature) that differs a lot from the environmental conditions experienced by *A. tonsa* in the estuary.

Finally our results suggest that both warming and marinisation of the Gironde estuary between the beginning (1978-1983) and the end (1984-2011) of the studied period, facilitated the establishment of an invasive species, in accordance with Raitos et al. [20] observations. Changes at a seasonal scale provided similar results (results not shown), comforting previous studies already pointing out strong links between temperature or salinity and *A. tonsa* abundances [17,21]. In the pursue of our study on a species providing a new food resource for fish and shrimps juveniles [65], there is a necessity of further investigations on species future evolution in the Gironde system in response to different climate scenarios [37]. Such studies also need to integrate co-occurring species as invasions could dramatically affect other species [66] and some possible consequences were already observed [17,62]. Another key issue would be species colonization consequences on the trophic food web as a progression of marine fish species, such as the sprat or the European anchovy, was already documented [67].

Acknowledgments

We express our thanks to staff of the National Institute for the Sciences of the Universe (INSU), and especially of the Aquitaine Observatory of Sciences of the Universe (OASU), the Irstea Bordeaux, and the entire SOMLIT team - technicians, researchers, captains and crews - who have contributed to the collection of samples since 1978. Data since 1997 are available at: <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr>.

References

1. Jennings S, Kaiser MJ (1998) The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances In Marine Biology*, Vol 34. London: Academic Press Ltd-Elsevier Science Ltd. pp. 201-+.
2. Omori M, Vanderspoel S, Norman CP (1994) Impact Of Human Activities On Pelagic Biogeography. *Progress In Oceanography* 34: 211-219.
3. Norse EA (1993) Global marine biological diversity. A strategy for building conservation into decision making; conservation WCfm, editor. 383 p.
4. Carlton JT, Geller JB (1993) Ecological Roulette - The Global Transport Of Nonindigenous Marine Organisms. *Science* 261: 78-82.
5. Edwards M, John AWG, Johns DG, Reid PC (2001) Case history and persistence of the non-indigenous diatom *Coscinodiscus wailesii* in the north-east Atlantic. *Journal Of The Marine Biological Association Of The United Kingdom* 81: 207-211.
6. Staneck RS (1998) Human influences on coastal ecosystems: does overfishing create trophic cascades? *Trends In Ecology & Evolution* 13: 429-430.
7. Omori M, Norman CP. Anthropogenic short-term effects on distribution patterns and food webs of pelagic organisms; 1998. Workshop Report. pp. 279-284.
8. MacDonald IAW (1994) Global change and alien invasions: implications for biodiversity and protected area management. In: Solbrig OT, van Emden HM, P.G.W.J. vO, editors. *Biodiversity and global change*. Wallingford, Oxon, UK: CAB International. pp. 199-209.
9. Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
10. Jousson O, Pawlowski J, Zaninetti L, Zechman FW, Dini F, et al. (2000) Invasive alga reaches California - The alga has been identified that threatens to smother Californian coastal ecosystems. *Nature* 408: 157-158.
11. Ricciardi A, MacIsaac HJ (2000) Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. *Trends In Ecology & Evolution* 15: 62-65.
12. Beck MW, Heck KL, Able KW, Childers DL, Eggleston DB, et al. (2001) The identification,

conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience* 51: 633-641.

13. Blaber SJM, Blaber TG (1980) Factors Affecting The Distribution Of Juvenile Estuarine And Inshore Fish. *Journal Of Fish Biology* 17: 143-162.
14. Haedrich RL (1983) Estuarine fishes. In: Ketchum BH, editor. *Estuaries and Enclosed Seas Ecosystems of the World*. Amsterdam: Elsevier. pp. 183-207.
15. Beaugrand G, Kirby RR (2009) Spatial changes in the sensitivity of Atlantic cod to climate-driven effects in the plankton. *Climate Research* 41: 15-19.
16. Pauly D (2003) Ecosystem impacts of the world's marine fisheries. *Global Change NewsLetter* 55: 21-23.
17. David V, Sautour B, Chardy P (2007) Successful colonization of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary (SW France) - Natural or anthropogenic forcing? *Estuarine Coastal and Shelf Science* 71: 429-442.
18. Béguer M, Girardin M, Boët, P (2007) First record of the invasive oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 in France (Gironde estuary). *Aquatic Invasions* 2 (2):132-136.
19. Gucu AC (2002) Can overfishing be responsible for the successful establishment of *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea? *Estuarine Coastal And Shelf Science* 54: 439-451.
20. Raitsos DE, Beaugrand G, Georgopoulos D, Zenetos A, Pancucci-Papadopoulou AM, et al. (2010) Global climate change amplifies the entry of tropical species into the Eastern Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography* 55: 1478-1484.
21. Aravena G, Villate F, Uriarte I, Iriarte A, Ibanez B (2009) Response of *Acartia* populations to environmental variability and effects of invasive congeners in the estuary of Bilbao, Bay of Biscay. *Estuarine Coastal And Shelf Science* 83: 621-628.
22. Arrhenius S (1889) On the reaction velocity of the inversion of cane sugar by acids. *Zeitschrift für Physikalische Chemie* 4: 226-248.
23. Beaugrand G, Reid PC (2003) Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology* 9: 801-817.

24. Magnuson JJ, Crowder LB, Medvick PA (1979) Temperature as an ecological resource. *American Zoologist* 19: 331-343.
25. Mauchline J (1998) *The Biology of Calanoid Copepods*. San Diego, USA: Academic Press. 710 p.
26. Vilas C, Drake P, Pascual E (2009) Inter- and intra-specific differences in euryhalinity determine the spatial distribution of mysids in a temperate European estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 369: 165-176.
27. Allen GP, Castaing P, Klingebiel A (1972) Study on circulation of water masses at mouth of Gironde. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'academie des sciences Série D* 275: 181-.
28. Abril G, Etcheber H, Le Hir P, Bassoullet P, Boutier B, et al. (1999) Oxic/anoxic oscillations and organic carbon mineralization in an estuarine maximum turbidity zone (The Gironde, France). *Limnology and Oceanography* 44: 1304-1315.
29. Sautour B, Castel J (1995) Comparative spring distribution of zooplankton in 3 macrotidal European estuaries. *Hydrobiologia* 311: 139-151.
30. David V, Sautour B, Chardy P, Leconte M (2005) Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: The Gironde estuary (France). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 64: 171-184.
31. Chaalali A, Beaugrand G, Boët P, Sautour B (accepted) Climate-caused abrupt shifts in a European macrotidal estuary. *Estuaries & Coasts*.
32. Couprie B, Neau M, Leurent T (2008) Évaluation des impacts du changement climatique sur l'estuaire de la Gironde et prospective à moyen terme. *EAUCEA*. 120 p.
33. Goberville E, Beaugrand G, Sautour B, Treguer P (2010) Climate-driven changes in coastal marine systems of western Europe. *Marine Ecology-Progress Series* 408: 129-U159.
34. Savoye N, David V, Morisseau F, Etcheber H, Abril G, et al. (2012) Origin and composition of particulate organic matter in a macrotidal turbid estuary: The Gironde Estuary, France. *Estuarine Coastal And Shelf Science* 108: 16-28.
35. Hutchinson GE (1978) *An introduction to population ecology*: Yale University Press. 256 p.
36. Pulliam HR (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349-361.

-
37. Beaugrand G, Lenoir S, Ibanez F, Mante C (2011) A new model to assess the probability of occurrence of a species, based on presence-only data. *Marine Ecology Progress Series* 424: 175-190.
 38. Taylor KE (2001) Summarizing multiple aspects of model performance in a single diagram. *Journal Of Geophysical Research-Atmospheres* 106: 7183-7192.
 39. Beaugrand G, Lindley JA, Helaouet P, Bonnet D (2007) Macroecological study of *Centropages typicus* in the North Atlantic Ocean. *Progress In Oceanography* 72: 259-273.
 40. Fort J, Beaugrand G, Gremillet D, Phillips RA (2012) Biologging, Remotely-Sensed Oceanography and the Continuous Plankton Recorder Reveal the Environmental Determinants of a Seabird Wintering Hotspot. *Plos One* 7.
 41. Cervetto G, Gaudy R, Pagano M (1999) Influence of salinity on the distribution of *Acartia tonsa* (Copepoda, Calanoida). *Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology* 239: 33-45.
 42. Gonzales JG (1974) Critical thermal maxima and upper temperature for the calanoid copepods *Acartia tonsa* and *A. clausi*. *Marine Biology* 27: 219-223.
 43. Allen JJ, Somerfield PJ, Gilbert FJ (2007) Quantifying uncertainty in high-resolution coupled hydrodynamic-ecosystem models. *Journal Of Marine Systems* 64: 3-14.
 44. Raick C, Soetaert K, Gregoire M (2006) Model complexity and performance: How far can we simplify? *Progress In Oceanography* 70: 27-57.
 45. Raybaud V, Nival P, Prieur L (2011) Short time-scale analysis of the NW Mediterranean ecosystem during summer-autumn transition: A 1D modelling approach. *Journal Of Marine Systems* 84: 1-17.
 46. Loots C, Vaz S, Planque B, Koubbi P (2010) What controls the spatial distribution of the North Sea plaice spawning population? Confronting ecological hypotheses through a model selection framework. *Ices Journal Of Marine Science* 67: 244-257.
 47. Brylinski JM (1981) Report on the presence of *Acartia tonsa* Dana (Copepoda) in the harbour of Dunkirk (France) and its geographical distribution in Europe. *Journal of Plankton Research* 3: 255-260.
 48. Gaudy R, Cervetto G, Pagano M (2000) Comparison of the metabolism of *Acartia clausi* and *A-tonsa*:

- hr data-bbox="65 75 933 77"/>
- influence of temperature and salinity. *Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology* 247: 51-65.
49. Hojgaard JK, Jepsen PM, Hansen BW (2008) Salinity-induced quiescence in eggs of the calanoid copepod *Acartia tonsa* (Dana): a simple method for egg storage. *Aquaculture Research* 39: 828-836.
50. Holste L, Peck MA (2006) The effects of temperature and salinity on egg production and hatching success of Baltic *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida): a laboratory investigation. *Marine Biology* 148: 1061-1070.
51. Pastorinho R, Vieira L, Re P, Pereira M, Bacelar-Nicolau P, et al. (2003) Distribution, production, histology and histochemistry in *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) as means for life history determination in a temperate estuary (Mondego estuary, Portugal). *Acta Oecologica-International Journal Of Ecology* 24: S259-S273.
52. Peck MA, Holste L (2006) Effects of salinity, photoperiod and adult stocking density on egg production and egg hatching success in *Acartia tonsa* (Calanoida: Copepoda): Optimizing intensive. *Aquaculture* 255: 341-350.
53. Svetlichny L, Hubareva E, Belmonte G, Isinibilir M, Ustun F, et al. (2010) Vulnerability of copepod eggs in salinity and temperature gradients of the Marmara and Black Seas. *Marine Ecology Progress Series* 419: 109-120.
54. White JR, Roman MR (1992) Egg-Production By The Calanoid Copepod *Acartia-Tonsa* In The Mesohaline Chesapeake Bay - The Importance Of Food Resources And Temperature. *Marine Ecology Progress Series* 86: 239-249.
55. Tester T, Turner JT (1991) Why is *Acartia tonsa* restricted to estuarine habitats? *Bulletin of the Plankton Society of Japan*: 603-611.
56. Zillioux EJ, Gonzales JG. Egg dormancy in a neritic calanoid copepod and its implications to overwintering in boreal waters; 1972. pp. 217-230.
57. Selleslagh J, Lobry J, N'Zigou AR, Bachelet G, Blanchet H, et al. (2012) Seasonal succession of estuarine fish, shrimps, macrozoobenthos and plankton: Physico-chemical and trophic influence. The Gironde estuary as a case study. *Estuarine Coastal And Shelf Science* 112: 243-254.
58. Dzialowski AR (2010) Experimental effect of consumer identity on the invasion success of a non-

native cladoceran. *Hydrobiologia* 652: 139-148.

59. Parkes SM, Duggan IC (2012) Are zooplankton invasions in constructed waters facilitated by simple communities? *Diversity And Distributions* 18: 1199-1210.
60. Taylor CM, Duggan IC (2012) Can biotic resistance be utilized to reduce establishment rates of non-indigenous species in constructed waters? *Biological Invasions* 14: 307-322.
61. Gasparini S, Castel J (1997) Autotrophic and heterotrophic nanoplankton in the diet of the estuarine copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia bifilosa*. *Journal Of Plankton Research* 19: 877-890.
62. Chaalali A, Chevillot X, Beaugrand G, David V, Luczak C, et al. (in press) Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: A warming and marinisation consequence? *Estuarine Coastal And Shelf Science*.
63. Bakker C, de Pauw N (1975) Comparison of plankton assemblages of identical salinity ranges in estuarine tidal, and stagnant environments. II. Zooplankton. *Netherlands Journal of Sea Research* 9: 145-165.
64. Baretta JW, Malschaert JFP (1988) Distribution and abundance of the zooplankton of the Ems estuary (North Sea). *Netherlands Journal of Sea Research* 22: 69-81.
65. Sorbe JC (1981) La macrofaune vagile de l'estuaire de la Gironde - Distribution et migration des espèces: modes de reproduction, régimes alimentaires. *Océanis* 6: 579-592.
66. Williams RJ, Berlow EL, Dunne JA, Barabasi AL, Martinez ND (2002) Two degrees of separation in complex food webs. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* 99: 12913-12916.
67. Pasquaud S, Bégue M, Larsen MH, Chaalali A, Cabral E, et al. (2012) Increase of marine juvenile fish abundances in the middle Gironde estuary related to warmer and more saline waters, due to global changes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 104: 46-53.

5.1.2. En résumé ...

Question posée par cette étude : dans quelle mesure le changement climatique permet-il à lui seul d'expliquer la colonisation et l'essor d'une espèce introduite, *Acartia tonsa*, dans l'estuaire ?

Résultats :

- En considérant uniquement deux paramètres, la température et la salinité, reflétant les modifications du climat et connus pour leur incidence sur la physiologie et le métabolisme des organismes, une estimation proche de la dynamique réelle d'*Acartia tonsa* (saisonnalité reproduite avec une période de production estimée autour du mois d'août, prédiction *a posteriori* de la colonisation de l'espèce) et de sa répartition (gradient aval-amont avec des *maxima* estimés à l'aval) au sein de l'estuaire est obtenue.
- Sont ainsi estimées les niches réelle et fondamentale de l'espèce et caractérisés des *optima* et gammes de tolérance thermiques et halins cohérents avec la littérature (autour de 15-17 P.S.U. et de 17-25°C).
- Ces résultats suggèrent une incidence du réchauffement et de la marinisation dans le succès de la colonisation de l'estuaire par l'espèce. Ils semblent également indiquer des conditions défavorables à son développement avant 1983.

Élargissements :

- Enfin, les différences observées entre niche fondamentale et niche réelle suggèrent l'importance de facteurs supplémentaires conditionnant la niche des organismes et sont également à relier à la vaste gamme de conditions supportées par l'espèce.

DISCUSSION & CONCLUSIONS

Cette discussion générale est enrichie d'apports issus des derniers travaux que j'ai pu développer en fin de thèse (après rédaction des articles). Ces apports permettant parfois un éclairage complémentaire à ceux des publications présentées dans la thèse et faisant l'objet de publications actuellement soumises (en annexes), sont synthétisés sous forme d'encadrés en cas de besoin dans le texte (sélection d'idées et de figures clé illustrant les propos développés en annexe).

6.1. De l'évolution à long terme vers la non-linéarité

Mes travaux s'appuient sur une chronique de données exceptionnelle regroupant de nombreux paramètres climatiques, physiques, chimiques et biologiques issus de plusieurs suivis de l'estuaire (états de référence de 1975-76 et 2003, suivis écologique et halieutique du CNPE, campagnes SOGIR/SOMLIT). L'acquisition continue de plus de 35 ans confère à ces études un recul historique rare en milieu côtier (Marty *et al.* 2002, Fernandez de Puellas *et al.* 2004) bien qu'il soit fondamental pour la compréhension de la variabilité naturelle et anthropique des écosystèmes à l'échelle pluri-décennale, la détection de variations pluriannuelles (cycles, tendances, *shifts*) et la prédiction des changements futurs (Southward 1995).

Les estuaires, comme tout écosystème, peuvent être décrits comme des systèmes stochastiques car toutes les variables descriptives de ces environnements possèdent une variabilité naturelle intrinsèque. Cette variabilité peut se décomposer en une composante spatiale et une composante temporelle (Legendre & Borcard 2006). L'analyse des séries temporelles, obtenues à partir d'une acquisition régulière de mesures de paramètres caractérisant ces environnements, se décompose classiquement en l'étude : (i) de cyclicités (inter- et intra-annuelles), (ii) de grandes tendances (à long terme), et (iii) d'événements aléatoires ou bruit (Legendre & Legendre 1998). La recherche de tendances et leur caractérisation passent assez souvent, lorsque les conditions d'application sont vérifiées, par l'emploi de régressions/modèles linéaires dont le principal avantage est de permettre de quantifier une augmentation ou une diminution, à condition qu'elle soit significative. Toutefois, les limites de tels

ajustements sont souvent notables. L'une des raisons principales est liée à l'existence d'effets de seuil ou encore de valeurs critiques engendrant des basculements rapides, des évolutions dites non-linéaires.

Une illustration possible de cette notion d'évolution non linéaire peut être trouvée dans les travaux de Beaugrand *et al.* (2008) avec la caractérisation faite de l'évolution des températures océaniques de surface (SST) et des communautés zooplanctoniques. Ces derniers ont ainsi montré qu'un passage d'une température moyenne de 9 à 10°C a induit une réponse non linéaire de l'ensemble de la communauté planctonique de l'Atlantique nord. Ce changement abrupt, détecté à la fois sur la taille des organismes, leur densité et leur diversité, est intervenu vers 1987 en réponse au franchissement d'un seuil critique de température pour les organismes. Sous l'angle de l'écophysiologie des organismes, cet exemple serait transférable à d'autres descripteurs biologiques de l'environnement. La caractérisation et la prédiction de telles évolutions non-linéaires susceptibles d'induire des changements d'état de l'écosystème (Carpenter & Brock 2006, Scheffer 2009) constituent un enjeu majeur en matière de gestion et de conservation des écosystèmes.

Par ailleurs, plusieurs auteurs s'accordent à dire que l'un des principaux intérêts du suivi à long terme de paramètres biologiques, notamment de communautés planctoniques, est de rendre possible la détection de changements intervenus à l'échelle des écosystèmes, susceptibles de ne pas être mis en évidence à partir de l'observation de seuls descripteurs environnementaux (Taylor *et al.* 2002, Hays *et al.* 2005, Ibanez & Beaugrand 2008). La non-linéarité des réponses de ces communautés biologiques peut ainsi amplifier le signal de perturbations subtiles de l'environnement comme l'augmentation de température graduelle entraînant par exemple le franchissement d'un seuil (de Young *et al.* 2004). Pour autant, peu d'études à ce jour ont caractérisé de telles évolutions non-linéaires des communautés biologiques en milieu estuarien. La difficulté de compréhension de ces phénomènes tient à la fois à la multiplicité des forçages impliqués et à celles des échelles auxquels ils agissent.

De fait, les milieux estuariens, en tant que zones d'interface entre domaines marin et continental, sont susceptibles de répondre à des forçages de natures

différentes qu'il peut-être intéressant de caractériser. La difficulté d'identification de ces forçages présente plusieurs niveaux de complexité, liés à la variabilité spatio-temporelle intrinsèque de ces milieux. À cette variabilité naturelle du système, s'ajoute en effet celle de ses éléments constitutifs, ou sous-systèmes, en interaction et évoluant tous avec des variations rythmiques, chaotiques ou directionnelles (c.-à-d. des tendances) variées (Frontier *et al.* 2008, Luczak 2012).

L'identification de ces éventuelles évolutions non linéaires, des forçages impliqués et de leurs voies d'action constitue par conséquent un premier objectif de cette thèse.

6.2. Caractérisation de deux changements d'état de l'écosystème de la Gironde

Pour ces travaux, a été mise en œuvre une approche '*end-to-end*' (de bout en bout) : en considérant ainsi plusieurs compartiments biologiques appartenant à des maillons trophiques différents, des premiers maillons aux maillons supérieurs du réseau, soit les producteurs primaires, *via* la biomasse chlorophyllienne, le zooplancton (consommateurs primaires et/ou secondaires) et les poissons (prédateurs supérieurs). L'avantage de disposer du suivi de plusieurs compartiments est de pouvoir appréhender, dans son ensemble, la question des réponses de l'écosystème aux changements climatiques, comme cela a pu être étudié dans des systèmes marins, notamment en mer du Nord par Kirby & Beaugrand (2009), ou plus récemment par Cloern *et al.* (2010), dans la baie de San Francisco.

Une des premières questions alors posée concernait le choix d'une méthodologie permettant d'intégrer un ensemble de données de nature diverse (paramètres physiques, chimiques, climatiques et biologiques). Le choix s'est porté sur une approche par compartiments, basée sur des analyses en composantes principales en parallèle sur les différentes matrices de données (Beaugrand 2004, Weijerman *et al.* 2005, Cloern *et al.* 2010, Luczak *et al.* 2011). L'avantage majeur de cette méthodologie réside dans sa simplicité et dans sa possibilité d'application à l'ensemble des matrices. Elle permet également de caractériser les principales évolutions temporelles et donc de

déceler d'éventuels changements abrupts. Très visuelle, l'analyse employée met en évidence deux changements abrupts d'état de l'écosystème de la Gironde, au travers d'une inversion synchrone de signes des scores des composantes issues des différentes ACP. Le premier changement abrupt de l'ensemble des compartiments biologiques étudiés, observé à la fin des années 80 (~1987), a également été détecté sur les données de température de surface (SST) à l'échelle du bassin Atlantique nord et semble répondre à une intensification du réchauffement global (Alheit *et al.* 2005, Belkin 2009). Comme ceci a pu être observé dans d'autres écosystèmes de l'Atlantique nord tempéré (Beaugrand *et al.* 2008, 2009, Luczak *et al.* 2011), cette intensification du réchauffement global semble avoir induit des modifications de la physico-chimie des masses d'eau de l'estuaire, entraînant principalement un réchauffement et une marinisation du système (c.-à-d. une réduction des apports en eau douce et une pénétration accrue de masses d'eau marines). Les compartiments biologiques ont répondu simultanément à ces modifications de conditions environnementales ayant notamment favorisé des espèces de zooplancton et de poissons néritiques.

Le second changement abrupt du début des années 2000, semble refléter une réponse de l'écosystème à une modification de circulation atmosphérique également détectée par Goberville *et al.* (2010). Ces auteurs ont ainsi mis en évidence un changement de circulation et une diminution de l'intensité de vents zonaux dans l'Atlantique nord (c.-à-d. dans la trajectoire d'un parallèle, par opposition aux vents méridionaux dans l'axe d'un méridien). De telles modifications, potentiellement associées à des changements de trajectoire de dépressions (Dickson & Turrell 2000), pourraient avoir affecté les *patterns* de précipitations locales (Rogers 1997) et par voie de conséquence les débits de l'estuaire (Milliman *et al.* 2008), comme observé présentement. Cette hypothèse expliquerait aussi la diminution des concentrations en sels nutritifs, en chlorophylle *a* et en matières en suspension. Ces dernières étant moindres dans la zone étudiée, le bouchon vaseux étant davantage présent à l'amont, sont connues pour avoir des conséquences notoires sur les conditions d'oxygénation des eaux estuariennes (Etcheber *et al.* 2011) et une incidence sur les organismes, notamment certaines espèces de poissons.

Fin des années 1990 : intensification du réchauffement climatique (à l'échelle du bassin Atlantique nord et de l'estuaire) → incidence sur l'état de l'écosystème de la Gironde ?

Rappel : 3 shifts climatiques détectés (fin des années 80, 90 et début 2000)
et 2 changements d'état d'écosystème (fin des années de 80 et début des années 2000).

=> *Le système de la Gironde est néanmoins considéré comme réactif :*

- Les 2 changements d'états d'écosystème (fin 80ies et début 2000) constituent des réponses synchrones de l'ensemble du système à 2 forçages climatiques (1^{ère} phase d'intensification du réchauffement et modification de circulation atmosphérique)
- **Problème : quid du shift climatique de 1996 = pas de répercussion directe sur l'écosystème ?**
=> 2 hypothèses sont proposées :
 - shift écosystémique du début 2000 = réponse différée au shift climatique de 1996 ? → hypothèse non écartée totalement mais non privilégiée (concordance avec travaux précédents, Goberville 2010, Goberville *et al.* 2010),
 - shift écosystémique de 1996 décrit à une échelle plus globale (Beaugrand & Reid 2012; Reid & Beaugrand 2012), non détecté sur les données de l'estuaire méso-oligohalin mais hypothèse forte que le changement observé dans l'estuaire polyhalin constitue une réponse au shift climatique de fin 1990 (cf. Annexe 4; évolution graduelle de la CPISST)

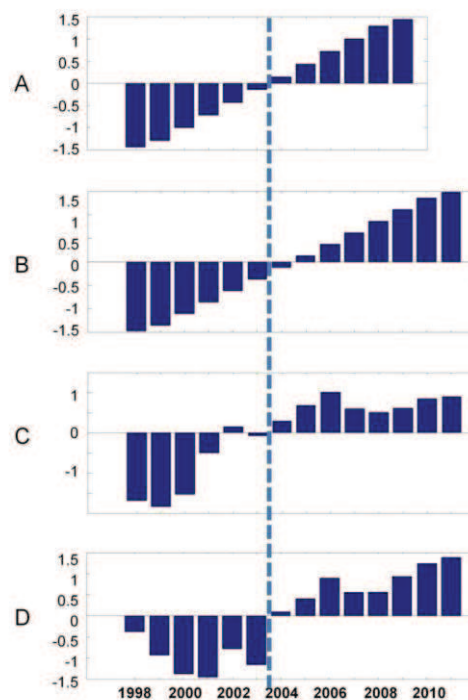


Figure 4 (Annexe 4) Long-term changes in hydro-climatic, physical-chemical variables, and biological variables. **A.** SST PC1 scores. **B.** Gironde river discharge anomalies. **C.** PC1 of physicochemical parameters. **D.** PC1 of copepods species. Times series were normalized.

Fluctuations dans le Golfe de Gascogne et marinisation de l'estuaire

- Une structuration du Golfe en grandes provinces hydrologiques relativement homogènes (en se basant sur 4 paramètres : température de fond, profondeur de la couche de mélange, salinité de surface et déficit énergétique) a été décrite par Planque *et al.* (2004, 2006) distinguant assez nettement les systèmes estuariens (Loire, Gironde - faibles % de couverture spatiale, importance des débits).

- Une corrélation entre les modifications interannuelles observées à l'échelle du Golfe a été observée et est à relier à un/des facteur(s) global(aux) (Planque *et al.* 2004, 2006 ; Hémery *et al.* 2008) et plus généralement à des indices climatiques. Ils citent les vents et des modifications de circulation atmosphérique (*via* les précipitations).

=> Ces travaux qui se placent à une échelle intermédiaire/régionale (entre celle de l'estuaire et celle du bassin nord-Atlantique ; Beaugrand & Reid 2003, Beaugrand *et al.* 2008) vont dans le sens des résultats présentés dans le chapitre 4 et font lien avec les observations de Goberville *et al.* (2010 ; sur le littoral français), qui ont mis en évidence une modification majeure des régimes de vents zonaux dans l'Atlantique nord et une incidence possible sur les patterns de précipitations.

- Par conséquent, l'exploitation de l'influence d'événements hydrologiques ponctuels tels qu'observés dans le Golfe de Gascogne et pouvant potentiellement influencer mécaniquement le système estuarien de la Gironde pourrait nous apporter des éléments de compréhension complémentaires aux résultats déjà acquis.

=> Toutefois, dans un contexte de marinisation en cours associé à une pénétration accrue de masses d'eaux néritiques externes (plume de l'estuaire de la Gironde), les travaux d'Albaina & Irigoien (2007) semblent indiquer que les communautés zooplanctoniques associées à ces masses d'eaux soient à rapprocher de celles de systèmes aux caractéristiques physico-chimiques proches tels que Marennes Oléron ou du Bassin d'Arcachon (Sautour & Castel 1993, Albaina & Irigoien 2007).

Ces travaux mettent ainsi en évidence une même réponse de l'écosystème estuarien dans son ensemble à deux reprises à un forçage climatique, décelé à l'échelle du bassin Atlantique nord, qui a induit à la fois des conséquences sur les propriétés physico-chimiques des masses d'eau et simultanément sur les communautés biologiques, en particulier le zooplancton et les poissons. Ces résultats et la similitude avec des observations faites en d'autres lieux, posent également la question de l'emprise spatiale des changements observés dans la mesure où les *shifts* identifiés semblent concomitants à ceux identifiés en mer du Nord (Kroncke *et al.* 1998, Reid & Edwards 2001, Weijerman *et al.* 2005), en mer Baltique (Alheit *et al.* 2005), en mer Méditerranée (Conversi *et al.* 2010) ou encore dans certains systèmes terrestres, comme le lac de Genève (Anneville *et al.* 2002). Ils semblent en accord avec la théorie de Reid & Beaugrand (2012) expliquant ce synchronisme de réponses (*shifts*) observées dans plusieurs systèmes, incluant des systèmes estuariens (Cloern *et al.* 2010, Goberville *et al.* 2010). Leur hypothèse suggère une réponse de l'ensemble de ces environnements à une intensification globale, planétaire, du réchauffement climatique, détectée sur les anomalies de température (Belkin 2009) et sur la chaleur thermique océanique (Levitus *et al.* 2009). De fait, ces auteurs proposent une propagation des anomalies thermiques le long des plateaux continentaux/marges continentales depuis les mers tropicales vers les pôles, potentiellement *via* certains courants (Reid & Beaugrand 2012). Dans ce contexte de réponse généralisée à une altération climatique à l'échelle globale, mes résultats permettent d'illustrer le transfert d'un forçage climatique agissant à large échelle, à un écosystème estuarien (la Gironde), et son incidence sur le système dans son ensemble.

Un tel résultat n'était, *a priori*, pas intuitif dans la mesure où les estuaires sont connus pour être des systèmes soumis à des forçages anthropiques locaux (Rochard *et al.* 1990, Bamber & Seaby 2004, Couprie *et al.* 2008, Imbert *et al.* 2008) dont on aurait pu penser que les conséquences sur l'écosystème soient en mesure de masquer, au moins partiellement, les modifications liées au climat. Or les modifications observées, y compris sur les compartiments biologiques, sont caractérisées par leur très forte réactivité aux modifications climatiques et la quasi-absence de décalages temporels entre compartiments observés. Ce point constitue un des apports essentiels de ce travail. Il est d'autant plus intéressant d'observer ces réponses synchrones à l'échelle des communautés estuariennes que les taxons considérés (poissons et zooplancton)

ont des traits d'histoire de vie différents, susceptibles de moduler la réponse des organismes et la datation des *shifts* identifiés (décalages possibles ; Beaugrand *et al.* 2004).

