



HAL
open science

Rapport du projet “ MigrenMer ” : Synthèse et valorisation des connaissances disponibles sur les migrateurs amphihalins en mer Rapport final

Gaspard Dubost, Sophie A M Elliott, Noémie Deleys, Elodie Réveillac, Etienne Rivot, Anthony Acou, Laurent Beaulaton

► To cite this version:

Gaspard Dubost, Sophie A M Elliott, Noémie Deleys, Elodie Réveillac, Etienne Rivot, et al.. Rapport du projet “ MigrenMer ” : Synthèse et valorisation des connaissances disponibles sur les migrateurs amphihalins en mer Rapport final. Office Français de la Biodiversité. 2024, 81 p. + annexes. hal-04449323v2

HAL Id: hal-04449323

<https://hal.inrae.fr/hal-04449323v2>

Submitted on 19 Jul 2024

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

Public Domain

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.

Rapport du projet

« MigrenMer » :

*Synthèse et valorisation des connaissances
disponibles sur les migrateurs amphihalins en
mer*

Rapport final

Gaspard Dubost^{1,2,3}, Sophie A. M. Elliott^{1,2}, Noémie
Deleys⁵, Elodie Réveillac⁶, Etienne Rivot^{1,2}, Anthony
Acou^{1,3}, Laurent Beaulaton^{1,4}

1 Pôle Gestion des Migrateurs Amphihalins dans leur
Environnement, OFB, INRAE, Institut Agro, UPPA, 35042 Rennes,
France

2 UMR DECOD, Institut Agro, INRAE, Ifremer, 35042 Rennes, France

3 PatriNat (OFB-MNHN-CNRS-IRD), Centre d'expertise et de données
sur le patrimoine naturel, Station marine du Museum National
d'Histoire Naturelle, 35800 Dinard, France

4 Service Conservation et Gestion Durable des Espèces Exploitées,
Direction de la Recherche et de l'Appui Scientifique, OFB, U3E,
Rennes

5 Service Valorisation pour la Gestion Intégrée et la Surveillance
(PDG-ODE-VIGIES), Ifremer, 44311 Nantes cedex, France

6 Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs) – UMR 7266,
Université de la Rochelle, France

Décembre 2023

- **AUTEURS**

Gaspard Dubost, Ingénieur d'études, L'institut Agro, UMR DECOD, 35042 Rennes, gaspard.dubost@institut-agro.fr

- **CONTRIBUTEURS**

Sophie Elliott, Chargée de recherche, Game & Wildlife Conservation Trust, selliott@gwct.org.uk

Etienne Rivot, Enseignant-Chercheur, L'institut Agro, UMR DECOD, 35042 Rennes, etienne.rivot@institut-agro.fr

Anthony Acou, Référent amphihalins et co-responsable thématique DCSMM des poissons pélagiques côtiers et espèces patrimoniales, anthony.acou@mnhn.fr

Laurent Beaulaton, Chef du pôle AFB-INRA-Agrocampus Ouest-UPPA pour la gestion des migrateurs amphihalins dans leur environnement, laurent.beaulaton@ofb.gouv.fr

Noémie Deleys, Coordinatrice nationale du volet Bon Etat Ecologique service Valorisation de l'Information pour la gestion Intégrée et la Surveillance (PDG-ODE-VIGIES) IFREMER, Noemie.deleys@ifremer.fr

Elodie Reveillac, Enseignante-chercheuse UMR LIENSs 7266, Université de la Rochelle elodie.reveillac@univ-lr.fr

- **REFERENCE DU RAPPORT CONSEILLEE** : Dubost G., Elliott S.A.M., Deleys N., Reveillac E., Rivot E., Acou A. & Beaulaton L. (2024). Rapport du projet « MigrenMer » : Synthèse et valorisation des connaissances disponibles sur les migrateurs amphihalins en mer. Rapport scientifique du pôle MIAME. 81 p. + annexes.

- RESUME

La France métropolitaine abrite une des plus grandes diversités de poissons migrateurs amphihalins à l'échelle européenne. Parmi ces espèces deux stratégies migratoires sont observées. Les espèces potamotoques (ou anadromes) réalisent leur reproduction en eaux douces et leur croissance dans le milieu marin. A l'inverse les espèces thalassotoques (ou catadromes) se reproduisent en mer et réalisent leur croissance en eau douce. Depuis déjà plusieurs décennies, les populations de poissons migrateurs s'effondrent, et ce déclin est commun à l'ensemble des espèces. Les pressions exercées tout au long du continuum terre-mer, en particulier celles induites par les activités anthropiques, contribuent à ce déclin. Malgré les directives et conventions visant à protéger ces espèces, la gestion de leur phase marine reste difficile en raison d'un manque de connaissances sur ce compartiment marin. Afin de combler ce déficit, le pôle pour la gestion des migrateurs amphihalins dans leur environnement (MIAME) a initié début 2019 le programme MigrenMer.

Une base de données rassemblant l'ensemble des données scientifiques et commerciales disponible sur les amphihalins en mer a été consolidée. Les premières analyses révèlent une faible occurrence des espèces, avec des disparités interspécifiques marquées (https://halieut.agrocampus-ouest.fr/discardless_app/migrenmer/Atlas/). La base de données a également servi à développer des modèles de distribution d'espèces pour étudier la distribution des amphihalins à l'échelle de l'Atlantique Nord-Est. Un premier modèle intitulé hSDM a confirmé la distribution côtière des espèces, soulignant leur dépendance à ces habitats et la nécessité d'étudier leur vulnérabilité face aux pressions anthropiques dans ces zones. Dans ce sens, il semble primordial d'assurer la précision de ces prédictions à une fine échelle à des fins de gestion. Un cadre de modélisation appelée CMAP a été développé se basant sur la combinaison de plusieurs modèles. Les résultats mettent en lumière l'importance du réseau d'aires marines protégées (AMPs) pour la conservation des amphihalins, mais soulignent la nécessité d'ajustements pour couvrir l'ensemble du continuum d'habitats. Ces axes d'amélioration permettront d'optimiser la protection des poissons migrateurs amphihalins durant la phase marine de leur cycle de vie.

Les données bancarisées dans le cadre de l'action MigrenMer ont également vocation à répondre aux objectifs de surveillance et d'évaluation des directives européennes (DHFF et DCSMM). Les développements réalisés (matrice interaction engins/espèces et modèles spatiaux de distribution en mer) ont permis de nourrir, dans le cadre de la DHFF, une analyse risque-pêche identifiant les secteurs à risque de capture accidentelle par les activités de pêche maritime professionnelle. Concernant le Descripteur 1 Biodiversité de la DCSMM, le développement d'indicateurs du Bon Etat Ecologique (BEE) des critères D1C2 (abondance des populations) et D1C4 (Distribution spatiale des population) et des autres critères (D1C1 et D1C3) n'a pas été possible car les données disponibles étaient insuffisantes. Des acquisitions de données et développements méthodologiques supplémentaires sont nécessaires pour répondre à l'ensemble de ces exigences. Afin d'identifier les actions à prioriser, un échange avec les gestionnaires a été organisé et les perspectives de travail nécessaires à une gestion intégrée de ces espèces sur le continuum terre/mer ainsi qu'à leur surveillance et évaluation pour les différentes directives, sont présentées.

- **MOTS CLES (THEMATIQUES ET GEOGRAPHIQUES)**

Poissons Migrateurs Amphihalins, Espèces menacées, Liste rouge des espèces menacées de l'UICN, DHFF, DCSMM, Distribution d'espèce, Migration, Anadrome, Catadrome, Atlantique Nord-Est, Données dépendantes et indépendantes des pêches, Prises accessoires, Aires Marines Protégées

Table des matières

LISTE DES ABREVIATIONS.....	6
I. INTRODUCTION	8
I.1. LES MIGRATEURS AMPHIHALINS.....	8
I.2. ROLE DU MILIEU MARIN	9
I.3. STATUTS DE CONSERVATION	10
I.4. OUTILS REGLEMENTAIRES.....	11
I.5. CAUSES DU DECLIN	17
I.6. ETAT DES CONNAISSANCES EN MER	19
I.7. OBJECTIFS DE L'ACTION MIGRENMER	21
II. METHODES	24
II.1. CONSTITUTION DE LA BASE DE DONNEES	24
II.2. EXPLOITATION DE LA BASE MIGRENMER	27
III. RESULTATS	29
III.1. DISTRIBUTION SPATIALE ET TEMPORELLE DES OPERATIONS DE PECHE.....	29
III.2. ANALYSE GLOBALE DES OCCURRENCES DES ESPECES AMPHIHALINES	31
III.3. ANALYSES EXPLORATOIRES SPECIFIQUES	34
III.4. ANALYSE DETAILLEE DE LA PRESENCE DE LAMPROIES MARINES DANS LES EAUX D'EUROPE OCCIDENTALE	35
III.5. MODELISATION DE LA DISTRIBUTION EN MER DES POISSONS MIGRATEURS AMPHIHALINS A L'ECHELLE DE L'ATLANTIQUE NORD-EST ..	39
III.6. PREDIRE DE MANIERE PRECISE L'HABITAT DES ESPECES RARES ET DIFFICILEMENT DETECTABLES A DES FINS DE PROTECTION SPATIALE..	43
IV. APPORT DE LA BASE DE DONNEES MIGRENMER POUR LES DIRECTIVES	46
IV.1. ANALYSE RISQUE PECHE ESPECES DANS LE CADRE DE LA DHFF.....	46
IV.2. DCSMM	50
IV.3. LES OBJECTIFS ENVIRONNEMENTAUX DE LA DCSMM	56
V. PERSPECTIVES.....	57
V.1. BESOINS.....	57
V.2. METHODES.....	63
VI. REFERENCES	74
VII. ANNEXES.....	82

Liste des abréviations

AMPs : Aires Marines Protégées	DFM : Délégation de Façade Maritime
ARP : Analyse Risque Pêche	DGAMPA : direction générale des affaires maritimes, de la pêche et de l'aquaculture
ARPEGI : Analyse Risque Pêche PErtais Gironde	DHFF : Directive Habitat Faune Flore
Barcelone : Convention pour la protection du milieu marin et du littoral de la Méditerranée	DO : Directive Oiseaux
BDC : OSPAR's Biodiversity Committee	DOCOB : DOcuments d'OBjectifs
BEE : Bon Etat Ecologique	DPMA : Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture
Bern : Convention de Bern relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel en Europe	DPS : Droit de Pêche Spécifique
Bonn : Convention de Bonn relative à la conservation des espèces migratrices	DROM : Département et Région d'Outre-Mer
CIEM/ICES : Conseil International pour l'Exploitation de la Mer / International Council for the exploitation of the Sea	DSF : Documents Stratégique de Façade
CGFS : Channel Ground Fish Survey	DTM : Directions Inter-Régionales de la Mer
CITES : Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore	ECUMM : Evaluation, Connaissance et Usages du milieu marin
CMAP : Combined Model for Accurate Prediction	EE : Etat Ecologique
CMEA : Commission pour le Milieu Estuarien et les poissons Amphihalins	EIC : Espèce d'intérêt communautaire
CNPMEM : Comité national des pêches maritimes et des élevages marins	EMODnet : European Marine Observation and Data Network
COGEPOMI : COmité de GEstion des POissons Migrateurs	EMR : Energies Marines Renouvelables
COLISA : Collection of Ichthyological Sample	ETN : European Tracking Network
COMIMER : COonnaissances des MIgrateurs en MER	EVHOE : EValuation Halieutique de l'Ouest de l'Europe
CSITEP / ISSCFG : Classification Statistique Internationale des Types d'Engins de Pêche / International standard statistical classification of fishing gear	FAO : L'Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture / Food and Agricultural Organisation
CWP : Coordinating Working Party on Fishery Statistics	FNPPSF : Fédération Nationale des pêcheurs de plaisanciers et sportifs de France
DATRAS : ICES Trawl Survey Datasets	FSD : Formulaires Standards de Données
DCE : Directive Cadre sur l'eau	GG : Golfe de Gascogne
DCF : Data Collection Framework	GLM : Modèle Linéaire Généralisé
DCSMM : Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin	GRISAM : Groupement d'Intérêt Scientifique sur les Amphihalins
DDTM : Directions Départementales des Territoires et de la Mer	HSDM : Hierarchical Bayesian Species Distribution Models
DEPOBIO : Dépôt Légal de Données Brutes de Biodiversité	IBTS : International Bottom Trawl Survey
	IMA : Institut des Milieux Aquatiques
	INPN : Inventaire National du Patrimoine Naturel
	INRAE : Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement
	IFREMER : Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer
	LSE : Limite de salure des eaux
	MC : Mers Celtiques

MEDITS : MEDiterranean Trawl Survey
MIAME : MIgrateur AMphihalins en Mer
MMN: Manche-Mer du Nord
MNHN : Muséum Nationale d’Histoire Naturelle
MO : Méditerranée Occidentale
MSFD : Marine Strategy Framework Directive
OBSMER : Observations des captures en mer
OE : Objectifs Environnementaux
OFB : Office Français de la Biodiversité
OP : Opération de Pêche
OPENOBS : Données d’observation sur les espèces
OSPAR : Convention pour la protection du milieu marin de l’Atlantique du Nord-Est
PAMM : Plan d’action pour le milieu marin
PCP : Politique Commun de la Pêche
PGA : Plan de Gestion Anguille
PLAGEPOMI : PLAns de Gestion des Poissons Migrateurs
PNA : Plan Nationaux d’Actions
PNMA : Plan National en faveur des Migrateurs Amphihalins
POMI : POissons MIgrateurs
RAMSAR : Désignation d’un site d’une « zone humide d’importance internationale »
SDAGE : Schéma Directeur d’Aménagement et de Gestion des Eaux
SDMs : Modèles de distribution d’espèces
SIH : Système d’Informations Halieutiques
SRM : Sous-Région Marine
STACOMI : STAtions de COntôle des MIgrations
STRANAPOMI : Stratégie nationale de gestion pour les poissons migrateurs
TAC : Total Autorisé de Capture
UAR PatriNat : Unité d’Appui et de Recherche du patrimoine naturel
UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature
UNESCO : Organisation des Nations unies pour l’éducation, la science et la culture
WKABSENS : Workshop on the production of abundance estimates for sensitive species
WGBYC: Working Group On Bycatch of Protected Species
ZSC : Zone spéciale de conservation

ZFHI : Zones Fonctionnelles Halieutiques d’Importance

I. Introduction

I.1. Les migrateurs amphihalins

Afin de compléter leur cycle de vie, les migrateurs amphihalins effectuent des migrations entre les environnements marin et dulçaquicole (Limburg & Waldman, 2009). Ces dernières, cruciales à la survie de ces espèces, sont effectuées à des stades de vies précis. Ces déplacements impliquant l'utilisation successive de plusieurs habitats sont induits par la balance entre alimentation, reproduction et évitement des compétiteurs et de prédateurs (Gross, 1987). Cette capacité à vivre et se déplacer entre des habitats d'eau douce et d'eau salée est désignée par le terme « diadromie ». Elle est rendue possible par la mise en place de changements physiologiques et morphologiques conséquents (smoltification chez les salmonidés, argenture chez les anguilles, et métamorphose chez les lamproies) pour s'adapter à différents niveaux de salinité du milieu à des moments clés de leur cycle biologique (Limburg & Waldman, 2009). En France métropolitaine deux types d'espèces migratrices sont observés.

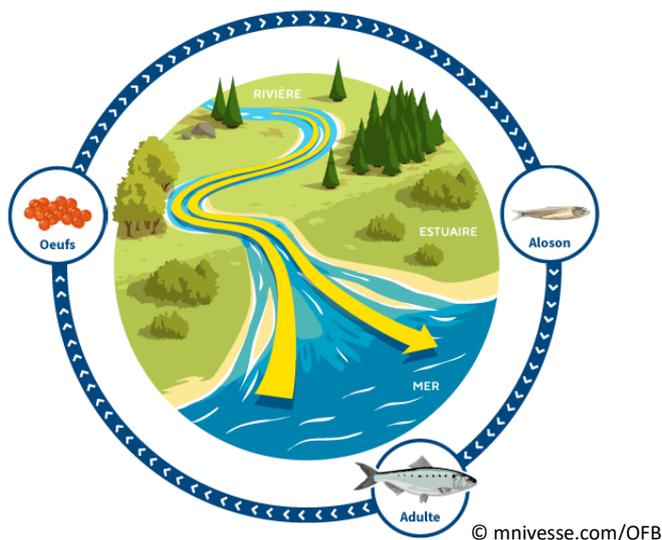


Figure 1. Cycle de vie de l'Alose Feinte (*Alosa fallax*)

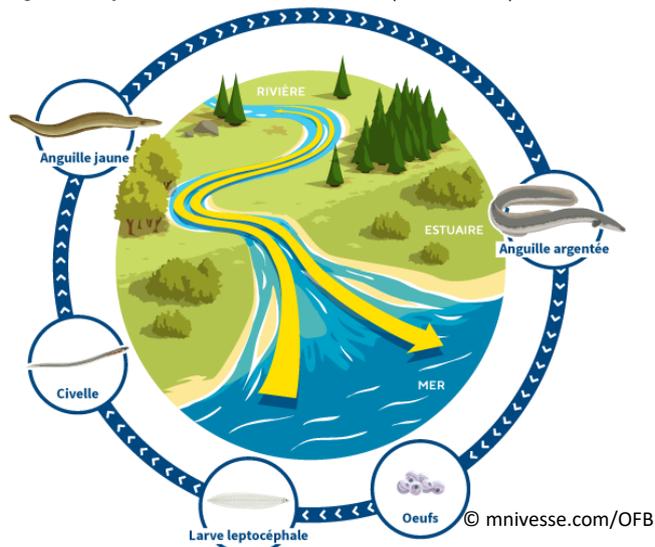


Figure 2. Cycle de vie de l'Anguille européenne (*Anguilla anguilla*)

Les espèces potamotoques (ou anadromes).