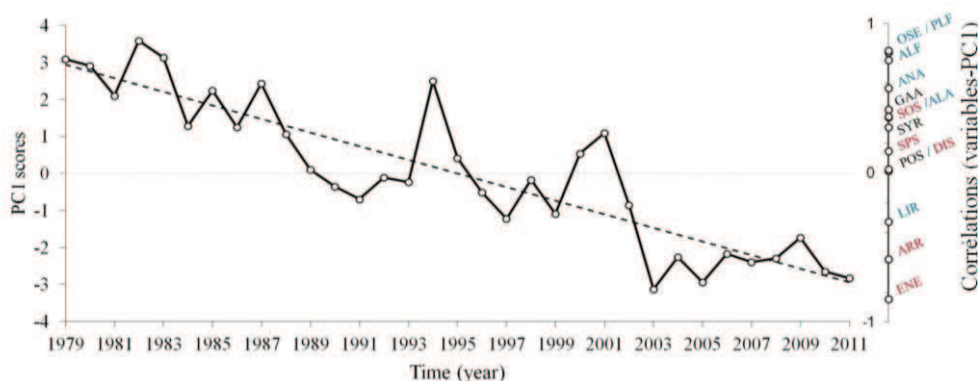
6.3. Les enjeux de la détection et de la prédiction des changements abrupts

La détection de changements abrupts d'état de l'écosystème présente un autre intérêt majeur, posant la question de la résilience des écosystèmes. Celle-ci se définit comme « *la capacité des écosystèmes à se remettre d'une perturbation sans se dégrader lentement ou bien basculer de manière abrupte vers un autre état instable (avec un mode de fonctionnement différent)* » (Hughes *et al.* 2005). Cette notion de résilience des écosystèmes, ainsi que sa possible érosion, renvoie à des systèmes plus vulnérables aux perturbations et interroge sur la réversibilité ou non des changements en cours (deYoung *et al.* 2004, 2008). Ces changements, qui sont susceptibles d'affecter par exemple des espèces dites clé d'écosystème, comme le copépode *Calanus finmarchicus* en mer du Nord (Beaugrand *et al.* 2003), seraient alors susceptibles de faire disparaître la pérennité d'une fonction assurée par l'écosystème ou en d'autres termes un service écosystémique assuré par le maintien de l'espèce. Ces modifications et leurs impacts possibles sur les écosystèmes se conçoivent peut-être plus aisément si l'on prend pour exemple des espèces marines de poissons d'importance commerciale. Dans l'Atlantique, le déclin des stocks d'espèces commerciales de poissons a ainsi orienté l'économie de la pêche vers une économie plus précaire s'appuyant sur les stocks de homards et autres crustacés (Steneck *et al.* 2004). Il est possible intuitivement d'imaginer quelles conséquences socio-économiques dévastatrices pourrait avoir une perturbation telle qu'une épidémie touchant cette communauté de crustacés, similaire par exemple à celles ayant pu toucher des populations d'oursins (Harvell *et al.* 2004). Dans cet exemple, repris par Hughes *et al.* (2005) dans leur synthèse, l'érosion de la résilience de l'écosystème est apparue *via* une composante anthropique, une surexploitation des ressources biologiques, mais elle est aussi applicable au climat, comme dans le cas des récifs coralliens des Caraïbes (deYoung *et al.* 2008).

À l'échelle de l'estuaire de la Gironde, les *shifts* identifiés sont associés à des modifications de structure des communautés biologiques (zooplanctoniques et ichtyofaune ; chapitre 4, Annexes 1, 2 et 4), par exemple pour l'ichtyofaune, à des modifications associées au déclin d'espèces migratrices commerciales comme le flet européen, *P. flesus*, ou l'aloise feinte, *A. fallax*.

Modification de structure de communauté de l'ichtyofaune de l'estuaire méso-oligohalin (d'après l'Annexe 2)

- Représentation des scores de la 1^{ère} composante de l'ACP sur les données d'abondance des espèces de poissons dominantes (figure issue de l'Annexe 2) :



Scientific name	Common name	Species code	Ecological guild	Relative frequency
<i>Alosa alosa</i>	Allis shad	ALA	CA	2.12
<i>Alosa fallax</i>	Twait shad	ALF	CA	5.63
<i>Anguilla anguilla</i>	European eel	ANA	CA	6.79
<i>Argyrosomus regius</i>	Meagre	ARR	MS	0.36
<i>Dicentrarchus sp.</i>	European seabass	DIS	MJ	3.54
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Anchovy	ENE	MS	10.99
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Three-spined stickleback	GAA	ER	4.09
<i>Liza ramada</i>	Thin-lipped grey mullet	LIR	CA	4.59
<i>Osmerus eperlanus</i>	Smelt	OSE	CA	5.26
<i>Platichthys flesus</i>	Flounder	PLF	CA	1.02
<i>Pomatoschistus sp.</i>	Sand goby	POS	ER	30.92
<i>Solea sp.</i>	Common sole	SOS	MJ	0.95
<i>Sprattus sprattus</i>	Sprat	SPS	MS	4.18
<i>Syngnathus rostellatus</i>	Nilsson's pipefish	SYR	ER	19.56

Ce qu'il faut retenir :

- mise en évidence d'une modification de structure de communauté
- changement associé dans le même temps à une diminution d'abondance de plusieurs espèces migratrices et à l'essor d'espèces marines migrantes,
- détection de 2 changements majeurs : fin des années 80 et début 2000.

La détection et/ou la prédiction de ces changements peut aussi constituer un enjeu économique non-négligeable pour des activités de pêche professionnelle et amateur, en régression depuis ces dernières années (G. Castelnaud com. pers.). La connaissance de l'évolution des densités d'espèces clé d'écosystème, telle que le

copépode *E. affinis*, qui est un maillon majeur du réseau trophique de la Gironde (Lobry *et al.* 2008), n'est pas non plus sans intérêt pour prévoir de possibles répercussions sur ses prédateurs. Cependant, les changements abrupts tels que ceux détectés nécessitent, en règle générale, pour être observés, un recul historique de l'ordre, *a minima*, de la dizaine d'années (Reid *et al.* 2001). Or Barnosky *et al.* (2011) nous alertent sur la possibilité d'un *shift* à l'échelle de la biosphère en réponse aux pressions humaines de plus en plus pesantes. Cette hypothèse doit inciter les recherches futures à s'orienter vers le développement de nouveaux outils de prédiction (ou de détectabilité précoce) de transitions critiques d'écosystème et d'évolutions futures des communautés à des fins de gestion durable des écosystèmes. Cette perspective se place dans la lignée des travaux de Goberville *et al.* (2011), qui ont proposé une méthodologie permettant la détection rapide d'anomalies ou de modifications des conditions physico-chimiques (c.-à-d. un enrichissement en nutriments) en vue de prévoir de possibles phénomènes d'eutrophisation côtiers.

Une des approches envisageables afin de de prédire ces changements majeurs ou *shifts* et qui serait à coupler à l'acquisition et l'analyse pérenne de données d'observation, pourrait s'appuyer sur les modèles de niche.

6.4. Les modèles de niche : outils de compréhension et de prédiction

Ce type de modèles se basant sur le concept de niche défini par Hutchinson (1957) peut permettre 'd'approcher' les enveloppes environnementales des espèces (niches écologiques restreintes à deux paramètres ; Fort & Beaugrand 2012) en caractérisant leurs *optima* et tolérances à des paramètres environnementaux d'intérêt (température et salinité). Une telle connaissance permettrait de détecter que la mesure d'un paramètre environnemental suivi en routine, en dehors de la gamme de tolérance d'une espèce, pourrait entraîner une réponse des organismes sous la forme d'un effet de seuil à l'échelle de la population, si les conditions environnementales persistaient. La comparaison des estimations des modèles, à des données de la littérature (valeurs expérimentales et observées *in situ*) doit permettre également d'évaluer la pertinence des estimations. Ces modèles, une fois leurs équations paramétrées, permettent également l'estimation de la dynamique spatio-temporelle des organismes, de leur répartition spatiale, saisonnalité ou évolution à long terme.

Après avoir identifié des *shifts* traduisant des changements d'abondance d'espèces estuariennes, *a priori* tolérantes à la variabilité naturelle de leur environnement (McLusky & Elliott 2004), il paraît logique de s'être ensuite interrogé sur les capacités d'adaptation de ces espèces face aux changements de leur environnement. Une réponse à ce questionnement a pu être apportée par un travail spécifique sur la répartition spatiale (longitudinale) des espèces (chapitre 3). Pour ce faire, des organismes planctoniques modèles ont été considérés, les copépodes, dotés de capacités natatoires insuffisantes pour s'affranchir des courants mais connus pour effectuer des migrations verticales (Mauchline 1998). Les résultats permettent d'identifier une modification de la répartition spatiale longitudinale de plusieurs espèces de copépodes (*Eurytemora affinis*, *Acartia bifilosa* et d'une communauté aval de copépodes néritiques) en 30 ans, en réponse au réchauffement des eaux estuariennes et à la marinisation du système. Les résultats suggèrent une remontée des organismes planctoniques vers l'amont qui ne peut pas être expliquée par la seule la contrainte hydrodynamique (diminution des apports en eau douce, marinisation du système). S'ils soulignent l'importance de la salinité, la modification de répartition spatiale des taxons mise en évidence n'étant pas exclusivement imputable à ce seul paramètre (descripteur physique des masses d'eau), ces résultats permettent de nuancer les propos de Castel & Veiga (1990), considérant les copépodes comme similaires à des particules inertes dans ce système estuarien, et orientent la réflexion vers la piste d'une évolution en relation avec un comportement des organismes.

L'hypothèse d'une colonisation active des organismes à l'amont peut en effet être envisagée, comme elle a pu être décrite par Appeltans *et al.* (2003) et Tackx *et al.* (2004) dans l'Escaut pour l'espèce *E. affinis*, en réponse à une meilleure oxygénation des masses d'eau. Les travaux de Hills (1991), qui ont mis en évidence, à l'aide d'un modèle sinusoïdal, que les copépodes pouvaient contrôler leur distribution horizontale en utilisant leurs migrations verticales, supportent notre hypothèse de comportement ou de remontée active des organismes vers l'amont. L'observation d'organismes dans des masses d'eau de plus faibles salinités que les salinités auxquelles ils étaient inféodés jusqu'alors (p. ex. ~0 contre 5-18 pour *E. affinis*), peut ainsi avoir plusieurs explications. L'une d'elles peut résulter d'un non-recouvrement des enveloppes haline et thermique considérées dans les modèles et ne co-évoluant pas exactement. Une

autre peut venir des capacités d'adaptation et/ou de la plasticité des espèces considérées aux changements en cours. Cette hypothèse ne serait pas sans conséquences sur différents processus physiologiques, tels que la reproduction, la locomotion, la nutrition, ou l'osmorégulation, contrôlés par ces deux paramètres (Magnuson *et al.* 1979, Castel 1993, Sautour & Castel 1995, Mauchline 1998, Elliott & Hemingway 2002, Beaugrand & Reid 2003, Vilas *et al.* 2009).

Ces résultats, à relier aux observations faites dans le même estuaire sur l'ichtyofaune (Pasquaud *et al.* 2012 : les juvéniles d'espèces marines, sprat et anchois étant en progression vers l'amont de l'estuaire en réponse à la marinisation), posent aussi la question des modifications probables induites, en conséquence, sur le fonctionnement du réseau trophique et résultant de ces changements de répartition longitudinale des populations.

Un second travail, associé à ces mêmes outils (modèles de niches) et présenté dans le chapitre 5, s'est consacré au cas d'étude d'une espèce dont on suspectait que la caractérisation de la niche permettrait de mieux comprendre son évolution dans l'estuaire. L'espèce en question, le copépode calanoïde *Acartia tonsa*, considérée comme invasive en Gironde (David *et al.* 2007b), s'est d'abord maintenue dans l'estuaire en faibles abondances avant de connaître une augmentation exponentielle de ses densités jusqu'à atteindre des effectifs équivalents à ceux de l'espèce native dominante, *E. affinis*. L'objectif de l'étude était donc de s'intéresser à l'évolution atypique de cette espèce. Il s'agissait de préciser dans quelle mesure l'évolution actuelle du climat, au travers de deux paramètres reflétant les modifications du climat et conditionnant le métabolisme et la physiologie d'organismes planctoniques - la température et la salinité -, pourrait 'expliquer' la colonisation de l'estuaire par *A. tonsa*. Ce travail a requis l'emploi de deux outils de modélisation adaptés. Le premier a permis d'estimer la niche réalisée de l'espèce, à partir d'une discrétisation des données d'observation et d'un modèle d'enveloppe, et le second d'estimer la niche fondamentale de l'espèce par l'emploi du modèle NPPEN physiologique, basé sur des valeurs limites de survie de l'espèce issues de la littérature (Gonzales 1974, Cervetto *et al.* 1999, Beaugrand *et al.* 2011). Les résultats mettent en évidence que le réchauffement et la marinisation de l'estuaire auraient favorisé la colonisation par l'espèce de copépode *Acartia tonsa*. Ils suggèrent également que les conditions environnementales avant

1983, année de sa première observation, étaient moins favorables à son développement (David *et al.* 2007b). Cette étude, dans la lignée des travaux d'Hélaouët & Beaugrand (2009), souligne l'importance de ce type d'approche 'mixte', considérant à la fois la niche fondamentale et réalisée d'une espèce. En effet, elle permet de révéler un non-recouvrement des niches fondamentale et réalisée d'*Acartia tonsa*, la niche fondamentale estimée de l'espèce étant plus étendue que sa niche réalisée. Ces résultats suggèrent donc une action d'autres paramètres ou de mécanismes biotiques que ceux pris en compte, comme la compétition par exemple, pouvant conditionner et restreindre la niche de l'espèce (Hutchinson 1957). Cette compétition pourrait être exercée par des espèces de copépodes néritiques en progression dans l'estuaire (chapitre 3) et/ou par *Eurytemora affinis* et *A. bifilosa*, espèces natives du système, avec une possible temporalité différente : l'essor des copépodes néritiques étant plus récent, par conséquent leur compétition aussi (Annexe 4 et chapitre 3). Les implications possibles de l'essor d'*Acartia tonsa* sur les espèces natives et sur le fonctionnement du réseau trophique de l'estuaire dans son ensemble font partie des perspectives directes de recherche à envisager à la suite de ces travaux. En effet, l'essor récent dans l'estuaire du sprat et de l'anchois, décrits comme des prédateurs d'*A. tonsa* (Pasquaud 2006) et la disponibilité d'une nouvelle production de zooplancton, *A. tonsa* et copépodes néritiques, sont autant de pistes qui sont développées dans le chapitre 6.5.

6.5. Limites et perspectives de ces travaux

Parmi les limites apparues à l'emploi des modèles de niche, la première, inhérente à tout modèle, vient de la simplification du réel. Cette simplification passe essentiellement par la nécessité de limiter la prise en compte des paramètres à deux seulement, conditionnant la niche d'une espèce. De plus, compte tenu des estimations obtenues par les modèles, qui sont présentées dans les diagrammes de Taylor (chapitre 5), il n'a pas été jugé nécessaire de sélectionner certaines données (p. ex. certains moments de marée ou profondeurs). Une autre limite, qui peut être soulevée, est liée aux gammes très vastes des conditions de température et de salinité supportées par l'espèce, lesquelles bien qu'obtenues par des expérimentations en laboratoire (Gonzales 1974, Cervetto *et al.* 1999), sont rarement mesurées *in situ* ou

dans certains systèmes uniquement (p. ex. baie de Narragansett). Ces gammes de valeurs limite ont cependant été utilisées, en connaissance de cause, pour prendre en compte le mieux possible l'écologie de l'espèce. Enfin, de manière plus générale et concernant l'ajustement des modèles d'enveloppe, une des difficultés rencontrées était relative à la part de variabilité des données inexpliquée avec les paramètres considérés, intégrée aux ajustements. Elle s'est principalement exprimée dans les écarts entre données observées et données modélisées (R^2). Cette part de variabilité inexpliquée par les modèles souligne parmi les résultats de ces travaux l'importance de paramètres, notamment biotiques non pris en compte et conditionnant la niche réalisée de l'espèce. Plusieurs perspectives pourraient alors être envisagées à la suite du travail spécifique sur *A. tonsa*, notamment l'intégration d'un terme de compétition direct ou indirect au modèle NPPEN, au travers d'une limitation par la nourriture, cette solution limitant également la non-prédiction de probabilités nulles par le modèle NPPEN lorsque l'espèce est absente.

Sur un autre plan, une amélioration de la méthodologie employée, au travers d'une nouvelle paramétrisation du modèle NPPEN, permettrait potentiellement de parvenir à estimer l'absence de l'espèce en période hivernale, par exemple en essayant de restreindre les gammes de température et de salinité considérées pour la survie de l'espèce.

En termes d'objectifs opérationnels associés à certaines limites de connaissance de ces travaux, on pourrait imaginer l'intégration d'une nouvelle station de suivi plus à l'amont. Cette zone est mal connue à l'heure actuelle et l'on comprend aisément l'intérêt que présenterait un suivi dans cette zone dans un contexte de remontée du système en lien avec la marinisation de l'estuaire. Des premiers apports de connaissance devraient rapidement être apportés par le biais de la synthèse d'un grand programme de recherche spécifique à cette zone et actuellement en cours, le projet ETIAGE.

Directement dans la lignée de ces travaux de thèse, des poursuites pourraient être envisagées par une approche temporelle de la niche écologique. En considérant que le changement climatique pourrait induire une redéfinition de la niche écologique d'une espèce, pouvant résulter par exemple de l'arrivée d'une espèce invasive plus compétitive, comme *Acartia tonsa* pour *Acartia bifilosa*, il serait intéressant de

chercher à estimer plusieurs enveloppes environnementales pour une même espèce avec des *optima* et tolérances différents, pour des périodes différentes. Cette hypothèse pourrait être confortée par des observations similaires décrites dans l'estuaire de Bilbao par Aravena *et al.* (2009) bien que ce système soit toutefois très différent, en termes de conditions rencontrées par les organismes, de l'estuaire de la Gironde et du fait de l'observation par David *et al.* (2007b) d'une réponse phénologique d'*Acartia bifilosa* à l'arrivée d'*Acartia tonsa*.

Une des autres utilisations possibles de ces modèles de niches, qui pourrait présenter un intérêt notable à des fins de gestion, serait un emploi prédictif. C'est déjà le cas pour le modèle NPPEN, qui a fourni des cartographies d'habitats potentiels de nombreuses espèces (Beaugrand *et al.* 2011, Lenoir *et al.* 2012, Rombouts *et al.* 2012) et notamment d'espèces de poissons commerciales (Lenoir 2011, Lenoir *et al.* 2012). S'appuyant sur des scénarios issus du GIEC (2007), le modèle pourrait ainsi permettre d'estimer les cartographies des futurs habitats/zones de répartition d'espèces de copépodes mais aussi celles de leurs prédateurs potentiels, en utilisant les abondances et répartitions de leurs proies comme dimension de leur enveloppe (à l'image de ce qui a été fait pour la température ou la salinité dans notre étude), dans la logique des travaux d'Hélaouët *et al.* (2011). Ces derniers ont ainsi considéré la variable chlorophylle *a* pour leurs estimations d'abondance du copépode *Calanus finmarchicus* en mer du Nord. À l'heure actuelle, la grande limite à la réalisation d'une telle étude vient de l'inexistence de climatologies prédictives, grilles de données de température de surface ou de salinités futures par exemple, pour des environnements estuariens soumis à d'importantes contraintes locales et rendant le travail de régionalisation en cours (par les modèles CERFACS, etc.) plus complexe qu'en milieu marin pour lequel ces données existent.

Mes travaux de thèse ont permis des apports de connaissance à différents niveaux sur les principales évolutions à long terme intervenues à l'échelle des communautés biologiques de l'estuaire de la Gironde. Toutefois, ce travail s'est restreint à une étude spécifique sur l'influence du climat. Une des principales difficultés très succinctement abordée, a été celle de la non-dissociation de la composante anthropique du changement climatique des effets et processus identifiés

et discutés. Cela n'est pas tâche aisée étant donné la complexité des mécanismes et compte tenu des nombreuses rétroactions par lesquelles le signal climatique peut influencer un écosystème, comme se l'accordent à dire nombre d'auteurs dans leurs études respectives (Beaugrand *et al.* 2003, Molinero *et al.* 2006, GIEC 2007, Goberville 2010, Goberville *et al.* 2011). Ainsi les résultats obtenus sont souvent limités en termes d'interprétation, compte tenu d'un manque de connaissance relatif aux forçages anthropiques impliqués, susceptibles d'amplifier et/ou de moduler l'action du forçage climatique. Une des poursuites nécessaires à ces travaux serait l'intégration ou l'étude spécifique et complémentaire de l'effet de ces forçages anthropiques. Une meilleure connaissance de leur incidence permettrait *in fine* de qualifier l'importance du forçage climatique et celui du forçage anthropique, bien que les résultats présentés apportent pour partie une information à ce sujet. Ils suggèrent en effet l'importance du forçage climatique agissant sur un système estuarien connu par ailleurs pour être soumis à de nombreuses contraintes anthropiques (Rochard *et al.* 1990, Bamber & Seaby 2004, David *et al.* 2005, Couprie *et al.* 2008, Imbert *et al.* 2008). Ses incidences à l'échelle des communautés estuariennes sont présentées au travers de plusieurs études spécifiques (chapitres 3, 4, 5 et Annexes 1, 2 et 4).

Ces travaux rappellent l'intérêt et la nécessité de points de comparaison de l'état de l'estuaire rendus possibles par la caractérisation d'états de référence du système. Ils plaident également en faveur d'une poursuite de suivis récurrents tels que ceux menés dans l'estuaire de la Gironde permettant le recul historique nécessaire à la détection *a posteriori* des principales évolutions, tendances à long terme et changements abrupts. De tels suivis permettront, par la suite, de mener des études prédictives de modélisation de trajectoires possibles d'écosystème, comme par exemple dans le cas du projet TRAJEST.

Les résultats obtenus viennent également appuyer ceux issus de rapports comme celui du groupe de travail zooplancton du programme BEEST ('Vers une approche multicritère du Bon Etat écologique des grands ESTuaires Seine, Loire, Gironde') sur l'intérêt du zooplancton comme bioindicateur. Ils complètent en effet les réflexions énoncés dans la synthèse de ce projet, soulignant en plus de sa qualité d'indicateur du 'bon' fonctionnement du réseau trophique estuarien, son intérêt

notable en tant qu'indicateur du changement climatique, comme l'avaient déjà observé Li *et al.* (2000) en milieu estuarien ou Beaugrand *et al.* (2000) en milieu marin. Hays *et al.* (2005) ou plus récemment Ferdous & Muktadir (2009) détaillent dans leurs synthèses respectives les avantages présentés par le zooplancton pour la détection de changements environnementaux en relation avec le changement climatique. Parmi les caractéristiques qui en font, d'après eux de bons indicateurs, ils évoquent en premier lieu le fait que contrairement à d'autres taxons, peu d'espèces (zoo)planctoniques sont exploitées. Ainsi des changements observés à long terme seront potentiellement à relier à des altérations climatiques et environnementales. Un autre argument avancé est celui de leurs courts cycles de vie limitant une influence des stades/cohortes plus âgées et leur survie sur la taille de la population, ce qui implique par conséquent un couplage plus grand entre changement environnemental et dynamique de la communauté. Ces organismes sont également dépendants des masses d'eau pour leur déplacement, aussi des modifications de leur répartition spatiale permettent-elles aussitôt d'appréhender de possibles altérations des conditions environnementales, ce qui rejoint d'ailleurs les résultats du chapitre 3.

Les résultats de mes différents travaux invitent à réfléchir sur la possibilité de développer de nouveaux indices à l'usage des gestionnaires. Cette question semble d'autant plus pertinente que de précédentes études ont révélé les limites d'utilisation d'indices classiques de diversité comme la richesse spécifique, bien qu'Ibanez & Beaugrand (2008) fournissent néanmoins un exemple de détection de changement d'état d'écosystème en mer du Nord à partir de l'étude de la diversité planctonique. En effet, s'il est documenté que le changement climatique induirait une érosion de la biodiversité à l'échelle globale (Wilson 1988, Sala *et al.* 2000, Worm *et al.* 2006), cette tendance n'est pas obligatoirement observée à une échelle régionale (Menendez *et al.* 2006), ce qui amène donc à la remise en question de l'utilisation de la richesse spécifique. Dans un contexte estuarien, compte tenu de l'essor d'espèces halophiles et/ou thermophiles et de l'introduction facilitée de nouvelles espèces, par exemple par des eaux de ballast, la disparition d'espèces locales est susceptible de n'avoir aucune répercussion sur cet indice si ces dernières sont remplacées par de nouvelles espèces (Nicolas 2010). De plus, Beaugrand & Edwards (2001) ont observé que l'indice de GINI pouvait s'avérer dans certains cas plus robuste que la richesse spécifique, à condition

néanmoins de disposer de plusieurs échantillons ou mesures de CPR (de l'ordre de la dizaine), pour capturer une image 'réaliste' de la diversité du système pélagique étudié. Dans ce cadre, il est possible de s'interroger sur la possibilité de développer des procédures standardisées ayant vocation à servir à des questionnaires, avec pour finalité la détection de modification d'états des écosystèmes ou de grandes évolutions par l'utilisation d'indices multivariés de communauté similaires à ceux développés dans ces travaux de thèse et qui semblent avoir fait leurs preuves, si l'on se réfère aux études émergentes (Weijerman *et al.* 2005, Beaugrand *et al.* 2008, Anneville *et al.* 2010, Cloern *et al.* 2010, Conversi *et al.* 2010, Luczak *et al.* 2011). Cette question est largement d'actualité dans un contexte actuel de réflexion autour de l'utilisation d'un possible indice 'zooplancton' par des directives comme la DCE en milieu estuarien et eaux de transition en général (BEEF, Souissi & Devreker 2010). Ce type d'approche pourrait également avoir vocation *in fine* à cibler des espèces ou plutôt des groupes d'espèces indicatrices, suivant une approche plus fonctionnelle. De fait, Hughes *et al.* (2005) introduit l'importance d'une réflexion conjointe future de la communauté scientifique autour de la notion de redondance fonctionnelle au sein des assemblages composant un écosystème, ce qui d'après ces auteurs ne conférerait en aucun cas une résilience accrue au dit écosystème. Bien au contraire, ils suggèrent qu'une forte diversité, si elle est associée à une forte redondance pourrait conduire dans certains cas à une même réponse, globale, de l'ensemble des organismes à une même perturbation, ce qui sous-tendrait une fragilisation de l'écosystème dans son ensemble (Wilkinson 2004). Cependant des synthèses plus récentes s'accordent à affirmer à l'inverse que la biodiversité favoriserait la stabilité des fonctions assurées par un écosystème dans le temps (Cardinale *et al.* 2012, Mace *et al.* 2012), associant à la biodiversité une qualité de « régulateur » des services écosystémiques. Cette diversité permettrait la mise en place de processus qualifiés de "dynamiques et compensatoires", résultant de réponses différentielles d'espèces différentes à une même perturbation ou altération environnementale du fait de gammes de tolérance, plasticité ou traits d'histoire de vie différents (Cardinale *et al.* 2012).

Parmi les perspectives de recherche futures à envisager à la suite de ces travaux et qui feront, pour partie, l'objet d'un travail de thèse, il semble indispensable d'approfondir les couplages des réponses observées à la fois sur la communauté

zooplanctonique et sur l'ichtyofaune de la Gironde. Une des pistes à creuser serait notamment une recherche de possibles *matches/mismatches* entre espèces de copépodes et de poissons, dont les répartitions spatiales ont évolué en lien avec la marinisation de l'estuaire et le réchauffement des masses d'eau. Ces phénomènes décrits par Durant *et al.* (2007) témoignent d'un non recouvrement des niches de proie et prédateur et sont susceptibles de s'être d'ores et déjà produits. Cette étude pourrait passer par exemple, par un travail similaire à celui effectué pour plusieurs espèces de copépodes, afin de caractériser les enveloppes environnementales de certaines espèces de poissons. Cette étude pourrait également permettre de confirmer et/ou d'affiner l'hypothèse proposée par Lassalle & Rochard (2009) relative au déclin de plusieurs espèces migratrices de poissons, en limite latitudinale sud de leur aire de répartition, par une approche éco-physiologique. De manière plus générale, une mise en relief des résultats obtenus sous un angle trophique serait très intéressante (*via* le modèle Ecopath, Lobry 2004). Parmi les modifications étudiées, l'essor d'une espèce invasive de copépode, pose par exemple la question de l'incidence de cette nouvelle ressource sur le réseau trophique estuarien, avec des implications potentielles sur la gestion des stocks d'espèces commerciales, comme l'anchois ou le sprat, dont la densité de juvéniles a augmenté dans le même temps (Pasquaud *et al.* 2012) alors que le stock d'adultes semble avoir diminué dans le Golfe de Gascogne (Rijnsdorp *et al.* 2009).

BIBLIOGRAPHIE

A.

- Abril, G., Etcheber, H., Le Hir, P., Bassoullet, P., Boutier, B. & M. Frankignoulle. 1999. Oxic/anoxic oscillations and organic carbon mineralization in an estuarine maximum turbidity zone (The Gironde, France). *Limnology and Oceanography* 44:1304-1315.
- Alekseev, V. & A. Souissi. 2011. A new species within the *Eurytemora affinis* complex (Copepoda: Calanoida) from the Atlantic Coast of USA, with observations on eight morphologically different European populations. *Zootaxa* 2767:41-56.
- Alheit, J., Mollmann, C., Dutz, J., Kornilovs, G., Loewe, P., Mohrholz, V. & N. Wasmund. 2005. Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s. *ICES Journal Of Marine Science* 62:1205-1215.
- Allen, G. P., Castaing, P. & A. Klingeb. 1972. Study On Circulation Of Water Masses At Mouth Of Gironde. *Comptes Rendus Hebdomadaires Des Séances De L'Académie Des Sciences Série D* 275:181-&.
- Allen, G. P., Salomon, J. C., Bassoulet, P., Du Perihot, Y. & C. De Grandpre. 1980. Effects of tides on mixing and suspended sediment transport in macrotidal estuaries. *Sedimentary Geology* 26:69-90.
- Allen, G. P., Sauzay, G., Castaing, P., & J. M. Jouanneau. 1977. Transport and deposition of suspended sediment in the Gironde Estuary, France, in: *Estuarine Processes*, New York: Academic Press, edited by: Wiley, M.:63-81.
- Allen, J. I., Somerfield, P. J. & F. J. Gilbert. 2007. Quantifying uncertainty in high-resolution coupled hydrodynamic-ecosystem models. *Journal Of Marine Systems* 64:3-14.
- Allen, M. R. & W. J. Ingram. 2002: Constraints on future changes in climate and the hydrologic cycle. *Nature* 419:224-232.
- Allen, T. F. H., & T. B. Starr. 1982. *Hierarchy : perspectives for ecological complexity*, The University of Chicago Press, Chicago. 310 p.
- Anker-Nilssen, T., Borges, F., Brander, K., Duplisea, D., Frederiksen, M., Gallego, A., Gislason, A., Hal, R. Van, Heath, M. & R. T. Hofstede. 2008. The effect of climate change on the distribution and abundance of marine species in the OSPAR Maritime Area. *ICES cooperative research report* 293: 45 p.
- Anneville, O., Souissi, S., Ibanez, F., Ginot, V., Druart, J. C. & N. Angeli. 2002. Temporal mapping of phytoplankton assemblages in Lake Geneva: Annual and interannual changes in their patterns of succession. *Limnology and Oceanography* 47:1355-1366.
- Appeltans, W., Hannouti, A., Van Damme, S., Soetaert, K., Vanthomme, R. & M. Tackx. 2003. Zooplankton in the Schelde estuary (Belgium The Netherlands). The distribution of *Eurytemora affinis*: effect of oxygen? *Journal of Plankton Research* 25:1441-1445.
- Araújo, F. G., Bailey, R. G., & W. P. Williams. 1999. Spatial and temporal variations in fish populations in the upper Thames estuary. *Journal of Fish Biology* 55:836-853.
- Aravena, G., Villate, F., Uriarte, I., Iriarte, A. & B. Ibáñez. 2009. Response of *Acartia* populations to environmental variability and effects of invasive congeners in the estuary of Bilbao, Bay of Biscay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 83:621-628.
- Arrhenius, S. 1889. On the reaction velocity of the inversion of cane sugar by acids. *Zeitschrift für Physikalische Chemie* 4:226-248.

- Attrill, M. J. & M. Power. 2002. Climatic influence on a marine fish assemblage. *Nature* 417:275-278.
- Aubry, F. B, Cossarini, G., Acri, F., Bastianini, M., Bianchi, F., Camatti, E., Lazzari, A. De, Pugnetti, A., Solidoro, C. & G. Socal. 2012. Plankton communities in the northern Adriatic Sea: Patterns and changes over the last 30 years. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 115:125-137.
- Ayón, P., Criales-Hernandez, M. I., Schwamborn, R. & H. J. Hirche. 2008. Zooplankton research off Peru: A review. *Progress In Oceanography* 79:238-255.

B.

- Baglinière, J. L., Sabatié, M. R., Rochard, E., Alexandrino, P. & M. W. Aprahamian. 2003. The allis shad *Alosa alosa*: Biology, ecology, range, and status of populations. *American Fisheries Society Symposium* 2003:85-102.
- Bakker, C. & N. de Pauw. 1975. Comparison of plankton assemblages of identical salinity ranges in estuarine tidal, and stagnant environments. II. Zooplankton. *Netherlands Journal of Sea Research* 9:145-165.
- Bamber, R. N., & R. M. H. Seaby. 2004. The effects of power station entrainment passage on three species of marine planktonic crustacean, *Acartia tonsa* (Copepoda), *Crangon crangon* (Decapoda) and *Homarus gammarus* (Decapoda). *Marine Environmental Research* 57:281-294.
- Baretta, J. W. & J. F. P. Malschaert. 1988. Distribution and abundance of the zooplankton of the Ems estuary (North Sea). *Netherlands Journal of Sea Research* 22:69-81.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire, K. C., Mersey, B. & E. A. Ferrer. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471:51-57.
- Barnston, A. G., & R. E. Livezey. 1987. Classification, seasonality and persistence of low-frequency atmospheric circulation patterns. *Monthly Weather Review* 115:1083-1126.
- Beaudouin, J. 1973. Copépodes du plateau continental du golfe de Gascogne en 1971 et 1972. *Revue des Travaux de l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes*:121-169.
- Beaugrand, G. 2004. The North Sea regime shift: evidence, causes, mechanisms and consequences. *Progress in Oceanography* 60:245-262.
- Beaugrand, G. 2005. Monitoring pelagic ecosystems using plankton indicators. *ICES Journal of Marine Science* 62:333-338.
- Beaugrand, G. 2009. Decadal changes in climate and ecosystems in the North Atlantic Ocean and adjacent seas. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 56:656-673.
- Beaugrand, G. 2012. Unanticipated biological changes and global warming. *Marine Ecology Progress Series* 445:293-301.
- Beaugrand, G., Brander, K. M., Lindley, J. A., Souissi, S. & P. C. Reid. 2003. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426:661-664.
- Beaugrand G. & M. Edwards. 2001. Differences in performance among poor diversity indices used to evaluate diversity in planktonic ecosystems. *Oceanological Acta* 24:299-303.

- Beaugrand, G., Edwards, M., Brander, K., Luczak, C. & F. Ibanez. 2008. Causes and projections of abrupt climate-driven ecosystem shifts in the North Atlantic. *Ecology Letters* 11:1157-1168.
- Beaugrand, G., Edwards, M. & L. Legendre. 2010. Marine biodiversity, ecosystem functioning and the carbon cycles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 107: 10120-10124.
- Beaugrand, G., Ibanez, F. & P. C. Reid. 2000. Spatial, seasonal and long-term fluctuations of plankton in relation to hydroclimatic features in the English Channel, Celtic Sea and Bay of Biscay. *Marine Ecology-Progress Series* 200:93-102.
- Beaugrand, G. & R. R. Kirby. 2009. Spatial changes in the sensitivity of Atlantic cod to climate-driven effects in the plankton. *Climate Research* 41:15-19.
- Beaugrand, G., Lenoir, S., Ibanez, F. & C. Mante. 2011. A new model to assess the probability of occurrence of a species, based on presence-only data. *Marine Ecology Progress Series* 424:175-190.
- Beaugrand, G., Lindley, J. A., Helaouët, P. & D. Bonnet. 2007. Macroecological study of *Centropages typicus* in the North Atlantic Ocean. *Progress In Oceanography* 72: 259-273.
- Beaugrand, G., Luczak, C. & M. Edwards. 2009. Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. *Global Change Biology* 15:1790-1803.
- Beaugrand, G. & P. C. Reid. 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology* 9:801-817.
- Beaugrand, G., Reid, P. C., Ibanez, F., Lindley, J. A. & M. Edwards. 2002. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* 296:1692-1694.
- Beck, M. W., Heck, K. L., Able, K. W., Childers, D. L., Eggleston, D. B., Gillanders, B. M., Halpern, B., Hays, C. G., Hoshino, K., Minello, T. J., Orth, R. J., Sheridan, P. F. & M. R. Weinstein. 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience* 51:633-641.
- Béguer, M. 2009. Réponses d'une population aux forçages environnementaux et anthropiques : le suivi à long terme de la crevette *Palaemon longirostris* de l'estuaire de la Gironde (1979-2007). Thèse de Doctorat, Université Bordeaux I: 250 p.
- Béguer, M., Girardin, M. & P. Boët. 2007. First record of the invasive oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 in France (Gironde estuary). *Aquatic Invasions* 2 (2):132-136.
- Béguer, M., Pasquaud, S., Noel, P., Girardin, M. & P. Boët. 2008. First description of heavy skeletal deformations in *Palaemon* shrimp populations of European estuaries: the case of the Gironde (France). *Hydrobiologia* 607:225-229.
- Belkin, I. M. 2009. Rapid warming of Large Marine Ecosystems. *Progress In Oceanography* 81:207-213.
- Beyst, B., Buysse, D., Dewicke, A. & J. Mees. 2001. Surf zone hyperbenthos of Belgian sandy beaches: seasonal patterns. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 53:877-895.
- Bianchi, T. S. 2007. Biogeochemistry of estuaries. Oxford University Press, New York, 720 p.
- Blaber, S. J. M. & T. G. Blaber. 1980. Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *Journal of fish biology* 17:143-162.
- Blaber, S. J. M., Cyrus, D. P., Albaret, J. J., Ching, C. V., Day, J. W., Elliott, M., Fonseca, M.

- S., Hoss, D. E., Orensanz, J., Potter, I. C. & W. Silvert. 2000. Effects of fishing on the structure and functioning of estuarine and nearshore ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* 57:590-602.
- Bode, A., Alvarez-Ossorio, M. T., Miranda, A., López-Urrutia, A. & L. Valdés. 2012. Comparing copepod time-series in the north of Spain: Spatial autocorrelation of community composition. *Progress in Oceanography* 97-100:108-119.
- Boigontier, B. & D. Mounié. 1984. Contribution à la connaissance de la dynamique de la macrofaune benthodémersale et pélagique en Gironde. Tentatives et difficultés pour relativiser l'impact mécanique d'une centrale nucléaire: le Blayais (Gironde), Sciences et Techniques en Production Animale option Ichtyologie Appliquée. ENSAT, Toulouse, 491 p.
- Boigontier, B. & D. Mounié. 1986. Etude de l'efficacité des nouveaux dispositifs de récupération des macroorganismes de la Centrale Nucléaire du Blayais (Gironde). Cemagref de Bordeaux, Division ALA. 12 p.
- Bonnet, D., Richardson, A., Harris, R., Hirst, A., Beaugrand, G., Edwards, M., Ceballos, S., Diekman, R., López-Urrutia, A., Valdes, L., Carlotti, F., Molinero, J. C., Weikert, H., Greve, W., Lucic, D., Albaina, A., Yahia, N. D., Fonda Umani, S., Miranda, A., dos Santos, A., Cook, K., Robinson, S. & M. L. Fernández de Puellas. 2005. An overview of *Calanus helgolandicus* ecology in European waters. *Progress In Oceanography* 65:1-53.
- Bopp, L., Le Quere, C., Heimann, M., Manning, A. C. & P. Monfray. 2002. Climate-induced oceanic oxygen fluxes: Implications for the contemporary carbon budget. *Global Biogeochemical Cycles* 16:6-13.
- Bradley, B. P. 1975. The anomalous influence of salinity on temperature tolerances of summer and winter populations of the copepod *Eurytemora affinis*. *Biology Bulletin* 148:26-34.
- Brenon, I. & P. Le Hir. 1999. Modelling the turbidity maximum in the Seine estuary (France): Identification of formation processes. *Estuarine, Coastal, and Shelf Science* 49:525-544.
- Brunel T. & J. Boucher. 2007. Long-term trends in fish recruitment in the north-east Atlantic related to climate change. *Fisheries Oceanography* 16(4):336-349.
- Brylinski, J. M. 1981. Report on the presence of *Acartia tonsa* Dana (Copepoda) in the harbour of Dunkirk (France) and its geographical distribution in Europe. *Journal of Plankton Research* 3:255-260.
- Budzinski H., Jones I., Bellocq J., Piérard C. & P. Garrigues. 1998. Evaluation of the sediment contamination by PAHs in the Gironde estuary. *Marine Chemistry* 58:85-97.

C.

- Cabral, H. N. & B. Ohmert. 2001. Diet of juvenile meagre, *Argyrosomus regius* within the Tagus estuary. *Cahiers de Biologie Marine* 42:289-293.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. & S. Naeem. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59-67.
- Carlton, J. T. & J. B. Geller. 1993. Ecological Roulette - The Global Transport Of Nonindigenous Marine Organisms. *Science* 261:78-82.

- Carpenter, S. R., & W. A. Brock. 2006. Rising variance: a leading indicator of ecological transition. *Ecology Letters* 9:308-315.
- Castaing P. 1981. Le transfert à l'océan des suspensions estuariennes. Cas de la Gironde. Thèse, Université Bordeaux I, 530 p.
- Castaing, P. & G. P. Allen. 1981. Mechanisms controlling seaward escape of suspended sediment from the Gironde: a macrotidal estuary in France, *Marine Geology* 40:101-118.
- Castaing, P., Etcheber, H., Sottolichio, A. & R. Cappé. 2006. Evaluation de l'évolution hydrologique et sédimentaire du système Garonne-Dordogne-Gironde. Rapport UMR 5805 EPOC pour l'Agence de l'Eau Adour-Garonne, 65 p.
- Castel J. 1989. Surveillance écologique sur le site du Blayais. Synthèse des études 1978-1988. Rapport, Institut de Biologie Marine, Université Bordeaux 1, IFREMER, 25 p.
- Castel, J. 1993. Long-Term Distribution of Zooplankton In The Gironde Estuary and Its Relation With River Flow and Suspended Matter. *Cahiers De Biologie Marine* 34:145-163.
- Castel, J. 1995. Long-term changes in the population of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in the Gironde estuary (1978-1992). *Hydrobiologia* 311:85-101.
- Castel, J. & A. Feurtet. 1989. Dynamics of the copepod *Eurytemora affinis hirundoides* in the Gironde estuary: origin and fate of its production, in: Ros, J.D. (Ed.). *Topics in Marine Biology: Proceedings of the 22nd European Marine Biology Symposium*, Barcelona, Spain, August 1987. *Scientia Marina* (Barcelona), 53(2-3):577-584.
- Castel, J. & J. Veiga. 1990. Distribution and retention of the copepod *Eurytemora affinis hirundoides* in a turbid estuary. *Marine Biology* 107:119-128.
- Castelnaud, G. 1994. La pêche commerciale. in: *Livre blanc de l'Estuaire de la Gironde* (eds. J. L. Mauvais & J. F. Guillaud), IFREMER, Agence de l'eau Adour-Garonne, Bordeaux: 58-67.
- Cazaubon, I. 2006. Modification à long terme des caractéristiques environnementales des écosystèmes littoraux en réponse aux variations climatiques : L'estuaire de la Gironde. Mémoire de Master 2, Université de Bordeaux 1. 26 p.
- Cervetto, G., Gaudy, R. & M. Pagano. 1999. Influence of salinity on the distribution of *Acartia tonsa* (Copepoda, Calanoida). *Journal Of Experimental Marine Biology and Ecology* 239:33-45.
- Cervetto, G., Pagano, M. & R. Gaudy. 1995. Adaptation aux variations de la salinité chez le copépode *Acartia clausi*. *JRechOcéanogr* 20:45-49.
- Chaalali, A., Beaugrand, G., Boët, P. & B. Sautour. accepted. Climate-caused abrupt shifts in a European macrotidal estuary. *Estuaries & Coasts*.
- Chaalali, A., Chevillot, X., Beaugrand, G., David, V., Luczak, C., Boët, P., Sottolichio, A. & B. Sautour. in press. Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: a warming and marinisation consequence? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2012.12.004>
- Chevillot, X. 2011. Variabilité spatiale de la distribution du zooplancton dans l'estuaire de la Gironde. Mémoire de Master 2, Université Bordeaux 1. 28 p.
- Chiba, S., Aita, M. N., Tadokoro, K., Saino, T., Sugisaki, H. & K. Nakata. 2008. From climate regime shifts to lower-trophic level phenology: Synthesis of recent progress in retrospective studies of the western North Pacific. *Progress in Oceanography* 77:112-126.

- Chihara, M. & M. Murano. 1997. *An Illustrated Guide to Marine Plankton in Japan*. Tokai University Press, Tokyo.
- Christou, E. D. 1998. Interannual variability of copepods in a Mediterranean coastal area (Saronikos Gulf, Aegean Sea). *Journal of Marine Systems* 15:523-532.
- Cloern, J. E. 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series* 210:223-253.
- Cloern, J. E., Hieb, K. A., Jacobson, T., Sanso, B., Di Lorenzo, E., Stacey, M. T., Largier, J. L., Meiring, W., Peterson, W. T., Powell, T. M., Winder, M. & A. D. Jassby. 2010. Biological communities in San Francisco Bay track large-scale climate forcing over the North Pacific. *Geophysical Research Letters* 37:1-6.
- Conrad, K. F., Woiwod, I. P. & J. N. Perry. 2003. East Atlantic teleconnection pattern and the decline of a common arctiid moth. *Global Change Biology* 9:125-130.
- Conversi, A., Umani, S. F., Peluso, T., Molinero, J. C., Santojanni, A. & M. Edwards. 2010. The Mediterranean Sea Regime Shift at the End of the 1980s, and Intriguing Parallelisms with Other European Basins. *Plos One* 5.
- Costanza, R., D'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P. & M. Van Den Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260.
- Coupry, B., M. Neau, & T. Leurent. 2008. Évaluation des impacts du changement climatique sur l'estuaire de la Gironde et prospective à moyen terme. EAUCEA, 120 p.

D.

- D'Elbée, J. & J. Castel. 1991. Zooplankton from the continental shelf of the southern Bay of Biscay exchange with Arcachon Basin, France. *Annales de l'Institut Océanographique* 67:35-48.
- Dalrymple, R. W., Zaitlin, B. A. & R. Boyd. 1992. Estuarine facies models-Conceptual basis and stratigraphic implications. *Journal of Sedimentary Petrology*, 62:1130-1146.
- Daufresne, M., Lengfellner, K. & U. Sommer. 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 106:12788-12793.
- Dauvin, J. C. 2008. The main characteristics, problems, and prospects for Western European coastal seas. *Marine Pollution Bulletin* 57:22-40.
- David, V. 2006. Dynamique spatio-temporelle du zooplancton dans l'estuaire de la Gironde et implications au sein du réseau trophique planctonique. Thèse, Université de Bordeaux 1. 344 p.
- David, V. in press. Le plancton, indicateur du changement climatique.
- David, V., Chardy, P. & B. Sautour. 2006. Fitting a predator-prey model to zooplankton time-series data in the Gironde estuary (France): Ecological significance of the parameters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67:605-617.
- David, V., Sautour, B., Chardy, P. & M. Leconte. 2005. Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: The Gironde estuary (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64:171-184.

- David, V., Sautour, B. & P. Chardy. 2007a. The paradox between the long-term decrease of egg mass size of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* and its long-term constant abundance in a highly turbid estuary (Gironde estuary, France). *Journal of Plankton Research* 29:377-389.
- David, V., Sautour, B. & P. Chardy. 2007b. Successful colonization of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary (SW France) - Natural or anthropogenic forcing? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71:429-442.
- Decastro, M., Lorenzo, N., Taboada, J. J., Sarmiento, M. Alvarez, I. & M. Gomez-Gesteira. 2006. Influence of teleconnection patterns on precipitation variability and on river flow regimes in the Mino River basin (NW Iberian Peninsula). *Climate Research* 32:63-73.
- de Jonge, V. N. & J. M. Van Beusekom. 1992. Contribution of resuspended microphytobenthos to total phytoplankton in the Ems estuary and its possible role for grazers. *Netherlands Journal of Sea Research* 30:91-105.
- Delpech, C. 2007. Evolution à long terme de la structure des communautés piscicoles estuariennes. Effet de la variabilité hydroclimatique. Mémoire de Master 2, Université Bordeaux 1, Cemagref, 29 p.
- Delpech, C., Courrat, A., Pasquaud, S., Lobry, J., Le Pape, O., Nicolas, D., Boët, P., Girardin, M., & M. Lepage. 2010. Development of a fish-based index to assess the ecological quality of transitional waters: The case of French estuaries. *Marine Pollution Bulletin* 60:908-918.
- de Olazabal, A. & V. Tirelli. 2011. First record of the egg-carrying calanoid copepod *Pseudodiaptomus marinus* in the Adriatic Sea. *Marine Biodiversity Records* 4: 4 p.
- de Young, B., Harris, R., Alheit, J., Beaugrand, G., Mantua, N. & L. J. Shannon. 2004. Detecting regime shifts in the ocean: data considerations. *Progress in Oceanography* 60:143-164.
- de Young, B., Barange, M., Beaugrand, G., Harris, R., Perry, R.I., Scheffer, M. & F. Werner. 2008. Regime shifts in marine ecosystems: detection, prediction and management. *Trends in Ecology and Evolution* 23:402-409.
- Dickson, R. R. & W. R. Turrell. 2000. The NAO: the dominant atmospheric process affecting oceanic variability in home, middle, and distant waters of European Atlantic salmon. in D. Mills, editor. *The ocean life of Atlantic salmon. Environmental and biological factors influencing survival*. Fishing News Books, Bodmin.
- Dindinaud F. en préparation. Caractérisation de l'estuaire fluvial de la Gironde. Dynamique spatio-temporelle du zooplancton et du compartiment benthique. Thèse, Université Bordeaux 1.
- Drinkwater, K. F., Belgrano, A., Borja, A., Conversi, A., Edwards, M., Greene, C. H., Ottersen, G., Pershing, A. J. & H. Walker. 2003. The response of marine ecosystems to climate variability associated with the North Atlantic Oscillation. *Geophysical Monograph-American Geophysical Union* 134:211-234.
- Durant, J. M., Hjermann, D. O., Ottersen, G. & N. C. Stenseth. 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research* 33:271-283.
- Dyer, K. R. 1986. *Coastal and Estuarine Sediment Dynamics*. John Wiley & Sons, 342 p.
- Dzialowski, A. R. 2010. Experimental effect of consumer identity on the invasion success of a non-native cladoceran. *Hydrobiologia* 652:139-148.

E.

- Edgar, P. W., Griffiths, R. A. & J. P. Foster. 2005. Evaluation of translocation as a tool for mitigating development threats to great crested newts (*Triturus cristatus*) in England, 1990–2001. *Biological Conservation* 122:45–52.
- Edwards, M., John, A. W. G., Johns, D. G. & P. C. Reid. 2001. Case history and persistence of the non-indigenous diatom *Coscinodiscus wailesii* in the north-east Atlantic. *Journal Of The Marine Biological Association Of The United Kingdom* 81:207–211.
- Edwards, M. & A. J. Richardson. 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430:881–884.
- Elliott, M. & F. Dewailly, 1995. The structure and components of European Estuarine fish assemblages. *Netherland Journal of Aquatic Ecology* 29:397–417.
- Elliott, M. & K. L. Hemingway. 2002. *Fishes in Estuaries*. Oxford: Blackwell Science.
- Elliott, M. & D. S. McLusky. 2002. The need for definitions in understanding estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55:815–827.
- Elliott, M. & V. Quintino. 2007. The Estuarine Quality Paradox, Environmental Homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Marine Pollution Bulletin* 54:640–645.
- Enfield, D. B., Mestas-Nunez, A. M. & P. J. Trimble. 2001. The Atlantic multidecadal oscillation and its relation to rainfall and river flows in the continental US. *Geophysical Research Letters* 28:2077–2080.
- Escaravage, V. & K. Soetart. 1993. Estimating secondary production for the brackish Westerschelde copepod population *Eurytemora affinis* (Pope) combining experimental data and field observations. *Cahiers de Biologie Marine* 34:201–214.
- Escribano, R. & P. Hidalgo. 2000. Spatial distribution of copepods in the North of the Humboldt Current region off Chile during coastal upwelling. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80:283–290.
- Espinoza, P. & A. Bertrand. 2008. Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. *Progress In Oceanography* 79:215–227.
- Etcheber, H., Schmidt, S., Sottolichio, A., Maneux, E., Chabaux, G., Escalier, J.M., Wennekes, H., Derriennic, H., Schmeltz, M., Quemener, L., Repecaud, M., Woerther, P. & P. Castaing. 2011. Monitoring water quality in estuarine environments: lessons from the MAGEST monitoring program in the Gironde fluvial-estuarine system. *Hydrology and Earth System Sciences* 15:831–840.

F.

- Fairbridge, R. W. 1980. The estuary: its definition and geochemical role, in: Olausson, E., Cato, I.E. (Eds.), *Chemistry and Geochemistry of Estuaries*. John Wiley, New York:1–35.
- Ferdous, Z. & A. K. M. Muktadir. 2009. A Review: Potentiality of Zooplankton as Bioindicator. *Applied Sciences* 6:1815–1819.

- Fernández de Puellas, M. L., Valencia, J., Jansá, J. & A. Morillas. 2004. Hydrographical characteristics and zooplankton distribution in the Mallorca channel (Western Mediterranean): spring 2001. *ICES Journal of Marine Science* 61:654-666.
- Feurtet, A. 1989. Dynamique de population, caractérisation morphologique et production secondaire d' *Eurytemora affinis hirundoides* (copepode Calanoïde) dans l'estuaire de la Gironde. Thèse, Université Bordeaux 1, 169 p.
- Fleminger, A. & S. H. Kramer. 1988. Recent introduction of an Asian estuarine copepod, *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida), into California embayments. *Marine Biology* 98(4):535-541.
- Floury, M. 2013. Analyse des tendances d'évolution de peuplements de macroinvertébrés benthiques dans un contexte de réchauffement des eaux. Thèse, Université Clermont-Ferrand.
- Fort, J., Beaugrand, G., Grémillet, D., & R. A. Phillips. 2012. Biologging, Remotely-Sensed Oceanography and the Continuous Plankton Recorder Reveal the Environmental Determinants of a Seabird Wintering Hotspot. *PLoS ONE* 7(7).
- Fromentin, J. M. & B. Planque. 1996. *Calanus* and environment in the eastern North Atlantic. II. Influence of the North Atlantic Oscillation on *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus*. *Marine Ecology Progress Series* 134:111-118.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D., Leprêtre, A., Davoult, D. & C. Luczak. 2008. Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Coll. Sciences Sup, 4ème édition, Dunod, Paris.
- Fuentes Cid, A., Etcheber, H., Schmidt, S., Sottolichio, A., De Oliveira, E., Oggian, G. & H. Derrienic. 2012. Dynamique spatio-temporelle du matériel végétal grossier dans l'estuaire de la Gironde. in : *Paralia CFL Editions*. DOI:10.5150/jngcgc.2012.029-F

G.

- Gasparini, S. & J. Castel. 1997. Autotrophic and heterotrophic nanoplankton in the diet of the estuarine copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia bifilosa*. *Journal Of Plankton Research* 19:877-890.
- Gasparini, S., Castel, J. & X. Irigoien. 1999. Impact of suspended particulate matter on egg production of the estuarine copepod, *Eurytemora affinis*. *Journal of Marine Systems* 22:195-205.
- Gaudy, R., Cervetto, G. & M. Pagano. 2000. Comparison of the metabolism of *Acartia clausi* and *A. tonsa*: influence of temperature and salinity. *Journal Of Experimental Marine Biology and Ecology* 247:51-65.
- GIEC, 2001: Synthesis Report, Third Assessment Report. Cambridge University Press.
- GIEC, 2007: Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K. B., Tignor, M. & H. L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Girardin, M., Castelnaud, G., Laplaud, A. & P. Gonthier. 2008. Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde - suivi des captures 2006-2007 - étude de la faune circulante 2007. 250 p.

- Goberville, E. 2010. Evolution décennale des zones côtières : forçages climatiques, forçages anthropiques. Thèse, Université Bordeaux 1.
- Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B. & P. Treguer. 2010. Climate-driven changes in coastal marine systems of western Europe. *Marine Ecology Progress Series* 408:129-147.
- Goberville, E., Beaugrand, G. Sautour, B. & P. Treguer. 2011. Evaluation of coastal perturbations: A new mathematical procedure to detect changes in the reference state of coastal systems. *Ecological Indicators* 11:1290-1300.
- Goncalves, A. M. M., De Troch, M., Marques, S. C., Pardal, M. A. & U. M. Azeiteiro. 2010. Spatial and temporal distribution of harpacticoid copepods in Mondego estuary. *Journal of The Marine Biological Association of The United Kingdom* 90:1279-1290.
- Gonzales, J. G. 1974. Critical thermal maxima and upper temperature for the calanoid copepods *Acartia tonsa* and *A. clausi*. *Marine Biology* 27:219-223.
- Gonzalez-Ortegon, E., Subida, M. D., Cuesta, J. A., Arias, A. M., Fernandez-Delgado, C. & P. Drake. 2010. The impact of extreme turbidity events on the nursery function of a temperate European estuary with regulated freshwater inflow. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87:311-324.
- Goodland R. 1995. The concept of environmental sustainability. *Annual Review of Ecological Systems*, 26:1-24.
- Goosen, N. K., Kromkamp, J., Peene, J., van Rijswijk, P. & P. van Breugel. 1999. Bacterial and phytoplankton production in the maximum turbidity zone of three European estuaries: the Elbe, Westerschelde and Gironde. *Journal Of Marine Systems* 22:151-171.
- Graham, C. T. & C. Harrod. 2009. Implications of climate change for the fishes of the British Isles. *Journal of Fish Biology* 74:1143-1205.
- Griffin, F. J., Smith, E. H., Vines, C. A. & G. N. Cherr. 2009. Impacts of suspended sediments on fertilization, embryonic development, and early larval life stages of the Pacific herring, *Clupea pallasii*. *Biological Bulletin* 216:175-187.
- Grousset, F. E., Jouanneau, J. M., Castaing, P., Lavaux, G. & C. Latouche. 1999. A 70 year record of contamination from industrial activity along the Garonne River and its tributaries (SW France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 48:401-414.
- Gucu, A. C. 2002. Can overfishing be responsible for the successful establishment of *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 54:439-451.
- Guiot, J. 2007. Response of the French Mediterranean forests to climatic changes. Project REFORME. 52 p.
- Gyllenberg, G. & G. Lundquist. 1979. Utilization of dissolved glucose by two copepod species. *Annales Zoologici Fennici* 15:323-327.

H.

- Haedrich, R. L. 1983. Estuarine fishes, in: Ketchum, B.H. (Ed.), *Estuaries and Enclosed Seas. Ecosystems of the World*:183-207.
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J. F., Casey, K. S., Ebert, C., Fox, H. E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H. S., Madin, E. M. P., Perry, M. T., Selig, E. R., Spalding, M., Steneck, R. & R. Watson. 2008. A global

- map of human impact on marine ecosystems. *Science* 319:948-952.
- Harley, C. D. G., Hughes, A. R., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J. B., Thornber, C. S., Rodriguez, L. F., Tomanek, L. & S. L. Williams. 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9:228-241.
- Harris, P. T. & A. D. Heap. 2003. Environmental management of clastic coastal depositional environments: inferences from an Australian geomorphic database. *Ocean and Coastal Management* 46:457-478.
- Harvell, C. D., Aronson, R., Baron, N., Connell, J., Dobson, A., Ellner, S., Gerber, L., Kim, K., Kuris, A., McCallum, H., Lafferty, K., McKay, B., Porter, J., Pascual, M., Smith, G., Sutherland, K. & J. Ward. 2004. The rising tide of ocean diseases: unsolved problems and research priorities. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:375-382.
- Hatun, H., Payne, M. R., Beaugrand, G., Reid, P. C., Sando, A. B., Drange, H., Hansen, B., Jacobsen, J. A. & D. Bloch. 2009. Large bio-geographical shifts in the north-eastern Atlantic Ocean: From the subpolar gyre, via plankton, to blue whiting and pilot whales. *Progress In Oceanography* 80:149-162.
- Hays, G. C., Richardson, A. J. & C. Robinson. 2005. Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology and Evolution* 20:337-344.
- Heip, C. H. R., Goosen, N. K., Herman, P. M. J., Kromkamp, J., Middelburg, J. J. & K. Soetaert. 1995. Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries, *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review* 33:1-149.
- Helaouët, P. & G. Beaugrand. 2007. Macroecology of *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus* in the North Atlantic Ocean and adjacent seas. *Marine Ecology Progress Series* 345:147-165.
- Helaouët, P. & G. Beaugrand. 2009. Physiology, ecological niches and species distribution. *Ecosystems*, 12:1235-1245.
- Helaouët, P., Beaugrand, G. & P. C. Reid. 2011. Macrophysiology of *Calanus finmarchicus* in the North Atlantic Ocean. *Progress in Oceanography* 91:217-228.
- Hermant, M., Lobry, J., Bonhommeau, S., Poulard, J. C. & O. Le Pape. 2010. Impact of warming on abundance and occurrence of flatfish populations in the Bay of Biscay (France). *Journal of Sea Research* 64:45-53.
- Hidalgo, P., Escribano, R., Vergara, O., Jorquera, E., Donoso, K. & P. Mendoza. 2010. Patterns of copepod diversity in the Chilean coastal upwelling system. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 57:2089-2097.
- Hiddink, J. G. & R. Hofstede ter. 2008. Climate induced increases in species richness of marine fishes. *Global Change Biology* 14:453-460
- Hills, A. E. 1991. A mechanism for horizontal zooplankton transport by vertical migration in tidal currents. *Marine Biology* 11:485-491.
- Højgaard, J. K., Jepsen, P. M. & B. W. Hansen. 2008. Salinity-induced quiescence in eggs of the calanoid copepod *Acartia tonsa* (Dana): a simple method for egg storage. *Aquaculture Research* 39:828-836.
- Holste, L. & M. A. Peck. 2006. The effects of temperature and salinity on egg production and hatching success of Baltic *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida): a laboratory investigation. *Marine Biology* 148:1061-1070.

- Hough, A. R. & E. Naylor. 1992. Biological and physical aspects of migration in the estuarine amphipod *Gammarus zaddachi*. *Marine Biology* 112:437-443.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: Is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution* 15:56-61.
- Hughes, T. P., Bellwooda, D. R., Folkeb, C., Steneck, R. S. & J. Wilson. 2005. New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 20(7):380-386.
- Hurrell, J. W. 1995. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitations. *Science* 269:676-679.
- Hurrell, J. W. & C. Deser. 2009. North Atlantic climate variability: The role of the North Atlantic Oscillation. *Journal Of Marine Systems* 78:28-41.
- Hurrell, J. W., Kushnir, J. W. Y. & M. Visbeck. 2001. The North Atlantic Oscillation. *Science* 291:603-605.
- Hutchinson G. E., 1957. *A Treatise on Limnology*. New York, John Wiley & Sons, vol. I, Geography, physics and chemistry, 1015 p.
- Hutchinson G. E. 1978. *An introduction to population ecology*: Yale University Press. 256 p.

I.

- Ibanez F. & G. Beaugrand. 2008. Monitoring marine plankton ecosystems: identification of the most relevant indicators of the state of an ecosystem. *Journal of Marine Systems* 73:138-154
- Imbert, H., de Lavergne, S., Gayou, F., Rigaud, C. & P. Lambert. 2008. Evaluation of relative distance as new descriptor of yellow European eel spatial distribution. *Ecology Of Freshwater Fish* 17:520-527.
- Irigoiien, X. & J. Castel. 1995. Feeding Rates and Productivity Of The Copepod *Acartia-Bifilosa* In A Highly Turbid Estuary - The Gironde (Sw France). *Hydrobiologia* 311:115-125.
- Irigoiien, X. & J. Castel. 1997. Light limitation and distribution of chlorophyll pigments in a highly turbid estuary: The Gironde (SW France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44:507-517.

J.

- Jackson, J. B., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J. A., Hughes, T. P., Kidwell, S., Lange, C. B., Lenihan, H. S., Pandolfi, J. M., Peterson, C. H., Steneck, R. S., Tegner, M. J. & R. Warner. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293(5530):629-37.
- Jennings, S. & M. J. Kaiser. 1998. The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances In Marine Biology*, Vol 34. London: Academic Press Ltd-Elsevier Science Ltd. 201-&.
- Jolliffe, I. T. 2002. *Principal Component Analysis*, Series: Springer Series in Statistics. 2nd ed. 489 p.

- Jouanneau, J. M., Boutier, B., Chiffolleau, J. F., Latouche, C. & I. Philipps. 1990. Cadmium in the Gironde fluvioestuarine system: behaviour and flow. *Science of the Total Environment* 97/98:465–479.
- Jouanneau, J. M. & C. Latouche. 1981. The Gironde estuary, in: Fuchtbauer, H., Lisitzyn, A. P., Millerman, J. F., Seibold, E. E. (Eds.). *Contributions to Sedimentology*, Stuttgart:1-115.
- Jousson, O., Pawlowski, J., Zaninetti, L., Zechman, F. W., Dini, F., Di Guiseppe, G., Woodfield, R., Millar, A. & A. Meinesz. 2000. Invasive alga reaches California - The alga has been identified that threatens to smother Californian coastal ecosystems. *Nature* 408:157-158.