Elles réalisent leur reproduction en eaux douces et leur croissance dans le milieu marin (Fig. 1). Les juvéniles vont commencer leur croissance dans ces milieux puis vont traverser les estuaires et réaliser la majeure partie de leur croissance en zone marine. Lorsqu'il approche la maturité sexuelle, les individus vont retraverser les estuaires et venir se reproduire en rivière. 8 espèces potamotoques sont présentes en France métropolitaine. Parmi elles, on trouve la Grande alose (*Alosa alosa*), l'Alose feinte de l'Atlantique-Manche (*Alosa fallax*) et de Méditerranée (*Alosa agone*), l'Eperlan (*Osmerus eperlanus*), le saumon Atlantique (*Salmo salar*), l'écotype marin de la truite commune (*Salmo trutta*), la lamproie marine (*Petromyzon marinus*), la lamproie fluviatile (*Lampetra fluviatilis*) et l'esturgeon (*Acipenser sturio*).

Les espèces thalassotoques (ou catadromes).

A l'inverse, elles se reproduisent en mer et réalisent leur croissance en eau douce (Fig. 2). La reproduction peut être côtière comme chez

le Mulet porc (*Chelon ramada*) et le Flet (*Platichthys flesus*) ou au contraire à très longue distance des côtes européennes comme c'est le cas chez l'Anguille européenne (*Anguilla anguilla*) qui se reproduit dans la mer des Sargasses proche des côtes américaines. La reproduction en mer est généralement suivie par un stade larvaire, souvent pélagique, se déplaçant et traversant les estuaires jusqu'en eau douce où les individus vont réaliser l'essentiel de leur croissance. Lorsqu'ils s'approchent de la maturité sexuelle, les individus vont réaliser le parcours inverse jusqu'à la mer et leur zone de reproduction. En lien avec la complexité des cycles de vie à tous les stades ontogéniques, les espèces amphihalines occupent un grand nombre d'habitats et sont caractérisées par une grande diversité de niches trophiques (de consommateurs primaires à top-prédateur) et stratégie de reproduction (variabilité des tailles et âges à la 1ère reproduction et périodes de reproduction, semelparité ou itéroparité).

En Europe, c'est en France qu'on trouve la plus grande diversité d'espèces amphihalines (Béguer et al., 2007) : 9 espèces anadromes et 3 espèces catadromes. Au-delà de la diversité, la France possède désormais les plus grandes populations de reproducteur d'esturgeons, de lamproies marines, de grandes aloses ou d'anguilles européennes (OSPAR's Biodiversity Committee, 2022 ; <https://oap.ospar.org/en/ospar-assessments/committee-assessments/biodiversitycommittee/status-assesments/>). En prenant l'exemple de l'esturgeon, autrefois il était présent dans les plus grands fleuves d'Europe occidentale et a progressivement disparu du 20ème siècle de la majeure partie de son aire de distribution (BDC2020/European). L'espèce ne possède plus qu'une petite population sauvage de quelques milliers d'individus limité au bassin versant de la Gironde-Garonne-Dordogne. Ce constat est semblable pour la lamproie marine et la grande alose dont les dernières populations fonctionnelles sont présentes entre le Portugal et la France (OSPAR's Biodiversity Committee, 2022). Malheureusement depuis déjà des décennies ces populations s'effondrent et le déclin est commun à l'ensemble des espèces. Etant considérées comme clés en raison de leurs nombreuses interactions biotiques au sein du grand nombre d'écosystèmes qu'elles exploitent (Willson & Halupka, 1995), cette tendance est fortement préjudiciable pour ces écosystèmes. Elles sont des composantes à part entière en jouant le rôle de proies, de prédateurs et en participant activement au flux d'énergie (vecteur biotique des nutriments) entre les écosystèmes terrestres et marins, assurant le continuum entre ces deux milieux (Feunteun et al., 1999). Le déclin de ces espèces peut modifier les réseaux alimentaires, les cycles de nutriments, les propriétés abiotiques de l'écosystème et les relations qu'elles entretiennent avec les autres organismes (Costa-Dias et al., 2009).

1.2. Rôle du milieu marin

La phase marine des espèces amphihalines est fondamentale au sein du cycle biologique des diadromes car elle intègre deux fonctions essentielles selon la catégorie de diadromie, le grossissement (anadromes : saumon atlantique, truite commune, grande alose et alose feinte, lamproies marine et fluviatile, esturgeon et éperlan) ou la reproduction (catadromes : anguille européenne, mulet porc et flet). D'autres rôles fonctionnels de cet habitat marin ne sont pas à exclure (e.g. corridors ou zones de transit entre différents habitats, zones de repos, hivernages, etc...)

mais ils ne sont pas clairement identifiés à ce jour (Limburg & Waldman, 2009 ; Acou et al., 2013). Sur la base d'une synthèse bibliographique, Baglinière et Acou (2019) ont réalisé, pour les espèces amphihalines présentes sous nos latitudes, une première estimation de la durée de cette phase marine. Pour cela, ils ont estimé la durée cumulée de la migration et du séjour marin à différents stades de vie, relativement à la longévité connue de l'espèce. Les résultats montrent que la durée de cette phase marine pouvait varier entre 15-20% (anguille européenne) et 90% (esturgeon, aloses) et qu'elle pouvait représenter 30% et 50% du cycle de vie des saumons et lamproies respectivement (Baglinière et Acou, 2019). Ainsi, bien que très variables, ces résultats suggèrent que la durée de cette phase marine est significative voire majoritaire relativement à leur longévité. Ces résultats soulignent l'importance du milieu marin pour ces espèces amphihalines puisque c'est un habitat où elles vont accomplir des fonctions essentielles et subir également des pressions pour une durée significative de leur cycle de vie.

1.3. Statuts de conservation

Cependant, l'immense majorité des mesures de gestion se focalise sur l'eau douce (quota, aménagement des obstacles par installation de passes, etc....) avec un succès limité n'endigant pas le déclin et dégradant le statut de conservation des populations amphihalines. L'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) a évalué dans sa liste rouge le statut de conservation des poissons migrateurs amphihalins à l'échelle Européenne et Française (Tableau 1).

Tableau 1. Statut de conservation des poissons migrateurs amphihalins selon la liste rouge UICN à l'échelle européenne et Française. A = Anadrome, C = Catadrome. (UICN, 2019)

Nom latin	Nom FR	Type	EU (2011)	France (2019)
<i>Acipenser sturio</i>	Esturgeon européen	A	CR	CR
<i>Alosa alosa</i>	Grande alose	A	LC	CR
<i>Alosa fallax</i>	Alose feinte atlantique	A	LC	NT
<i>Alosa agone</i>	Alose feinte méditerranéenne	A	LC	NT
<i>Anguilla anguilla</i>	Anguille européenne	C	CR	CR
<i>Chelon ramada</i>	Mulet porc	C	LC	LC
<i>Platichthys flesus</i>	Flet	C	LC	DD
<i>Osmerus eperlanus</i>	Eperlan	A	LC	NT
<i>Lampetra fluviatilis</i>	Lamproie fluviatile	A	LC	VU
<i>Petromyzon marinus</i>	Lamproie marine	A	LC	EN
<i>Salmo salar</i>	Saumon Atlantique	A	VU	VU
<i>Salmo trutta</i>	Truite de mer	A	LC	LC

CR = en danger critique, EN = en danger, VU = vulnérable, NT = quasi menacée, LC = préoccupation mineure

Sur la base de plusieurs critères (la taille de la population, la zone d'occupation, le nombre d'individus matures, la durée des générations, les fluctuations extrêmes, l'étendue de l'occurrence et la zone d'occupation), les comités d'experts UICN évaluent le risque d'extinction des espèces selon plusieurs catégories: Non évaluée (NE), Données insuffisantes (DD), Préoccupation mineure (LC), Quasi menacée (NT), Vulnérable (VU), En danger (EN), En danger critique d'extinction (CR), Éteinte à l'état sauvage (EW), Éteinte (EX). Cette classification est établie à plusieurs échelles géographiques (mondiale, régionale et nationale). Dans la dernière évaluation nationale, le comité UICN France a classé en 2019 l'esturgeon européen (*Acipenser sturio*), l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) et l'aloise feinte (*Alosa alosa*) en danger critique d'extinction, la lamproie marine (*Petromyzon marinus*) en danger, la lamproie de rivière (*Lampetra fluviatilis*) en vulnérable, le saumon atlantique (*Salmo salar*), l'éperlan (*Osmerus eperlanus*) et les aloses feintes atlantique (*Alosa fallax*) et méditerranéenne (*Alosa agone*) en quasi-menacée (Tableau 1) (UICN Comité français et al., 2019). Ainsi, 7 des 12 (60%) espèces de poissons migrateurs amphihalins sont menacées à l'échelle de la métropole faisant de ce groupe le plus menacé dans cette région. Il y a donc à leur égard une nécessité de réglementation importante à l'échelle internationale, européenne et notamment nationale.

1.4. Outils réglementaires

Compte tenu du déclin, protéger les poissons migrateurs amphihalins est une nécessité. En identifiant toutes les menaces qui pèsent sur ces espèces, il est possible d'évaluer plus précisément leurs besoins et états de conservation afin de mettre en place des mesures de conservation adaptées et efficaces. À cette fin, les poissons amphihalins migrateurs ont été listés/inscrits dans les annexes de textes du niveau international à l'échelle nationale. Le tableau 2 liste les principales directives et conventions auxquelles les amphihalins sont inscrits et les différentes annexes pour chaque espèce.

Tableau 2. Statut de protection des poissons migrateurs amphihalins à l'échelle internationale (Bern, OSPAR, etc.) et européenne (DHFF, DCSMM). - = non-listé. (Elliott et al., 2022).

Nom latin	Nom FR	DHFF	DCSMM	OSPAR	BONN	BERN	Barcelone	CITES
<i>Acipenser sturio</i>	Esturgeon européen	II, IV	✓	✓	I,II	III	II	I
<i>Alosa alosa</i>	Grande alose	II,V	✓	✓	-	III	III	-
<i>Alosa fallax</i>	Alose feinte atlantique	II,V	✓	-	-	III	III	-
<i>Alosa agone</i>	Alose feinte méditerranéenne	II,V	✓	-	-		III	-
<i>Anguilla anguilla</i>	Anguille européenne	-	✓	✓	II	-	III	II

<i>Chelon ramada</i>	Mulet porc	-	-	-	-	-	-	-
<i>Platichthys flesus</i>	Flet	-	-	-	-	-	-	-
<i>Osmerus eperlanus</i>	Eperlan	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lampetra fluviatilis</i>	Lamproie fluviatile	II,V	✓	✓	-	III	III	-
<i>Petromyzon marinus</i>	Lamproie marine	II	✓	✓	-	III	III	-
<i>Salmo salar</i>	Saumon Atlantique	II,V	✓	✓	-	III	-	-
<i>Salmo trutta</i>	Truite de mer	-	-	-	-	-	-	-

a) Les conventions internationales

La Convention de Bern relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe a listé l'esturgeon européen dans l'annexe II « Espèce de faune strictement protégées », les trois espèces d'aloses et les deux lamproies ainsi que le saumon atlantique dans l'annexe III « espèces de faune protégées ». Les pays signataires doivent mettre en place des réglementations et mesures législatives visant à assurer la conservation/préservation des espèces listés.

La Convention pour la protection du milieu marin de l'Atlantique du Nord-est (OSPAR, Oslo-Paris) considère les espèces amphihalines (esturgeon européen, grande alose, anguille européenne, lamproie marine, saumon atlantique et truite de mer) dans l'annexe V ciblant la protection et conservation des écosystèmes et la diversité biologique de la zone maritime.

La Convention de Bonn vise à mettre en place des mesures de protection strictes pour conserver les espèces migratrices, comme l'esturgeon européen et l'anguille européenne présentent dans l'annexe II, qui sont en danger d'extinction ou dont le statut est défavorable.

La Convention de Barcelone vise la protection et l'amélioration de l'environnement marin en mer Méditerranée via des protocoles spécifiques sur les aires marines protégées et la diversité biologique contre la pollution, la pêche ainsi que toutes activités anthropiques susceptibles d'engendrer une destruction de ces dernières. L'esturgeon européen est inscrit à l'annexe II concernant les espèces en danger/menacées tandis que l'anguille européenne, la grande alose, l'alose feinte atlantique et méditerranéenne, la lamproie fluviatile et marine sont listés sur l'annexe III régulant l'exploitation de ces espèces.

La Convention de Washington sur le Commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (CITES) réglemente l'exportation et l'importation de deux espèces

de poissons migrateurs amphihalins : l'esturgeon européen est inscrit dans l'annexe I dont le commerce n'est autorisé que dans des conditions exceptionnelles et l'anguille européenne dans l'annexe II qui doit être réglementé pour éviter une exploitation incompatible avec leur survie.

En plus des textes réglementaires cités ci-dessus, il existe d'autres outils bénéfiques aux espèces migratrices amphihalines à l'échelle internationale comme les sites RAMSAR, les sites inscrits sur la liste du patrimoine mondial de l'UNESCO et les réserves de Biosphère. Des mesures de gestion sont mises en place et profitent aux migrateurs amphihalins qui effectuent une partie de leur cycle de vie au sein de ces sites. Au niveau européen il existe le réseau Natura 2000 et les plans nationaux d'actions au niveau national qui découlent de la DHFF et les outils de mise en œuvre de la DCSMM, les documents stratégiques de façade, également au niveau national qui sont présentés ci-dessous.

b) Directives Européennes

La **Directive 92/43/CEE « Habitat, Faune, Flore » (DHFF ; CEE 1992)** visant à maintenir ou restaurer dans un état de conservation favorable pour les habitats naturels et les espèces d'intérêt communautaire. Une espèce est dite « d'intérêt communautaire » lorsqu'elle figure aux annexes II et/ou IV ou V de la DHFF. Cette directive comporte trois annexes relatives aux espèces d'intérêt communautaire :

- Annexe II : Espèces animales et végétales d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation de Zones Spéciales de Conservation (sites N2000)
- Annexe IV : Espèces animales et végétales d'intérêt communautaire qui nécessitent une protection stricte
- Annexe V : Espèces animales et végétales d'intérêt communautaire dont le prélèvement dans la nature et l'exploitation sont susceptibles de faire l'objet de mesures de gestion.

Sept espèces amphihalines listées dans l'annexe II (esturgeon européen, grande alose, alose feinte, lamproie marine, lamproie fluviatile et saumon atlantique) justifient la désignation de sites Natura 2000 en France (ZSC). Elles figurent dans la liste de référence française des espèces justifiant la désignation de sites Natura 2000 (MNHN, 2009 et 2010). Pour atteindre ces objectifs, la DHFF impose aux Etats membres de :

- Constituer un réseau d'aires gérées (Natura 2000) pour les habitats naturels de l'annexe I et les espèces de l'annexe II de la DHFF (ZSC)
- Mettre en place des mesures de protection stricte pour les espèces (annexe IV) de la DHFF
- Réaliser une surveillance de l'état de conservation des habitats et des espèces listés dans la DHFF et d'en rendre compte périodiquement dans un rapport devant être fourni tous les six ans à la Commission européenne

En France l'évaluation de l'état de conservation des habitats naturels et des espèces à l'échelle biogéographique constitue l'objectif global à atteindre et à maintenir pour tous les types d'habitat et pour les espèces d'intérêt communautaire à l'échelle nationale et des sites Natura 2000. Cette

évaluation concerne quatre domaines biogéographiques du territoire métropolitain (atlantique, alpine, continentale et méditerranéenne) avec deux régions marines (Atlantique marin et Méditerranée marin). Elle se base sur quatre critères (Population, Aire de répartition, Habitat des Espèces, Etat de conservation), chacun évalué selon quatre modalités (favorable, défavorable inadéquat, défavorable mauvais, inconnu). L'état et les tendances de chacun de ces paramètres sont renseignés à partir des études et données disponibles, complétés par avis d'experts. L'évaluation et le suivi de l'état de conservation des habitats et des espèces à l'échelle du site Natura 2000 est intégrée dans les documents de gestion élaborés pour chaque site Natura 2000 du réseau français, les Documents d'objectifs (DOCOB).