K.

- Kimmerer, W. J., Burau, J. R. & W. A. Bennett. 1998. Tidally oriented vertical migration and position maintenance of zooplankton in a temperate estuary. *Limnology and Oceanography* 43(7):1697-1709.
- Kirby, R. R., Beaugrand, G. & J. A. Lindley. 2009. Synergistic Effects of Climate and Fishing in a Marine Ecosystem. *Ecosystems* 12:548-561.
- Kirby, R. R. & G. Beaugrand. 2009. Trophic amplification of climate warming. *Proceedings of the Royal Society B* 276:4095-4103.
- Knight J. R., Allan, R. J., Folland, C. K., Vellinga, M. & M. E. Mann. 2005. A signature of persistent natural thermohaline circulation cycles in observed climate. *Geophysical Research Letters* 32:125-143.
- Kromkamp, J., Peene, J., Vanrijswijk, P., Sandee, A. & N. Goosen. 1995. Nutrients, light and primary production by phytoplankton and microphytobenthos in the eutrophic, turbid Westerschelde estuary (The Netherlands). *Hydrobiologia* 311:9-19.
- Kroncke, I., Dippner, J. W., Heyen H. & B. Zeiss. 1998. Long-term changes in macrofaunal communities off Norderney (East Frisia, Germany) in relation to climate variability. *Marine Ecology-Progress Series* 167:25-36.

L.

- Lambert, P. 1996. Développement d'un simulateur multi-agents pour l'étude de la migration estuarienne des civelles en Gironde. Mémoire de stage de DEA. Cemagref - Université d'Orléans. 40 p.
- Lance, G. N. & W. T. Williams. 1967. A general theory of classificatory sorting strategies. I. Hierarchical systems. *Computer Journal* 9:60–64.
- Lassalle, G., Béguer, M., Beaulaton, L. & E. Rochard. 2009. Learning from the past to predict the future: responses of European diadromous fish to climate change. 175-193 pp., in: A. J. Haro, K. L. Smith, R. A. Rulifson, C. M. Moffitt, R. J. Klauda, M. J. Dadswell, R. A. Cunjak, J. E. Cooper, K. L. Beal & T. S. Avery (eds), *Challenges for diadromous fishes in a dynamic global environment*. AFS Symposium, Symposium 69, American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.

- Lassalle, G. & E. Rochard. 2009. Impact of 21st century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology* 15:1072-1089.
- Latouche C. & J. M. Jouanneau. 1994. Etude de la dynamique de l'eau et des sédiments. in : 2.2.1.1. Campagnes d'échantillonnage de l'état de référence de l'estuaire
- Le Bohec, C., Durant, J. M., Gauthier-Clerc, M., Stenseth, N. C., Park, Y.-H., Pradel, R., Grémillet, D., Gendner, J.-P. & Y. Le Maho. 2008. King penguin population threatened by Southern Ocean warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(7):2493-2497.
- Le Floch, J. F. 1961. Propagation de la marée dynamique dans l'estuaire de la Seine et la Seine Maritime. Thèse, Paris, 507 p.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. Numerical ecology, 2nd edition edition, Amsterdam.
- Legendre, P. & D. Borcard (2006). Quelles sont les échelles spatiales importantes dans un écosystème? Chapitre 19 Dans : *Analyse statistique de données spatiales*, J.-J. Driesbeke, M. Lejeune et G. Saporta, eds. Editions TECHNIP, Paris:425-442.
- Lemaire, E., Abril, G., De wit, R., Etcheber, H., Frankignoulle, M. & J. J. Middelburg. 2002. Distribution of phytoplankton pigments in nine European estuaries and implications for an estuarine typology. *Biogases in tidal European estuaries: the BIOGEST project. Biogeochemistry* 59:5-23.
- Lenoir, S. 2011. Impact du réchauffement climatique sur la distribution spatiale des ressources halieutiques le long du littoral français : observations et scénarios. Thèse, Université Lille 1.
- Lenoir, S., Beaugrand, G. & J-C. Dauvin. 2012. Réchauffement climatique et morue de l'Atlantique. in : 26e Forum des jeunes océanographes, dir. F.G. Schmitt, Paris, Union des Océanographes de France:97-102.
- Levitus, S., Antonov, J. I., Boyer, T. P., Locarnini, R. A., Garcia, H. E. & A. V. Mishonov. 2009. Global ocean heat content 1955-2008 in light of recently revealed instrumentation problems. *Geophysical Research Letters* 36:1-5.
- Li, M., Gargett, A. & K. Denman. 2000. What determines seasonal and interannual variability of phytoplankton and zooplankton in strongly estuarine systems? Application to the semi-enclosed estuary of Strait of Georgia and Juan de Fuca strait. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50:467-488.
- Lobry, J. 2004. Quel référentiel de fonctionnement pour les écosystèmes estuariens ? Le cas des cortèges de poissons fréquentant l'estuaire de la Gironde. Doctorat Océanographie, Université de Bordeaux I. 230 p.
- Lobry, J., David, V., Pasquaud, S., Lepage, M., Sautour, B. & E. Rochard. 2008. Diversity and stability of an estuarine trophic network. *Marine Ecology Progress Series* 358:13-25.
- Lobry, J., Mourand, L., Rochard, E. & P. Elie. 2003. Structure of the Gironde estuarine fish assemblages: a comparison of European estuaries perspective. *Aquatic Living Resources* 16:47-58.

- Loots, C., Vaz, S., Planque, B. & P. Koubbi. 2010. What controls the spatial distribution of the North Sea plaice spawning population? Confronting ecological hypotheses through a model selection framework. *Ices Journal Of Marine Science* 67:244-257.
- Luczak, C. 2012. La complexité : perspectives en écologie, approche systémique. Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches. Université Lille 1.
- Luczak, C., Beaugrand, G., Jaffré, M. & S. Lenoir. 2011. Climate change impact on Balearic shearwater through a trophic cascade. *Biology Letters*:702-705.

M.

- MacDonald, I. A. W. 1994. Global change and alien invasions: implications for biodiversity and protected area management. in: Solbrig OT, van Emden HM, P.G.W.J. vO, editors. *Biodiversity and global change*. Wallingford, Oxon, UK: CAB International:199-209.
- Mace, G. M., Norris, K. & H. F. Alastair. 2012. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology and Evolution* 27:19-26.
- Maes, J., Stevens, M. & J. Breine. 2008. Poor water quality constrains the distribution and movements of twaite shad *Alosa fallax fallax* (Lacepede, 1803) in the watershed of river Scheldt. *Hydrobiologia* 602:129-143.
- Magnuson, J. J., Crowder, L. B. & P. A. Medvick. 1979. Temperature As An Ecological Resource. *American Zoologist* 19:331-343.
- Marchand, J. 1993. The influence of seasonal salinity and turbidity maximum variations of the nursery function of the Loire estuary (France). *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 27:427-436.
- Marshall, S. & M. Elliott. 1998. Environmental influences on the fish assemblage of the Humber estuary, UK. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 46:175-184.
- Marshall, J., Kushner, Y., Battisti, D., Chang, P., Czaja, A., Dickson, R., Hurrell, J., McCartney, M., Saravanan, R. & M. Visbeck. 2001. North Atlantic climate variability: Phenomena, impacts and mechanisms. *International Journal Of Climatology* 21:1863-1898.
- Marty, J. C., Chiaverini, J., Pizay, M. D. & B. Avril. 2002. Seasonal and interannual dynamics of phytoplankton pigments in the Western Mediterranean sea at the DYFAMED timeseries station (1991-1999). *Deep-Sea Res. II* 49 (11):1965-1985.
- Mauchline, J., 1998. *The Biology of Calanoid Copepods*, Academic Press ed.
- Mauvais, J. L. & J. F. Guillaud. 1994. Etat des connaissances sur l'estuaire de la Gironde Agence de l'eau Adour-Garonne, Toulouse, 115 p.
- Mazzocchi, M. G., Zagami, G., Ianora, A., Guglielmo, L. & J. Hure. 1995. Copepods. in *Atlas of Marine Zooplankton Straits of Magellan*. L. Guglielmo & A. Ianora (Eds.), p.68.
- Mazzocchi, M. G., Dubroca, L., García-Comas, C., Capua, I. D. & M. Ribera d'Alcalà. 2012. Stability and resilience in coastal copepod assemblages: The case of the Mediterranean long-term ecological research at Station MC (LTER-MC). *Progress in Oceanography* 97-100:135-151.

- McFarlane, G. A., King, J. R. & R. J. Beamish. 2000. Have there been recent changes in climate? Ask the fish. *Progress in Oceanography* 47:147-169.
- McLusky, D. S. 1981. *The estuarine ecosystem*. Blackie, Glasgow. 150 p.
- McLusky, D. S. & M. Elliott. 2004. *The Estuarine Ecosystem - ecology, threats and management*. Oxford University Press.
- Menendez, R., Megias, A. G., Hill, J. K., Braschler, B., Willis, S. G., Collingham, Y., Fox, R., Roy, D. B. & C. D. Thomas. 2006. Species richness changes lag behind climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273:1465-1470.
- Michel, P., Boutier, B. & J. F. Chiffolleau. 2000. Net fluxes of dissolved arsenic, cadmium, copper, zinc, nitrogen and phosphorus from the Gironde Estuary (France): Seasonal variations and trends. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51:451-462.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Millennium Ecosystem Assessment Synthesis Report*.
- Milliman, J. D., Farnsworth, K. L., Jones, P. D., Xu, K. H. & L. C. Smith. 2008. Climatic and anthropogenic factors affecting river discharge to global ocean, 1951-2000. *Global and Planetary Change* 62:5-21.
- Moderan, J., Bouvais, P., David, V., Le Noc, S., Simon-Bouhet, B., Niquil, N., Miramand, P. & D. Fichet. Zooplankton community structure in a highly turbid environment (Charente estuary, France): Spatio-temporal patterns and environmental control. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 88:219-232.
- Molinero, J. C., Anneville, O., Souissi, S., Balvay, G. & D. Gerdeaux. 2006. Anthropogenic and climate forcing on the long-term changes of planktonic rotifers in Lake Geneva, Europe. *Journal of Plankton Research* 28:287-296.
- Mouny, P. & J. C. Dauvin. 2002. Environmental control of mesozooplankton community structure in the Seine estuary (English Channel). *Oceanologica Acta* 25:13-22.
- Murawski, S. A. 1993. Climate-Change and Marine Fish Distributions - Forecasting From Historical Analogy. *Transactions Of The American Fisheries Society* 122:647-658.

N.

- National Safety Council's Environmental Center. 1998. *Coastal Challenges: A Guide to Coastal and Marine Issues*. Prepared in conjunction with Coastal America.
- Nicolas, D. 2010. Des poissons sous influence ? Une analyse à large échelle des relations entre les gradients abiotiques et l'ichtyofaune des estuaires tidaux européens. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1. 242 p.
- Nicolas, D., Chaalali, A., Drouineau, H., Lobry, J., Uriarte, A., Borja, A. & P. Boët. 2010. Impact of global warming on European tidal estuaries: some evidence of northward migration of estuarine fish species. *Regional Environmental Change* 11:639-649.
- Norse, E.A. 1993. *Global marine biological diversity. A strategy for building conservation into decision making; conservation WCfm*, editor. 383 p.
- Nzigou, A. R., 2012. Production primaire et fonctionnement écologique en milieu estuarien turbide-Cas de l'estuaire de la Gironde. Thèse, Université Bordeaux 1.

Nzigou, A. R., Davoult, D., Blanchet, H., Meisterhans, G., Michel, R., Bichon, S., & B. Sautour. soumis. Intertidal benthic primary production and community metabolism in a highly turbid estuary. *Hydrobiologia*.

O.

Omori, M. & T. Ikeda. 1984. *Methods in marine zooplankton ecology*. John Wiley, New York: 332 p.

Omori, M. & C. P. Norman. 1998. Anthropogenic short-term effects on distribution patterns and food webs of pelagic organisms. *Workshop Report*:279-284.

Omori, M., Vanderspoel, S. & C. P. Norman. 1994. Impact Of Human Activities On Pelagic Biogeography. *Progress In Oceanography* 34:211-219.

O'Neill, R. V. 1989. Perspective in hierarchy and scale in: J. Roughgarden, R. M. May & S. A. Levin (eds), *Perspectives in ecological theory*, Princeton Univ. Press, Princeton:140-156.

O'Neill, R. V., De Angelis, D. L., Walde, J. B. & T. F. H. Allen. 1986. *A hierarchical concept of ecosystems*, Princeton University Press, Princeton, N.J., 253 p.

P.

Parkes, S. M. & I. C. Duggan. 2012. Are zooplankton invasions in constructed waters facilitated by simple communities? *Diversity and Distributions* 18:1199-1210.

Parmesan C. 1996. Climate and species range. *Nature* 382:765-766.

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:637-669.

Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J. K., Thomas, C. D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W. J., Thomas, J. A. & M. Warren. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399:579-583.

Parmesan, C. & G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42.

Pasquaud, S. 2006. Les relations trophiques : éléments de structuration des peuplements ichtyologiques en milieu estuarien. Application à l'estuaire de la Gironde. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1. 360 p.

Pasquaud, S., Béguer, M., Hjort Larsen, M., Chaalali, A., Cabral, E. & J. Lobry. 2012. Increase of marine juvenile fish abundances in the middle Gironde estuary related to warmer and more saline waters, due to global changes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 104:46-53.

Pastorinho, R., Vieira, L., Re, P., Pereira, M., Bacelar-Nicolau, P., Morgado, F., Marques, J. C. & U. Azeiteiro. 2003. Distribution, production, histology and histochemistry in *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) as means for life history determination in a temperate estuary (Mondego estuary, Portugal). *Acta Oecologica-International Journal Of Ecology* 24:259-273.

- Pauli, H., Gottfried, M. & G. Grabherr. 1996. Effects of climate change on mountain ecosystems - upward shifting of alpine plants. *World Resource Review* 8:382-390.
- Pauly, D. 2003. Ecosystem impacts of the world's marine fisheries. *Global Change NewsLetter* 55:21-23.
- Peck, M. A & L. Holste. 2006. Effects of salinity, photoperiod and adult stocking density on egg production and egg hatching success in *Acartia tonsa* (Calanoida: Copepoda): Optimizing intensive. *Aquaculture* 255:341-350.
- Perry, A. L., Low, P. J., Ellis, J. R. & J. D. Reynolds. 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308:1912-1915.
- Pomfret, J. R., Elliott, M., O'Reilly, M. G. & S. Phillips. 1991. Spatial and temporal patterns in the fish communities in two UK North Sea estuaries. in: Elliott, M. & J. P. Ducrotoy (Eds). *Estuaries & coasts: spatial and temporal intercomparisons*. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark:277-284.
- Potter, I. C., Chuwen, B. M., Hoeksema, S. D. & M Elliott. 2010. The concept of an estuary: a definition that incorporates systems which can become closed to the ocean and hypersaline. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87:497-500.
- Poulard, J. C. & F. Blanchard. 2005. The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science* 62:1436-1443.
- Power, M., Attrill, M. J. & R. M. Thomas. 2000. Environmental factors and interactions affecting the temporal abundance of juvenile flatfish in the Thames Estuary. *Journal of Sea Research* 43:135-149.
- Pritchard, D. W. 1955. Estuarine circulation patterns. *Proceedings of the American Society of Civil Engineers* 81:717.
- Pritchard, D. W. 1967. What is an estuary: Physical viewpoint, in: I.L.G. (Ed.), *Estuaries*, Washington:3-5.
- Pronier, O. & E. Rochard. 1998. Fonctionnement d'une population d'éperlan (*Osmerus eperlanus*, Osmériformes Osmeridae) située en limite méridionale de son aire de répartition, influence de la température. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*:350-497.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3:349-361.

Q.

- Quéro, J. C., Du Buit, M. H. & J. J. Vayne. 1998. Les observations de poissons tropicaux et le réchauffement des eaux dans l'Atlantique européen. *Oceanological Acta*, 21(2):345-351.

R.

- Raick, C., Soetaert, K. & M. Gregoire. 2006. Model complexity and performance: How far can we simplify? *Progress In Oceanography* 70:27-57.
- Raitsos, D. E., Beaugrand, G., Georgopoulos, D., Zenetos, A., Pancucci-Papadopoulou, A. M.,

- Theocharis, A. & E. Papathanassiou. 2010. Global climate change amplifies the entry of tropical species into the Eastern Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography* 55:1478-1484.
- Rajakaruna, H., Strasser, C. & M. Lawis. 2011. Identifying noninvasible habitats for marine copepods using temperature dependent R0. *Biological Invasions* 14:633-647.
- Ray, G. C. 2005. Connectivities of estuarine fishes to the coastal realm. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64:18-32.
- Raybaud, V., Nival, P. & L. Prieur. 2011. Short time-scale analysis of the NW Mediterranean ecosystem during summer-autumn transition: A 1D modelling approach. *Journal Of Marine Systems* 84:1-17.
- Razouls, C., de Bovée, F., Kouwenberg, J. & N. Desreumaux. 2005-2012. Diversité et répartition géographique chez les Copépodes planctoniques marins.
- Reid P. C., de Fatima Borges M. & E. Svendsen. 2001. A regime shift in the North Sea circa 1988 linked to changes in the North Sea horse mackerel fishery. *Fisheries Research* 50:163-171.
- Reid, P. C. & M. Edwards. 2001. Long-term changes in the Pelagos, Benthos and fisheries of the North Sea. in *Burning Issues Of North Sea Ecology*. E Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart:107-115.
- Reid, P. C. & G. Beaugrand. 2012. Global synchrony of an accelerating rise in sea surface temperature. *Journal Of The Marine Biological Association Of The United Kingdom* 92:1435-1440.
- Ricciardi, A. & H. J. MacIsaac. 2000. Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. *Trends In Ecology and Evolution* 15:62-65.
- Richardson, A. J., Walne, A. W., John, A. W. G., Jonas, T. D., Lindley, J. A., Sims, D. W., Stevens, D. & M. Wit. 2006. Using continuous plankton recorder data. *Progress in Oceanography* 68:27-74.
- Righton, D. A., Andersen, K. H., Neat, F., Thorsteinsson, V., Steingrund, P., Svedäng, H., Michalsen, K., Hinrichsen, H. H., Bendall, V. & S. Neuenfeldt. 2010. Thermal niche of Atlantic cod *Gadus morhua*: limits, tolerance and optima. *Marine Ecology Progress Series* 420:1-13.
- Rijnsdorp, A. D., Peck, M. A., Engelhard, G. H., Mollmann, C. & J. K. Pinnegar. 2009. Resolving the effect of climate change on fish populations. *Ices Journal Of Marine Science* 66:1570-1583.
- Rochard, E., G. Castelnaud, & M. Lepage. 1990. Sturgeons (Pisces, Acipenseridae) - Threats and Prospects. *Journal Of Fish Biology* 37:123-132.
- Rochard, E. & P. Elie. 1994. La macrofaune aquatique de l'estuaire de la Gironde, in: Mauvais, J. L. & J. F. Guillaud (Eds). *Livre blanc de l'estuaire de la Gironde*. IFREMER, Agence de l'eau Adour-Garonne, Bordeaux. 46-57 p.
- Rochard, E., Lepage, M., Dumont, P., Tremblay, S. & C. Gazeau. 2001. Downstream migration of juvenile European sturgeon *Acipenser sturio* L. in the Gironde estuary. *Estuaries* 24 (1):108-115.
- Rogers, J. C. 1997. North Atlantic storm track variability and its association to the North Atlantic Oscillation and climate variability of northern Europe. *Journal of Climate* 10:1635-1647.

- Roff, J. C., Middlebrook, K. & F. Evans. 1988. Long-term variability in North Sea zooplankton off Northumberland coast: productivity of small copepods and analysis of trophic interactions. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 68:143-164.
- Roman, M. R., Holliday, D. V. & L. P. Sanford. 2001. Temporal and spatial patterns of zooplankton in the Chesapeake Bay turbidity maximum. *Marine Ecology Progress Series* 213:215-227.
- Rombouts, I., Beaugrand, G., Ibanez, F., Gasparini, S., Chiba, S. & L. Legendre. 2009. Global latitudinal variations in marine copepod diversity & environmental factors. *Proceedings of the Royal Society B* 276:3053-3062.
- Rombouts, I., Beaugrand, G. & J. C. Dauvin. 2012. Potential re-distributions of benthic macrofauna from the English Channel simulated under climate change scenarios. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 99:153-161.
- Rose, G. A. 2005. On distributional responses of North Atlantic fish to climate change. *ICES Journal of Marine Science* 62:1360-1374.
- Rosset, V. & B. Oertli. 2008. Local diversity of macroinvertebrates in alpine ponds as an indicator of global change: a Gastropod case-study. *International Association of Theoretical and Applied Limnology* 30:482-484.

S.

- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M. & D. H. Wall. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770-1774.
- Salomon, J. N. 2002. L'inondation dans la basse vallée de la Garonne et l'estuaire de la Gironde lors de la tempête du siècle (27-28 décembre 1999). *Géomorphologie: relief, processus, environnement* 8:127-134.
- Sautour, B., & J. Castel. 1995. Comparative Spring Distribution Of Zooplankton In 3 Macrotidal European Estuaries. *Hydrobiologia* 311:139-151.
- Sautour, B. & J. Castel. 1999. Grazing activity of mesoplanktonic copepods in a shallow bay during an algal spring bloom (Marennes-Oleron Bay, France). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79:73-84.
- Savoye, N., David, V., Morisseau, F., Etcheber, H., Abril, G., Billy, I., Charlier, K., Oggian, G., Derriennic, H. & B. Sautour. 2012. Origin and composition of particulate organic matter in a macrotidal turbid estuary: the Gironde Estuary, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 108:16-28.
- Scavia, D., Field, J. C., Boesch, D. F., Buddemeier, R. W., Burkett, V., Cayan, D. R., Fogarty, M., Harwell, M. A., Howarth, R. W., Mason, C., Reed, D. J., Royer, T. C., Sallenger, A. H. & J. G. Titus. 2002. Climate change impacts on US coastal and marine ecosystems. *Estuaries* 25:149-164.
- Schäfer, J., Blanc, G., Lapaquellerie, Y., Maillet, N., Maneux, H. & H. Etcheber. 2002. Ten-year-observation of the Gironde fluvial system: fluxes of suspended matter, particulate organic carbon and cadmium. *Marine Chemistry* 79:229-242.

- Scheffer, M. 2009. Critical transitions in nature and society, Princeton.
- Schwartz, M. W., Iverson, L. R., Prasad, A. M., Matthews, S. N. & R. J. O'Connor. 2006. Prediction extinctions, as a result of climate change. *Ecology* 87:1611-1615.
- Selleslagh, J., Lobry, J., N'Zigou, A. R., Bachelet, G., Blanchet, H., Chaalali, A., Sautour, B. & P. Boët. 2012. Seasonal succession of estuarine fish, shrimps, macrozoobenthos and plankton: Physico-chemical and trophic influence. The Gironde estuary as a case study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 112:243-254.
- Sellner, K. H. & M. H. Bundy. 1987. Preliminary results of experiments to determine the effects of suspended sediments on estuarine copepod *Eurytemora affinis*. *Continental Shelf Research* 7:62-72.
- Seuront, L. 2006. How does salinity influence the swimming speed of the estuarine calanoid copepod *Eurytemora affinis*? *Journal of Plankton Research* 28:805-813.
- Soetaert, K. & P. Van Rijswijk. 1993. Spatial and temporal patterns if the zooplankton in the Waterschelde estuary. *Marine Ecology Progress Series* 97:47-59.
- Sorbe, J. C. 1981. La macrofaune vagile de l'estuaire de la Gironde - Distribution et migration des espèces: modes de reproduction, régimes alimentaires. *Océanis* 6:579-592.
- Sottolichio, A. 1999. Modélisation de la modélisation des structures turbides (bouchon vaseux et crème de vase) dans l'estuaire de la Gironde. Thèse, Université Bordeaux 1.
- Sottolichio, A. & P. Castaing. 1999. A synthesis on seasonal dynamics of highly-concentrated structures in the Gironde estuary. *Comptes rendus de l'académie des sciences Serie II. Fascicule A - Sciences de la terre et des planètes* 329:795-800.
- Sottolichio, A., Castaing, P., Etcheber, H., Maneux, E., Schmeltz, M. & S. Schmidt. 2011. Observations of suspended sediment dynamics in a highly turbid macrotidal estuary, derived from continuous monitoring. *Journal of Coastal Research, Sp. Issue* 64:1579-1583.
- Sottolichio, A., Le Hir, P. & P. Castaing. 2000. Modeling mechanisms for the stability of the turbidity maximum in the Gironde estuary, France, *Coastal and Estuarine Fine Sediment Processes*:373-386.
- Souissi, S. & D. Devreker. 2010. Le zooplancton peut-il être utilisé comme indicateur de la qualité des eaux estuariennes ? - Synthèse de l'enquête. *Projet BEEST*, 103 p.
- Southward, A. J., 1995. The importance of long time series in understanding the variability of natural systems. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 49:329-333.
- Staneck, R. S. 1998. Human influences on coastal ecosystems: does overfishing create trophic cascades? *Trends In Ecology and Evolution* 13:429-430.
- Stebbing, A. R. D., Turk, S. M. T., Wheeler, A. & K. R. Clarke, 2002. Immigration of southern fish species to South-west England linked to warming of the North Atlantic (1960-2001). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82:177-180.
- Steneck, R. S., Vavrinc, J. & A. V. Leland. 2004. Accelerating trophic-level dysfunction in kelp forest ecosystems of the western North Atlantic. *Ecosystems* 7:323-332.
- Svetlichny, L., Hubareva, E., Belmonte, G., Isinibilir, M., Ustun, F., Noyan Yilmaz, I. & B. Toklu-Alıclı. 2010. Vulnerability of copepod eggs in salinity and temperature gradients of the Marmara and Black Seas. *Marine Ecology Progress Series* 419:109-120.

T.

- Tackx, M., De Pauw, N., Van Mieghem, R., Azemar, F., Hannouti, A., Van Damme, S., Fiers, F., Daro, N. & P. Meire. 2004. Zooplankton in the Schelde estuary, Belgium and the Netherlands. Spatial and temporal patterns. *Journal of Plankton Research* 26:133-141.
- Taylor, A. H., Allen, J. I. & P. A. Clark. 2002. Extraction of a weak climatic signal by an ecosystem. *Nature* 416:629-632.
- Taylor, C. M. & I. C. Duggan. 2012. Can biotic resistance be utilized to reduce establishment rates of non-indigenous species in constructed waters? *Biological Invasions* 14:307-322.
- Taylor, E. B., Boughman, J. W., Groenenboom, M., Sniatynski, M., Schluter, D. & J. L. Gow. 2006. Speciation in reverse: morphological and genetic evidence of the collapse of a three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) species pair. *Molecular Ecology* 15:343-355.
- Taylor, K. E. 2001. Summarizing multiple aspects of model performance in a single diagram. *Journal Of Geophysical Research-Atmospheres* 106:7183-7192.
- Tesson-Gillet, M. 1980. Etude hydrologique saisonnière de la Gironde à Braud et Saint Louis. *Bulletin de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine* 27:35-60.
- Tester, T. & J. T. Turner. 1991. Why is *Acartia tonsa* restricted to estuarine habitats? *Bulletin of the Plankton Society of Japan*:603-611.
- Thackeray, S. J., Sparks, T. H., Frederiksen, M., Burthe, S., Bacon, P. J., Bell, J. R., Botham, M. S., Brereton, T. M., Bright, P. W., Carvalho, L., Clutton-Brock, T., Dawson, A., Edwards, M., Elliott, J. M., Harrington, R., Johns, D., Jones, I. D., Jones, J. T., Leech, D. I., Roy, D. B., Scott, W. A., Smith, M., Smithers, R. J., Winfield, I. J. & S. Wanless. 2010. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments, *Global Change Biology* 16:3304-3313.
- Thiel, R., Sepulveda, A., Kafemann, R. & W. Nellen. 1995. Environmental factors as forces structuring the fish community of the Elbe estuary. *Journal of Fish Biology* 46:47-69.
- Thomas, C. D. & J. J. Lennon. 1999. Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399:213.

V.

- Valdés, L. & M. Moral. 1998. Time-series analysis of copepod diversity and species richness in the southern Bay of Biscay off Santander, Spain, in relation to environmental conditions. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 55:783-792.
- Valiela, I. 1995. *Marine Ecological Processes*, (Second edition) edition. Springer-Verlag, New York, USA.
- Vieira, L., Azeiteiro, U., Re, P., Pastorinho, R., Marques, J. C. & F. Morgado. 2003. Zooplankton distribution in a temperate estuary (Mondego estuary southern arm: Western Portugal). *Acta Oecologica-International Journal Of Ecology* 24, 163-173.
- Vilas, C., Drake, P. & E. Pascual. 2009. Inter- and intra-specific differences in euryhalinity determine the spatial distribution of mysids in a temperate European estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 369:165-176.

- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J. & J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494-499.
- Von Vaupel-Klein, J. C. & R. E. Weber. 1975. Distribution of *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida) in relation to salinity: in situ and laboratory observations. *Netherlands Journal of Sea Research* 9:297-310.
- Vuorinen, I. 1982. The effect of temperature on the rates of development of *Eurytemora hirundoides* (Nordvist) in laboratory culture. *Annales Zoologici Fennici* 19:129-134.

W.

- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J. M., Hoegh-Guldberg, O. & F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389-395.
- Warren, R. J. & M. A. Bradford. 2010. Seasonal climate trends, the North Atlantic Oscillation, and salamander abundance in the Southern Appalachian Mountain Region. *Journal of Applied Meteorology and Climatology* 49:1597-1603.
- Weijerman, M., Lindeboom, H. & A. F. Zuur. 2005. Regime shifts in marine ecosystems of the North Sea and Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series* 298:21-39.
- Wilkinson, C. R. 2004. Status of the Coral Reefs of the World, Global Coral Reef Monitoring Network and Australian Institute of Marine Science.
- Williams, R. J., Berlow, E. L., Dunne, J. A., Barabasi, A. L. & N. D. Martinez. 2002. Two degrees of separation in complex food webs. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* 99:12913-12916.
- Wilson, E.O. 1988. *Biodiversity*. Washington: National Academic Press.
- White, J. R. & M. R. Roman. 1992. Egg-Production By The Calanoid Copepod *Acartia-Tonsa* In The Mesohaline Chesapeake Bay - The Importance Of Food Resources and Temperature. *Marine Ecology Progress Series* 86:239-249.
- Winkler, G., Dodson, J. J. & C. E. Lee. 2008. Heterogeneity within the native range : Population genetic analyses of sympatric invasive and noninvasive clades of the freshwater invading copepod *Eurytemora affinis*. *Molecular Ecology* 17:415-430.
- Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., Jackson, J. B. C., Lotze, H. K., Micheli, F., Palumbi, S. R., Sala, E., Selkoe, K. A., Stachowicz, J. J. & R. Watson. 2006. Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science* 314:787-760.
- Woodruff, S. D., Slutz, R. J., Jenne, R. L. & P. M. Steurer. 1987. A Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set. *Bulletin Of The American Meteorological Society* 68:1239-1250.

Y.

- Yanicelli, B., Castro, L., Valle-Levinson, A., Atkinson, L. & D. Figueroa. 2006. Vertical distribution of decapod larvae in the entrance of an equatorward facing bay of central Chile: implications for transport. *Journal of Plankton Research* 28:19-37.

Z.

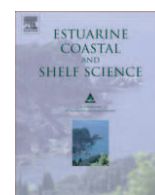
- Zillioux, E. J. & J. G. Gonzales. 1972. Egg dormancy in a neritic calanoid copepod and its implications to overwintering in boreal waters:217-230.
- Zuo, T., Wang, R., Chen, Y., Gao, S. & K. Wang. 2006. Autumn net copepod abundance and assemblages in relation to water masses on the continental shelf of the Yellow Sea and East China Sea. *Journal of Marine Systems* 59:159-172.