La **Directive 2008/56/CE Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM ; CEC 2008)** vise à maintenir ou à rétablir un bon état écologique des écosystèmes marins, c'est-à-dire à conserver la diversité biologique, les interactions entre les espèces et leurs habitats, les océans dynamiques et productifs, tout en permettant l'exercice des usages en mer pour les générations futures dans une perspective de développement durable via une approche écosystémique. Ainsi dans le cadre de la DCSMM, l'état écologique (EE) des composantes mobiles Poissons et Céphalopodes, dont les amphihalins, doit être évalué pour chacune des quatre sous-régions marines (SRM) françaises (Manche – Mer du Nord, Mers Celtiques, Golfe de Gascogne et Méditerranée Occidentale).

A l'échelle de chaque sous-région marine, un plan d'action pour le milieu marin (PAMM) est élaboré et mis en œuvre en comportant 5 éléments révisés tous les 6 ans et intégrés dans les Document Stratégique de Façade (DSF):

- Evaluation de l'EE des eaux marines et l'impact environnemental des activités anthropiques
- Définition du BEE pour ces mêmes eaux
- Définition des Objectif Environnementaux (OE) et d'indicateurs associés en vue de parvenir à un BEE du milieu marin
- Mise en œuvre d'un programme de surveillance en vue de l'évaluation permanente de l'état des eaux marines et mise à jour périodique des OE
- Un Programme de mesures (action concrètes et opérationnelles) qui doit permettre d'atteindre le BEE

Selon la DCSMM, un BEE est atteint pour un groupe d'espèces dans un cycle d'évaluation (de 6 ans) donné lorsque la diversité biologique est conservée. La qualité des habitats et leur nombre, ainsi que de la distribution et l'abondance des espèces sont adaptées aux conditions physiographiques, géographiques et climatiques existantes. Afin d'évaluer ces caractéristiques, des critères d'états sont mise en place à travers le descripteur 1 Biodiversité de la DCSMM. Pour chacune des espèces amphihalines considérées, les critères D1C1 (taux de mortalité par capture accidentelle), D1C2 (abondance), D1C4 (Répartition géographique) et D1C5 (Habitat des espèces) sont primaires pour les espèces d'intérêts communautaires (esturgeon, aloses, lamproies et saumon) et le D1C3 (Caractéristiques démographiques) est secondaire. L'Esturgeon européen (*Acipenser sturio*), la Grande alose (*Alosa alosa*), l'Alose feinte atlantique (*Alosa fallax*.), Lamproie fluviatile (*Lampetra*

fluviatilis), Lamproie marine (*Petromyzon marinus*) et le Saumon atlantique (*Salmo salar*) sont évaluées uniquement dans les SRM Golfe de Gascogne, Manche-Mer du Nord et Mers Celtiques. Seulement *Alosa agone*, *Anguilla anguilla* et *Petromyzon marinus* sont évalués également dans la SRM Méditerranée Occidentale. Faute de données, le groupe d'espèces des poissons amphihalins a été évalué de manière qualitative (Thiriet et al., 2018). Les résultats montrent que le BEE n'est pas atteint pour l'ensemble des espèces évaluées. Des objectifs environnementaux découlant de cette évaluation ont été mis en place et un programme de surveillance a été initié. Faute de dispositifs de surveillance dédiés, le programme de surveillance des amphihalins s'appuiera majoritairement sur les résultats obtenus dans le cadre de l'action MigrenMer. Pour chacune des espèces amphihalines considérées au sein de la DCSMM, des informations relatives aux effets néfastes directs des pressions impactant les trois critères d'état du descripteur 1 Biodiversité (D1C2 : Abondance des populations ; D1C3 : Caractéristiques démographiques des populations ; D1C4 : Distribution spatiale des populations) seront recensées afin d'évaluer quantitativement quand cela sera possible, et pour les prochains cycles d'évaluation, le bon état écologique de ce groupe d'espèces.

Il existe une convergence de ces deux directives (Tableau 3) permettant de répondre à deux objectifs :

- A l'échelle « locale » des AMP et Observatoires, les données collectées par les différents membres du réseau doivent leur permettre de **répondre à leurs besoins spécifiques** en termes d'acquisition de connaissances, d'observatoire, de problématiques de conservation, de gestion durable des ressources.
- A l'échelle des **façades maritimes** (et au-delà), la mutualisation des données collectées par les différents membres du réseau doit permettre de **répondre aux objectifs de surveillance et d'évaluation DCSMM et DHFF**, ainsi que de contribuer à d'autres questions de recherche ou de gestion plus globales (dont les changements globaux).

Tableau 3. Convergence des critères d'états entre la DCSMM et la DHFF.

Critère "état" DCSMM	Critère DHFF
D1C2 – Abondance des populations de l'espèce	Population
D1C3 - Caractéristiques démographiques de la population de l'espèce	
D1C4 - Distribution spatiale de l'espèce	Aire de répartition
D1C5 - Extension et état des habitats propices aux espèces suivies	Habitat des espèces

Il semble donc primordial que ces deux directives européennes prennent en compte les facteurs de pressions pouvant intervenir sur ces espèces dans le milieu marin (initiation d'un programme de surveillance pour la DCSMM et réalisation d'une analyse risque pêche par espèce pour la DHFF et les EIC).

c) Stratégie Nationale

On constate à travers l'ensemble de ces dispositifs de gestion existants aux différentes échelles (internationale, européenne, nationale, façade ou locale) que certaines espèces de poissons amphihalins comme le flet, le mullet et l'éperlan ne sont pas protégées dans un cadre réglementaire. Cependant la protection de ces espèces est prise en compte par l'approche multi-espèces du Plan National en faveur des Migrateurs Amphihalins (PNMA). Ce plan découle de la demande du ministère de la Transition écologique et du ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation auprès de l'Office Français de la Biodiversité (OFB) d'élaborer un PNMA qui donnera une vision globale de l'état et des pratiques de gestion de l'ensemble des espèces amphihalines et complétera les dispositifs de gestion existants. Plus particulièrement, il s'agira de favoriser la synergie de ces dispositifs en matière de conservation (PNA esturgeon...), planification (SDAGE, documents stratégiques de façade), de gestion (PLAGEPOMI, plan de gestion anguille et plan d'action saumon...) et de les accompagner via des actions opérationnelles de niveau national.

Les dispositifs présentés ci-dessus sont les outils disponibles en France métropolitaine et nécessaires pour mettre en œuvre les directives mentionnées dans ce chapitre. En effet, le Schéma directeur d'aménagement et de gestion des eaux (SDAGE) est l'outil de mise en œuvre de la Directive cadre sur l'eau (DCE) qui veille à la non-dégradation de la qualité des eaux contribuant à l'amélioration des habitats des poissons amphihalins. Les DSF sont les documents de planification de la DCSMM à l'échelle des façades maritimes. Les Plans Nationaux d'Actions (PNA) en faveur de l'esturgeon, le plan national de gestion de l'anguille européenne et le plan d'action français pour le saumon atlantique définissent les actions nécessaires à la restauration des espèces les plus menacées afin de s'assurer de leur bon état de conservation selon les exigences de la DHFF pour l'esturgeon, et d'autres règlements européens. Le plan de gestion des poissons migrateurs (PLAGEPOMI), dont les orientations sont définies par la Stratégie nationale des poissons migrateurs (StraNaPoMi), est mise en œuvre par le Comité de gestion des poissons migrateurs (COGEPOMI). La gestion des poissons migrateurs amphihalins est réalisée en France à l'échelle de ces comités qui fixe les règles s'appliquant aux pêcheries en concertation avec entre autres les principaux usagers (pêcheurs professionnels ou amateurs, en eau douce comme en mer), des propriétaires riverains, des associations, des scientifiques, etc. C'est grâce à cette instance que des mesures de gestion comme les TAC (ou totaux autorisés de capture) qui fixent le nombre maximal de saumons qui peut être prélevé par bassin tout en préservant le stock ont été mises en œuvre. Cependant, la mise en œuvre de la StraNaPoMi au niveau national comme au niveau des bassins n'a fait l'objet d'aucune évolution à l'heure actuelle. Ainsi, le plan national en faveur des migrateurs amphihalins (PNMA) apparaît comme un outil pertinent, qui est complémentaire des PLAGEPOMI existants au niveau des bassins et des PNA, pour la gestion durable et la conservation à long terme des migrateurs amphihalins. Au sein du PNMA, le thème 1 sur le lien Terre-Mer et la première orientation « Améliorer la connaissance sur les amphihalins dans le milieu marin » fait directement écho au projet MigrenMer et particulièrement les orientations dans ce thème :

- LO1-1.1- Valoriser les connaissances disponibles sur les différentes espèces pour identifier

les couloirs de migration et les zones fonctionnelles en mer.

- LO1-1.2 – Acquérir des données complémentaires pour caractériser les zones fonctionnelles en mer et en zone de transition.

- LO1-2- Identifier, Evaluer et quantifier les pressions les plus fortes en métropole et dans les DROM.

Le thème 5 qui lui est centré sur la pêche avec une première orientation intitulée « Renforcer la connaissance sur les pêcheries et les captures en mer et en eau continentale » évoque l'importance de « Rendre les données de captures des pêcheurs professionnels en eau continentale et en mer utilisables ; fiables et partagées », une orientation en adéquation avec le projet MigrenMer. Le PNMA permet une meilleure mobilisation, organisation et coopération des acteurs qui interviennent dans des domaines variés.

Malgré les nombreuses conventions et directives listant ces espèces, la mise en place de mesures de gestion visant à protéger la phase marine des amphihalins reste rare et difficile en raison d'un manque de connaissance sur ce compartiment marin et de la multiplicité des pressions que subissent ces espèces. Il est nécessaire d'agir simultanément sur les diverses sources de pressions au niveau continental et marin pour limiter la perturbation des populations menacées et leur déclin.

1.5. Causes du déclin

La complexité de leur cycle de vie, y compris les migrations sur de longues distances, et leur présence dans les habitats côtiers rendent les migrateurs amphihalins vulnérables à un large éventail de pressions d'origines anthropiques depuis plusieurs décennies (Merg et al., 2020). Leur déclin est lié à une multitude de pressions anthropiques, probablement synergiques et agissant à différentes échelles spatiales et temporelles sur le continuum terre/mer. Elles interviennent en eau douce avec la perte des continuités écologiques et/ou la destruction de leurs habitats. En effet, l'une des principales menaces impactant leurs populations est la fragmentation de leurs habitats. Les migrations effectuées par ces espèces les rendent vulnérables à la construction de structures telles que les digues, les barrages et toutes les modifications hydromorphologiques anthropiques qui impactent leurs voies de migration (Basset et al., 2013). Ces altérations de leurs écosystèmes peuvent entraîner la perte des voies de migration et des stimuli associés, des frayères ou la réduction de la survie des œufs et des juvéniles (Aarestrup et al., 2008). Comme leurs populations peuvent être spécifiques à quelques rivières, elles sont plus susceptibles de disparaître dans de telles circonstances (Powles & Warlen, 2002). Par ailleurs, il existe différentes formes de pollution d'origine domestique ou industrielle qui altèrent la qualité de l'eau et ont des effets négatifs sur les poissons diadromes (Belliard et al., 2009). Elles peuvent entraîner des perturbations de l'osmorégulation, une diminution de la résistance au stress et une altération du comportement (Bourillon et al., 2020). Il a également été démontré que dans le cas de conditions de forte chaleur au sein des bassins versants, des événements hypoxiques se produisent. L'oxygène dissous devient alors un facteur limitant, empêchant les migrations en amont des géniteurs anadromes et des juvéniles catadrome vers les

zones de frai et de croissance (Maes & Volckaert, 2007). Un changement de température, en plus de perturber la migration et l'activité de reproduction de ces espèces, aura un impact direct sur la survie des jeunes stades de vie. L'attrait économique de ces espèces et la pêche ciblée qui en résulte sont également responsables du déclin des populations.

L'exploitation par les pêches aux interfaces entre les milieux dulçaquicoles et marins, au moment où les poissons amphihalins quittent les cours d'eau pour rejoindre la mer (exemple des anguilles argentées) ou rejoignent le milieu dulçaquicole (exp. de la migration des civelles ; exemple des migrations de retour des saumons) peuvent altérer les populations en réduisant drastiquement les populations de poissons en ciblant de petits stocks ou en prélevant la ressource avant que les individus n'atteignent les rivières où ils se reproduisent (Masters et al., 2006). Ces activités de pêche vont rendre les poissons diadromes plus vulnérables aux autres pressions auxquelles ils sont déjà confrontés (Drouineau et al., 2018). Par exemple, l'esturgeon européen (*Acipenser sturio*) est très prisé pour produire du caviar. Les populations d'esturgeons ont chuté à partir de la fin du 19ème, jusqu'à ce que l'espèce s'éteigne dans la majorité de sa distribution connue. L'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) a également subi un fort déclin depuis les années 1980 (Feunteun, 2002). La popularité de cette espèce s'explique par la forte valeur marchande des civelles durant cette période. Les deux espèces d'aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax*) ont vu leur valeur commerciale diminuer en raison de leur déclin et des mesures de conservation qui ont été mises en place (Baglinière et al., 2003).

De nombreuses pressions existent également dans le milieu marin mais elles restent mal connues comparativement aux milieux continentaux. Les pressions ayant des effets néfastes sur l'état écologique des poissons migrateurs ont pu tout de même être identifiées sur la base d'une synthèse bibliographique réalisée dans le cadre de l'évaluation cycle 2 (2012-21018) de la DCSMM (Thiriet et al., 2018). Dans la SRM Golfe de Gascogne par exemple, les captures accidentelles ont été identifiées comme une pression ayant des effets néfastes avérés sur le saumon et l'esturgeon, de même que la pêche professionnelle vis-à-vis de l'anguille européenne (Fig. 3). Globalement, les pressions ayant des effets néfastes directs sur le plus grand nombre d'espèces sont par ordre décroissant, les contaminants, les prises accessoires, les pêches professionnelle et récréative. Les autres pressions (dégradation de l'habitat, dégradation du réseau trophique, Espèces Non-Indigènes, Déchets et Bruits) présentent des effets néfastes suspectés sur un plus faible nombre d'espèces. La méthode ne permet pas de hiérarchiser les différentes pressions selon la magnitude de leurs impacts respectifs, ni d'évaluer la contribution relative des pressions anthropiques et des forçages naturels qui conditionnent l'état écologique des espèces.

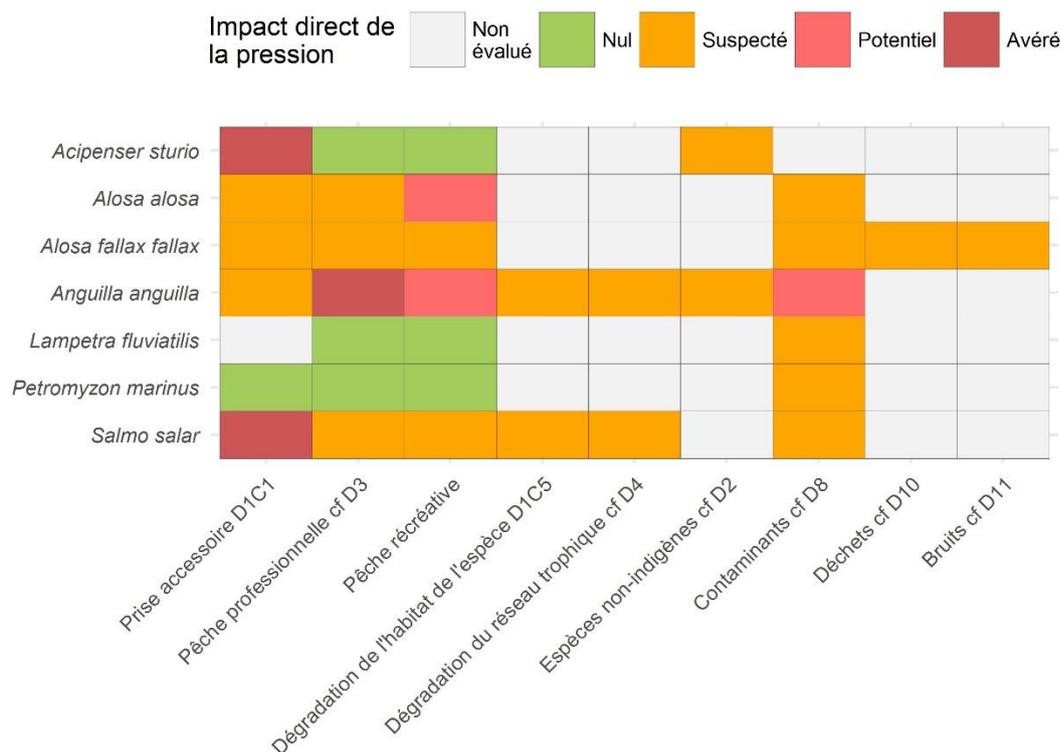


Figure 3. Bilan par espèce des types d'impacts directs affectant l'état écologique global des espèces du groupe « Espèces amphihalines » présentes dans la SRM Golfe de Gascogne (Thiriet et al., 2018).

1.6. Etat des connaissances en mer

La connectivité biologique et continuité écologique le long du continuum terre/mer sont essentielles pour la survie des poissons amphihalins. Ces migrateurs réalisant leurs cycles de vie dans des habitats présents sur ce continuum, ils vont directement dépendre de leur état. Il semble primordial de s'intéresser à l'ensemble de ces habitats écologiques et de limiter les pressions mentionnées ci-dessus subies par les poissons amphihalins. L'écologie des espèces amphihalines au cours de la phase continentale (eau douce) est relativement bien documentée grâce aux nombreux suivis réalisés et synthétisés par les acteurs locaux et nationaux travaillant sur ces espèces (OFB, 2022). A l'opposé, les causes marines intervenant dans la dynamique des populations ne sont pas clairement identifiées et peu d'informations sont disponibles sur cette phase de vie. Ainsi, la phase marine des amphihalins reste encore largement à ce jour une « boîte noire ».

La première difficulté vient du fait que la distribution des amphihalins en mer est généralement mal connue. Afin d'améliorer les connaissances sur leur distribution, des cartes de distribution ont été réalisées par l'Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN). Elles sont basées sur des données issues du programme Atlas de la biodiversité départementale et des secteurs marins (ABDSM) et surtout à dire d'experts. Globalement, les cartes signalent une présence probable des amphihalins dans le golfe de Gascogne au large des panaches des principaux fleuves (Gironde, Loire, etc.). Des cartes supplémentaires (IFREMER, Coppin & Delpéch, 2013) ont été réalisées à l'aide des données

des campagnes halieutiques. Cependant, ces cartes représentent uniquement les zones où ces espèces ont été capturées et non leur distribution. En 2014, Trancart et ses collaborateurs (Trancart et al., 2014) ont réalisé une modélisation prédictive de la distribution des aloses sur la façade atlantique en exploitant la base de données ObsMer. Cette analyse a mis en évidence une distribution principalement côtière des deux espèces mais n'a pas été effectuée à l'échelle de l'aire de répartition des espèces. Certes ces études ont contribué à enrichir les connaissances mais elles se sont limitées à un nombre faible d'espèces et/ou à une zone géographique restreinte. Le constat d'un manque de données et de connaissance sur la distribution et l'écologie des migrateurs amphihalins en mer a été identifié dès 2011 lors du séminaire du GRISAM (Groupement d'Intérêt Scientifique sur les Amphihalins en mer); (Lasne et al., 2011). Les données concernant l'alimentation et l'existence potentielle de zone de nurseries, la durée du séjour marin (relative à la longévité de l'espèce), les processus d'adaptation au changement de salinité (e.g., osmorégulation), la distribution marine ou encore les migrations (routes et comportements de nage) restent très parcellaires et hétérogènes selon les espèces (Baglinière & Acou (2019) ; Tableau 4).

Tableau 4 : État actuel des connaissances sur l'écologie de la phase marine des 12 espèces amphihalines métropolitaines. Sujet relativement bien renseigné (gris clair), partiellement renseigné (gris foncé) ou totalement inconnu (noir). Adapté de Baglinière et Acou (2019).

Espèce	Alimentation	Durée (%)	Adaptation	Distribution	Migration
<i>Salmo salar</i>	■	■	■	■	■
<i>Salmo trutta</i>	■	■	■	■	■
<i>Alosa alosa</i>	■	■	■	■	■
<i>Alosa fallax</i>	■	■	■	■	■
<i>Alosa agone</i>	■	■	■	■	■
<i>Acipenser sturio</i>	■	■	■	■	■
<i>Petromyzon marinus</i>	■	■	■	■	■
<i>Lampetra fluviatilis</i>	■	■	■	■	■
<i>Osmerus eperlanus</i>	■	■	■	■	■
<i>Chelon ramada</i>	■	■	■	■	■
<i>Platichthys flesus</i>	■	■	■	■	■
<i>Anguilla anguilla</i>	■	■	■	■	■

Ce manque d'information est problématique car il y a une nécessité d'approfondir notre compréhension des traits d'histoires de vie des migrateurs amphihalins pour des besoins réglementaires mais aussi de connaissance. En effet, les amphihalins vont exploiter les régions marines comme corridor migratoire et zone de croissance à différents stades de leur cycle biologiques (juvéniles et adultes principalement) et les pressions qu'ils subissent ont lieu sur l'ensemble de ce même cycle (pêche, réseau trophique, diminution de la croissance, ...).

L'absence identifiée de connaissance est directement liée à la difficulté de capturer ces espèces de par leur rareté et la faible valeur halieutique de ces espèces comparativement à des espèces commerciales (Wilson & Veneranta, 2019). Cette dernière engendre l'utilisation d'engins non adaptés à ces espèces, l'absence de suivis dédiés et peut entraîner des rejets d'individus non déclarés en cas de capture. L'acquisition de données et l'amélioration des connaissances sur les habitats marins et les phases marines des migrateurs amphihalins sont primordiales d'un point de vue scientifique et de conservation afin de faciliter la mise en œuvre des politiques publiques. Ces avancées permettraient de répondre aux obligations réglementaires de la DCSMM, DHFF, convention OSPAR, par l'évaluation de l'état écologique et des pressions des amphihalins en mer via une approche quantitative (et non pas qualitative ou à dire d'expert comme réalisé dans le cadre de la DCSMM) (Thiriet et al., 2018).

1.7. Objectifs de l'action MigrenMer

Actuellement, il n'existe pas de dispositif propre à la surveillance et évaluation des espèces amphihalines dans le milieu marin pour le compte de la DCSMM ou de la DHFF. Faute de données disponibles et d'indicateurs opérationnels, l'évaluation DCSMM du BEE des espèces amphihalines a été réalisée de manière qualitative lors du cycle 2 (Thiriet et al., 2018). La méthode employée est une combinaison entre des évaluations tierces types DHFF, UICN selon les règles d'équivalence présentées dans le tableau 5, des avis d'experts consultés pour l'occasion et une analyse bibliographique faisant état des relations entre pressions des activités humaines et impacts sur les différents critères d'état renseignant le BEE.

Tableau 5. Equivalence entre le BEE (DCSMM), l'état de conservation (IUCN & DHFF)

DCSMM	UICN	DHFF
BEE atteint	-	FV
BEE non atteint	NT, VU, EN, CR	U1, U2
BEE non évalué	ne, DD, LC	XX

XX : Etat de conservation inconnu (pour un paramètre, ou globalement) ; FV : Etat de conservation favorable (pour un paramètre, ou globalement) ; U1 : Etat de conservation défavorable inadéquat (pour un paramètre, ou globalement) ; U2 : Etat de conservation défavorable (pour un paramètre, ou globalement). Tiré de Thiriet et al (2018).

Faute de dispositifs de surveillance dédiés pour aboutir à une évaluation quantitative de l'état écologique de ces espèces, et du manque de connaissance de l'écologie de ces espèces dans le

milieu marin, PatriNat et le pôle MIAME ont initié dès 2019 une action de R&D intitulée « MigrenMer ». La stratégie adoptée a été de compiler l'ensemble des données de campagnes à la mer pertinentes disponibles pour répondre :

- aux besoins locaux des gestionnaires (Parcs Marins, AMPs, etc.) : Quelles sont les espèces présentes dans leur site ? à quelle période de l'année ? etc.
- aux exigences de la DCSMM (évaluation de l'état écologique des espèces) et de la DHFF (évaluation de la sensibilité des espèces amphihalines d'intérêt communautaires aux principales pressions anthropiques dans le cadre de l'Analyse Risque Pêche espèce).

L'action MigrenMer a d'abord consisté en la consolidation d'une base de donnée originale et unique de l'ensemble des données disponibles sur les poissons migrateurs en mer. La constitution de cette base de données a constitué une étape fondamentale d'inventaire, de compilation, bancarisation et validation. L'analyse de cette base de données permet de produire pour chaque espèce des cartes de distribution des occurrences brutes complétées par des informations visant notamment à décrire l'écologie (saisonnalité et profondeurs des captures) et la vulnérabilité des espèces vis-à-vis des engins de pêche.

Dans un second temps, les développements ont porté d'abord sur la modélisation de la distribution spatiale de l'occurrence (présence/absence) des espèces. Des modèles hiérarchiques ont été développés dans un cadre bayésien. Ces modèles ont plusieurs avantages :

- Ils sont particulièrement adaptés aux faibles niveaux d'occurrences observées (<1-5%). En effet ils permettent de combiner différentes sources de données et permettent ainsi de palier à la très faible informativité de chaque jeu de données pris individuellement ;
- Ils permettent de prendre en compte l'autocorrélation spatiale dans la distribution spatiale ;
- Ils permettent de prendre en compte la détectabilité imparfaite des engins et la différence de détectabilité entre les différents engins.

Un premier modèle intitulé « hSDM » (Hierarchical Bayesian Species Distribution Models) permet de prédire la présence ou l'absence de chaque espèce en fonction de co-variables (distance à la cote, profondeur, salinité, etc.) et à large échelle. Ce modèle permet aussi de quantifier la détectabilité de chaque engin de pêche, qui s'interprète comme un proxy de la capturabilité et qui constitue en ce sens un élément essentiel pour pouvoir à terme quantifier le risque pêche.

Pour répondre aux besoins des gestionnaires, des modèles appelés « CMAP » (Combined Model for Accurate Prediction) sont en cours de développement. Une des difficultés méthodologiques de la modélisation statistique de la distribution des espèces est que les modèles les plus adaptés pour prédire les zones de forte probabilités de présence sont rarement les plus adaptés pour prédire simultanément les faibles probabilités de présence. L'approche CMAP permet d'optimiser la prédiction des habitats caractérisés par une forte probabilité de présence des amphihalins d'une

part et par une faible probabilité de présence d'autre part. Les modèles CMAP permettent aussi de prédire les probabilités de présence (ou d'absence) à plus fine échelle (en adéquation avec la taille des AMPs qui peuvent être petites).

Dans la suite de ce rapport, nous présentons d'abord la base de données puis les méthodes utilisées pour développer ces modèles de distribution. La suite du rapport consistera à présenter dans quelles mesures ils permettent de répondre aux exigences des directives européennes telles que l'analyse Risque Pêche Espèce de la DHFF ou du critère D1C4 (distribution spatiale) de la DCSMM. Les données acquises dans le cadre de l'action MigrenMer seront également analysées de manière exploratoire pour évaluer si elles permettent de renseigner le critère D1C2 (analyse des abondances des espèces) qui est également un critère primaire pour les espèces amphihalines. Les apports de l'action MigrenMer pour d'autres éléments du PAMM de la DCSMM (en particulier les OE) seront également présentés.

II. Méthodes

L'objectif de ce chapitre est d'expliciter les différentes étapes de sélection, bancarisation et nettoyage qui ont permis d'obtenir la base de données MigrenMer (Elliott *et al.*, 2023) rassemblant l'ensemble des données disponibles sur les poissons migrateurs en mer. Cette étape a été réalisée premièrement par Noémie Deleys qui a collecté et rassemblé les données indépendantes des pêches puis Sophie Elliott qui a récupéré les données Obsmer, à joint les deux sources de données puis les a nettoyés pour les analyses futures. La base de données consolidée a fait l'objet d'un data paper (Elliott *et al.*, 2023b) et est disponible sur le lien suivant : <https://www.seanoe.org/data/00805/91719/>. Dans cette section ci-dessous, nous précisons les étapes de la constitution de cette base de données. Ces éléments sont aussi nécessaires pour une réactualisation future de la base de données.

II.1. Constitution de la base de données

II.1.1. Choix et récolte des données

Deux sources de données distinctes ont été consolidées dans la base de données, les données issues de campagnes scientifiques et les données commerciales.

- Données issues de campagnes scientifiques

Premièrement, les données de captures de migrateurs amphihalins lors des différentes campagnes **scientifiques** d'intérêts pour les poissons migrateurs amphihalins menées en France et dans les pays limitrophes, qu'elles soient dans le cadre de la Data Collection Framework (DCF) ou non (suivis plus locaux ou ponctuels opérés par l'Ifremer). En effet, il n'existe pas de campagnes scientifiques dédiées à l'acquisition de données sur ces espèces. Dans un premier temps, Regimbart et ses collaborateurs en 2018 ont listé les campagnes halieutiques permettant l'identification de zones fonctionnelles halieutiques d'importance (ZFHI). Ces campagnes ont été sélectionnées selon les exigences écologiques des espèces via leurs protocoles (habitats échantillonnés, engins utilisés, profondeur, échantillonnage exhaustif, saison, etc.) avant d'identifier leurs possibles apports d'informations sur l'occurrence des migrateurs amphihalins. Dans un second temps, une recherche supplémentaire a été effectuée via le catalogue des campagnes océaniques française (<https://campagnes.flotteoceanographique.fr>) afin d'identifier les campagnes pouvant apporter des informations supplémentaires sur les migrateurs amphihalins. Une fois la sélection effectuée, les données des campagnes scientifiques réalisées dans le cadre de la DCF (BTS, BTS-VIII, DYFS, EVHOE, FR-CGFS, NS-IBTS, PT-IBTS, SWC-IBTS) ont été extraites lorsque disponibles via la base de données du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM) sur les relevés au chalut (DATRAS, <https://www.ices.dk/data/data-portals/Pages/DATRAS.aspx>) puis le Système d'Informations Halieutique (SIH, <http://www.ifremer.fr/SIH-indices-campagnes/search/extract.action>) de l'IFREMER. Les campagnes scientifiques supplémentaires réalisées par l'IFREMER (<https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campaign>) comportant des données susceptibles d'être intéressantes pour les migrateurs amphihalins ont également été considérées. Pour ces

données, les chefs de campagnes ont été contactés directement afin d'obtenir les données ainsi que l'autorisation de les exploiter. Dans la suite du document, ces données seront regroupées sous le terme générique « données scientifiques » ou « indépendantes de la pêche ».

- Données issues de campagnes professionnelles

Les données de captures d'amphihalins par les *pêcheries professionnelles* identifiées par le programme d'observation des captures en mer (OBSMER) ont été également utilisées. Obsmer est un programme géré par la Direction des Pêches Maritimes et de l'Agriculture (DPMA devenue aujourd'hui DGAMPA) depuis 2003 qui vise à faire le lien entre les professionnels de la pêche en mer et les scientifiques. Précisément, il s'appuie sur un réseau d'observateurs formés à la détermination des espèces in situ. Ils sont présents à bord des navires de pêche professionnelle et répartis sur l'ensemble des façades maritimes françaises. L'objectif des observateurs embarqués sur les navires est d'évaluer l'impact de la pêche sur les communautés d'espèces en étudiant l'ensemble des captures, dont les captures accidentelles (mammifères, tortues, etc.) et les rejets. Les pêcheurs rejettent en effet une partie de leurs captures pour diverses raisons : les individus pêchés sont sous la taille minimale, le quota de l'espèce pêchée est déjà atteint, l'espèce n'est pas commercialisée, l'espèce est protégée et/ou sa capture est interdite (esturgeon, anguille, etc.). Cet échantillonnage en mer des captures permet d'évaluer le prélèvement global sur la ressource. Quand elles sont capturées, les espèces amphihalines font partie des rejets, car sauf exception ce sont des espèces non ciblées et très rarement débarquées. Une demande officielle fructueuse a été transmise à la DPMA afin d'avoir accès aux données commerciales de captures sur la période 2003 à 2019 pour les 11 espèces amphihalines présentes sur les 4 façades de la France métropolitaine. Plus précisément toutes les données permettant d'informer la distribution, les quantités et les caractéristiques (e.g. taille, poids) de ces espèces en mer ont été collectées : date, géolocalisation, métier et engins de pêche, abondance (ou présence) et absence des espèces cibles, données biométriques (taille, poids, ...) si disponibles et environnementales (profondeur du trait, etc...), les rejets et débarquement. Dans la suite du document, ces données seront regroupées sous le terme générique « données dépendantes de la pêche ».

II.1.2. Bancarisation des données

Pour l'ensemble des sources de données, deux tables d'information distinctes sont disponibles. La table liée aux opérations de pêches (HH) qui fournit des précisions détaillées sur l'opération de pêche : la date, l'heure, la durée, la latitude et longitude, la taille de la maille, le code de marée et numéro de l'opération de pêche, l'exhaustivité de l'échantillonnage et les fractions échantillonnées (débarquement et/ou rejet). La seconde table taille (HL) renseigne les informations relatives aux espèces capturées, leurs catégories commerciales, le sexe des individus et le nombre d'individus de la classe de taille mesurés.