ANNEXE 1



Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Estuarine, Coastal and Shelf Science

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

Increase of marine juvenile fish abundances in the middle Gironde estuary related to warmer and more saline waters, due to global changes

Stéphanie Pasquaud^{a,*}, Mélanie Béguer^{a,1}, Maja Hjort Larsen^a, Aurélie Chaalali^b, Henrique Cabral^c, Jérémy Lobry^a

^a Irstea, Unité Ecosystèmes estuariens et Poissons migrateurs amphihalins, 33612 Cestas Cedex, France

^b Laboratoire d'Océanographie Biologique, UMR CNRS 5805 Université Bordeaux 1, France

^c Universidade de Lisboa, Faculdade de Ciências, Centro de Oceanografia, Campo Grande 1749-016 Lisboa, Portugal

ARTICLE INFO

Article history:

Received 17 November 2011

Accepted 10 March 2012

Available online 20 March 2012

Keywords:

nursery function

marine fish

estuarine system

temperature increase

saline intrusion

long-term series

Regional index terms:

Europe

France

Gironde estuary

Lat. 45°20'N

Long. 0°45'W

ABSTRACT

Estuaries have an essential ecological function for several marine fish species, that use these systems as nurseries. Previous studies in the Gironde estuary have reported an increase in water temperature and an extended seawater intrusion associated to global changes. In this study, we evaluated whether these changes impact the nursery function in the middle part of the system, based on the analyses of long-term data series (1991–2009) collected in that area. Trend analysis, correlations and generalized additive models (GAM) were computed in order to study the influence of water temperature and salinity changes on marine juveniles occurrence/densities. Results showed that densities of all the studied species (i.e. *Engraulis encrasicolus*, *Sprattus sprattus*, *Dicentrarchus labrax*, *Solea solea*, *Argyrosomus regius*, *Merlangius merlangus*) significantly increased over the period considered. Changes in water temperature and seawater intrusion contributed to explain the variability in presence/absence and in densities of the majority of these species. However, the deviance explained by GAM and the relevance of these two explanatory variables differed considerably according to species. For most species, it was suggested that the interaction of these two factors, and their effects on other variables, may explain the increase in abundance in the middle part of the Gironde. The effects of global changes in this estuarine system may favour its nursery function for marine juveniles, but some evidence of effects at a wider scale (community and ecosystem levels) may alter the structure and functioning of this system.

© 2012 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

The ecological responses to recent climate change, i.e. at the scale of few decades, have been shown in several biological compartments, from terrestrial to aquatic ecosystems. They are apparent at all levels of ecological organization through population and life-history changes, biogeographical shifts, changes in species composition of communities and changes in ecosystem structure and functioning (Hughes, 2000; Walther et al., 2002; Beaugrand, 2009). In highly dynamic aquatic systems, these changes can have synergistic effects with non-climatic anthropogenic disturbances (e.g. habitat fragmentation, overexploitation of resources,

etc.) and amplify ecological responses locally or even at a regional scale (e.g. Daufresne and Boët, 2007; Lassalle et al., 2009; Richardson et al., 2009).

Estuarine ecosystems are typically characterised by marked fluctuations in physico-chemical conditions at different spatial and temporal scales. The functioning of estuaries integrates complex interactions between physical, biogeochemical and biological processes, and they are among the most productive areas on earth (Mc Lusk and Elliott, 2004), play a key role for several species, particularly for fish (Elliott and Hemingway, 2002), and provide a wide variety of goods and services to human populations (Costanza et al., 1997).

Increase in water temperature and decrease in river flows are among some of the distinguishing features of global change in coastal and estuarine ecosystems in some parts of the world, and particularly in France (GIPSA, 2010). Such decreases in freshwater flows tend to extend the intrusion of seawater inside estuarine systems (e.g. Martinho et al., 2007). Since temperature and salinity are the main factors influencing the distribution and occurrence

* Corresponding author. Present address: Universidade de Lisboa, Faculdade de Ciências, Centro de Oceanografia, 1749-016 Lisboa, Portugal.

E-mail address: spasquaud@fc.ul.pt (S. Pasquaud).

¹ Present address: Département de Biologie, Université Laval, Québec G1K 7P4, Canada.

of fish in estuaries (e.g. Drake and Arias, 1991; Marshall and Elliott, 1998; Harrison and Whitfield, 2006; Lobry et al., 2006), such changes may affect estuarine fish community structure and composition. For instance, the disappearance of cold-water fish species in favour of fish species with sub-tropical and tropical affinities has been reported in several systems (Cabral et al., 2001; Vinagre et al., 2009; Nicolas et al., 2011). Henderson et al. (2011), in the Bristol Channel, pointed out that several fish species tend to occur for longer periods within the Severn estuary due to the increase in temperature.

In the Gironde estuary, one of the largest estuaries in Western Europe, a recent work showed a significant increase (0.9 °C) in water temperatures from 1982 to 2009, which was strongly correlated with the rise in air temperatures during the same period (Delpech, Unpublished data). Moreover, David et al. (2007) and Goberville et al. (2010) emphasized spatio-temporal changes in salinity in the upper and middle estuary during the same period, supporting the hypothesis of a 'marinisation' of the Gironde estuarine area, i.e. an increase of the seawater intrusion. A decrease in river flow was linked to a decrease in both precipitation intensity and frequency and to the exploitation of the water in the catchment area for hydroelectricity and agriculture: technical reports showed an increase in the water volumes stocked by hydroelectric dams and an increase in irrigation (Galea et al., 2005; SMIDDEST, 2008). These hydrological and climatic changes could be responsible for changes in fish community structure of this system, in particular, a decline in the diadromous species and an increase in marine juvenile abundances (Pasquaud et al., 2012). These observations suggest that such hydrologic modifications linked to global changes could favour one of the main functions played by estuaries, i.e. the

nursery function for marine fish species. A nursery is a feeding and growth area where fish juveniles spend a certain time, in order to ensure optimal development and enhance their survival chances, since these areas also provide good environmental conditions for a rapid growth (Gibson, 1994; Beck et al., 2001).

The Gironde estuary is one of the main nursery grounds for many marine fish in the Bay of Biscay (Le Pape et al., 2003b). Using long-time series data from the central section of the Gironde estuary, we aimed to test whether some estuarine environmental changes induced by global changes, i.e. temperature and seawater intrusion, have effects on the presence/absence and abundances of marine juveniles. We expected that warming waters favour the occurrence and abundance of southern species, i.e. *Argyrosomus regius* (Quéro and Vayne, 1987), and disfavour those with northern affinities, i.e. *Merlangius merlangus* (Poulard and Blanchard, 2005). Also, we hypothesized that in the middle part of the estuary, the extension of the seawater intrusion inside the Gironde, modifying the potential habitat area for marine fish, would positively affect occurrence/abundance of juvenile species using the system as a nursery ground.

2. Materials and methods

2.1. Study site

The Gironde, one of the largest estuaries in Western Europe (Abril et al., 2002), is a macrotidal system with approximately 625 km² at high tide, located in South–West France and opening into the Bay of Biscay (Lat. 45°20'N, Long. 0°45'W, Fig. 1). The estuary stretches for 85 km from the coastline to the Bec d'Ambès,

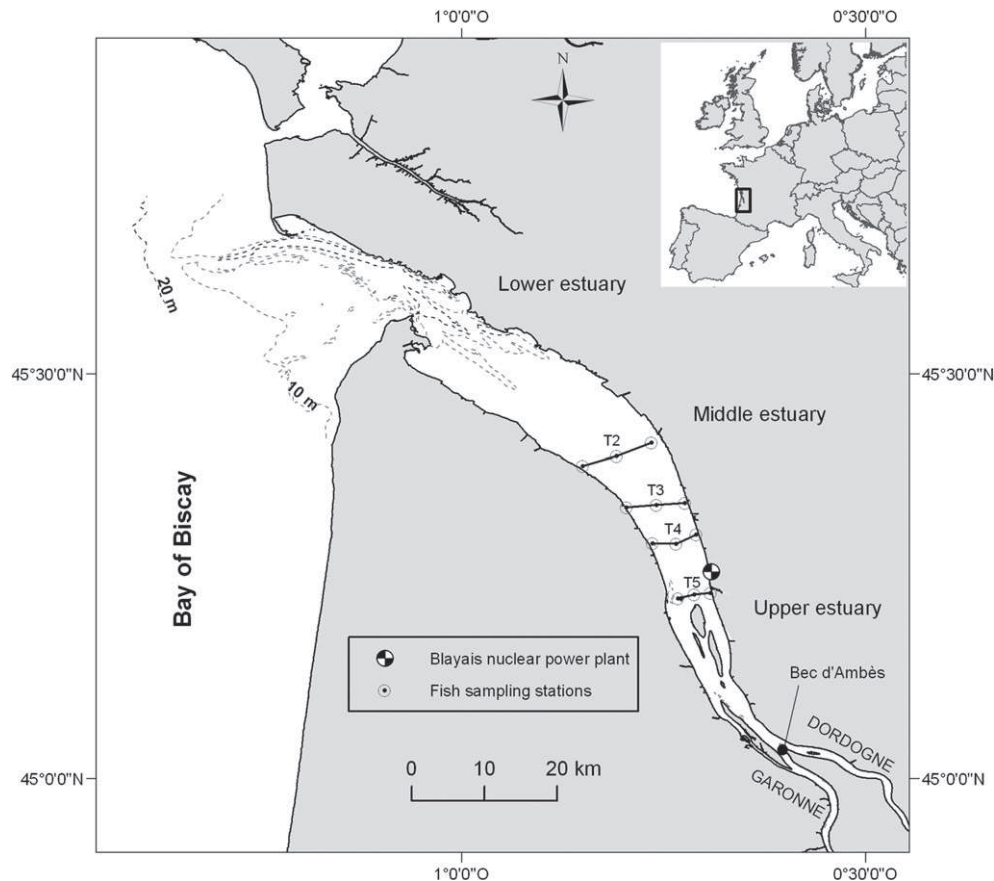


Fig. 1. Location of the fish sampling stations (transects T2, T3, T4 and T5) and of the Blayais nuclear power plant (station used for temperature recordings) in the Gironde estuary.

where the Dordogne and Garonne rivers join to form the Gironde. It is generally considered that this junction constitutes the upstream salinity limit even though this limit can vary according to the season and the year. The watershed covers 81,000 km². The climate of the region is temperate under oceanic influence.

2.2. Fish data series

The fish data selected for the analysis were collected based on a transect sampling scheme, consisting of monthly surveys, from 1991 to 2009, following a standardized procedure (see [Pronier and Rochard, 1998](#) for details). The sampling sites were located along four transects (numbered from 2 to 5, downstream to upstream), in the central section of the Gironde ([Fig. 1](#)). For each transect, three sampling sites were set: two close to each shore and one on the median axis of the estuary. Surface and bottom samples were taken using, respectively, two 4.0 × 1.0 m rectangular frame nets, fitted at either side of the boat, and a 2.0 × 1.2 m frame trawl, kept at 0.2 m above the bed by skates. The cod-ends of both fishing gears were identical, i.e. 1 mm square mesh. Sampling was carried out during daytime and each tow lasted for 5–7 min. A total of ca.430 hauls were performed per year (three replicates per sampling site per month). All fish collected were preserved in 10% formaldehyde, before being identified and counted at the laboratory.

Among the marine fish species that use the Gironde estuary as a nursery ground, *Sprattus sprattus*, *Engraulis encrasicolus*, *Dicentrarchus labrax*, *Solea solea*, *Merlangius merlangus* and *Argyrosomus regius* are the most frequent ([Pasquaud et al., 2008](#)). Therefore, the juvenile densities of these species (individuals per 1000 m⁻³) were calculated for each month. *S. sprattus* and *E. encrasicolus* estimates were based on surface sampling gear catches, while the other four species estimates were obtained from bottom sampling gear.

2.3. Temperature and salinity data

Since 1982, water temperature was measured daily by EDF (Electricity of France) at the cooling water intake of the Blayais nuclear power plant. This site is located in the sampling area considered in the present work ([Fig. 1](#)). Salinity data were recorded monthly since 1991, in the upstream sampling survey station (T5), in similar tidal conditions (surface and bottom measurements were respectively used for pelagic, i.e. *Sprattus sprattus* and *Engraulis encrasicolus*, and benthic or demersal species, i.e. the other four species).

2.4. Data analyses

The seasonal trends for each fish species, and for temperature and salinity data, were extracted by the weighted moving average method with a step of 12 (12 months per year; see [Fromentin and Ibanez, 1994](#) for details), for the period 1991–2009. This method consists in calculating the successive values of means along the time series, which is one common standard procedure when analysing auto-correlated data (e.g. [Colebrook, 1976](#)). A Spearman non-parametric test was used to detect general temporal trends in these filtered series and to evaluate the influence of temperature and salinity on marine juvenile densities. These analyses were performed using R software (R Development Core Team, 2009), PAST-TECS (Package for Analysis of Space-Time Ecological Series) package ([Ibanez et al., 2009](#)).

Generalized additive models (GAM; [Hastie and Tibshirani, 1990](#)) were performed to investigate joint effects of temperature and salinity on the presence/absence and positive densities of marine juvenile species. Two different models were used due to the nature of the datasets, which were characterized by a large number of zero

(more than 40% of all values; [Maunder and Punt, 2004](#)). These models are more general than generalized linear models (GLM) and usually they are indicated as being more effective when exploring relationships species–environment ([Megrey et al., 2005](#); [Meynard and Quinn, 2007](#)). For each species, and for the GAM based on presence/absence data, a binomial error distribution was selected and a spline function was chosen to smooth variables. The Akaike Information Criterion (AIC) was used to select the best model among the possible combinations of variables and their interactions. The total deviance explained and relative contribution of each factor were evaluated for each model. The deviance is a measure of goodness of fit and corresponds to the residual sum of squares ([Faraway, 2006](#)). The percentage of total deviance explained by the final models permitted us to compare their performance and were calculated such as: (Null model deviance– Final model residual deviance)/Null model deviance × 100. The null model represents the situation where there is no relation between the predictors (temperature and salinity) and the response. For density data, GAM models based on a Gaussian distribution with a log link function, after excluding cases with null values of the response variable were performed. Similar procedures to the ones described for presence/absence data were followed. All these analyses were computed using the GAM package of R software. A significance level of 0.05 was considered in all test procedures.

3. Results

A significant increase in water temperature ($\rho = 0.28$, p -value < 0.001) and salinity ($\rho = 0.25$, p -value < 0.001) was reported between 1991 and 2009, based on the filtered data series. A significant increase in densities of all marine juvenile fish species was also noted throughout the same period ([Fig. 2](#)). *Merlangius merlangus* and *Argyrosomus regius* were absent from the samples before 2003 and the densities of *Engraulis encrasicolus*, *Sprattus sprattus* and *Solea solea* were particularly low at the beginning of the data time series. *Dicentrarchus labrax* densities were highly variable over the studied period.

Most of the temporal trends in marine juvenile densities were significantly correlated with those of temperature and salinity ([Table 1](#)). However, no significant correlation was obtained between the trends of *Merlangius merlangus* and *Dicentrarchus labrax* densities and temperature, and *Sprattus sprattus* densities and salinity.

The generalized additive models (GAM), performed to investigate joint effects of temperature and salinity, indicated that both contributed to explain marine juvenile presence/absence ([Fig. 3](#); [Table 2](#)). In these models, temperature was the factor explaining most of the deviance, excepted for *Argyrosomus regius* (for which the salinity effect predominated). However, the deviance explained by models was low, especially for *Dicentrarchus labrax* (5.7%) and *Sprattus sprattus* (7.4%). No significant effect of temperature on the presence/absence of *Merlangius merlangus* was obtained.

Temperature and salinity effects were significant in the models evaluating *Engraulis encrasicolus*, *Sprattus sprattus* and *Dicentrarchus labrax* densities ([Fig. 4](#); [Table 3](#)). For the other three species no significant relationships were obtained. The best model was obtained for *E. encrasicolus*, with 24.8% of the deviance explained by these two factors and with the dominance of the temperature effect. As with the presence/absence models, the total deviance was very low in models explaining densities of *D. labrax* (8.8%) and *S. sprattus* (6.3%), and salinity was the most important factor in these models.

4. Discussion

A significant increase in the occurrence and abundance of the main marine juveniles fish species using the Gironde as nursery

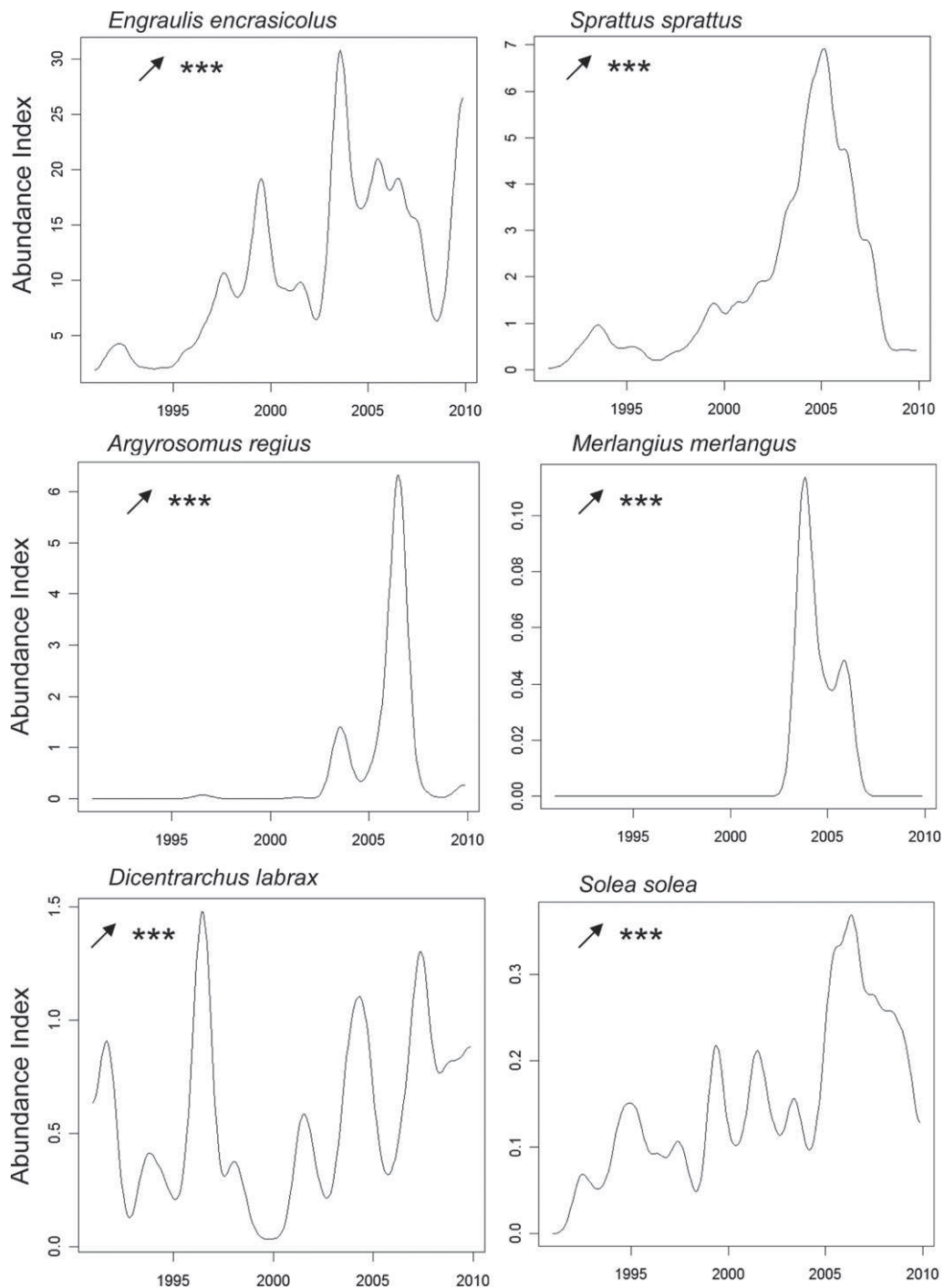


Fig. 2. Temporal trends of the main marine fish species densities between 1991 and 2009, represented by weighted moving average. Arrow: direction of temporal trends, ***: $p < 0.001$.

Table 1

Correlations between weighted moving averages of marine juvenile densities sampled in the median part of the Gironde estuary over the time series (1991–2009) and the weighted moving averages of the water temperature and the salinity; ns: not significant; (+) positive; ***: $p < 0.001$.

	Temperature	Salinity
<i>Engraulis encrasicolus</i>	(+)***	(+)***
<i>Sprattus sprattus</i>	(+)***	ns
<i>Argyrosomus regius</i>	(+)***	(+)***
<i>Merlangius merlangus</i>	ns	(+)***
<i>Dicentrarchus labrax</i>	ns	(+)***
<i>Solea solea</i>	(+)***	(+)***

grounds was registered in the middle part of the system over these last decades. This change could be primarily due to (1) an increase in the abundance of these species in adjoining coastal areas and throughout the estuary, and/or (2) a local increase in the middle part of the estuary, due to a re-distribution within estuarine areas and a concentration in this part. Temperature is one important factor affecting species occurrence and abundance, and their recruitment patterns. Evidences of the increase in temperature in this geographical region (Bay of Biscay) were documented in recent decades (e.g. Koutsikopoulos et al., 1998; Planque et al., 2003; Désaunay et al., 2006; Hermant et al., 2010). Water warming is often

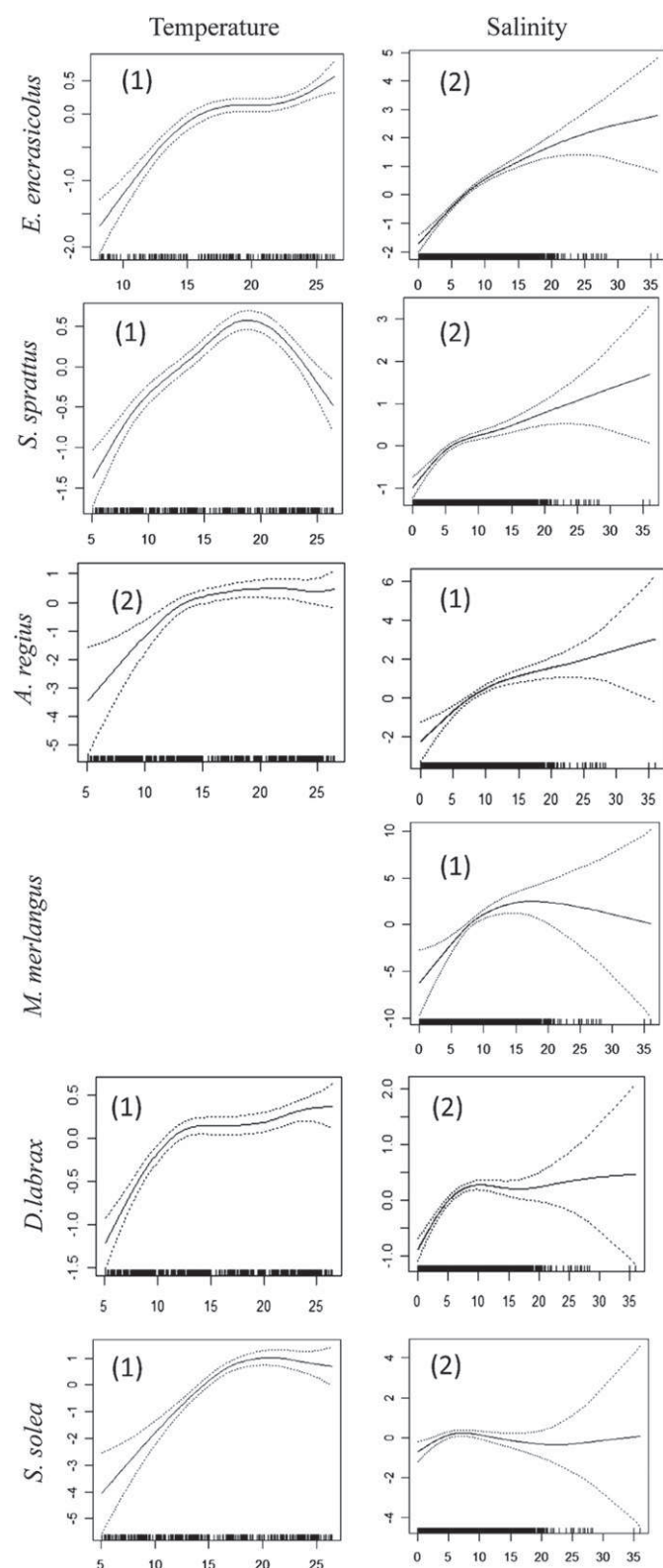


Fig. 3. Response curves of temperature and salinity in the Generalized Additive Models (GAM) for marine juvenile species (MJ) presence-absence. The Y-axis represents the partial residuals (logarithm value). Small bars along the X-axis indicate where observations occurred. Dotted curves represent the standard error around the mean. The relative contribution of each variable (temperature and salinity) in the best model, according to the Akaike Information Criterion (AIC), is mentioned in brackets.

Table 2

Results of the GAM models (best model for each species according to AIC) to explain the presence/absence of the species considered; df: degrees of freedom; Res. Dev.: residual deviance; Dev. Expl.: deviance explained (in percentage); AIC: Akaike information criterion; Sig.: significance; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$; + positive slope.

Species	Introduced variables	Df	Res. Dev.	Dev. Expl.	AIC	Sig.	Slope
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Temperature + Salinity	4280	3720	35.2	3734		
	Null	4286	5740				
	Temperature	4283	4363	24.0	4371	***	+
	Salinity	4283	4406	23.2	4414	***	+
<i>Sprattus sprattus</i>	Temperature + Salinity	4280	4587	7.4	4261		
	Null	4286	4247				
	Temperature	4283	4364	4.9	4372	***	+
	Salinity	4283	4421	3.6	4429	***	+
<i>Argyrosomus regius</i>	Salinity + Temperature	4280	1028	16.6	1042		
	Null	4286	1233				
	Temperature	4283	1107	10.2	1115	***	+
	Salinity	4283	1070	13.3	1078	***	+
<i>Merlangius merlangus</i>	Salinity	4283	237	10.6	245	**	+
	Null	4286	265				
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Temperature + Salinity	4280	4929	5.7	4943		
	Null	4286	5228				
	Temperature	4283	5035	3.7	5043	***	+
	Salinity	4283	5048	3.5	5056	***	+
<i>Solea solea</i>	Temperature + Salinity	4280	1370	10.1	1384		
	Null	4286	1524				
	Temperature	4283	1385	9.1	1393	***	+
	Salinity	4283	1511	0.9	1519	**	+

evoked to explain changes in the structure and composition of marine fish communities, in particular displacements of species distribution towards higher latitudes (e.g. Perry et al., 2005; Graham and Harrod, 2009). Some studies conducted in the Bay of Biscay (Poulard and Blanchard, 2005; Désaunay et al., 2006; Hermant et al., 2010) and in several European estuaries (Cabral et al., 2001; Henderson, 2007; Nicolas et al., 2011) have detected a decrease in the occurrence/abundance of species with northern affinities and an increase of southern ones. For two of the species considered in the present study, the Bay of Biscay may be considered as a northern (i.e. for *Argyrosomus regius*; Quérou and Vayne, 1987) or a southern limit (i.e. for *Merlangius merlangus*; Poulard and Blanchard, 2005), where they can be found in abundance. Therefore, an increase in the abundance of *Argyrosomus regius* and a decrease of *Merlangius merlangus* should be expected. Our results revealed that *A. regius* was absent from the middle part of the estuary before 2003, and occurred more regularly and in higher abundance in the last years, which could be attributable to a positive effect of temperature but probably also to salinity. Although Cabral et al. (2001) noticed an increase of this species in the Tagus estuary (Portugal), it was not as evident for the region around the Gironde with recruitments highly variable until 2008 (Gérard Biais, Ifremer, France, pers. comm.). For *M. merlangus*, no negative effects of temperature were obtained, and thus its increase in the middle part of the Gironde may be related to local conditions, explored below.

With regard to the other species that are not at the edge of their distributions, temperature may also play an important role, in particular favouring estuarine recruitment as demonstrated for *Solea solea* (Gibson, 1994) and *Dicentrarchus labrax* (Jennings and Pawson, 1992). For some of these species, the increase in abundance in the Gironde estuary does not reflect the status of coastal stocks. Although information is scarce, studies conducted in the Bay of Biscay reported a steadiness of *S. solea* population size (Hermant et al., 2010) and a decrease in the abundance of *Engraulis encrasicolus* (Boddeke and Vingerhoed, 1996; Rijnsdorp et al., 2009).

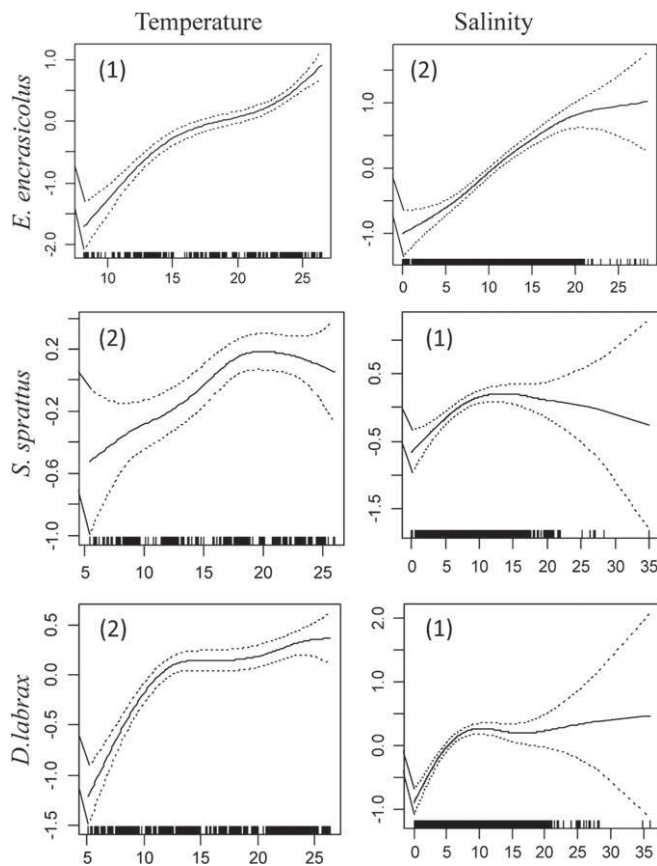


Fig. 4. Response curves of temperature and salinity in the Generalized Additive Models (GAM) for marine juvenile species (MJ) densities. The Y-axis represents the partial residuals (logarithm value). Small bars along the X-axis indicate where observations occurred. Dotted curves represent the standard error around the mean. The relative contribution of each variable (temperature and salinity) in the best model, according to the Akaike Information Criterion (AIC), is mentioned in brackets.

Several other factors may have a marked influence on recruitment success to estuarine areas, namely wind regime, currents and rainfall (Vinagre et al., 2007; Martinho et al., 2009). For this latter factor, the cumulative effects due to global changes, especially at river basin scale (land use changes, dams, among many others) have caused changes in river flow regimes. Some authors have pointed out that the decrease in river flow could be responsible for

the lower concentration of estuarine chemical cues reaching coastal waters, and thus limit estuarine immigration processes of marine fish larvae and juveniles, e.g. *Solea solea* and *Dicentrarchus labrax* (Le Pape et al., 2003a; Darnaude et al., 2004; Vinagre et al., 2007; Martinho et al., 2009). The main stock collapse of *Engraulis encrasicolus* in 1995 in the Gulf of Cádiz was explained by a failure of recruitment in juveniles in that year due to a severe decrease of dam discharges (Ruiz et al., 2009). Grouns and James (2005) highlighted a positive relationship between river flow and catches of Australian bass, *Macquaria novemaculeata*, in the Hawkesbury-Nepean River system (Australia), and Lamberth et al. (2009), in South Africa, reported a similar relationship with consequences in coastal fisheries.

The increase in salinity in the middle part of the estuary reflected the decrease in river flow (as it has been noticed for the two main tributaries of the Gironde, i.e. Garonne and Dordogne rivers; David et al., 2007). However, the increase of marine juveniles abundances in this area does not indicate a negative effect of this change. Therefore, why would the middle part of the Gironde estuary attract more marine juveniles? Our results indicate changes in environmental conditions in this estuarine area, in particular an increase in water temperature and in salinity. For most of the species, it would be exactly the interaction of these two factors, and their effects on other variables, that may explain the increase in abundance. That was probably the case of the zooplanktivores *Engraulis encrasicolus* and *Sprattus sprattus*. Indeed, a long-term study on zooplanktonic communities in the Gironde, performed by David et al. (2005), reported a significant longitudinal spatial variation, according to which *Acartia* sp. and mysids increased their abundance in the middle part of the estuary in recent years. For *Merlangius merlangus*, its increase is more difficult to interpret, but could be due to the saline intrusion in the estuary. This species has a strong marine affinity, enters the estuary in winter periods and usually occurs in downstream areas (Marchand and Elie, 1983; Potter et al., 1988). The recent increase in salinity in the middle part of the estuary may thus allow this species to colonise this estuarine area.