Données scientifiques

Pour les campagnes **DATRAS**, plusieurs modifications ont été apportées à la table des opérations de

pêches (HH). Premièrement, la validité des traits a été vérifiée et les points présents sur terre (erreur de saisie), dans les masses d'eau de transition ou en amont ont été supprimés. Puis, seules les campagnes à proximité de notre zone d'étude ont été sélectionnées ainsi que les traits considérant l'ensemble des espèces standard, incluant ainsi les migrateurs amphihalins. Les coordonnées ont été obtenues en moyennant les latitudes et longitudes entre le début et la fin de l'opération de pêche. Concernant les **autres campagnes scientifiques**, il a été nécessaire pour certaines d'ajouter les informations sur le mois au cours duquel la campagne s'est déroulée, l'engin utilisé et la maille du filet soit en consultant en ligne les protocoles des campagnes d'échantillonnages ou grâce à des échanges avec les responsables des campagnes scientifiques. Afin de rassembler l'ensemble de ces campagnes et donc les traits valides, une harmonisation des champs sur les noms et les unités (selon la base DATRAS) a été effectuée.

Au sein des **campagnes scientifiques** (DATRAS et autres), les données relatives aux captures (HL) d'espèces valides ont été retenues, les migrateurs amphihalins et les variables d'intérêts ont été sélectionnées et une harmonisation des noms d'espèces a été réalisée. Par la suite, ces données de captures (HL) ont été jointes aux données des opérations de pêches (HH) selon un identifiant unique basé sur la date, le code de marée et numéro de l'opération de pêche afin de rassembler toutes les captures de migrateurs amphihalins provenant des campagnes scientifiques affiliées aux traits de pêche sélectionnées.

Données commerciales (OBSMER)

Concernant les données ObsMer, les opérations de pêches réalisées dans les masses d'eau de transition ou en amont et où les observateurs n'avaient effectué aucune observation ou partiellement pour certaines espèces ont été supprimées. Par la suite les données ont été complétées en convertissant les coordonnées, les tailles en centimètres et les noms d'espèces modifiées pour correspondre aux données scientifiques. Les données commerciales des opérations de pêche (HH) et de capture (HL) ont été fusionnées selon le code de marée et le numéro de l'opération de pêche.

Compilation des données scientifiques et commerciales

Finalement les tables regroupant toute les captures de migrateurs amphihalins affiliées à un trait de pêche valide pour les campagnes scientifiques et les données commerciales sont fusionnées pour obtenir une table finale qui sera nettoyée puis triée pour la suite des analyses. Cette base de données est appelée base MigrenMer (Elliott *et al.*, 2023b) dans la suite du document.

II.1.3. Nettoyage de la base de données

Les champs campagnes et noms des engins ont été harmonisés afin de pouvoir identifier plus aisément le type d'engin utilisé pour chacune des opérations de pêche. Puis, les premières étapes de nettoyage se sont focalisées sur un tri espèce par espèce. Une conversion de l'ensemble des tailles en centimètres a été effectuée pour harmoniser les données et ces dernières ont été corrigées par

espèce selon la littérature scientifique et les dires d'experts afin d'éviter que les erreurs de mesures (mélange d'unité entre mm et cm) n'impactent les analyses. De plus, des erreurs d'identifications ont pu être commises lorsqu'une espèce identifiée n'était présente dans la région trouvée ou que sa taille était trop importante et similaire à une espèce jumelle. Les principales corrections apportées aux jeux de données ont concerné (Elliott *et al.*, 2023b):

1) Les aloses

Tous les individus *Alosa alosa* et *Alosa fallax* observés en Méditerranée ont été renommés en *Alosa agone* (40 présences d'*A. alosa* et 76 présences d'*A. fallax*, 4% des données) (Baglinière & Elie, 2000 ; Bianco, 2002 ; Elliot *et al.*, 2023b).

La taille maximale d'*A. fallax* connue est 50 cm (Taverny & Elie, 2001 ; Kukuev & Orlov 2018). Les individus *A. fallax* présentant une taille supérieure à 55 cm ont donc été renommés en *A. alosa* (74 présences, 4%) (Elliot *et al.*, 2023b).

2) L'éperlan

La taille maximale connue d'*Osmerus eperlanus* est de 30 cm (Doherty & McCarthy, 2004 ; Quigley *et al.*, 2004 ; Power & Attrill, 2007). Les individus de plus de 30 cm présents loin de la côte ont été supprimés (15 individus) (Elliot *et al.*, 2023b).

Par la suite, les périmètres des sous-régions marines françaises et des autres états membres ont été rajoutés ainsi que les divisions et rectangles statistiques du CIEM. Cette première phase de nettoyage permet d'obtenir une base de données spécialement pour les analyses des données de longueur et d'abondance.

Afin d'obtenir les données de présence/absence, les informations d'abondance (nulle ou >0) ont été prises en compte pour déterminer l'occurrence des espèces. Pour réaliser les analyses spécifiquement sur ces données d'occurrence, les doublons liés aux données de longueur ont été supprimés. Les données de captures sont organisées en structure de taille, c'est-à-dire qu'une ligne correspond à un groupe de poissons de même taille, au sein d'une même campagne, station et trait. Les multiples enregistrements du nombre d'individus par classe de taille pour une même opération de pêche ont alors été supprimés pour conserver uniquement les données d'occurrence propre à chaque trait de pêche. Deux tables distinctes ont été obtenues, une comportant les informations de longueur et d'abondance et la seconde avec les données d'occurrence.

II.2. Exploitation de la base MigrenMer

II.2.1. Analyses exploratoires

A des fins exploratoires, des analyses ont été réalisées en amont de la modélisation afin d'identifier les patrons observés au sein de la base de données MigrenMer. Pour ce faire les données de l'ensemble des espèces ont été analysées conjointement afin d'étudier et de présenter les informations propres aux opérations de pêche. Par la suite, la base MigrenMer a été analysée par

espèce afin d'observer pour chacune d'entre elles des tendances de distribution. Ces résultats visent à mettre en avant des patrons généraux observés au sein de la base de données MigrenMer et dresser un état des lieux pour chacune des espèces. Des traitements ont été appliqués afin d'être à même de réaliser ces analyses. Afin de limiter les biais temporels et spatiaux, seules les données obtenues à partir de 2003, lorsque le programme ObsMer a commencé, ont été utilisées. Un possible tri selon la profondeur est compliqué au vu du manque de connaissance à ce propos et l'identification d'outliers selon la saisonnalité complexe au vu de la présence de plusieurs cohortes par espèces difficilement identifiable. Afin de réaliser des analyses complémentaires spécifiquement sur les longueurs et en se basant sur le jeu de données mis en place par Beukhof et ses collaborateurs (2019), les données aberrantes de taille d'individus ont pu être contrôlées. Ce jeu de données est basé sur les taxons de poissons observés lors des enquêtes scientifiques internationales menées régulièrement dans l'Atlantique Nord-Est notamment. La majorité des valeurs des traits proviennent de FishBase (Froese et Pauly, 2019), et ont été complétées par des valeurs provenant de la littérature scientifique. L'ensemble de ces travaux ont pu permettre de contrôler la qualité des données de longueurs utilisées.

II.2.2. Pour la modélisation de la distribution spatiale des occurrences

Pour la modélisation de la présence/absence des poissons migrateurs amphihalins, il est nécessaire de respecter un minimum d'équilibre de présence et d'absence dans les données (Elliott et al., 2023a). Ainsi, au vu du pourcentage réduit de présences dans nos données il est important de limiter le nombre d'absences. Etant donné que la proportion de zéros (absence de l'espèce) par rapport aux présences est largement supérieure, l'ensemble des divisions ICES, des campagnes, des types d'engins et des espèces cibles (capture prévue provenant d'ObsMer) sans présence de l'espèce amphihalines ciblée ont été supprimées avant la mise en place des modèles de distribution d'espèces. De plus, aucune valeur d'absence n'a été conservée au-delà des limites des variables physiographiques pour lesquelles l'espèce a été observée. Afin de limiter les biais temporels et spatiaux, seules les données obtenues à partir de 2003 (date du démarrage du programme ObsMer) ont été utilisées (ce dernier représentant 73% des données disponibles). Les variables environnementales (sédiment, salinité, productivité primaire et température de surface) ont été extraites via le logiciel SQL avec pour échelle spatiale l'ensemble des sous-régions marines françaises (lagunes et estuaires exclus) jusqu'à l'Atlantique Nord-Est et Manche-Mer du Nord et proviennent du programme Copernicus et EMODnet pour les sédiments.

III. Résultats

La base de données MigrenMer est exploitée et valorisée à travers des analyses exploratoires spécifiques et de modélisation statistique. Les résultats obtenus visent à faciliter l'évaluation de l'état des populations à travers des indicateurs préalablement mis en place dans le cadre de la DCSMM (BEE) ou pour la DHFF (Etat de conservation) et à analyser le risque d'interaction entre les activités de pêche et les espèces marines pour les espèces d'intérêt communautaire (esturgeon, aloses, anguilles, lamproies et salmonidés) dans le cadre des sites Natura 2000 et des DSF. L'analyse descriptive des opérations de pêche permet d'établir un diagnostic des opérations de pêche sélectionnées afin d'identifier certains biais potentiels et de confirmer l'intérêt de ces sources de données pour l'analyse des poissons amphihalins. La répartition spatiale de la densité des traits de pêche, leurs nombres selon la catégorie d'engins et de suivis (scientifique FR/EU ou commerciale) sont analysés. Par la suite un focus par espèce est réalisé afin de mettre en avant des patrons généraux de distribution, de proportion d'occurrence et des différences interspécifiques entre espèces amphihalines.

III.1. Distribution spatiale et temporelle des opérations de pêche

La distribution spatiale et temporelle des opérations de pêche a été explorée spécifiquement par source de données (Obsmer et campagnes scientifiques ; Fig. 4 & 5).

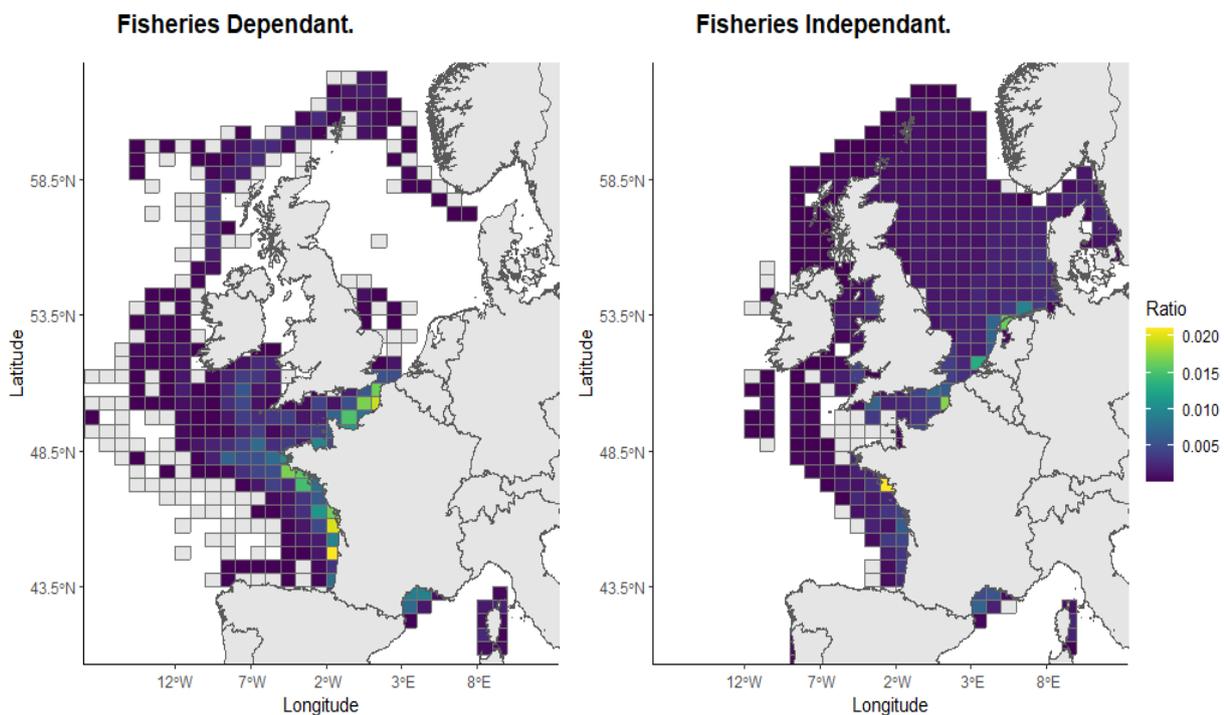


Figure 4. Carte de la densité du nombre d'opérations de pêche au sein des rectangles ICES pour les campagnes dépendantes et indépendantes des pêches. Le ratio indique la proportion d'opération de pêche réalisées dans chaque rectangle.

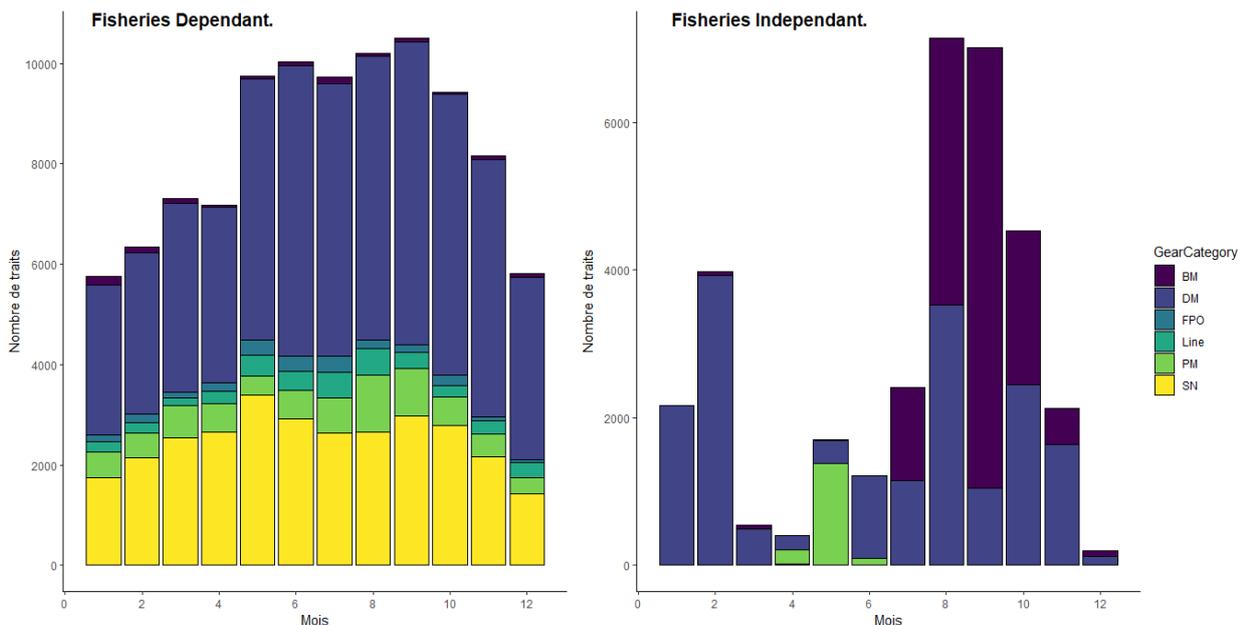


Figure 5. Nombre d'opérations de pêche provenant des données dépendantes et indépendantes des pêches selon le mois et les types d'engins. BM = Benthic Mobile, DM= Demersal Mobile, PM = Pelagic Mobile, SN = Static Net.

Les deux figures 4 et 5 montrent des variations de distribution spatiale et temporelle entre les données provenant des campagnes scientifiques (« fisheries independant ») et d'ObsMer (« fisheries dependant ») mettant en avant des stratégies différentes. Les données scientifiques sont basées sur des échantillonnages standardisés utilisant des types d'engins précis et sont réalisés à des localisations et saisons particulières. Le ratio important dans un nombre de maille réduit (Fig. 4) est synonyme d'une dispersion faible des opérations de pêche pour les données scientifiques de même que les nombres de traits de pêche élevés (Fig. 5) pour une variété d'engins réduit. A contrario, les données Obsmer (« fisheries dependant ») sont plus homogènes dans le temps avec une utilisation de chaque catégorie d'engins de façon constante au cours de l'année. De plus, les données provenant des observateurs en mer sont moins localisées spatialement que pour les données scientifiques avec des mailles possédant un nombre de traits importants sur l'ensemble de la France métropolitaine (Fig. 4). La mise en évidence de ces différentes stratégies d'échantillonnage permet de mettre également en avant leur complémentarité et ainsi leur intérêt pour les espèces amphihalines.

La distribution des engins selon le mois, la distance à la côte et la profondeur peuvent également être étudiées conjointement selon les données scientifiques ou commerciales (Fig. 6). Il n'y a pas de fluctuation des proportions de catégories d'engins pour une grande partie de l'année sauf en Février pour les « DM » et d'Août à Octobre pour les « BM ». Cette variation est explicitée par l'échantillonnage standardisé des campagnes scientifiques mis en évidence précédemment. Concernant la distribution des engins, les traits de pêche proches des côtes et à faible profondeur sont notamment des « SN », « BM » et « DM » puis avec l'augmentation des variables physiographiques cette dernière catégorie devient largement dominante. De manière plus générale un nombre plus important d'opérations de pêches d'engins « DM » est identifié provenant

majoritairement d'Obsmer et plus faiblement des campagnes scientifiques. A contrario, les « SN » sont le deuxième type d'engins utilisé et proviennent des activités liées aux pêcheries. Les « BM » sont la troisième catégorie la plus courante avec une présence quasi exclusive dans le cadre des campagnes scientifiques.

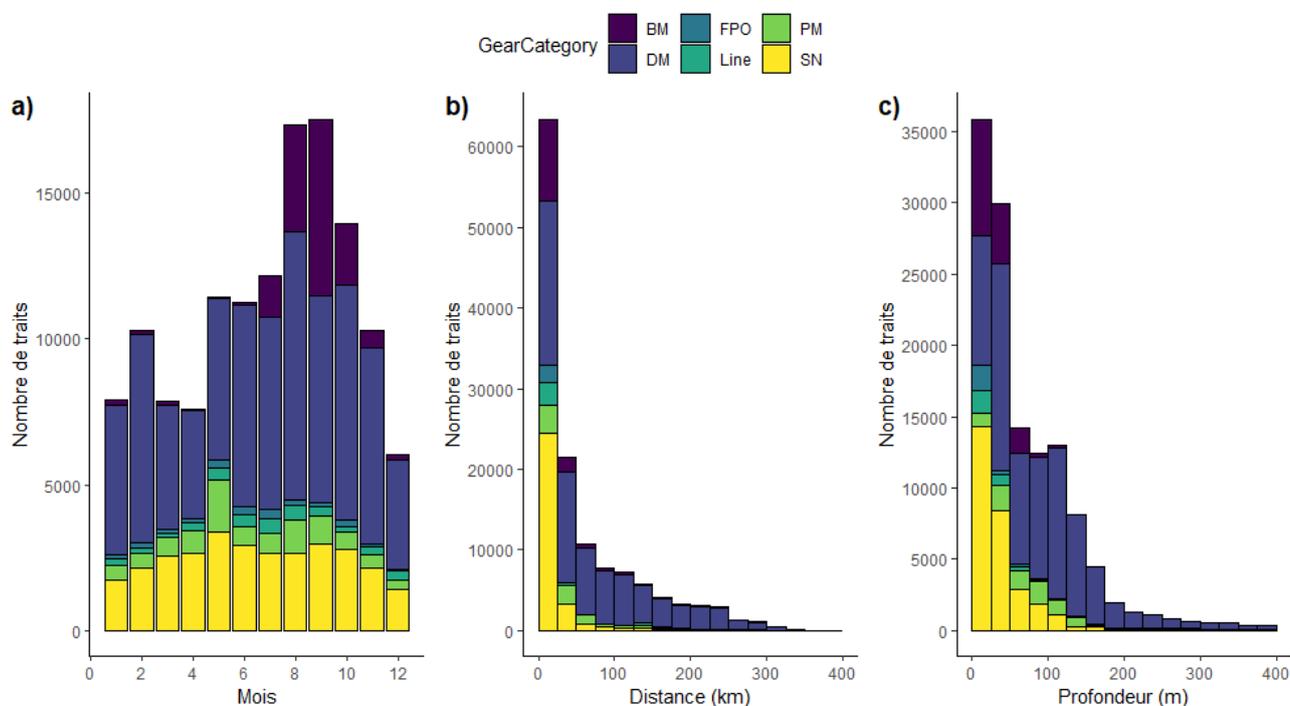


Figure 6. Nombre d'opérations de pêche provenant des données dépendantes et indépendantes des pêches selon (a) le Mois (b) la Distance à la côte et c) la Profondeur. BM = Benthic Mobile, DM= Demersal Mobile, PM = Pelagic Mobile, SN = Static Net.

L'ensemble des informations citées ci-dessus et relatives aux campagnes sélectionnées, aux acronymes utilisés afin de décrire les types d'engins, à la correspondance de ces derniers avec les catégories créées et à la source des campagnes sélectionnées afin d'évaluer la présence de poissons migrateurs amphihalins sont renseignés dans les table S1 et S2 en Annexe (plus d'informations sont présents dans Elliott et al., 2021).

III.2. Analyse globale des occurrences des espèces amphihalines

La figure 7 met en avant les patrons de distributions globales des 10 434 occurrences d'espèces amphihalines répertoriées dans la base de données MigrenMer. Plus précisément, la distribution côtière de ces espèces est mise en avant avec un nombre de présences important le long des côtes Françaises du Golfe de Gascogne, de la Manche et au sud de la Mer du Nord.

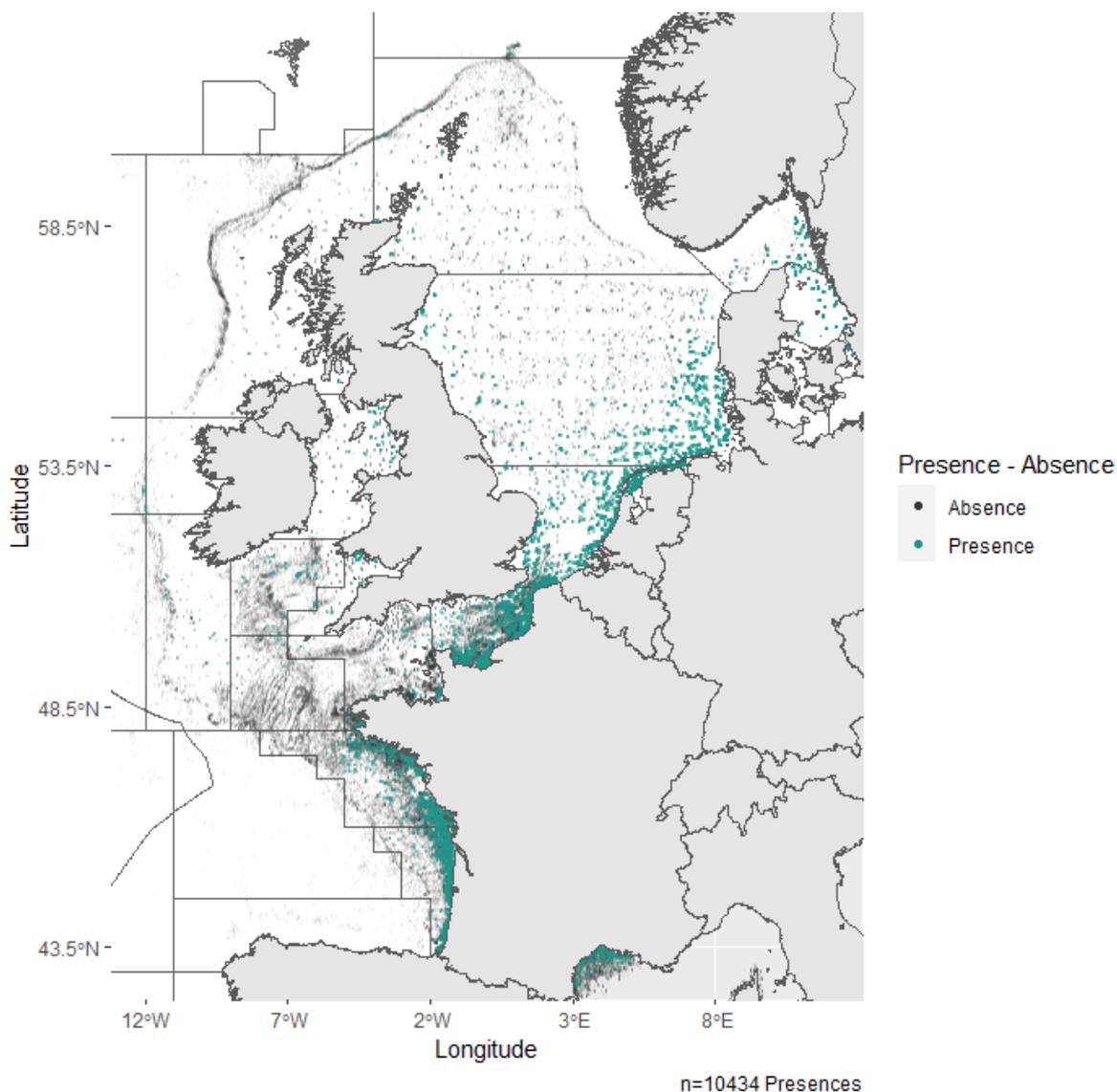


Figure 7. Distribution des occurrences de l'ensemble des espèces amphihalines provenant des données dépendantes et indépendantes des pêches avec les présences en vert et les absences en gris. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

Les cartes de la figure 8 montrent la distribution des captures de l'ensemble des espèces classées selon le type de données (commerciales ou scientifiques : FR ou autres) et catégorisées selon les engins utilisés. Concernant l'origine des données, des patrons sont identifiables. Les données commerciales sont réparties sur l'ensemble des façades françaises jusqu'en Mers Celtiques. Les campagnes scientifiques françaises sont naturellement présentes sur les côtes de la métropole et les campagnes étrangères réparties en grande partie dans le Sud de la Mer du Nord, entre les côtes du Royaume Uni, la Belgique, les Pays-Bas, l'Allemagne et le Danemark. Ces informations croisées avec la catégorisation selon les engins confirment les tendances observées précédemment. Ce sont majoritairement les campagnes scientifiques étrangères qui utilisent les « BM », notamment en Mer du Nord. A l'inverse les engins « SN » sont issus des données commerciales et situés le long du Golfe de Gascogne, en Manche Est et à l'Ouest de la Mer Celtique.

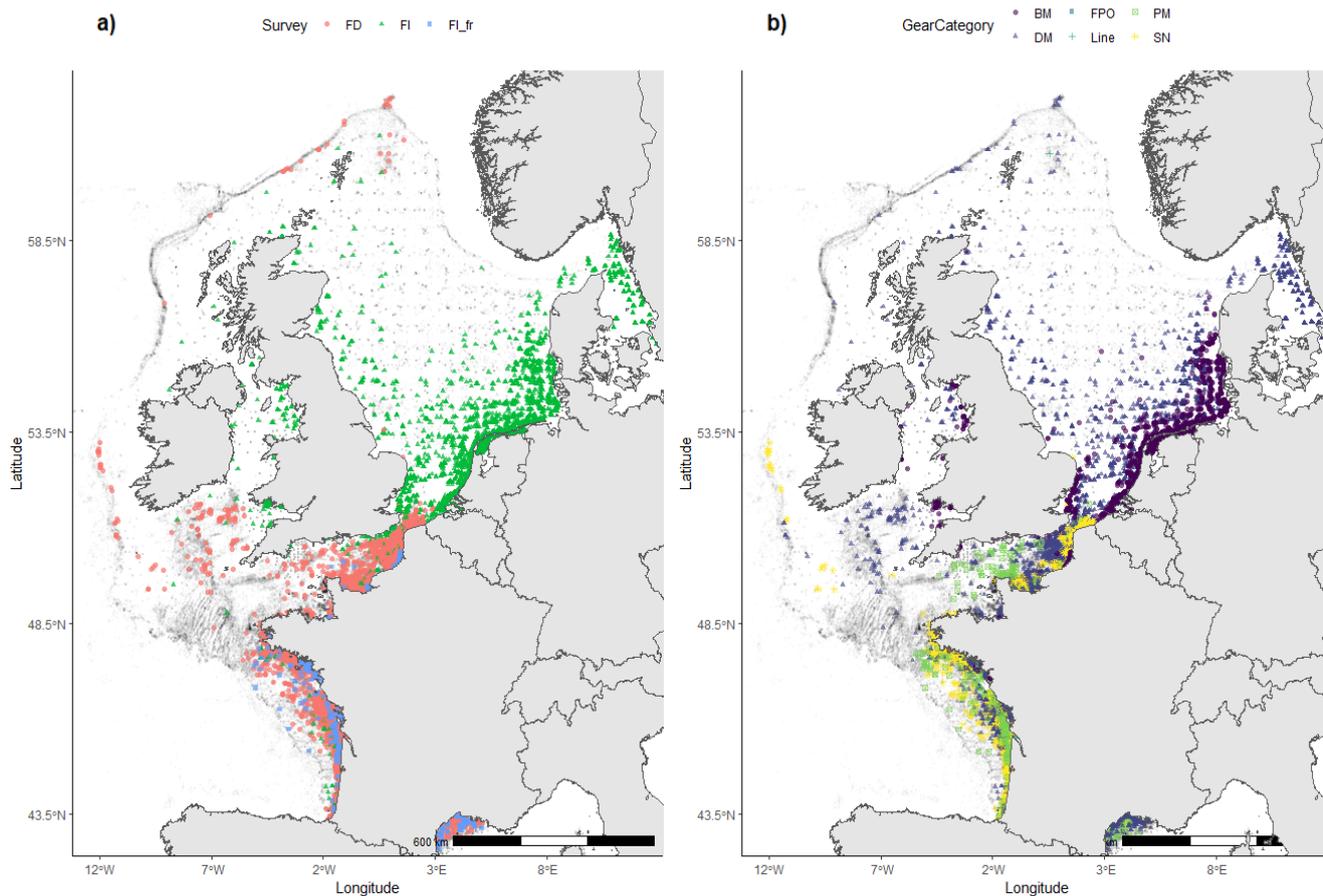


Figure 8. Occurrence de l'ensemble des espèces (a) classé selon leur provenance (FD : provenant des pêcheries ; FI Campagnes scientifiques; FI_fr : Campagnes scientifiques françaises) et (b) catégorisés selon les engins utilisés. Les absences sont en gris. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques.

Une fois la distribution des types de campagnes et des engins analysés pour l'ensemble des espèces, le tableau 6 ci-dessous renseigne sur le pourcentage d'occurrence au sein de la base de données MigrenMer par espèce. L'intégralité des espèces ont un pourcentage d'absence supérieure à 95% mais une disparité interspécifique est remarquée avec des espèces très rares comme les salmonidés et les lamproies qui ne dépassent pas la centaine d'individus capturés au total et à contrario des espèces comme le flet possédant plus de 6300 occurrences. Une telle différence pourra impacter de futures analyses, notamment la mise en place de modèle de distribution d'espèces. L'ensemble de ces informations est primordial pour établir un état des lieux des données disponibles et identifier de possibles biais dans les travaux futurs. Par la suite un focus sur chaque espèce est réalisé, notamment au niveau des patrons généraux de distribution et de proportion d'occurrence, afin de déceler de possibles différences interspécifiques entre espèces amphihalines.

Tableau 6. Nombre de présence et pourcentage d'absence par espèces au sein de la base de données « MigrenMer ».

<i>Espèces</i>	<i>Présences</i>	<i>Absence (%)</i>
<i>Acipenser sturio</i>	11	99
<i>Alosa alosa</i>	927	99
<i>Alosa fallax</i>	1534	98
<i>Alosa agone</i>	177	97
<i>Anguilla anguilla</i>	246	99
<i>Chelon ramada</i>	1180	99
<i>Platichthys flesus</i>	6372	95
<i>Osmerus eperlanus</i>	1233	99
<i>Lampetra fluviatilis</i>	74	99
<i>Petromyzon marinus</i>	79	99
<i>Salmo salar</i>	82	99
<i>Salmo trutta</i>	81	99

III.3. Analyses exploratoires spécifiques

En complément de l'analyse descriptive des traits de pêche et des occurrences globales de la base de données MigrenMer, une approche espèce centrée est réalisée. Cette dernière vise à identifier des patrons de distribution propres à chaque espèce et à décrire l'écologie et la vulnérabilité des poissons migrateurs amphihalins vis-à-vis des engins de pêche (taille, saisonnalité et profondeurs des captures). Plus précisément, la base MigrenMer est scindée par espèce afin d'observer le nombre d'occurrence et l'évolution de leur fréquence au cours de l'année, leur répartition spatiale selon les catégories d'engins et les variables physiographiques sélectionnées (distance, profondeur), ainsi que de possible patrons saisonniers dans la répartition des classes de tailles en lien avec les engins de pêche. L'ensemble de ces résultats et des figures associées sont disponible en Annexe dans l'Atlas MigrenMer et également consultable sous la forme d'une application **Shiny Web interactive** (https://halieut.agrocampus-ouest.fr/discardless_app/migrenmer/Atlas/). Cet état des lieux des données disponibles est une première étape à l'acquisition de connaissances avant la mise en place de modèle de distribution d'espèces (SDMs).

La suite du chapitre résultats vise à présenter les trois articles scientifiques publiés au cours du programme MigrenMer sous un format synthétique mettant en avant les principaux résultats des analyses qui ont été réalisées.