The prey availability in the middle part of the estuary is a major factor for considering this area as a nursery ground. The relationships of the environmental variables discussed above with estuarine productivity and trophic richness are not consensual. Although an expansion of fine sediment areas, rich in organic matter, may be favoured by a decrease in river flow, and may contribute to a high benthic production (Elliott and Taylor, 1989; Eisma and Cadée, 1991), many studies have also shown negative effects with an impoverishment of terrigenous loadings into estuaries, inducing a reduction of the estuarine primary productivity (e.g. Wetz et al., 2011).

Changes in the Gironde are more global, and both structural and functional, than the ones reported in the present study and affecting marine juveniles and its nursery function. Long-term changes have been recorded in fish (Pasquaud et al., 2012), shrimp (Béguer et al., 2011) and plankton (David et al., 2005) assemblages, which may affect biotic relationships and, thus, estuarine functioning. For example, a significant decrease in diadromous fish densities has been recorded since 1979, whereas the densities of marine species have been increasing (Pasquaud et al., 2012). These changes could have impacts on biological interactions, namely predator-prey and competition (Hughes, 2000). Recent studies have shown that *Argyrosomus regius* could possibly colonize the entire estuarine area, and stay longer periods of time, and could have a high niche overlap, possibly competition, with other species and also represent a high predation pressure in the system (e.g. *Dicentrarchus labrax*; unpublished data for the Gironde estuary; Cabral and Ohmert, 2001). This may have a negative impact on the biodiversity of the system (Duffy, 2003), both quantitatively and qualitatively, and could thereby affect the

Table 3

Results of the GAM models (best model for each species according to AIC) to explain positive densities of the species considered; df: degrees of freedom; Res. Dev.: residual deviance; Dev. Expl.: deviance explained (in percentage); AIC: Akaike information criterion; Sig.: significance; *: $p < 0.05$; ***: $p < 0.001$; + positive slope.

	Introduced variables	Df	Res. Dev.	Dev. Expl.	AIC	Sig.	Slope
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Temperature + Salinity	1672	3472	24.8	6000		
	Null	1678	4619				
	Temperature	1675	3784	18.1	6139	***	+
	Salinity	1675	3875	16.1	6179	***	+
<i>Sprattus sprattus</i>	Salinity + Temperature	963	1759	6.3	3349		
	Null	970	1877				
	Temperature	966	1807	3.8	3368	*	+
	Salinity	967	1798	4.2	3364	***	+
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Salinity + Temperature	1274	1461	8.8	3820		
	Null	1280	1602				
	Temperature	1277	1518	5.2	3863	*	+
	Salinity	1277	1504	6.1	3851	*	+

functioning of the estuary, including the nursery function for other marine fish species.

These structural and functional variations in trophic webs related to global changes have already been emphasized in other systems (e.g. Hughes, 2000; Walther et al., 2002; Harley et al., 2006; Heino et al., 2009) and may have large-scale ecological consequences (Winder and Schindler, 2004). Trophic modelling studies in the Gironde estuary are being examined in order to understand the impact of such changes and to predict their impact on the long-term functioning of estuarine ecosystems. Major impacts should also be related with extreme events, such as floods and droughts (Martinho et al., 2007; Dolbeth et al., 2010). Several episodes have been reported in the Gironde, in particular during severe droughts (e.g. 1976 and 1989; Etcheber et al., 2011). Further studies are necessary in order to evaluate the impacts of such anomalies and assess the resilience of estuarine ecosystems to these events.

Acknowledgements

We thank Maud Pierre, Hilaire Drouineau and Patrick Lambert for their “time series analyses” reflections and everyone who took part in sampling surveys. We also thank EDF (Electricité De France) for funding. This investigation was supported by the French Institute of Agricultural and Environmental Engineering Research (Cemagref) and the Regional Council of Aquitaine (CPER Programme).

References

- Abril, G., Nogueira, M., Etcheber, H., Cabecadas, G., Lemaire, E., Brogueira, M.J., 2002. Behaviour of organic carbon in nine contrasting European estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 54, 241–262.
- Beaugrand, G., 2009. Decadal changes in climate and ecosystems in the North Atlantic Ocean and adjacent seas. Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography 56, 656–673.
- Beck, M.W., Heck Jr., K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P.F., Weinstein, M.P., 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience* 51, 633–641.
- Béguier, M., Bergé, J., Martin, J., Martinet, G., Pauillac, M., Girardin, M., Boët, P., 2011. Presence of *Palaemon macrrodactylus* in a European estuary: evidence for a successful invasion of the Gironde estuary (SW France). *Aquatic Invasions* 2, 132–136.
- Boddeke, R., Vingerhoed, B., 1996. The anchovy returns to the Wadden Sea. *ICES Journal of Marine Science* 53, 1003–1007.
- Cabral, H.N., Costa, M.J., Salgado, J.P., 2001. Does the Tagus estuary fish community reflect environmental changes? *Climate Research* 18, 119–126.
- Cabral, H.N., Ohmert, B., 2001. Diet of juvenile meagre, *Argyrosomus regius*, within the Tagus estuary. *Cahiers de Biologie Marine* 42, 289–293.
- Colebrook, J.M., 1976. Trends in the climate of the North Atlantic Ocean over the past century. *Nature* 263, 576–577.
- Costanza, R., D'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., Van den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260.
- Darnaude, A.M., Salen-Picard, C., Polunin, N.V.C., Harmelin-Vivien, M.L., 2004. Trophodynamic linkage between river runoff and coastal fishery yield elucidated by stable isotope data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oecologia* 138, 325–332.
- Daufresne, M., Boët, P., 2007. Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology* 13, 2467–2478.
- David, V., Sautour, B., Chardy, P., Leconte, M., 2005. Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: the Gironde estuary (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64, 171–184.
- David, V., Sautour, B., Chardy, P., 2007. Successful colonization of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary (SW France) - Natural or anthropogenic forcing? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71, 429–442.
- Désaunay, Y., Guérault, D., Le Pape, O., Poulard, J.C., 2006. Changes in occurrence and abundance of northern/southern flatfishes over a 20-year period in a coastal nursery area (Bay of Vilaine) and on the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *Scientia Marina* 70, 193–200.
- Dolbeth, M., Martinho, F., Freitas, V., Costa-Dias, S., Campos, J., Pardal, M.A., 2010. Multi-year comparisons of fish recruitment, growth and production in two drought-affected Iberian estuaries. *Marine and Freshwater Research* 61, 1399–1415.
- Drake, P., Arias, A.M., 1991. Composition and seasonal fluctuations of the ichthyoplankton community in a shallow tidal channel of Cadiz Bay (S.W. Spain). *Journal of Fish Biology* 39, 245–263.
- Duffy, J.E., 2003. Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning. *Ecology Letters* 6, 680–687.
- Eisma, D., Cadée, G.C., 1991. Particulate matter processes in estuaries. In: Degens, E.T., Kempe, S., Richey, J.E. (Eds.), *Biogeochemistry of Major World Rivers*. Wiley, Chichester, pp. 283–296.
- Elliott, M., Hemingway, K., 2002. *Fishes in Estuaries*. Blackwells, London, 636 pp.
- Elliott, M., Taylor, C.J.L., 1989. The production ecology of the subtidal benthos of the Forth Estuary, Scotland. *Scientia Marina* 53, 531–541.
- Etcheber, H., Schmidt, S., Sottolichio, A., Maneux, E., Chabaux, G., Escalier, J.M., Wennekes, H., Derriennic, H., Schmeltz, M., Quemener, L., Repecaud, M., Woerther, P., Castaing, P., 2011. Monitoring water quality in estuarine environments: lessons from the MAGEST monitoring program in the Gironde fluvial-estuarine system. *Hydrology and Earth System Sciences* 15, 831–840.
- Faraway, J.J., 2006. Extending the linear models with R. Generalized Linear, Mixed Effects and Nonparametric Regression Models. Chapman & Hall/CRS, p. 301.
- Fromentin, J.M., Ibanez, F., 1994. Year-to-year changes in meteorological features of the French coast area during the last half-century. Examples of two biological responses. *Oceanologica Acta* 17, 285–296.
- Galea, G., Vasquez-Paulus, S., Renard, B., Breil, P., 2005. L'impact des prélèvements d'eau pour l'irrigation sur les régimes hydrologiques des sous-bassins du Tescou et de la Séoune (bassin Adour-Garonne, France). *Revue des Sciences de l'Eau* 18, 273–305.
- Gibson, R.N., 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Netherlands Journal of Sea Research* 32, 191–206.
- GIPSA, 2010. Expertise collective sur les effets possibles du changement climatique sur les écosystèmes estuariens. Rouen, France. Seine-Aval 4 Report.
- Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B., Treguer, P., Team, S., 2010. Climate-driven changes in coastal marine systems of western Europe. *Marine Ecology Progress Series* 408, 129–159.
- Graham, C.T., Harrod, C., 2009. Implications of climate change for the fishes of the British Isles. *Journal of Fish Biology* 74, 1143–1205.
- Growns, I., James, M., 2005. Relationships between river flows and recreational catches of Australian bass. *Journal of Fish Biology* 66, 404–416.
- Harley, C.D.G., Hughes, A.R., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J.B., Thornber, C.S., Rodriguez, L.F., Tomanek, L., Williams, S.L., 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9, 228–241.
- Harrison, T.D., Whitfield, A.K., 2006. Temperature and salinity as primary determinants influencing the biogeography of fishes in South African estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66, 335–345.
- Hastie, T.J., Tibshirani, R.J., 1990. Generalized Additive Models. Chapman & Hall, p. 352.
- Heino, J., Virkkala, R., Toivonen, H., 2009. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews* 84, 39–54.
- Henderson, P.A., 2007. Discrete and continuous change in the fish community of the Bristol Channel in response to climate change. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87, 589–598.
- Henderson, P.A., Seaby, R.M.H., Somes, J.R., 2011. Community level response to climate change: the long-term study of the fish and crustacean community of the Bristol Channel. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 400, 78–89.
- Hermant, M., Lobry, J., Bonhommeau, S., Poulard, J.C., Le Pape, O., 2010. Impact of warming on abundance and occurrence of flatfish populations in the Bay of Biscay (France). *Journal of Sea Research* 64, 45–53.
- Hughes, L., 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution* 15, 56–61.
- Ibanez, F., Grosjean, P., Etienne, M., 2009. PASTECs: package for analysis of Space-time ecological series. R package version 1.3-11. <http://CRAN.R-project.org/package=pastecs>.
- Jennings, S., Pawson, M.G., 1992. The origin and recruitment of bass, *Dicentrarchus labrax*, larvae to nursery areas. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 72, 199–212.
- Koutsikopoulos, C., Beilouis, P., Leroy, C., Taillefer, F., 1998. Temporal trends and spatial structures of the sea surface temperature in the Bay of Biscay. *Oceanologica Acta* 21, 335–344.
- Lamberth, S.J., Drapeau, L., Branch, G.M., 2009. The effects of altered freshwater inflows on catch rates of non-estuarine-dependent fish in a multispecies nearshore line fishery. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 84, 527–538.
- Lassalle, G., Cruzet, P., Rochard, E., 2009. Modelling the current distribution of European diadromous fishes: an approach integrating regional anthropogenic pressures. *Freshwater Biology* 54, 587–606.
- Le Pape, O., Chauvet, F., Desauvay, Y., Guérault, D., 2003a. Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *Journal of Sea Research* 50, 177–185.
- Le Pape, O., Holley, J., Guérault, D., Desauvay, Y., 2003b. Quality of coastal and estuarine essential fish habitats: estimations based on the size of juvenile common sole (*Solea solea* L.). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58, 793–803.
- Lobry, J., Lepage, M., Rochard, E., 2006. From seasonal patterns to a reference situation in an estuarine environment: example of the small fish and shrimp fauna of the Gironde estuary (SW France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 70, 239–250.
- Marchand, J., Elie, P., 1983. Contribution à l'étude des ressources benthodémersales de l'estuaire de la Loire: biologie et écologie des principales espèces. CSEEL, Bordeaux, p. 159.

- Marshall, S., Elliott, M., 1998. Environmental influences on the fish assemblage of the Humber estuary, UK. *Estuarine, Coastal Shelf Science* 46, 175–184.
- Martinho, F., Dolbeth, M., Viegas, I., Teixeira, C.M., Cabral, H.N., Pardal, M.A., 2009. Environmental effects on the recruitment variability of nursery species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 83, 460–468.
- Martinho, F., Leitao, R., Viegas, I., Dolbeth, M., Neto, J.M., Cabral, H.N., Pardal, M.A., 2007. The influence of an extreme drought event in the fish community of a southern Europe temperate estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 75, 537–546.
- Maunder, M.N., Punt, A.E., 2004. Standardizing catch and effort data: a review of recent approaches. *Fisheries Research* 70, 141–159.
- Mc Lusk, D.S., Elliott, M., 2004. *The Estuarine Ecosystem: Ecology, Threats and Management*. Oxford University Press, Oxford.
- Megrey, B.A., Lee, Y.M., Macklin, S.A., 2005. Comparative analysis of statistical tools to identify recruitment–environment relationships and forecast recruitment strength. *ICES Journal of Marine Science* 62, 1256–1269.
- Meynard, C.N., Quinn, J.F., 2007. Predicting species distribution: a critical comparison of the most common statistical models using artificial species. *Journal of Biogeography* 34, 1455–1469.
- Nicolas, D., Chaalali, A., Drouineau, H., Lobry, J., Uriarte, A., Borja, A., Boët, P., 2011. Impact of global warming on European tidal estuaries: some evidences of northward migration of estuarine fish species. *Regional Environmental Change* 11, 349–639.
- Pasquaud, S., Brind'Amour, A., Berthelé, O., Girardin, M., Boët, P., Elie, P., Lepage, M., 2012. Impact of the sampling protocol in assessing ecological trends in an estuarine ecosystem: the empirical example of the Gironde estuary. *Ecological Indicators* 15, 18–29.
- 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. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78, 267–279.
- Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R., Reynolds, J.D., 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308, 1912–1915.
- Planque, B., Beilouis, P., Jégou, A.M., Lazure, P., Petitgas, P., Puillat, I., 2003. Large scale hydroclimatic variability in the bay of Biscay. The 1990s in the context of interdecadal changes. *ICES Marine Science Symposia* 219, 61–70.
- Potter, I.C., Gardner, D.C., Claridge, P.N., 1988. Age composition, growth, movements and parasites of the whiting, *Merlangius merlangus*, in the Severn estuary and Bristol channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 68, 295–313.
- Poulard, J.C., Blanchard, F., 2005. The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science* 62, 1436–1443.
- Pronier, O., Rochard, E., 1998. Fonctionnement d'une population d'éperlan (*Osmerus eperlanus*, Osmériformes Osmeridae) située en limite méridionale de son aire de répartition, influence de la température. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 350-351, 479–497.
- Quéro, J.-C., Vayne, J.-J., 1987. Le maigre, *Argyrosomus regius* (Asso, 1801) (Pisces, Perciformes, Sciaenidae) du Golfe de Gascogne et des eaux plus septentrionales. *Revue des travaux de l'Institut de Pêches Maritimes* 49, 35–66.
- Richardson, A.J., Bakun, A., Hays, G.C., Gibbons, M.J., 2009. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 312–322.
- Rijnsdorp, A.D., Peck, M.A., Engelhard, G.H., Mollmann, C., Pinnegar, J.K., 2009. Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES Journal of Marine Science* 66, 1570–1583.
- Ruiz, J., Gonzalez-Quiros, R., Prieto, L., Navarro, G., 2009. A Bayesian model for anchovy (*Engraulis encrasicolus*): the combined forcing of man and environment. *Fisheries Oceanography* 18, 62–76.
- SMIDDEST, 2008. Evaluation des impacts du changement climatique sur l'estuaire de la Gironde et prospective à moyen terme. Analyse des enjeux liés à l'eau. Syndicat Mixte pour le Développement Durable de l'Estuaire de la Gironde, 120. Octobre 2008.
- Vinagre, C., Costa, M.J., Cabral, H.N., 2007. Impact of climate and hydrodynamics on sole larval immigration towards the Tagus estuary, Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 75, 516–524.
- Vinagre, C., Santos, F.D., Cabral, H.N., Costa, M.J., 2009. Impact of climate and hydrology on juvenile fish recruitment towards estuarine nursery grounds in the context of climate change. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85, 479–486.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389–395.
- Wetz, M.S., Hutchinson, E.A., Lunetta, R.S., Paerl, H.W., Taylor, J.C., 2011. Severe droughts reduce estuarine primary productivity with cascading effects on higher trophic levels. *Limnology and Oceanography* 56, 627–638.
- Winder, M., Schindler, D.E., 2004. Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology* 85, 2100–2106.

ANNEXE 2

Long-term changes in fish ecological guilds in the Gironde estuary

Aurélie Chaalali^{1,2,†}, Christine Delpech^{1,†}, Michel Girardin¹, Mario Lepage¹, Benoit Sautour², Philippe Boët^{1*}

¹Irstea, Groupement de Bordeaux, Unité Ecosystèmes Estuariens et Poissons Migrateurs Amphihalins, 50 Avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France

²Université Bordeaux 1, Environnements et Paléoenvironnements Océaniques et Continentaux, CNRS UMR 5805 (EPOC), Station Marine d'Arcachon, 2, rue du Pr. Jolyet, 33120 Arcachon, France

[†] These authors contributed equally to this work.

* Corresponding author. E-mail address: philippe.boet@irstea.fr

Abstract

Climate change is a fact. Its incidence on estuarine systems and especially on biological communities is a current major issue as strong alterations affecting primary producers to fish top predators have been already documented. Located at the interface between marine and continental realms, estuaries are both submitted to important climatic and anthropogenic pressures. These ecosystems have a great importance for fish species as they constitute a habitat for many organisms, a nursery zone, a refuge or even a growth area. Regarding the Gironde estuary, previous studies have pointed out same uses of the estuary by fish species, or more precisely, by fish ecological guilds. However in a context of climate changes, long-term changes in fish assemblages are expected in relation to environmental changes.

We dispose of a unique long-term set of data on the largest South-Western European estuary, the Gironde, being monitored since 1979 for many environmental parameters and fish densities. In this study, we investigate the long-term (i.e. three last decades) changes observed both in the Gironde environment and fish community structure and evaluate the relationships between hydro-climatic and biological parameters. In a systemic and hierarchical perspective of biological organization, based on a functional study of estuarine ecological guilds, our results provide evidence of strong modifications of the Gironde estuarine ecosystem at the fish community level (regression of catadromous species and progression of marine fish species) in response to hydro-climatic changes.

Keywords: fish; ecological guilds; long-term changes; climate; Gironde estuary

Les pages 220 à 240 du manuscrit ne sont pas disponibles en libre accès (clause d'exclusivité imposée avant publication).

ANNEXE 3



Seasonal succession of estuarine fish, shrimps, macrozoobenthos and plankton: Physico-chemical and trophic influence. The Gironde estuary as a case study

Jonathan Selleslagh^{a,*}, Jérémy Lobry^a, Aimé Roger N'Zigou^b, Guy Bachelet^b, Hugues Blanchet^b, Aurélie Chaalali^b, Benoît Sautour^b, Philippe Boët^a

^a Irstea – groupement de Bordeaux, 50 avenue de Verdun-Gazinet, 33612 Cestas, France

^b Université Bordeaux 1, CNRS, UMR 5805 EPOC, 2 rue du Professeur Jolyet, F-33120 Arcachon, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 5 December 2011

Accepted 29 July 2012

Available online 4 August 2012

Keywords:

fish
shrimps
macrozoobenthos
zooplankton
seasonal dynamics
environmental variables
trophic interactions
Gironde estuary

ABSTRACT

Characterization of the structure and seasonal variability of biotic communities is essential for a better understanding of estuarine ecosystem functioning and in order to manage these highly fluctuating and naturally stressed systems. Numerous studies have investigated the role of environmental factors in controlling temporal variations in biotic communities. However, most have concluded that the explanatory power of physico-chemical variables was significant but not sufficient to explain ecological dynamics. The present study aimed to propose the importance of trophic interactions as an additional structuring factor of species seasonal variability by examining simultaneous dynamics of all estuarine biotic communities, using the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary (SW France) as a case study. Data on the main biological groups (fish, shrimps, macrozoobenthos and plankton) sampled during a five-year period (2004–2008) at monthly intervals using a well standardized protocol, as well as data on environmental variables, were compiled here for the first time. According to species composition, the Gironde estuary is used as a nursery, feeding, resident and migratory habitat. For almost all species, strong seasonal fluctuations occurred with a succession of species, indicating an optimization of the use of the available resources over a typical year by estuarine biological communities. Multivariate analyses discriminated four seasonal groups of species with two distinctive ecological seasons. A clear shift in July indicated a biomass transfer from a “planktonic phase” to a “benthic-demersal phase”, corresponding to spring and summer–autumn periods, respectively. With regard to the temporal fluctuations of dominant species of all biological groups, this study highlighted the possible influence of trophic relationships, predation in particular, on seasonal variations in species abundance, in addition to the physico-chemical influence. This study enabled us to collate important seasonal data and to discuss their integration into seasonal models of estuarine functioning and/or specific prey–predator models. In a global change context, prey abundance variations could generate changes in the temporal dynamics of their predators (and conversely), and potentially in the functioning of the whole estuarine system.

© 2012 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Estuarine and coastal areas are widely considered to be among the most productive and valuable aquatic areas in the world (Day et al., 1981; Costanza et al., 1997). They are associated with important ecological functions such as primary and secondary production and nutrient cycling and provide permanent or transitory habitats for reproduction, migration, feeding and nursery for many animal species (Beck et al., 2001; Elliott and Hemingway,

2002; Gili, 2002). Due to these ecological properties, estuaries and coasts are also associated with highly valuable goods and services for human society (Costanza et al., 1997) and are consequently subjected to high human pressures such as fishing, harbour activities, dredging or industrial pumping (Post and Lundin, 1996). Estuaries are transition zones between seas and freshwater and are therefore also characterized by large fluctuations in the physico-chemical conditions of the environment. As a consequence, species that inhabit such ecosystems must be able to tolerate a wide range of environmental conditions. It is now fully recognized that human activities have an increasing effect on the quality of fresh and marine waters (Vanderborgh et al., 2007). In this context, the need to protect these essential habitats is becoming clear to

* Corresponding author.

E-mail address: Jonathan.Selleslagh@irstea.fr (J. Selleslagh).

authorities who have implemented directives during these last decades, such as the European Water Framework Directive or the European Marine Strategy. Implementing these directives implies, first and foremost, a better understanding of the functional aspects of ecosystem dynamics (De Jonge et al., 2006). Knowledge of the simultaneous structure and variability of the dominant biological compartments is essential for comprehending ecosystem functioning but such information is very scarce for European aquatic ecosystems, and for French estuaries in particular.

In fluctuating habitats such as temperate estuaries, biotic communities are characterized by a strong seasonal, and spatial, heterogeneity and variability (McLusky and Elliott, 2004). Such temporal variations have been attributed to fluctuations in physico-chemical variables (both short- and long-term physico-chemical water conditions: e.g. wind speed and direction, turbidity, wave height, salinity, state of the tide, time of day and temperature) (Baird et al., 1991; Thiel et al., 1995; Beyst et al., 2001; McLusky and Elliott, 2004; Selleslagh and Amara, 2007, 2008a), combined with biological variables, including the timing of spawning seasons and hence the influx and efflux of individuals to and from populations (Gibson et al., 1993), food availability (Pasquaud et al., 2008), and predation pressure (Van der Veer and Bergman, 1987). However, there is still much confusion over which factor influences or controls biotic temporal variations (Beyst et al., 2001) since numerous studies dealing with this topic were based on only a limited part of the year, range of the system and specific species or assemblages. Papers dealing with the seasonal variability of fauna almost exclusively integrated physico-chemical factors, leading to poorly explained relationships ($\pm 20\%$, see Selleslagh and Amara, 2008b for example) and suggested other predictors, such as predation or competition (e.g. Marshall and Elliott, 1998). Understanding species variability requires a study at a large temporal scale and, above all, knowledge of the dynamics of other species because of interannual variations (Henderson and Bird, 2010) and biological interactions (Monaco and Ulanowicz, 1997). With increased attention to the collection of multi-year data sets, ecologists have better opportunities to test functional hypotheses driving temporal dynamics. Studying interactions between the biological compartments of an ecosystem provides a good picture of the biological community structure and is an essential step to understanding how an aquatic system functions (Thrush et al., 1999; Pasquaud et al., 2010), which is in turn essential for integrated estuarine management. It also provides a better understanding for the dynamics of ecological networks (David et al., 2006).

The Gironde estuary, in south-west France, is the largest French estuary. It is known to support a large number of fish, macrocrustacean (Lobry et al., 2006) and benthic (Bachelet, 1985) species. It is an important nursery area, a residence habitat for permanent species, as well as a migration route for amphihaline species (e.g. Rochard et al., 2001) and is also of important economic interest (G. Castelnau, personal communication). As a consequence of many studies, the Gironde estuary is one of the most surveyed estuarine systems in France. Previous studies emphasized possible trophic implications of seasonal successions in biological assemblages (e.g. David et al., 2005, 2006; Lobry et al., 2006; Pasquaud et al., 2010). Lobry et al. (2008) first proposed an integrated picture of the whole Gironde estuarine food web using an Ecopath modelling approach at the annual level. David et al. (2006) identified predator–prey processes in the zooplankton food web and Pasquaud et al. (2010) described fish food webs at various periods of the year. However, to date no studies have combined the seasonal dynamics of all ecological compartments, particularly since macrozoobenthos sampling is recent. The aims of this study were: (1) to describe the simultaneous seasonal dynamics of fish, macrozoobenthos,

shrimps and phyto- and zooplankton, considering dominant species; (2) to relate their fluctuations to environmental variables, and (3) to discuss trophic interactions structuring the seasonal dynamics of species. This work is the first analysis providing a comprehensive overview of the recent seasonal succession of biological assemblages (fish, macrozoobenthos, shrimps and plankton) in the Gironde estuary in the course of a year. The temporal changes in the main biological components of the oligo-mesohaline area of the Gironde were analysed to test the hypothesis that trophic interactions have the important and additional influence of physico-chemistry on the seasonal variability of estuarine communities.

2. Materials and methods

2.1. Study area

The Gironde estuary ($45^{\circ}20'N$, $0^{\circ}45'W$; Fig. 1) is located in SW France and opens onto the Atlantic Ocean. This is the largest estuary in France (Lobry et al., 2003), covering an area of 625 km^2 at high tide. It is 12 km wide at the mouth and 76 km long to the upstream salinity limit, where the Garonne and Dordogne rivers meet. The catchment covers $81,000 \text{ km}^2$ and the mean annual rate of freshwater flow is $\text{ca.} 1000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Sottolichio and Castaing, 1999). The Gironde is a macrotidal estuary with a tidal range of 4.5 m at the mouth and over 5 m at Bordeaux. The hydrodynamic conditions are highly variable due to the interaction of marine and fluvial flows,

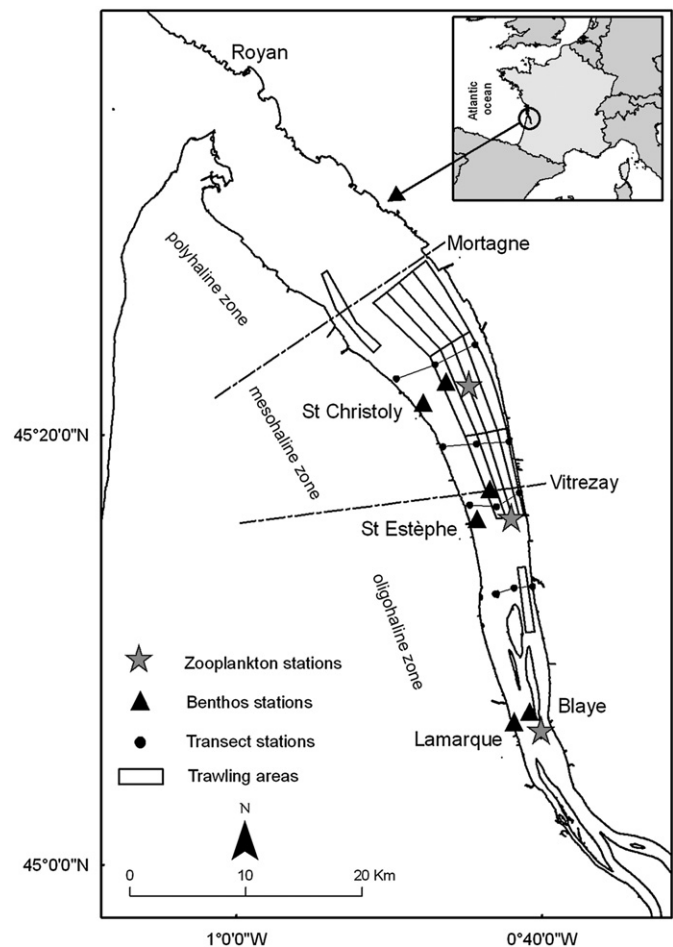


Fig. 1. Map of the Gironde estuary and location of the sampling stations and areas.

leading to strong temperature and salinity gradients. The Gironde is one of the most turbid estuaries in Europe ($\text{SPM} > 500 \text{ mg l}^{-1}$, Sautour and Castel, 1995). Particulate matter is tidally resuspended and concentrations may exceed 1 g l^{-1} at the upstream limit of salinity intrusion (Allen et al., 1974). This zone of maximum turbidity, which is due to an asymmetric tidal wave, migrates seasonally according to river flow and tidal cycles (Sottolichio and Castaing, 1999). As a consequence of the high turbidity, primary production is limited mainly to the upstream zone. However, there is a large zooplanktonic biomass (Castel, 1993) and the food web seems to be based on the detritus pool (Irigoien and Castel, 1995; Lobry et al., 2008). The Gironde estuary is notable amongst other French or European estuaries in having a long-term (30 years) biological database. In this paper, the study area is the zone between Blaye and Mortagne, covering the oligo-mesohaline area (Fig. 1).

2.2. Sampling surveys

As part of various ecological monitoring programmes (e.g. impact of a nuclear power plant, monitoring of European sturgeon *Acipenser sturio*, European Water Framework Directive WFD, Service d'Observation en Milieu Littoral SOMLIT), the main biological compartments (fish, macrozoobenthos, shrimps and plankton) of the Gironde have been surveyed and the environmental conditions measured regularly for several decades, except for macrozoobenthos.

2.2.1. Fish and shrimp samplings

Fish and shrimps were collected using two types of sampling methods that use different gears:

A 'Transect' survey was set up by the French Institute for Research in Environmental Science and Technologies (Irstea) in 1979 to monitor small fish species or juvenile stages of larger species and shrimps, around the Blayais nuclear power plant, and this survey is still ongoing. Since 1991, it has been standardized (see for instance Pronier and Rochard, 1998 and Lobry et al., 2003). The sampling sites are located within four transects which cross the estuary in the mesohaline and oligohaline sectors (Fig. 1). Each transect consists of three sites, one close to each bank and one on the middle axis of the estuary (Fig. 1). Simultaneously at each site, one fishing sample is taken near the surface and one near the bottom. Surface samples are collected using two $4.0 \times 1.0 \text{ m}$ rectangular frame nets, equipped with a flowmeter, fitted on both sides of the boat. The subconical nets have a stretched mesh size of 18 mm in the main section and 2.8 mm in the cod end. For the benthic samples, a dragnet with a $2.0 \times 1.2 \text{ m}$ frame is used. Runners keep the frame 0.2 m above the bed. The net meshes are identical to those used for surface sampling. Sampling lasts between 5 and 7 min and is performed in daytime at high tide $\pm 3 \text{ h}$, with the gear being towed against the current. The sampled fauna consists mainly of small pelagic and juveniles fish species, as well as shrimps. The catch was preserved in 5% seawater buffered formalin. At the laboratory, individuals were identified to species level (except for *Pomatoschistus* and *Palaemon* genus) and counted. In order to standardize captures between samples, abundances were expressed as number of individuals and biomass per 1000 m^3 of filtered water. Total biomass (fresh weight W , g) was measured by species at each station.