III.4. Analyse détaillée de la présence de lamproies marines dans les eaux d'Europe occidentale

Les lamproies sont des vertébrés ancestraux sans mâchoires dont l'histoire de vie est particulièrement complexe. Des déclin de population résultant d'une pression anthropique accrue ont été observés. Pour les lamproies sémelpares diadromes, la phase marine reste largement une boîte noire, rendant difficile la mise en place de mesures de gestion et de conservation ciblées. Une première étude (Elliott et al., 2021) concentrée sur la variation des captures, la fréquence d'occurrence et la taille de la Lamproie marine (*Petromyzon marinus*) et fluviatile (*Lampetra fluviatilis*) a été effectuée. Ces analyses ont été réalisées via des modèles linéaire généralisé (GLM) en prenant en compte la distance à la côte et les saisons comme variable explicative de la distribution spatiale et de la taille des lamproies. Les types d'engins de pêche et l'année ont été inclus en effet aléatoire lorsque ce dernier était concluant.

Une base de données de 168 904 traits de chalut provenant d'enquêtes dépendantes et indépendantes de la pêche entre 1965 et 2019 a été mis en place. Des lamproies ont été observées dans seulement 254 traits de chalut (<1% de présence de lamproies) ; 421 lamproies marines (*Petromyzon marinus*) et 300 lamproies fluviatile (*Lampetra fluviatilis*) ont été identifiées. Les tailles variaient de 13 à 92 cm et de 14 à 42 cm, respectivement. La majorité des lamproies ont été capturées par des engins mobiles démersaux (61%). Les deux espèces étaient davantage présente en Mer du Nord et dans le Golfe de Gascogne avec des individus de taille plus importante en s'éloignant des côtes et une distribution de *L. fluviatilis* plus côtière que *P. marinus*.

Merci de citer cette partie de la manière suivante :

Elliott, S. A. M., Deleys, N., Rivot, E., Acou, A., Réveillac, E., & Beaulaton, L. (2021). Shedding Light on the River and Sea Lamprey in Western European Marine Waters. *Endangered Species Research*, 44, 409–419. <https://doi.org/10.3354/ESR01113>

PREAMBULE

Un fort enjeu de connaissances a été identifié sur la phase marine du cycle de vie des lamproies. Ainsi, les travaux réalisés visaient à apporter les premières connaissances sur la distribution des lamproies en mer et les facteurs influençant cette dernière. La base de données MigrenMer a été utilisée afin de rassembler l'ensemble des observations commerciales, provenant du programme ObsMer, et celles réalisées dans le cadre des campagnes scientifiques de la Data Collection Framework (DCF) et autres.

FREQUENCE D'OCCURRENCE

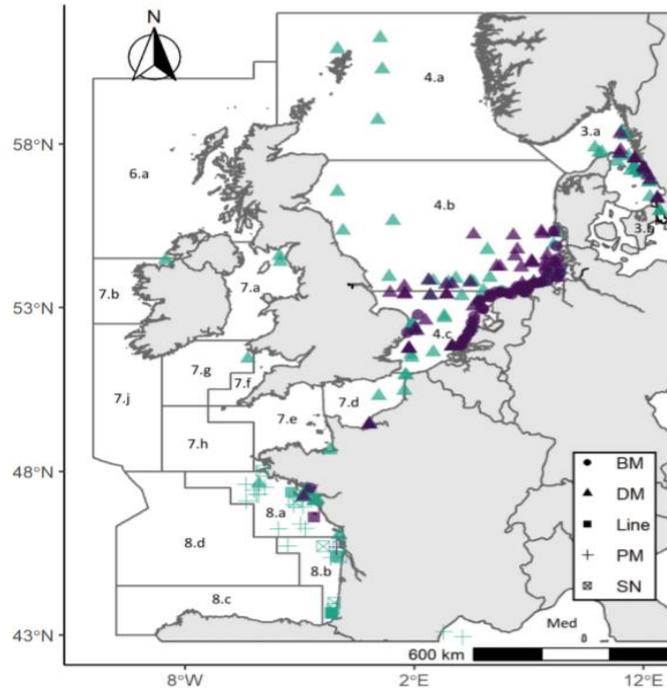


Figure 9. Présence de *Petromyzon marinus* (vert) et *Lampetra fluviatilis* (violet) capturés par les différentes catégories d'engins. BM : mobile benthique ; DM : mobile démersal ; PM : mobile pélagique ; SN : senne.

421 observations de *Petromyzon marinus* et 300 de *Lampetra fluviatilis* ont été répertoriées, représentant moins de 1 % des opérations de pêche prises en compte (Fig. 9). Ces captures proviennent en majorité des campagnes scientifiques SBTs, à contrario des données commerciales, et ont été effectuées par des engins mobiles démersaux (61%). La répartition des fréquences d'occurrence était distincte entre les deux espèces avec une présence plus importante de *L. fluviatilis* au Sud-Est de la mer du Nord et *P. marinus* davantage répartie sur l'ensemble de la Mer du Nord et le Golfe de Gascogne. De manière générale la présence de *P. marinus* était plus dispersée que *L. fluviatilis* dont la distribution se cantonnait davantage aux côtes, notamment durant l'été et l'automne. L'ensemble de ces différences ont été significativement contrôlées avec des tests post-hoc dit test DSH de Tukey permettant d'effectuer une comparaison multiple.

ANALYSE DES TAILLES

Des analyses des variations de taille ont été réalisées en utilisant des modèles linéaires généralisés (GLM). Parmi les captures identifiées, les tailles variaient de 13 à 92 cm pour *P. marinus* et 14 à 42 cm pour *L. fluviatilis*. Une diminution de la présence des individus et une augmentation de leur taille en lien avec un éloignement à la côte ont été démontrées (Fig. 10). Étant donné le faible nombre de présence, aucune différence saisonnière latitudinale n'a pu être observée.

Un pourcentage d'individus de *P. marinus* plus important est observé en début de l'année, avec la présence de grands individus (>50cm) toute l'année et des spécimens plus petits (40cm) d'août à février, contrairement à *L. fluviatilis* dont le pic de présence est situé au cours de l'automne et pour laquelle il n'est pas possible d'identifier un effet saisonnier sur la taille avec les données à disposition (Fig. 11).

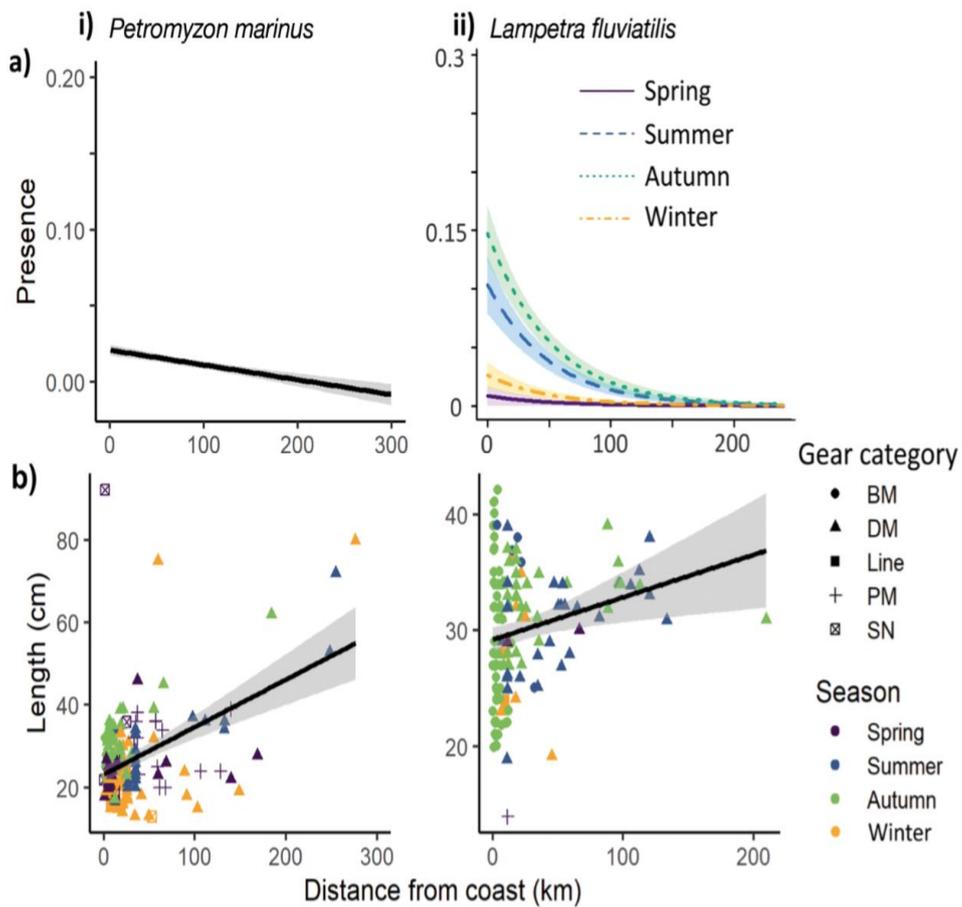


Figure 10. (a) Présence en fonction de la distance à la côte, avec les lignes ajustées du modèle et la zone ombrée indiquant les IC $\pm 95\%$, (b) longueur en fonction de la distance par rapport à la côte, avec les lignes ajustées du modèle et la zone ombrée indiquant les IC $\pm 95\%$.

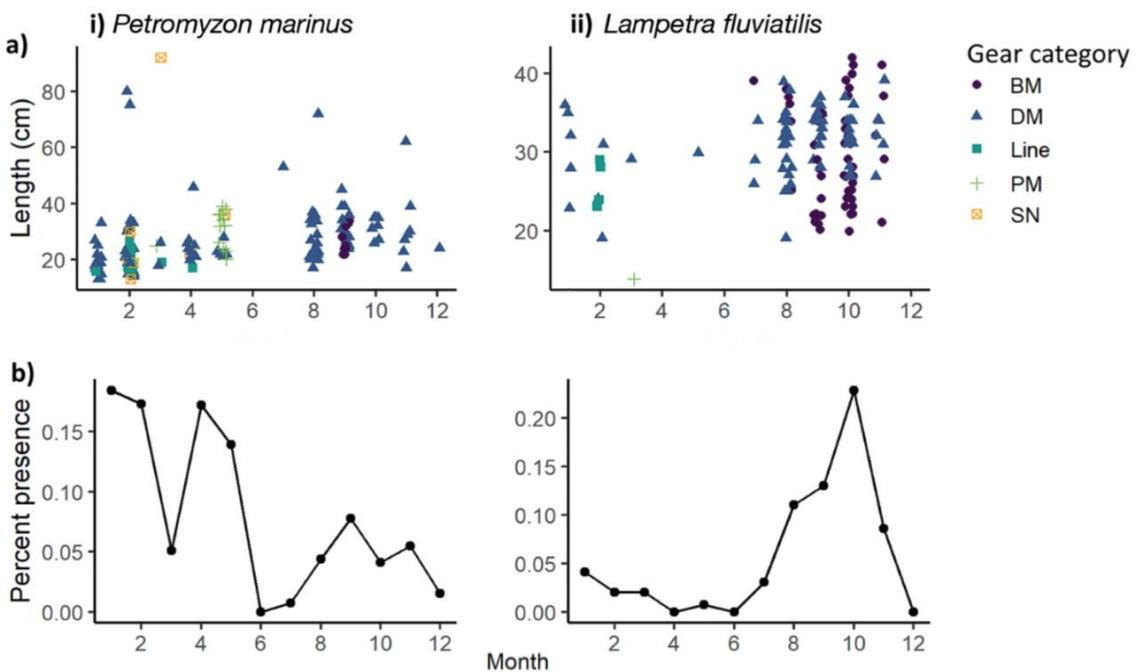


Figure 11. (a) Longueurs par mois et (b) pourcentage de présence par mois pour (i) *P. marinus* et (ii) *L. fluviatilis*. BM : mobile benthique ; DM : mobile démersal ; PM : mobile pélagique ; SN : senne.

CONCLUSION

Ce travail confirme la rareté et met en évidence la faible détectabilité des lamproies par les engins de pêche. De tels résultats s'expliquent par la dépendance des lamproies à leur hôte et leur possible détachement en cas de capture. Cependant plusieurs tendances ont pu être observées. Premièrement la distribution plus côtière de la lamproie fluviatile et la dispersion de *P. marinus* dans l'ensemble des divisions du CIEM. Cependant, la présence observée des deux espèces plus importantes dans le golfe de Gascogne et la Mer du Nord résulte probablement d'un échantillonnage plus soutenu au sein de ces deux régions.

Concernant la taille des individus, pour *P. marinus* les petits individus (<40 cm) étaient dominants et correspondaient très probablement à des individus post-métamorphiques migrants et préférentiellement capturés par l'échantillonnage davantage côtier au sein de la base de données. De tels résultats et la présence de grands individus (>60 cm mais rare car probablement parasitant des espèces plus grandes peu capturées) au large confirme la possibilité d'exploitation du milieu marin pendant plus d'une année chez *P. marinus*. A contrario les individus *L. fluviatilis* étaient de grandes tailles pour l'espèce (>20 cm) ce qui correspondait à des adultes allant frayer dans les eaux continentales. Etant donné que la majorité de ces individus ont été capturés en automne, ces résultats confirment le temps restreint passer en mer par cette espèce contrairement à la lamproie marine.

L'ensemble de ces résultats souligne la difficulté de comprendre la phase marine du cycle de vie, rendant difficile la mise en place de mesures ciblées de gestion et de conservation des lamproies. Néanmoins cette étude donne un aperçu de l'écologie des lamproies en mer et permet de mettre en évidence des lieux d'étude et les types d'engins, qui pourraient être plus pertinents pour les recherches futures afin améliorer la compréhension de leur écologie et de leur phénologie en mer.

III.5. Modélisation de la distribution en mer des poissons migrateurs amphihalins à l'échelle de l'Atlantique Nord-Est

Les pressions anthropiques ont entraîné un déclin des poissons migrateurs amphihalins qui sont aujourd'hui menacés et protégés. Peu de choses sont connues sur la partie marine de leur cycle de vie. Une étude réalisée par Elliott et ses collaborateurs en 2023 a permis d'estimer la probabilité de présence en mer de 11 espèces de poissons migrateurs amphihalins, dont 7 classés comme menacés à l'échelle de la France Métropolitaine. Pour ce faire une base de données de 168 904 traits de pêche provenant des observations à bord des navires commerciaux et d'enquêtes scientifiques dans les eaux de l'Atlantique Nord-Est et de la Méditerranée a été compilé. Des modèles hiérarchiques de distribution d'espèces ont été mis en place et appliqués à chaque espèce. Ces analyses ont permis par la suite d'estimer les risques de captures accidentelles et le rôle des aires marines protégées, requis par la directive habitats (DHFF), pour la protection de ces espèces menacées.

Les résultats mis en avant démontrent une distribution côtière de la grande majorité des poissons migrateurs amphihalins et des différences interspécifiques de détectabilité face aux engins de pêche. Cette variabilité de la capturabilité entre les engins de pêche constitue un élément essentiel pour la caractérisation du risque pêche, et met en évidence les avantages potentiels d'une future limitation de l'accès de certains engins identifiés dans les zones protégées pour réduire les captures accidentelles. Pour finir, l'identification des zones cœurs exploitées par ces espèces a mis en évidence la connectivité entre les habitats marins et les eaux douces continentales connus pour abriter ces espèces.

Merci de citer cette partie de la manière suivante :

Elliott, S. A. M., Acou, A., Beaulaton, L., Guitton, J., Réveillacc, E., & Rivot, E. (2022). Modelling the distribution of rare and data-poor diadromous fish at sea for protected area management. *Progress in Oceanography*, 210, 102924, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102924>

Depuis plusieurs dizaines d'années, les pressions anthropiques ont entraîné le déclin des poissons migrateurs amphihalins. Leurs populations sont aujourd'hui menacées et protégées. Cependant, le manque de connaissance propre à la phase marine du cycle de vie des poissons migrateurs amphihalins est un des freins majeurs à l'application de mesures de gestion et protection efficaces à leur égard. Cette étude visait à combler ces lacunes en améliorant les connaissances sur la distribution de ces espèces en mer. Pour ce faire les données commerciales provenant du programme ObsMer et scientifiques des campagnes, qu'elles soient dans le cadre de la Data Collection Framework (DCF) ou non, ont été compilées (base de données MigrenMer). Au total, l'analyse à portée sur 168 904 traits de pêche de 2003 à 2019 en Atlantique Nord-Est et Méditerranée Française.

MODELISATION DE LA DISTRIBUTION EN MER, CHEVAUCHEMENT AVEC LES AIRES MARINES PROTEGEES ET CONNECTIVITE AVEC LES HABITATS CONTINENTAUX

Le modèle sélectionné (hSDM iCAR Site Occupancy), permettant de prendre en compte la détection imparfaite des engins et l'autocorrélation spatiale, a été appliqué à toutes les espèces de manière indépendante. Les variables environnementales suivantes ont été prises en compte : profondeur, distance à la côte, type de sédiments, salinité, production primaire nette, température de surface. Pour l'ensemble des espèces, des patrons similaires de distribution ont pu être observés (Fig. 12). Une préférence pour les eaux côtières peu profondes, à moins de 300km de la côte et 300m de profondeur, a été identifiée. En plus de ces deux variables physiographiques, la salinité est apparue comme une des variables prédictives principales des habitats des poissons migrateurs amphihalins.