A second fish survey (so-called 'Sturat' survey) was set up by Irstea in 1994 in the context of monitoring the European sturgeon *Acipenser sturio* in the Gironde estuary (Rochard et al., 2001). Trawl surveys were performed once a month almost every year from 1994 to 2000. The sampling sites were located within fourteen zones in the oligohaline and mesohaline sectors of the estuary (Fig. 1).

Sampling was carried out during daylight hours on the flood or ebb tide, using a wide-mouth bottom trawl (vertical opening 3.5 m and horizontal opening 13 m and with a mesh size of 70 mm in the cod end). Trawl tows lasted 30 min on average. Fish were identified, counted and measured to the nearest millimetre (FL) before being returned to the water. The fish samples consisted mainly of large benthic-demersal species. For each sample, species abundance was expressed as the number of individuals and biomass per $100,000 \text{ m}^2$. In this study, biomass (fresh weight W , g) was determined for each species using the equation $W = a \text{ TL}^b$ (www.fishbase.org), where TL is the total length.

2.2.2. Macrozoobenthos sampling

Macrozoobenthic fauna has been sampled from 2004 at three sites (Lamarque, St-Est  phe and St-Christoly) in the oligohaline and mesohaline sectors (Fig. 1). Samples were collected every year at monthly intervals between April and November, and also in February in the intertidal. Two stations were selected at each site: one at mid-tide level and one at a depth of approximately 8 m (Fig. 1). Macrozoobenthos was sampled with a Smith–McIntyre grab (0.1 m^2 , 5 replicates) at subtidal stations and with a hand corer (0.0066 m^2 , 10 replicates) at intertidal stations. Samples were washed and sieved through a 0.5 mm mesh; the remaining fraction was fixed in 4% buffered formalin and stained with Rose Bengal. In the laboratory, macrozoobenthic fauna was sorted, identified to species level (except oligochaetes) and counted using a binocular microscope. As intertidal and subtidal areas are not equal in the estuarine zone considered (10 and 90%, respectively), abundances were balanced by the relative percentage of intertidal and subtidal areas and expressed as number of individuals per m^2 .

2.2.3. Zooplankton sampling

As the copepods *Eurytemora affinis*, *Acartia biflosa*, and *Acartia tonsa* and the mysids *Neomysis integer* and *Mesopodopsis slabberi* accounted for the majority of zooplanktonic abundance (>90%) in the oligo-mesohaline zone of the Gironde estuary, they were selected as target species (David et al., 2005). Samples were collected during monthly cruises at different locations along the estuary (Fig. 1). During each survey, three stations were regularly sampled ten months per year (January and March to November): station K (off Lamarque), station E (off St-Est  phe) and station F (off St-Christoly) (Fig. 1). Sampling was carried out at 3 h intervals during the tidal cycle and at two levels (1 m below the surface and 1 m above the bottom). From each depth, zooplankton was collected with a standard WP-2 net equipped with a $200 \mu\text{m}$ mesh. The catch was preserved and fixed in buffered 5% seawater–formaldehyde solution until identification and analyses. Abundances were expressed as numbers of individuals per m^3 based on average value of the surface and bottom samples over the tidal cycle of the three stations.

2.3. Environmental data

Environmental factors (temperature, salinity, suspended particle matter [SPM] concentration and chlorophyll *a* [Chl *a*] concentration) were measured at each tidal state and each depth 10 months a year (January and March–November during the SOMLIT surveys) from 1979. Water temperature and salinity were measured with a Valeport MK 108. SPM concentrations (mg l^{-1}) were analysed gravimetrically according to conventional oceanographic techniques: estuarine water samples were collected using Niskin bottles and 50–500 ml were filtered through GF/F Whatman filters. After filtration, filters were immediately dried at 60°C and stored until analysis. SPM concentrations were determined as weight differences before and after filtration. Chlorophyll *a* content

($\mu\text{g l}^{-1}$) was measured by spectrometry and was used as a proxy for phytoplankton biomass. In addition, flow data from the Bordeaux Harbour Authorities were used.

2.4. Data selection and analysis

The main goal of this study was to provide a comprehensive overview of the present seasonal dynamics of the main biological compartments of the estuarine food web of the Gironde. We thus focussed on data collected in the oligo-mesohaline area between 2004 and 2008, corresponding to the location and period with the most recent available data for each component. Large fish were the exception and for them we took data from January 1998 to December 2000 since the 'Sturat' surveys stopped in 2000. During these periods, sampling protocols were standardized and we assumed that time intervals were sufficiently short for no major changes in biological dynamics to have occurred (David et al., 2005; Henderson and Bird, 2010; Henderson et al., 2011).

As we focussed on main dynamics, we selected only the most representative species for each compartment. Concerning 'Transect' data, we only took into account dominant small fish and shrimp species that occurred in more than 50% of the samples and with an abundance $>2 \text{ ind. } 1000 \text{ m}^{-3}$. In the same way, only species with an occurrence $>50\%$ and a mean abundance $>1 \text{ ind. } 100,000 \text{ m}^{-2}$ were considered in the 'Sturat' data. For macrozoobenthos, only species with an occurrence $>50\%$ and a mean abundance $>5 \text{ ind. } \text{m}^{-2}$ were considered. Thus, only 9 macrozoobenthic species (of the 47 species represented in the database) remained and were included in the analyses. Due to their low abundance, crabs were not considered. A preliminary procedure was carried out in order to group sympatric fish and macrozoobenthos species with the same temporal pattern (*Alosa alosa* and *Alosa fallax* called *Alosa* spp.; *Bathyporeia pilosa*, *Gammarus salinus* and *Gammarus zaddachi* called *Bathyporeia* + *Gammarus*). Finally, we considered the 5 main zooplankton species (*Eurytemora affinis*, *Acartia biflosa*, *Acartia tonsa*, *Neomysis integer*, *Mesopodopsis slabberi*; Castel, 1993) in our analyses.

The database analysed was composed of monthly values of environmental factors (temperature, salinity, river flow, SPM) and biological factors (phytoplankton biomass (Chl *a* concentrations), abundance and/or biomass of zooplankton, macrozoobenthos, shrimp and fish species). Canonical correspondence analysis (CCA) was performed in order to assess environmental influences on biological components. Square-root transformation was applied to species abundances and Monte Carlo permutations were used to test the significance of analysis. Ascendant Hierarchical Clustering analysis (AHC) was performed to group species according to their temporal dynamics. The aggregation criterion used was Ward's criterion. Multivariate analyses were performed with R software (R Development Core Team, 2005).

3. Results

3.1. Environmental conditions

All selected environmental variables showed classical seasonal variations (Fig. 2). Highest water temperature was observed in summer months (from June to September) with a maximum of $22.3 \pm 0.2 \text{ }^{\circ}\text{C}$ in July and the lowest values during winter with a minimum of $7.7 \pm 0.2 \text{ }^{\circ}\text{C}$ in January. Salinity and river flow showed inverse variations. Low salinities were observed between January and May (minimum average value = 5.4 ± 0.9 in May) when river flow was highest ($>1000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) while high salinities were observed in summer and autumn when river flows were low. SPM showed a seasonal pattern with lowest concentrations

between January and July (around 500 mg l^{-1}) and high concentrations from August to November (around 1200 mg l^{-1}).

3.2. Seasonal dynamics of biological components

3.2.1. Phytoplankton biomass

Chlorophyll *a* concentrations ranged from $1.5 \pm 0.2 \mu\text{g l}^{-1}$ in January to $6.0 \pm 1.5 \mu\text{g l}^{-1}$ in August with two peaks, one in spring ($5.3 \pm 0.9 \mu\text{g l}^{-1}$) and another in summer ($6.0 \pm 1.5 \mu\text{g l}^{-1}$).

3.2.2. Zooplankton

Zooplankton abundance showed strong intra-annual changes (Fig. 3). *Eurytemora affinis* was the most abundant zooplanktonic species throughout the year with a minimum average abundance $>3400 \text{ ind. m}^{-3}$ in January. Very high abundances of *E. affinis* occurred in spring ($24,005 \text{ ind. m}^{-3}$ in March) with decreasing values until summer and autumn. *Acartia* showed a clear successional pattern, with *Acartia biflosa* occurring essentially during June and July with a peak of abundance in June (699 ind. m^{-3}) and *Acartia tonsa* being more abundant from August to October with a peak of abundance in September (6631 ind. m^{-3}). Mysids *Mesopodopsis slabberi* and *Neomysis integer* were mainly present from April to October, with a maximum abundance in summer (120 ind. m^{-3} in July for *M. slabberi* and 367 ind. m^{-3} in June for *N. integer*).

3.2.3. Macrozoobenthos

Oligochaetes were by far the most abundant benthic taxa in the Gironde estuary throughout the year with abundance $>400 \text{ ind. m}^{-2}$ (Fig. 4). Abundances of the amphipod *Corophium volutator* (intertidal), the polychaete *Streblospio shrubsolei* and the gastropod *Hydrobia ulvae* (intertidal) showed marked seasonal changes with a peak in September ($>5000 \text{ ind. m}^{-2}$, $>300 \text{ ind. m}^{-2}$ and $>80 \text{ ind. m}^{-2}$ respectively, Fig. 4). The polychaete *Heteromastus filiformis* and the amphipods *Bathyporeia pilosa* + *Gammarus* spp. were more abundant in spring and/or early summer (April–July) with mean densities of 139 and 21 ind. m^{-2} , respectively, whereas the polychaete *Hediste diversicolor* was more abundant in summer and autumn (August–November). In contrast, the isopod *Cyathura carinata* and the bivalve *Scrobicularia plana* were abundant only during winter months (October–February, Fig. 4) with a peak in density of 178 ind. m^{-2} and 147 ind. m^{-2} respectively in October.

3.2.4. Shrimps

White shrimps *Palaemon* spp. were more abundant from August to December while the brown shrimp *Crangon crangon* showed marked seasonal changes with peak densities ($>45 \text{ ind. } 1000 \text{ m}^{-3}$) occurring in warm months (July and August). For both shrimp species biomass fluctuations paralleled those of abundance, with a biomass peak of $27.2 \text{ g } 1000 \text{ m}^{-3}$ and $7.8 \text{ g } 1000 \text{ m}^{-3}$ for *Palaemon* spp. and *C. crangon*, respectively (Fig. 5).

3.2.5. Fishes

Although 65 fish species were collected during the study period, only 12 were considered in the analysis. Small pelagic fish species showed marked seasonal variations in abundances with different dates of abundance peaks (Fig. 6). While *Sprattus sprattus* occurred essentially during late spring–early summer (May–June) with densities of ca. $10 \text{ ind. } 1000 \text{ m}^{-3}$, the abundance peak of anchovy *Engraulis encrasicolus* occurred later, in August–September ($>40 \text{ ind. } 1000 \text{ m}^{-3}$). Regarding other small fish, abundances of *Syngnathus acus* and *Pomatoschistus* spp. showed clear intra-annual changes, with peaks in August (71.7 and 193.3 ind. m^{-3} , respectively; Fig. 6). Variability in fish biomass paralleled that of

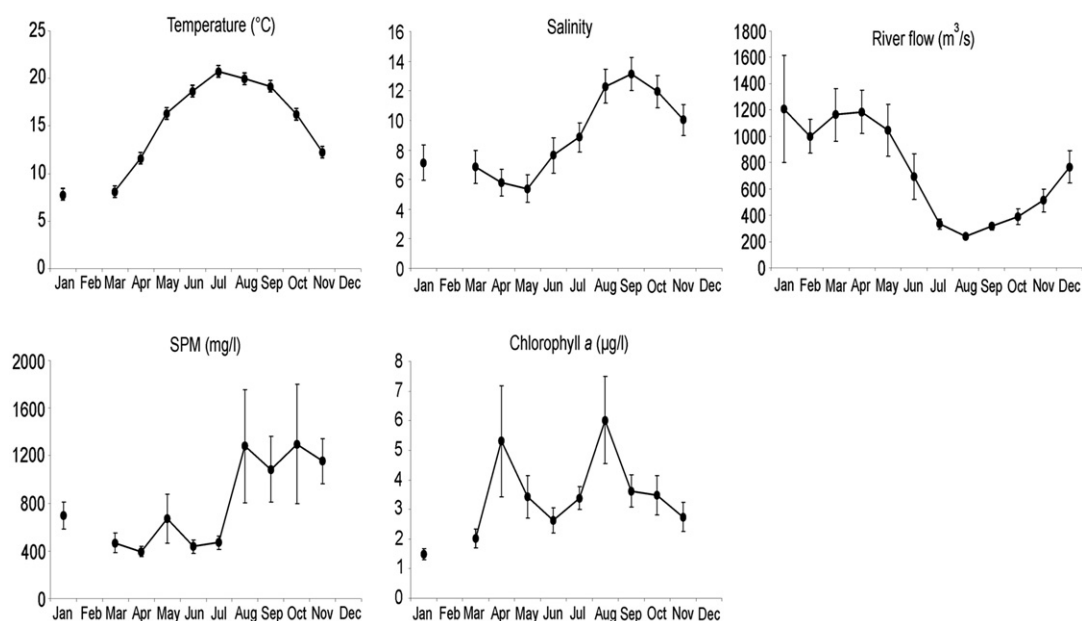


Fig. 2. Mean monthly variations of environmental variables in the Gironde estuary averaged for 2004–2008. Vertical bars indicate standard errors of the means.

abundance for most species, with however a delay of one month in the peak of biomass for *E. encrasicolus* ($15.8 \text{ g } 1000 \text{ m}^{-3}$) and *S. acus* ($16.2 \text{ g } 1000 \text{ m}^{-3}$) (Fig. 6), reflecting individual growth. *S. sprattus* showed a second peak of biomass which was not observed for abundance.

Concerning larger fish (Fig. 7), *Alosa* spp. showed important seasonal changes and were more abundant during winter months (December–February) with ca. $10 \text{ ind. } 100,000 \text{ m}^{-2}$. There was a considerable difference in the timing between the biomass and density peaks for *Alosa* spp. with biomass peaks in May ($276.1 \text{ g } 100,000 \text{ m}^{-2}$) and September ($363.6 \text{ g } 100,000 \text{ m}^{-2}$; Fig. 6). The most abundant fish species on an annual scale, *Liza ramada*, also showed higher densities between December and February ($>200\text{--}300 \text{ ind. } 100,000 \text{ m}^{-2}$) and also in April (Fig. 7). Cooler months were also marked by the presence of *Merlangius merlangus* with a peak of density occurring in February (Fig. 7). Abundances of

Argyrosomus regius showed clear intra-annual changes with peaks occurring in August ($86.0 \text{ ind. } 100,000 \text{ m}^{-2}$), whereas densities of *Dicentrarchus labrax* decreased steadily until August, followed by a peak ($10.2 \text{ ind. } 100,000 \text{ m}^{-2}$) in September (Fig. 7). The biomass of *D. labrax* paralleled abundance, although with a delay of one month ($2778.1 \text{ g } 100,000 \text{ m}^{-2}$ in October) (Fig. 7), and peaked again in July which was not the case for abundance. On the other hand, *Solea solea* was present throughout the year with abundances ranging from $0.3 \text{ ind. } 100,000 \text{ m}^{-2}$ in December to $39.6 \text{ ind. } 100,000 \text{ m}^{-2}$ in September. These flatfishes displayed higher (but variable) abundances and biomass during the summer and autumn months. *Anguilla anguilla* and the flatfish *Platichthys flesus*, however, showed no clear temporal pattern, with considerable variability in their abundances from month to month. Both species occurred throughout the year with abundances ranging from $15.1 \text{ ind. } 100,000 \text{ m}^{-2}$ in August to $64.9 \text{ ind. } 100,000 \text{ m}^{-2}$ in

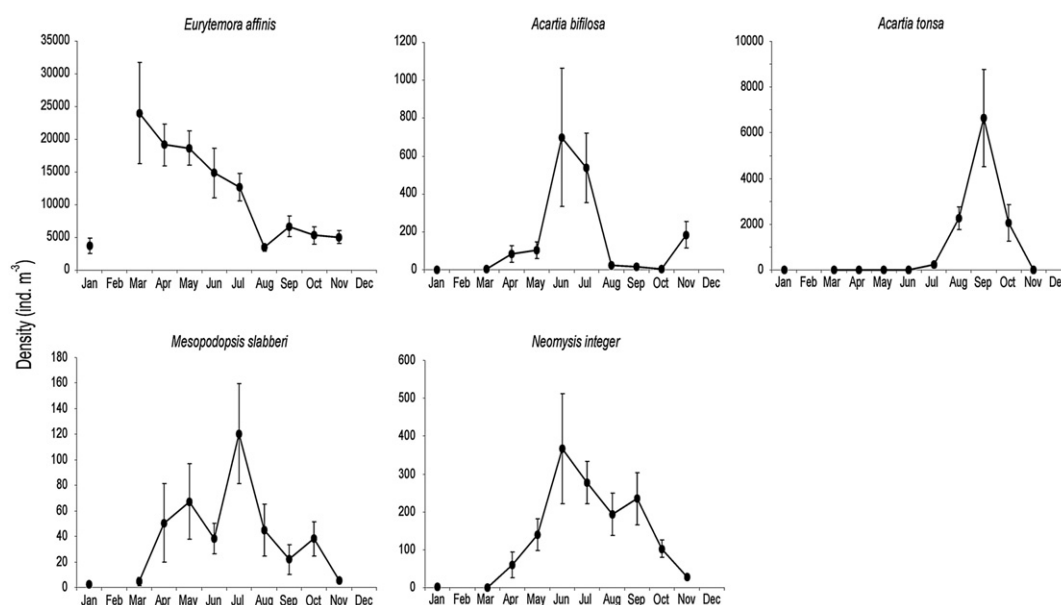


Fig. 3. Mean ($\pm$ SE) monthly abundance (ind. m^{-3}) of zooplanktonic species averaged for 2004–2008.

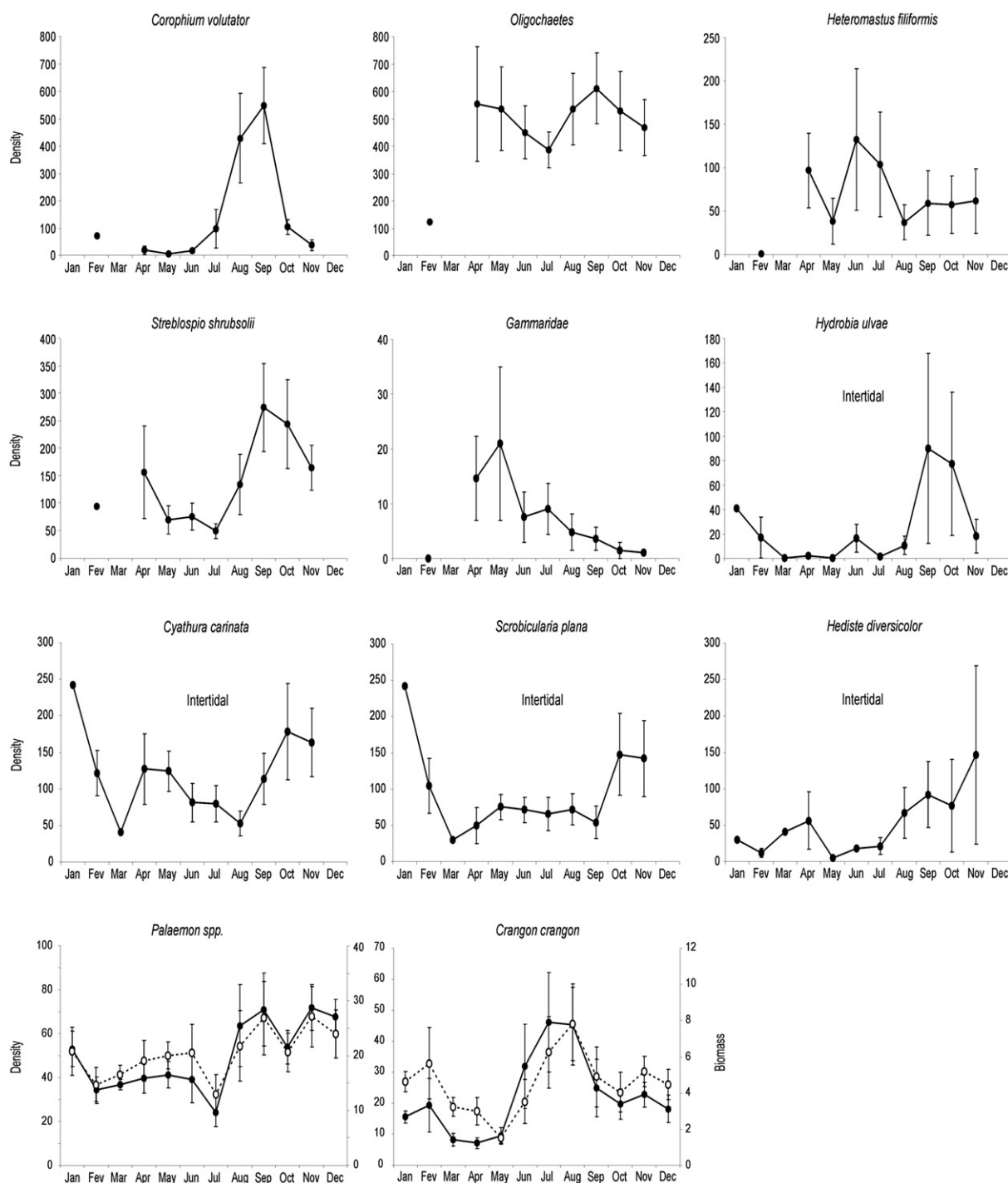


Fig. 4. Mean ($\pm$ SE) monthly abundance (ind. m^{-2}) of macrozoobenthic species averaged for 2004–2008. For species exclusively collected and abundant in the intertidal zone, mean abundance was calculated only with intertidal samples. For other species mean was calculated with both subtidal and intertidal samples, taking into account a ratio subtidal:intertidal area 9:1.

May for *P. flesus* and from 0.4 ind. $100,000 m^{-2}$ in August to 6.9 ind. $100,000 m^{-2}$ in July for *A. anguilla* (Fig. 7).

3.3. Species associations and relation with environmental variables

The seasonal changes in the abundance of phyto- and zooplanktonic, macrozoobenthic, shrimps and fish species and their relationships with environmental variables were analysed using multivariate analyses. The ascendant hierarchical clustering (AHC) showed a division into four distinct groups of species

according to their seasonal abundance. Cluster 1 was associated with spring months and was composed of phytoplankton, *Eurytemora affinis*, *Acartia bifilosa*, *Mesopodopsis slabberi*, *Bathyporeia* + *Gammarus*, *Heteromastus filiformis*, *Sprattus sprattus*, *Platichthys flesus* and *Anguilla anguilla*. Cluster 2, associated with summer months, was composed of *Neomysis integer*, *Corophium volutator*, *Crangon crangon*, *Argyrosomus regius*, *Syngnathus acus*, *Pomatoschistus* spp., *Engraulis encrasicolus* and *Solea solea*. Cluster 3, associated with late autumn, was composed of *Cyathura carinata*, *Scrobicularia plana* and *Merlangius merlangus*. Cluster 4, associated

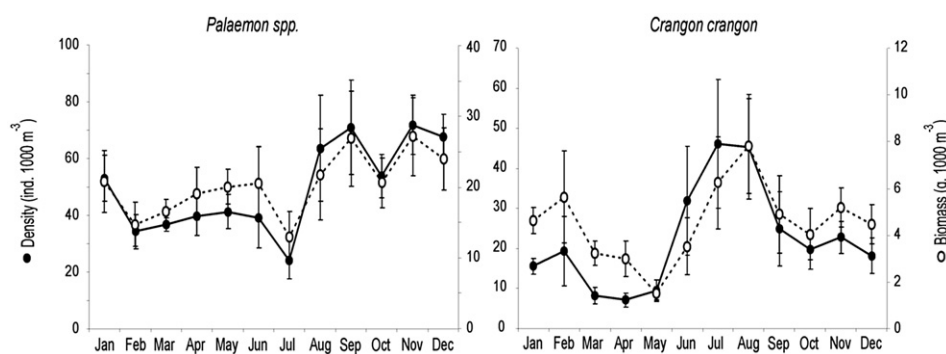


Fig. 5. Mean ($\pm$ SE) monthly abundance (full line, ind. m^{-2}) and biomass (hatched line, g $1000 m^{-3}$) of shrimps averaged for 2004–2008.

with autumn months, was composed of *Acartia tonsa*, *Hydrobia ulvae*, *Streblospio shrubsolii*, *Hediste diversicolor*, *Palaemon* spp. *Dicentrarchus labrax* and *Alosa* spp. (reported in Fig. 8).

The CCA analysis indicated that the environmental variables measured (temperature, salinity, SPM and flow) significantly explained 25.5% of the species abundance variations in the Gironde estuary. Axes 1 and 2 accounted for 71.8% of the variability explained (Fig. 8). Considering their vector length and correlation with axes, salinity (best correlated with axis 1, $r = 0.97$) and temperature (best correlated with axis 2, $r = -0.81$) are the most important environmental variables influencing the species seasonal variations (Fig. 8). Group 1 species are more abundant during months of low salinity and high flow, Groups 3 and 4 species are more abundant during months of low temperature and either intermediate or high salinity, respectively, whereas both temperature and salinity have a positive effect on Group 2 species (Fig. 8).

4. Discussion

4.1. Relevance of biological data

In the Gironde estuary, numerous studies have described the structure and spatio-temporal variability of biotic compartments considered separately (e.g. Santos et al., 1996 for meiofauna; David et al., 2005 for zooplankton; Lobry et al., 2003, 2006 for fish; Béguer

et al., 2010 for white shrimp), as well as the trophic interactions between a small number of trophic levels (e.g. David et al., 2006; Lobry et al., 2008; Pasquaud et al., 2010). However, studies on the biological groups considered here have never been conducted until now, partly because of the lack of any recent long-term survey of the macrozoobenthic communities. Therefore, using the present analysis, based on a five-year period (2004–2008, except for large fishes) and monthly sampling, it is possible for the first time to characterize and synthesize the comparative dynamics of representative biological components of the Gironde estuary: plankton (both zooplankton and phytoplankton, described by Chl *a*), macrozoobenthos, shrimps and fish. In addition, environmental data for this study were gathered simultaneously.

From available data on these biological groups, the present paper also identifies data gaps and emphasizes the need to improve knowledge about specific groups or parts of the estuary. Sampling of the main biotic groups in the Gironde estuary is restricted to the oligo-mesohaline area. Whereas investigations are conducted on large fish throughout the estuary (from Blaye to Royan) during 'Sturat' surveys, very few data exist on small fish and shrimps ('Transect' surveys), or on zooplankton and benthos in the polyhaline sector; these were therefore not considered in the present study. Thus our conclusions cannot be extrapolated to the entire estuary or must be given careful consideration even if ongoing studies indicate that polyhaline communities do not differ strongly

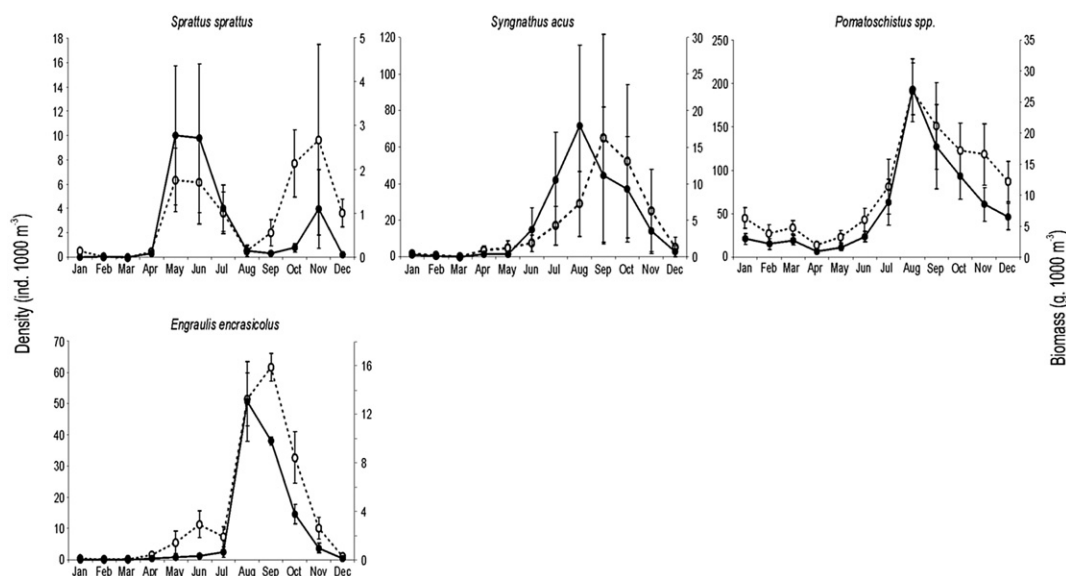


Fig. 6. Mean ($\pm$ SE) monthly abundance (full line, ind. $1000 m^{-3}$) and biomass (hatched line, g $1000 m^{-3}$) of small fish species averaged for 2004–2008.

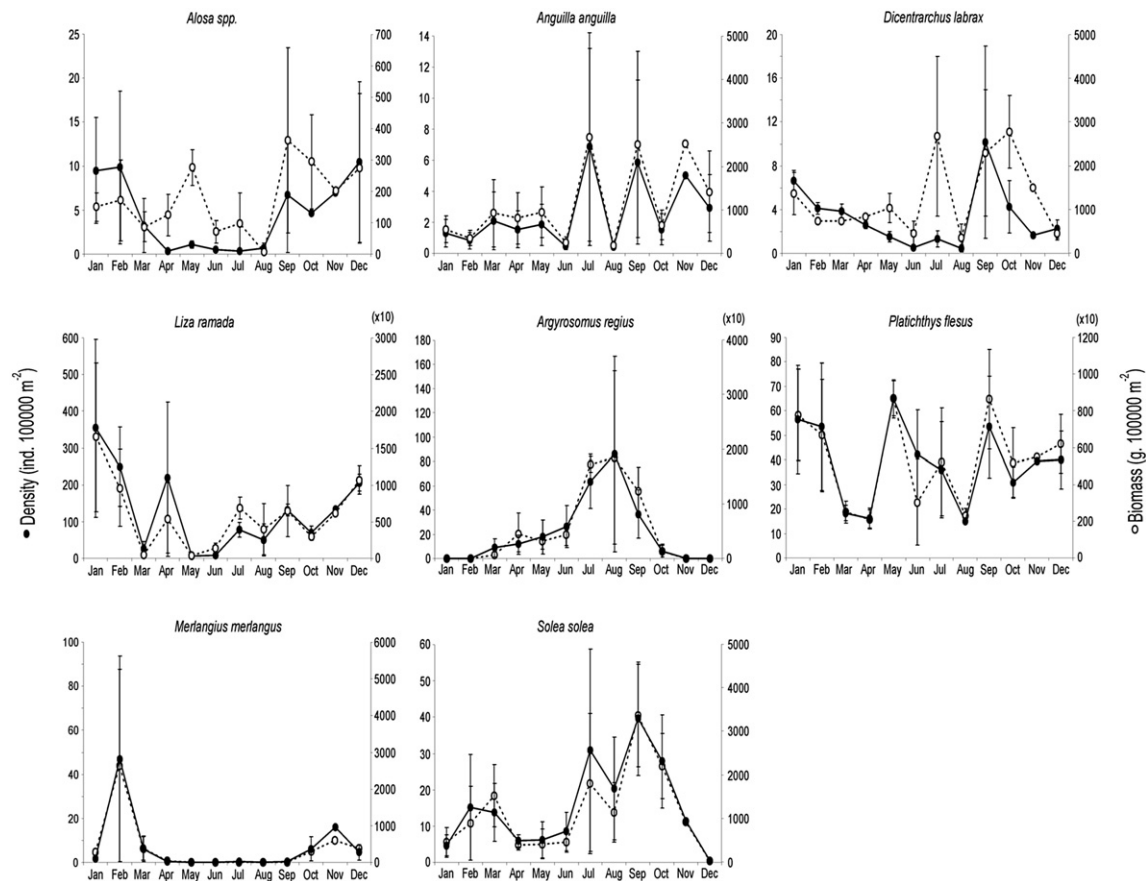


Fig. 7. Mean ($\pm$ SE) monthly abundance (full line, ind. 100,000 m⁻²) and biomass (hatched line, g 100,000 m⁻²) of large fish species averaged for 1998–2000.

from those in the oligo-mesohaline area; this is the case at least for fish and shrimps (Irstea, unpublished data). Regarding zooplankton and macrozoobenthos, winter data are lacking because long-term monitoring is usually from April to November. Four months (December–March) were therefore deleted from the database since, values were missing for at least one of the species considered, resulting in a lack of information (see for example Selleslagh and Amara, 2008b) in the global multivariate analysis. Nevertheless, the seasonal pattern highlighted by the analysis is ecologically significant as the period considered in the analysis represents the most productive period in the Gironde estuary (Sautour and Castel, 1995). Furthermore, results are consistent with previous results (e.g. Lobry et al., 2006 for fish and David et al., 2005 for zooplankton). Investigations on large fishes were conducted throughout the estuary during ‘Sturat’ surveys, including the polyhaline sector, until 2000; we therefore used the three most recent years (1998–2000) to estimate and analyse the temporal dynamics of large fish in the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary.

While the selectivity of the sampling gears used in this study is perhaps not well adapted to all fish species (for instance, the selectivity of otter trawl for benthic/epibenthic species such as *Anguilla anguilla*, *Platichthys flesus* and *Solea solea* is sometimes questioned; Lobry, 2004), the use of different sampling methods (trawling and transect) that overlap in terms of selectivity allows for a good description of the fish composition and abundance, as recommended by several authors (e.g. Whitfield and Marais, 1999; Selleslagh and Amara, 2008b). The present study is based on the largest biological database available for the Gironde estuary, including investigation of the most important biological groups at

monthly intervals, data which are rather scarce in other French and European estuaries. Furthermore, it focussed on a period for which the different protocols (gears, number of stations, sampling frequency, etc.) were well standardized.

4.2. Composition, temporal dynamics and relation with environment

The small number of abundant species occupying the Gironde estuary (i.e. twelve fish and 9 macrozoobenthos dominant species against a total of 65 and 47 species, respectively) was attributed to the wide variation in annual water temperature (about 15 °C), as reported by Lazzari et al. (1999) in temperate regions. The composition and dynamics of fish, as well as of their potential prey, emphasized the feeding, residence, migratory and nursery functions of the Gironde estuary (Rochard et al., 2001; Lobry et al., 2006; Pasquaud et al., 2010). In the present study, most species use the estuary during the spring and summer, providing evidence that many marine species use it as a transitory key habitat (Gili, 2002) and in particular as a nursery habitat for fish. This is true in other shallow water systems for Clupeidae, flatfish and bass (Beyst et al., 2001; Selleslagh and Amara, 2008b; Henderson and Bird, 2010) or mysids (Hamerlynck and Mees, 1991). During the settlement period, which has been related to the timing of spawning and the planktonic phase (DeMartini, 1999) a sharp decrease in abundances was observed for many species. This may be the result of a variety of factors, including response to declining temperature (Clark et al., 1996; Beyst et al., 2001), movements

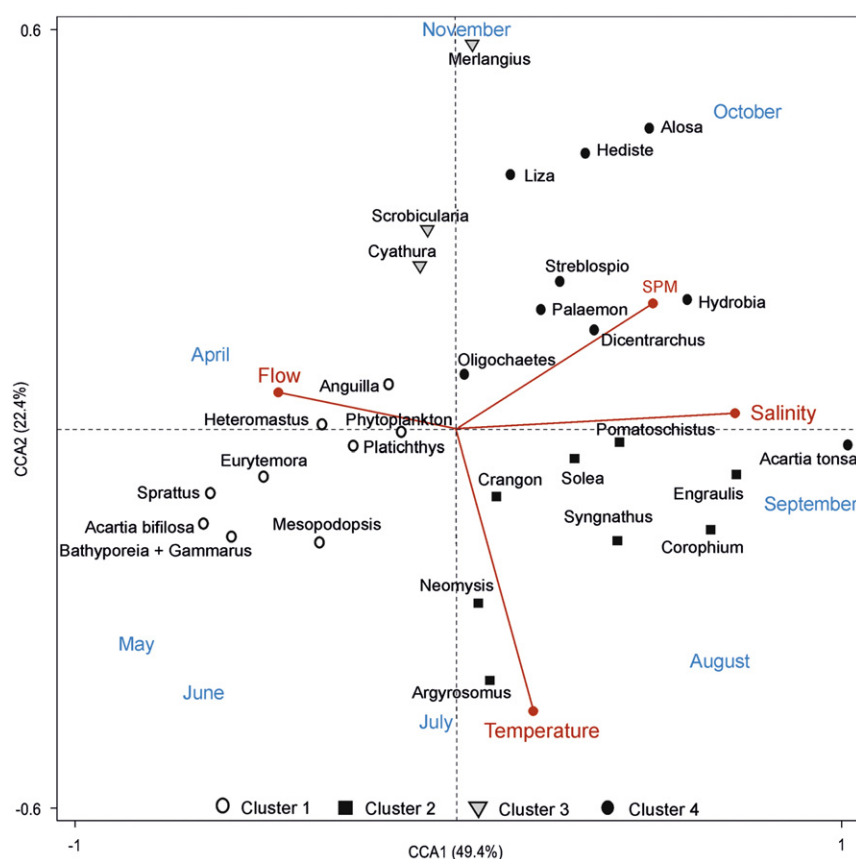


Fig. 8. CCA ordination diagram based on species abundances, with environmental parameters represented by vectors.

between feeding grounds, the need to leave the estuary to breed or predation (Henderson and Bird, 2010).

Temporal fluctuations in biological communities were particularly marked and show a discrimination of species into four seasonal groups. This seasonal pattern is characteristic of estuarine or coastal species and has been observed in many other temperate systems for different biological compartments (e.g. Ross et al., 1987; Clark et al., 1996; Maes et al., 1998; Ramos et al., 2006; Modéran et al., 2010). From an ecological point of view, two distinctive ecological seasons can be discriminated. Results show a clear shift occurring in July, indicating a biomass transfer from a “planktonic phase” to a “benthic-demersal phase” with the former distinguished by very high densities of plankton, in particular the copepod *Eurytemora affinis*. This planktonic phase is characterized by the arrival of sprat *Sprattus sprattus* juveniles, the growth of *Alosa* spp. and the development of mysid populations, and corresponds overall to low densities of macrozoobenthos and fish. After July, corresponding to maximal temperature, the transition to high salinities and the beginning of a period of maximum turbidity, plankton decreases sharply while benthic and demersal species grow, particularly in September–October. This second phase is characterized by the recruitment and development of numerous macrozoobenthic species, the growth of *Palaemon* spp. and higher densities of *Crangon crangon*. This period also corresponds to an increase in *Pomatoschistus* spp., *Syngnathus acus*, *Dicentrarchus labrax*, *Solea solea*, *Engraulis encrasicolus* and *Argyrosomus regius* abundances. Between the two phases, a transition period may be identified, characterized by the absence or low density of the main species and a noticeable abundance of species such as *Merlangius merlangus* or *Liza ramada*; corresponding to the poorly documented

“winter period” from November to March. Shrimps, *Platichthys flesus*, *L. ramada* and, to a lesser extent, *D. labrax* are still abundant in this transition period. This is consistent with previous studies which suggested a benthic pattern of trophic interactions in winter (Lobry et al., 2006; Pasquaud et al., 2010). The hypothesis of two different trophic flow structures during the year needs to be explored more deeply by constructing and comparing seasonal food web models, as suggested by Lobry et al. (2008). In this way, by providing important elements on biological dynamics, the present study not only provides a better understanding of the functioning of the Gironde estuary but also lays the foundations for seasonal trophic modelling of this kind.

In shallow habitats, temperature and salinity are often considered to control the seasonal patterns of species occurrence (e.g. Thiel et al., 1995; David et al., 2005, among others). Results from the present study indicated these two parameters as the most structuring variables of temporal distribution of phytoplankton, zooplankton, macrozoobenthos, shrimps and fish species. According to CCA, *Eurytemora affinis* was positively correlated with river flow and negatively with salinity. This is in accordance with David et al. (2005) who explained that it results from its seasonal cycle and ecological requirements, with maxima occurring in winter–early spring, corresponding to periods of high river flow. In agreement with other authors, mysids *Mesopodopsis slabberi* and *Neomysis integer* showed positive correlations with temperature (Sorbe, 1981; David et al., 2005). The same trend was observed for other species, i.e. *Crangon crangon*, *Argyrosomus regius* and *Syngnathus acus*, in other marine or estuarine ecosystems (e.g. Quérou and Vayne, 1987; Beyst et al., 2001; Selleslagh and Amara, 2007, 2008a). Phytoplankton, *E. affinis* and *M. slabberi* were clustered

together; this agrees with the common view that chlorophyll *a* influences the use of estuaries by copepods and mysids (Gasparini and Castel, 1997; David et al., 2005). SPM has been identified as a structuring variable for species seasonal variations, in particular for zooplankton (David et al., 2005). In the present study, *Acartia tonsa* was correlated with SPM, as reported by David et al. (2005). High turbidities (high SPM) affect its survival by limiting selective feeding (Gasparini and Castel, 1997). Regarding macrozoobenthos, species variations and abundances are indicative of main recruitment periods, which accords with previous works on benthic population dynamics (Bachelet, 1981; Bachelet and Yacine-Kassab, 1987).

Results indicated that the main temporal changes in the structure and density of fish, macrozoobenthos, shrimps and phyto- and zooplankton reflect the different times of recruitment of species and their relations with physico-chemical variables, but also to other variables with regard to the high unexplained variability. The CCA analysis indicated that measured environmental variables (temperature, salinity, SPM and river flow) explained 25.5% of the species abundance variations in the Gironde estuary. The great majority of papers dealing with the seasonal variability of fauna almost exclusively integrated physico-chemical factors, leading to poorly explained relationships ($\pm 20\%$ as in the present case) and they suggested other predictors, such as predation or competition (e.g. Marshall and Elliott, 1998). David et al. (2005) showed that the summer decrease in the copepod *Eurytemora affinis* is controlled by a combined effect of temperature and predation. Similarly, Selleslagh and Amara (2008b) showed that biotic variables (potential predators or preys for fish) have an additional influence to abiotic variables on fish abundances in the Canche estuary. In addition, studies dealing with seasonal variability of fauna were based on specific species or assemblages, yet understanding species variability requires knowledge of the dynamics of other species because of biological interactions (Monaco and Ulanowicz, 1997).

4.3. Influence of trophic interactions

Describing seasonal dynamics from primary producers to top predators gives a better understanding of estuarine functioning and a first overview of the dynamics of trophic interactions between species in the estuary. Sharp decreases following abundance peaks, seasonal successions of species with trophic similarities, coincidence between the increase of one species and the decline of another or parallel patterns observed between species suggest trophic implications such as mortality due to predation or competition.

In the Gironde estuary, high secondary production explains the occurrence during the same period of many fish species, especially those using estuaries as a nursery area (Lobry et al., 2006, 2008). Copepods, in particular *Eurytemora affinis*, play a significant role in estuarine food webs as an important food supply for many fishes, shrimps and mysids (Sorbe, 1983; Focke and Mees, 1999; Lobry et al., 2008; Pasquaud et al., 2008). In the present study, *E. affinis* showed maximum densities from March to May and then decreased in summer. Probably in relation to this, *Neomysis integer* also showed maximum densities during June, one month later, suggesting predation by *N. integer* on copepods, with a possible food limitation (David et al., 2006). *N. integer* is known to control the copepod biomass in some estuarine ecosystems (Roff et al., 1988; Irvine et al., 1995) and *E. affinis* is known to be the main prey in the diet of *N. integer*, as shown by stomach content analysis (Focke and Mees, 1999) or laboratory experiments (Winkler and Greve, 2004). Recently, David et al. (2005) related the seasonal variation of *N. integer* to the temporal distribution of copepods in the Gironde, which was verified thereafter by David et al. (2006)

using a prey–predator model. In addition, the mysid *N. integer* can constitute an important prey for fish, demersal fishes in particular. *Argyrosomus regius*, the largest demersal fish in the Gironde estuary, feeds on hyperbenthic species: *Crangon crangon* and *Pomatoschistus* spp. and a large proportion of mysids (Pasquaud et al., 2008, 2010). These trophic interactions are observed in multivariate analysis where *N. integer*, *C. crangon* and *A. regius* showed a similar trend and were grouped together. The seasonal dynamics of the meagre could thus explain the decrease in density of both *N. integer* and *C. crangon* in summer due to predation. It is also likely that the migration of *A. regius* to marine waters in late summer explains the peak in abundance of *Pomatoschistus* spp. one month later because of limited predation. In the same way, the seasonal pattern of *Sprattus sprattus* in relation to *E. affinis* and *Acartia biflosa*, *Dicentrarchus labrax* in relation to *Palaemon* spp., and *Engraulis encrasicolus*, in relation to *Acartia tonsa*, can be partially explained.

Flatfishes are known to prey upon epibenthic species, especially polychaetes, which influence their distribution and migration behaviour in shallow water areas (Gibson, 1994; Vinagre et al., 2006; Nicolas et al., 2007). In the Vilaine estuary, Nicolas et al. (2007) reported that the density of juvenile sole was positively affected by the benthic invertebrate biomass. Although *Solea solea* and *Platichthys flesus* consume polychaetes, benthic isopods and shrimps in the Gironde estuary (Pasquaud et al., 2008), such interactions were not suggested by the present study. Conversely, although a high correlation was observed between *S. solea* and the benthic amphipod *Corophium volutator*, a common prey of *S. solea* (Nicolas et al., 2007; Vinagre et al., 2008), few individuals were retrieved from fish stomachs by Pasquaud et al. (2008).

Competition seems possible for species which exhibit a specialist feeding strategy in the case of food limitation (Pasquaud et al., 2010) and it can play a determining role in temporal partitioning in estuarine fish (Henderson and Holmes, 1991; Ogburn-Matthews and Allen, 1993). The present results presume such a trophic partitioning for the small pelagic fish *Sprattus sprattus* and *Engraulis encrasicolus*, which are both known to be zooplanktivores (Pasquaud et al., 2008, 2010). These findings agree with Henderson and Holmes (1991), who reported that the differing occupancy of flatfishes in the lower Severn estuary reduced potential inter-specific competition. Due to different assemblages of prey consumed by fish (Pasquaud et al., 2008) and a recognized degree of plasticity in prey item choice, inter-specific competition for food appears relatively limited in the Gironde. Pasquaud et al. (2008) suggested a considerable sharing of resources which would limit inter-specific competition for access to food resources. Several studies have shown that prey are generally not a limiting resource in estuaries (Lobry et al., 2008; Selleslagh et al., 2012a, 2012b), discarding the trophic competition hypothesis. The life cycle of *S. sprattus* and *E. encrasicolus*, which have different spawning periods, is probably the reason for the time-lag observed between these two species rather than a competitive partitioning of resources, considering the very high abundance of copepods in the Gironde estuary. Furthermore, *S. sprattus* and *E. encrasicolus* display different feeding strategies, which could narrow diet overlap, minimize inter-specific competition and allow the co-occurrence of species (Pasquaud et al., 2010). Although trophic competition seems relatively low regarding these concerns, this process needs to be explored further since the 'seasonal trophic bottleneck' seems to be a non negligible phenomenon controlling estuarine dynamic patterns.

Taking all these considerations into account, the present study shows that the temporal variability of estuarine species is predominantly influenced by physico-chemical variables and trophic interactions, most notably predation. In future, it will be

interesting to carry out further analysis of dependence of the species seasonal dynamic on prey (or conversely on predators) fitting predator–prey models, especially between mysids and the meagre *Argyrosomus regius*.

Acknowledgements

We gratefully acknowledge the collaboration of colleagues for data collection. This investigation was supported by the GP 234 Action No. 5 “Recherche sur l'évolution de l'écosystème estuarien” in the context of the CPER Aquitaine “Estuaire durable” and the Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER) through the Ecological monitoring of the Blayais nuclear power plant. Environmental data were provided by the Service d'Observation en Milieu Littoral (SOMLIT). We wish to thank the four anonymous reviewers and the editor for providing useful comments on the manuscript.

References

- Allen, G.P., Bonnefille, R., Courtois, G., Migniot, C., 1974. Processus de sédimentation des vases dans l'estuaire de la Gironde. La Houille Blanche 1–2, 129–135.
- Bachelet, G., 1981. Application de l'équation de von Bertalanffy à la croissance du bivalve *Scrobicularia plana*. Cahiers de Biologie Marine 22, 291–311.
- Bachelet, G., 1985. Distribution et structure des communautés benthiques dans l'estuaire de la Gironde. In: Actes du 1er colloque d'Océanologie Côtière « Bordomer 85 », ADERMA, Bordeaux, pp. 541–554.
- Bachelet, G., Yacine-Kassab, M., 1987. Intégration de la phase post-recrutée dans la dynamique des populations du gastéropode intertidal *Hydrobia ulvae* (Pennant). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 111, 37–60.
- Baird, D., McGlade, J.M., Ulanowicz, R.E., 1991. The comparative ecology of six marine ecosystems. Philosophical Transactions of the Royal Society B 333, 15–29.
- Beck, M.W., Heck, K., Able, K., Childers, D., Egglesstone, D., Gillanders, B., Halpern, B., Hays, C., Hoshino, K., Minello, T., Orth, R., Sheridan, P., Weinstein, M., 2001. The identification, conservation and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. Bioscience 51, 633–641.
- Béguer, M., Bergé, J., Girardin, M., Boët, P., 2010. Reproductive biology of *Palaemon longirostris* (Decapoda: Palaemonidae) from Gironde estuary (France), with a comparison with other European populations. Journal of Crustacean Biology 30, 175–185.
- Beyst, B., Hostens, K., Mees, J., 2001. Factors influencing fish and macrocrustacean communities in the surf zone of sandy beaches in Belgium: temporal variation. Journal of Sea Research 46, 281–294.
- Castel, J., 1993. Long-term distribution of zooplankton in the Gironde estuary and its relation with river flow and suspended matter. Cahiers de Biologie Marine 34, 145–163.
- Clark, B.M., Bennett, B.A., Lamberth, S.J., 1996. Temporal variations in surf zone fish assemblages from False Bay, South Africa. Marine Ecology Progress Series 131, 35–47.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., van den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature 387, 253–260.
- David, V., Sautour, B., Chardy, P., Leconte, M., 2005. Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: the Gironde estuary (France). Estuarine, Coastal and Shelf Science 64, 171–184.
- David, V., Chardy, P., Sautour, B., 2006. Fitting a predator–prey model to zooplankton time-series data in the Gironde estuary (France): ecological significance of the parameters. Estuarine, Coastal and Shelf Science 67, 605–617.
- Day, J.H., Blaber, S.J.M., Wallace, J.H., 1981. Estuarine fishes. In: Day, J.H. (Ed.), Estuarine Ecology with Particular Reference to Southern Africa. Balkema, Cape Town, pp. 197–221.
- DeMartini, E.E., 1999. Intertidal spawning. In: Horn, M.H., Martin, K.L.M., Chotkowski, M.A. (Eds.), Intertidal Fishes. Life in Two Worlds. Academic Press, London, pp. 143–164.
- De Jonge, V.N., Elliott, M., Brauer, V.S., 2006. Marine monitoring: its shortcomings and mismatch with the EU water framework directive's objectives. Marine Pollution Bulletin 53, 5–19.
- Elliott, M., Hemingway, K.L., 2002. Fishes in Estuaries. Blackwell Science, Oxford, 636 pp.
- Fockede, N., Mees, J., 1999. Feeding of the hyperbenthic mysid *Neomysis integer* in the maximum turbidity zone of the Elbe, Westerschelde and Gironde estuaries. Journal of Marine Systems 22, 207–228.
- Gasparini, S., Castel, J., 1997. Autotrophic and heterotrophic nanoplankton in the diet of the estuarine copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia biflosa*. Journal of Plankton Research 19, 877–890.
- Gibson, R.N., 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. Netherlands Journal of Sea Research 32, 191–206.
- Gibson, R.N., Ansell, A.D., Robb, L., 1993. Seasonal and annual variations in abundance and species composition of fish and macrocrustaceans communities on a Scottish sandy beach. Marine Ecology Progress Series 98, 89–105.
- Gili, J.M., 2002. Towards a transitory or ephemeral key habitat concept. Trends in Ecology and Evolution 17, 453.
- Hamerlynck, O., Mees, J., 1991. Temporal and spatial structure in the hyperbenthic community of a shallow coastal area and its relation to environmental variables. Oceanologica Acta 11, 205–212.
- Henderson, P.A., Holmes, R.H.A., 1991. On the population dynamics of dab, sole and flounder within Bridgwater Bay in the lower Severn estuary, England. Netherlands Journal of Sea Research 27, 337–344.
- Henderson, P.A., Bird, D.J., 2010. Fish and macro-crustacean communities and their dynamics in the Severn estuary. Marine Pollution Bulletin 61, 100–114.
- Henderson, P.A., Seabyn, R.M.H., Somes, J.R., 2011. Community level response to climate change: the long-term study of the fish and crustacean community of the Bristol Channel. Journal of the Experimental Marine Biology and Ecology 400, 78–89.
- Irgoien, X., Castel, J., 1995. Feeding rates and productivity of the copepod *Acartia biflosa* in a highly turbid estuary; the Gironde (SW France). Hydrobiologia 311, 115–125.
- Irvine, K., Snook, D., Moss, B., 1995. Life histories of *Neomysis integer*, and its copepod prey, *Eurytemora affinis*, in a eutrophic and brackish shallow lake. Hydrobiologia 304, 59–76.
- Lazzari, M.A., Sherman, S., Brown, C.S., King, J., Joule, B.J., Chenoweth, S.B., Langton, R.W., 1999. Seasonal and annual variations in abundance and species composition of two nearshore fish communities in Maine. Estuaries 22, 636–647.
- Lobry, J., 2004. Quel référentiel de fonctionnement pour les écosystèmes estuariens? Le cas des cortèges de poissons fréquentant l'estuaire de la Gironde. PhD thesis, Université Bordeaux 1, 218 pp.
- Lobry, J., Mourand, L., Rochard, E., Elie, P., 2003. Structure of the Gironde estuarine fish assemblages: a comparison of European estuaries perspective. Aquatic Living Resources 16, 47–58.
- Lobry, J., Lepage, M., Rochard, E., 2006. From seasonal patterns to a reference situation in an estuarine environment: example of the small fish and shrimp fauna of the Gironde estuary (SW France). Estuarine, Coastal and Shelf Science 70, 239–250.
- Lobry, J., David, V., Pasquaud, S., Lepage, M., Sautour, B., Rochard, E., 2008. Diversity and stability of an estuarine trophic network. Marine Ecology Progress Series 358, 13–25.
- Maes, J., Taillieu, A., Van Damme, P.A., Cottenie, K., Ollevier, F., 1998. Seasonal patterns in the fish and crustacean community of a turbid temperate estuary (Zeeschelde Estuary, Belgium). Estuarine, Coastal and Shelf Science 47, 143–151.
- Marshall, S., Elliott, M., 1998. Environmental influences on the fish assemblage of the Humber estuary, U.K. Estuarine, Coastal and Shelf Science 46, 175–184.
- McLusky, D.S., Elliott, M., 2004. The Estuarine Ecosystem. Ecology, Threats and Management, third ed. Oxford University Press, 214 pp.
- Modéran, J., Bouvais, P., David, V., Le Noc, S., Simon-Bouhet, B., Niquil, N., Miramand, P., Fichet, D., 2010. Zooplankton community structure in a highly turbid environment (Charente estuary, France): spatio-temporal patterns and environmental control. Estuarine, Coastal and Shelf Science 88, 219–232.
- Monaco, M.E., Ulanowicz, R.E., 1997. Comparative ecosystem trophic structure of three U.S. mid-Atlantic estuaries. Marine Ecology Progress Series 161, 239–254.
- Nicolas, D., Le Loch, F., Désaunay, Y., Hamon, D., Blanchet, A., Le Pape, O., 2007. Relationships between benthic macrofauna and habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Vilaine estuary (Bay of Biscay, France) nursery ground. Estuarine, Coastal and Shelf Science 73, 639–650.
- Ogburn-Matthews, M.V., Allen, D.M., 1993. Interactions among some dominant estuarine nekton species. Estuaries 16, 840–850.
- 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. Estuarine, Coastal and Shelf Science 78, 267–279.
- Pasquaud, S., David, V., Lobry, J., Girardin, M., Sautour, B., Elie, P., 2010. Exploitation of trophic resources by fish under stressful estuarine conditions. Marine Ecology Progress Series 400, 207–219.
- Post, J.C., Lundin, C.G., 1996. Guidelines for Integrated Coastal Zone Management. In: Environmentally Sustainable Development Studies and Monographs Series No. 9. World Bank, Washington, DC, 16 pp.
- Pronier, O., Rochard, E., 1998. Fonctionnement d'une population d'éperlan (*Osmerus eperlanus*, osmeriformes osmeridae) située en limite méridionale de son aire de répartition, influence de la température. BFPP – Bulletin Français de la Pêche et de la Protection des Milieux Aquatiques 71, 479–497.
- Quéro, J.C., Vayne, J.J., 1987. Le maigre, *Argyrosomus regius* (Asso, 1801) (Pisces, Perciformes, Scianidae) du Golfe de Gascogne et des eaux plus septentrionales. Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes 49, 35–66.
- R Development Core Team, 2005. R: a Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0. URL: <http://www.R-project.org>.
- Ramos, S., Cowen, R.K., Ré, P., Bordalo, A.A., 2006. Temporal and spatial distributions of larval fish assemblages in the Lima estuary (Portugal). Estuarine, Coastal and Shelf Science 66, 303–314.

- Rochard, E., Lepage, M., Dumont, P., Tremblay, S., Gazeau, C., 2001. Downstream migration of juvenile European sturgeon *Acipenser sturio* L. in the Gironde estuary. *Estuaries* 24, 108–115.
- Roff, J.C., Middlebrook, K., Evans, F., 1988. Long-term variability in North Sea zooplankton off the Northumberland coast: productivity of small copepods and analysis of trophic interactions. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 68, 143–164.
- Ross, S.T., McMichael Jr., R.H., Ruple, D.L., 1987. Seasonal and diel variation in the standing crop of fishes and macroinvertebrates from a Gulf of Mexico surf zone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 25, 391–412.
- Santos, P.J.P., Castel, J., Souza-Santos, L.P., 1996. Seasonal variability of meiofaunal abundance in the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 43, 549–563.
- Sautour, B., Castel, J., 1995. Comparative spring distribution of zooplankton in three macrotidal European estuaries. *Hydrobiologia* 311, 139–151.
- Selleslagh, J., Amara, R., 2007. Temporal variations in abundance and species composition of fish and epibenthic crustaceans of an intertidal zone: environmental factor influence. *Cybius* 31, 155–162.
- Selleslagh, J., Amara, R., 2008a. Inter-season and interannual variations in fish and macrocrustacean community structure on a eastern English Channel sandy beach: influence of environmental factors. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 77, 721–730.
- Selleslagh, J., Amara, R., 2008b. Environmental factors structuring fish composition and assemblages in a small macrotidal estuary (eastern English Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79, 507–517.
- Selleslagh, J., Lobry, R., Amara, R., Brylinski, J.M., Boët, P., 2012a. Trophic functioning of coastal ecosystems along an anthropogenic pressure gradient: A French case study with emphasis on a small and low impacted estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 112, 73–85.
- Selleslagh, J., Lesourd, S., Amara, R., 2012b. Comparison of macrobenthic assemblages of three fish estuarine nurseries and their importance as foraging grounds. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 92, 85–97.
- Sorbe, J.C., 1981. La macrofaune vagile de l'estuaire de la Gironde – distribution et migration des espèces: modes de reproduction, régimes alimentaires. *Oceanis* 6, 579–592.
- Sorbe, J.C., 1983. Les décapodes *Natantia* de l'estuaire de la Gironde (France). Contribution à l'étude morphologique et biologique de *Palaemon longirostris* H. Milne Edwards, 1837. *Crustaceana* 44, 251–270.
- Sottolichio, A., Castaing, P., 1999. A synthesis on seasonal dynamics of highly-concentrated structures in the Gironde estuary. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences Série II A, Sciences de la Terre et des Planètes* 329, 795–800.
- Thiel, R., Sepúlveda, A., Kafemann, R., Nellen, W., 1995. Environmental factors as forces structuring the fish community of the Elbe estuary. *Journal of Fish Biology* 46, 47–69.
- Thrush, S.F., Lawrie, S.M., Hewitt, J.E., Cummings, V.J., 1999. The problem of scale: uncertainties and implications for soft-bottom marine communities and the assessment of human impacts. In: Gray, T.S., Ambrose Jr., W., Szaniawska, A. (Eds.), *Marine Biogeochemistry*. NATO Advanced Research Workshop. Kluwer, Dordrecht, pp. 195–210.
- Van der Veer, H.W., Bergman, M.J.N., 1987. Predation by crustaceans on a newly settled 0-group plaice *Pleuronectes platessa* population in the western Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series* 35, 203–215.
- Vanderborght, J.P., Folmer, I.M., Aguilera, D.R., Uhrenholdt, T., Regnier, P., 2007. Reactive-transport modelling of C, N, and O₂ in a river-estuarine-coastal zone system: application to the Scheldt estuary. *Marine Chemistry* 106, 92–110.
- Vinagre, C., França, S., Cabral, H.N., 2006. Diel and semi-lunar patterns in the use of an intertidal mudflat by juveniles of Senegal sole, *Solea senegalensis*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 69, 246–254.
- Vinagre, C., Salgado, J., Costa, M.J., Cabral, H.N., 2008. Nursery fidelity, food web interactions and primary sources of nutrition of the juveniles of *Solea solea* and *S. senegalensis* in the Tagus estuary (Portugal): a stable isotope approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76, 255–264.
- Whitfield, A.K., Marais, H., 1999. The ichthyofauna. In: Allanson, B.R., Baird, D. (Eds.), *Estuaries of South Africa*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 209–233.
- Winkler, G., Greve, W., 2004. Trophodynamics of two interacting species of estuarine mysids, *Praunus flexuosus* and *Neomysis integer*, and their predation on the calanoid copepod *Eurytemora affinis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 308, 127–146.

ANNEXE 4

Decadal changes in copepod diversity and community structure in the polyhaline part of the Gironde estuary

Aurélie Dessier^{1, 2, †*}, Aurélie Chaalali^{1, †}, Grégory Beaugrand³, Gaëlle Pauliac¹, Philippe Boët⁴, Benoit Sautour¹

¹Université Bordeaux 1, Environnements et Paléoenvironnements Océaniques et Continentaux, CNRS UMR 5805 (EPOC), Station Marine d'Arcachon, 2, rue du Pr. Jolyet, 33120 Arcachon, France

²Université de La Rochelle, Littoral Environnement et Sociétés, UMR 6250 CNRS (LIENSs), 2 rue Olympe de Gouges, 17042 La Rochelle Cedex 01, France

³Université Lille 1, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, CNRS UMR 8187 (LOG), Station Marine de Wimereux, 28 Avenue Foch, 62930 Wimereux, France

⁴Irstea, Groupement de Bordeaux, Unité Ecosystèmes Estuariens et Poissons Migrateurs Amphihalins, 50 Avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France

[†] These authors contributed equally to this work.

*Corresponding author. E-mail address: adessier@univ-lr.fr

Abstract

The effects of global climate change on marine biodiversity are starting to be better documented. Global climate change and climatic variability have caused changes in species abundance, biogeographical and phenological shifts and have altered the diversity of many marine communities.

Here, we investigated long-term (1998-2011) changes in the diversity of copepods in the Gironde estuary (polyhaline zone) using data coming from the French Coastal Monitoring Network SOMLIT. Major alterations in the composition of the copepod community were found, with the arrival of new species (e.g. *Pseudodiaptomus marinus*). Assessing the possible changes, we used a multivariate approach based on standardized Principal Component Analyses to reveal the potential influence of climate change on the copepod community in relation to local physical-chemical alterations. Our results show a substantial change in the Gironde polyhaline part that took place *circa* 2003. These changes are attributed to a large-scale warming (observed on the SST) that affected the local hydro-climatic conditions (air temperature and indirectly, the river discharge), which in turn affected species individually according to their ecological niches.

Les pages 257 à 280 du manuscrit ne sont pas disponibles en libre accès (clause d'exclusivité imposée avant publication).