Un total de 482 Aires Marines Protégées (AMPs) de la Directive Habitats ont été répertoriées dans la zone où les espèces ont été modélisées (Fig. 12). Malgré les probabilités de présence en mer faibles de la plupart des espèces à l'échelle de la zone d'étude, un chevauchement important entre les zones de présence prédites (probabilité > 0,4) et les délimitations des AMPs est observé (Tableau 7 ; Fig. 12). Ces résultats soulignent le rôle que peut jouer le réseau actuel d'AMPs dans la protection des poissons amphihalins. Des analyses supplémentaires prenant en compte l'ensemble des catégories d'AMPs pertinentes pour ces espèces devront être mises en place afin de confirmer cela.

De plus, ces zones de relative forte présence en mer coïncident en majorité avec les zones de présence continentale établies via la base de données EuroDiad. Malgré les lacunes au sein de cette base de données, la connectivité entre habitats marins et continentaux semble être visible, mettant ainsi en évidence de possibles voies de migrations (Fig. 12). Dambrine et ses collaborateurs ont développé en 2023 une approche combinant ce modèle de distribution en mer avec l'adéquation des habitats continentaux et la fonctionnalité de ces populations afin d'apporter des éléments d'aide à la gestion de ces espèces. L'utilisation combinée de modèles a permis d'intégrer l'interdépendance mise en avant entre les habitats d'eau douce et marins ainsi que les impacts potentiels du changement climatique (Dambrine et al., 2023).

Tableau 7. Aires Marines Protégées (AMPs) de la Directive Habitats pertinentes (recouvrant les zones de probabilité de présence > 0,4) pour les poissons amphihalins (DF). Les poissons amphihalins listés par la Directive Habitats sont indiqués en gras.

Espèces	Nombre d'AMPs pertinentes pour les DF	Proportion d'AMPs pertinentes pour les DF
A. Alosa	35	0.08
A. fallax	60	0.13
A. agone	10	0.27
<i>A. anguilla</i>	19	0.04
L. fluviatilis	11	0.02
P. marinus	14	0.03
<i>C. ramada</i>	23	0.05
<i>P. flesus</i>	65	0.15
<i>O. eperlanus</i>	13	0.03
S. salar	17	0.04
<i>S. trutta</i>	28	0.06

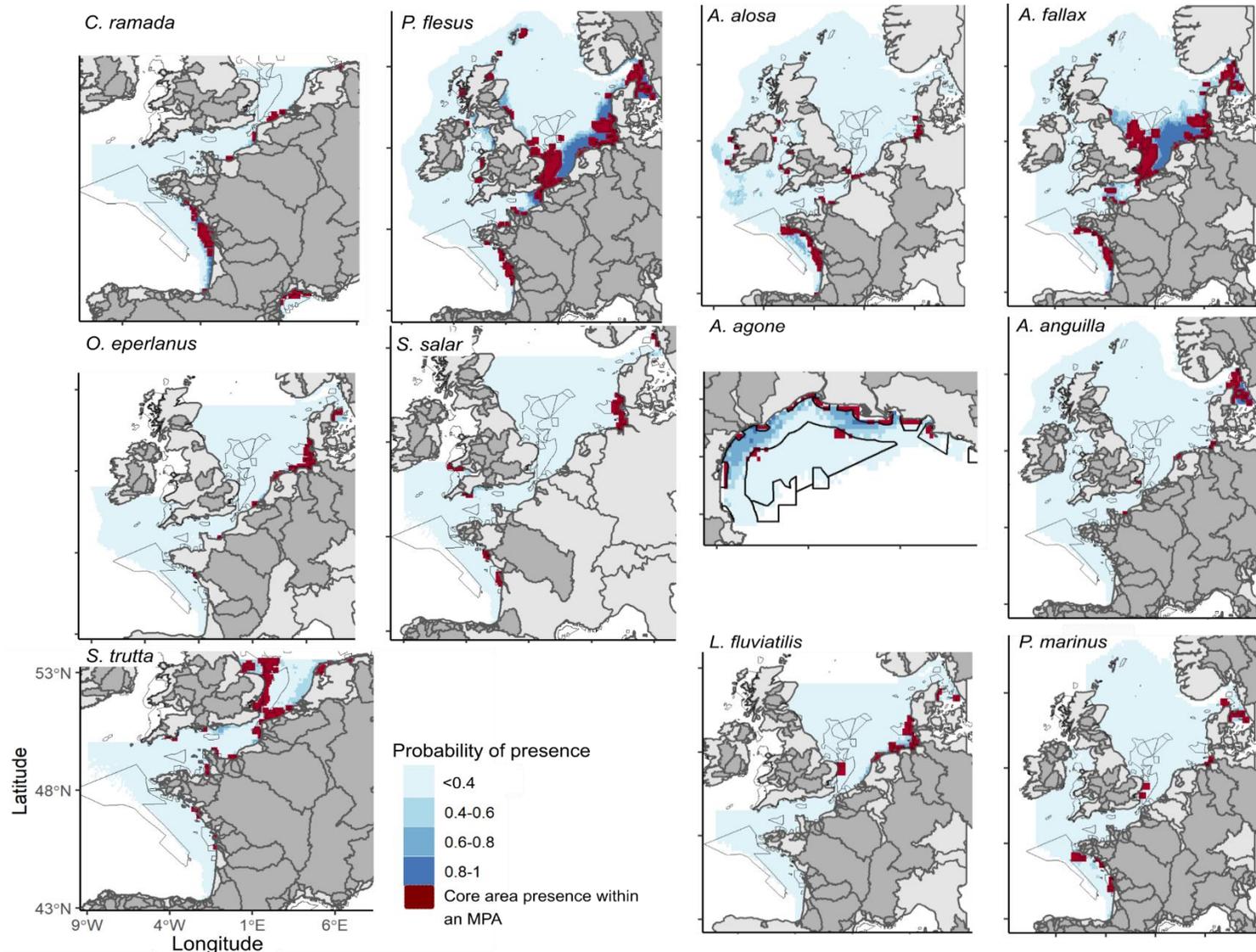


Figure 12. Probabilité de présence des espèces de poissons amphihalins. Nuances de bleu plus foncées = probabilité de présence SDM > 0.4 , nuance de bleu clair = probabilité de présence SDM ≤ 0.4 . Aires marines protégées (AMP) de la directive Habitat délimitées en noir. Les AMPs pertinentes pour la distribution centrale (probabilité de présence > 0.4) des poissons diadromes sont surlignées en rouge foncé. Les cellules rouges foncé sont plus grandes que les cellules quadrillées pour s'assurer que les zones centrales plus petites dans les AMPs soient visibles. Les zones terrestres en gris foncé représentent les bassins fluviaux dans lesquels les populations migrantes de poissons diadromes ont été observées (EuroDiad V.4). Remarque : aucune donnée n'était disponible dans la base de données EuroDiad pour les bassins fluviaux néerlandais.

DETECTABILITE DES ENGINS DE PECHE

L'ensemble des espèces ont été capturées par toutes les catégories d'engins (senne, chaluts pélagiques et benthiques) avec un nombre d'individus plus élevé pour les chaluts mobiles démersaux (66% des présences) et le plus faible pour les types d'engins de pêche à ligne. Globalement une détectabilité plus faible a été observée pour les espèces rares (salmonidés et lamproies). Des patrons préférentiels ont pu être observés avec une plus grande capacité de détection des aloses par des filets statiques et mobiles démersaux, des lamproies par les chaluts mobiles, *P. flesus* et *O. Eperlanus* par des engins mobiles démersaux et benthiques, les salmonidés avec des filets statiques et des engins pélagiques et *A. anguilla* pour un grand nombre de types d'engins réduisant ainsi sa détectabilité (Fig. 13).

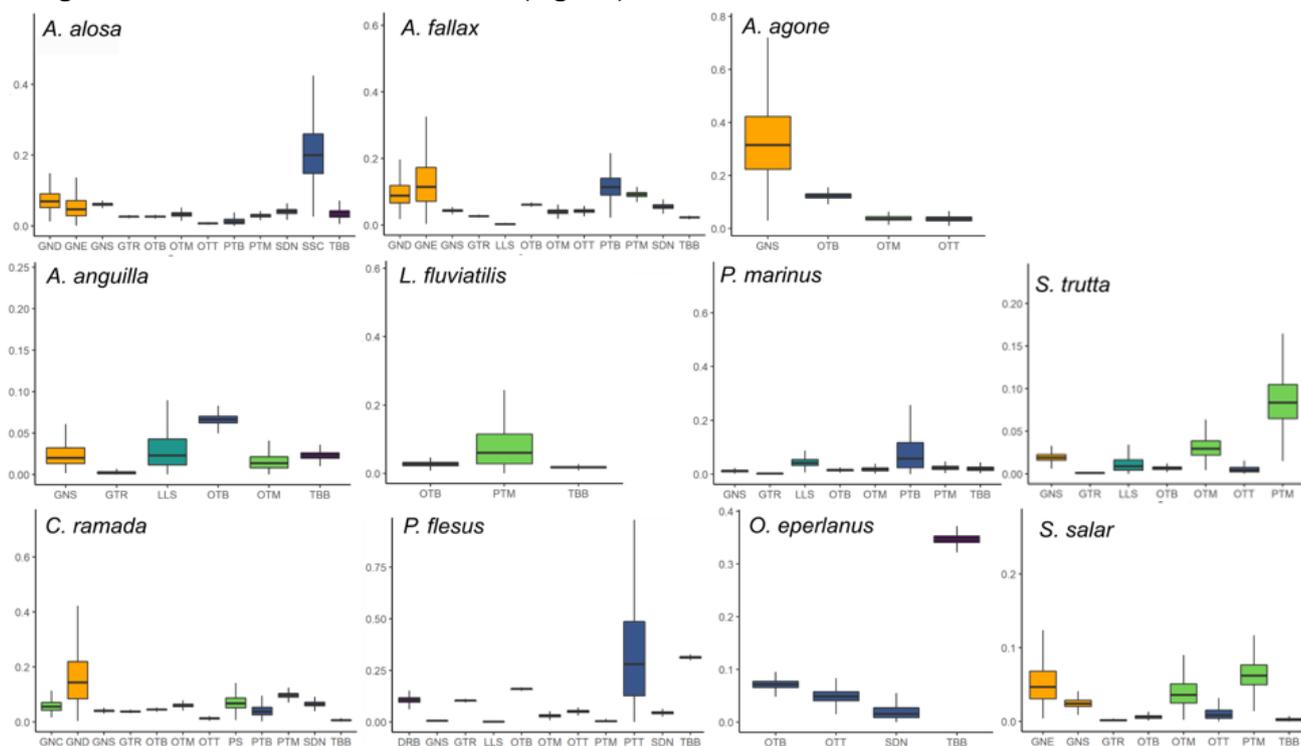


Figure 13. Détectabilité (la probabilité de détecter la présence d'une espèce lorsqu'elle est présente) des espèces amphihalines vis-à-vis des engins de pêche.

CONCLUSIONS

A travers cette étude et grâce à la mise en place de modèles de distribution d'espèces, des données indépendantes et dépendantes de la pêche ont pu être utilisées afin d'estimer, à notre connaissance, pour la première fois la distribution de poissons amphihalins à une échelle aussi importante. Les résultats démontrent que cette distribution est davantage côtière confirmant la dépendance des amphihalins à ces habitats et la nécessité d'étudier leur vulnérabilité face aux pressions anthropiques. Dans ce sens, l'évaluation de la détectabilité des engins de pêche a permis de fournir des informations clés pour évaluer le risque de prises accessoires en mer. Limiter l'accès des pêcheries à forte probabilité de capture aux zones de forte présence identifiées pourrait apporter une protection supplémentaire aux poissons migrateurs amphihalins. Les cartes de distribution obtenues ont permis de mettre en avant le chevauchement entre ces zones et de nombreuses AMPs indiquant le potentiel de ces dernières pour une protection et gestion efficace de ces espèces.

III.6. Prédire de manière précise l'habitat des espèces rares et difficilement détectables à des fins de protection spatiale **Article en cours de révision, sujet à des modifications**

Après une étude mettant en avant pour la première fois la distribution des poissons migrateurs amphihalins à l'échelle de l'Atlantique Nord-Est via la mise en place d'un cadre de modélisation bayésien (Elliott et al., 2023a), il semble primordial d'assurer la précision de ces prédictions à une fine échelle à des fins de gestion. La mise en place d'un cadre méthodologique permettant de s'assurer de la véracité des cartes de distributions conciliera une gestion et protection efficace des espèces et un impact limité sur les usagers de la mer. Une approche méthodologique intitulée « CMAP » (Combined Model for Accurate Prediction) combinant des modèles de distribution d'espèces (SDMs) a été développée afin d'assurer une précision optimale des prédictions. Cette approche permet d'utiliser les modèles les plus adaptées pour prédire les zones de forte probabilités de présence simultanément aux faibles probabilités de présence à une plus fine échelle. Cette étude a pu être réalisée sur 7 des 12 espèces de poissons migrateurs amphihalins présentes en France métropolitaine pour lesquelles les données étaient suffisantes. L'objectif principal était d'évaluer le rôle potentiel des aires marines protégées (AMPs) dans la protection des amphihalins en analysant la couverture des zones cœurs par le réseau actuel d'AMPs afin d'identifier des zones prioritaires en vue d'optimiser la protection. L'approche de modélisation combinée a permis d'identifier à la fois les habitats centraux (zones de forte probabilité de présence avec un niveau de confiance élevé) et les habitats inadaptés (zones de forte probabilité d'absence avec un niveau de confiance élevé) avec une grande précision. Sur les sept espèces modélisées, la plupart des AMPs désignées pour protéger les poissons migrateurs amphihalins se trouvaient en dehors des habitats centraux identifiés. De plus lorsque ces habitats se trouvaient dans une AMP, seuls 50 % de ces aires étaient désignés pour les protéger. Ces résultats mettent en évidence la protection inadéquate du réseau actuel d'AMPs pour ces espèces.

Merci de citer cette partie de la manière suivante :

Elliott, S. A. M., Dubost, G., Rivot, E., Acou, A., Toison, V., Réveillac, E., Beaulaton, L. Accurately predicting rare and data-deficient species distribution for spatial protection. **In Review**, JAE.

PREAMBULE

Les efforts de conservation visant à contrer la perte de biodiversité à l'échelle mondiale reposent principalement sur la création d'AMP, conjointement à la mise en place de mesures de gestion. Cependant, l'ensemble de ces dispositifs peut entraîner des conflits liés à l'exploitation des ressources. Il semble donc primordial d'utiliser des outils permettant de minimiser ces conflits tout en assurant une compréhension précise de la distribution des espèces. Dans ce sens, les SDMs sont apparus comme essentiels afin d'élaborer des stratégies de conservation adaptées pour une protection efficace. L'utilisation conjointe de plusieurs d'entre eux permet d'optimiser les résultats pour prédire simultanément et avec précision la présence et l'absence des poissons migrateurs amphihalins. Nous avons donc développé une méthode appelée "Combined Model for Accurate Prediction" (CMAP) pour relever ces défis et aider les gestionnaires à identifier plus facilement les habitats adaptés de ceux inadaptés à des fins de protection.

LE ROLE DES AMPs DANS LA PROTECTION DES POISSONS MIGRATEURS AMPHIHALINS

La combinaison de trois modèles de distribution distincts selon l'approche CMAP a abouti à une précision significativement accrue par rapport à celle obtenue par chacun de ces modèles pris individuellement. Concernant les cartes de distribution, 89 AMPs sont présents dans la délimitation des prédictions. En moyenne, 55 % de l'habitat central des poissons diadromes se trouvait dans ces AMP. Cependant, parmi ces habitats centraux prédits au sein d'AMPs, seuls 50 % de ces aires étaient désignés avec des mesures spécifiques pour protéger les poissons amphihalins. De plus, 62 % des AMPs qui protègent spécifiquement les poissons diadromes se situent en dehors de leurs habitats centraux modélisés (Fig. 14 ; Tableau 8).

Pour les espèces listées dans la directive Habitat et OSPAR, le réseau d'AMP offre une couverture relativement satisfaisante. Pour *A. alosa* et *A. fallax*, 61 % et 72 % des habitats centraux se trouvent dans des AMPs. En revanche, la couverture est faible pour *A. agone* (50 % ; Fig. 14 ; Tableau 8). Pour les espèces non réglementaires, les résultats sont plus mitigés. Par exemple, la plupart des habitats centraux d'*O. eperlanus* se trouvent dans des AMP (71 %), mais aucune de ces AMP n'est actuellement désignée pour protéger cette espèce. *C. ramada* est relativement bien protégé (97 %) dans les eaux atlantiques, mais il existe peu de protection pour cette espèce dans la mer Méditerranée actuellement (Fig. 14 ; Tableau 8).

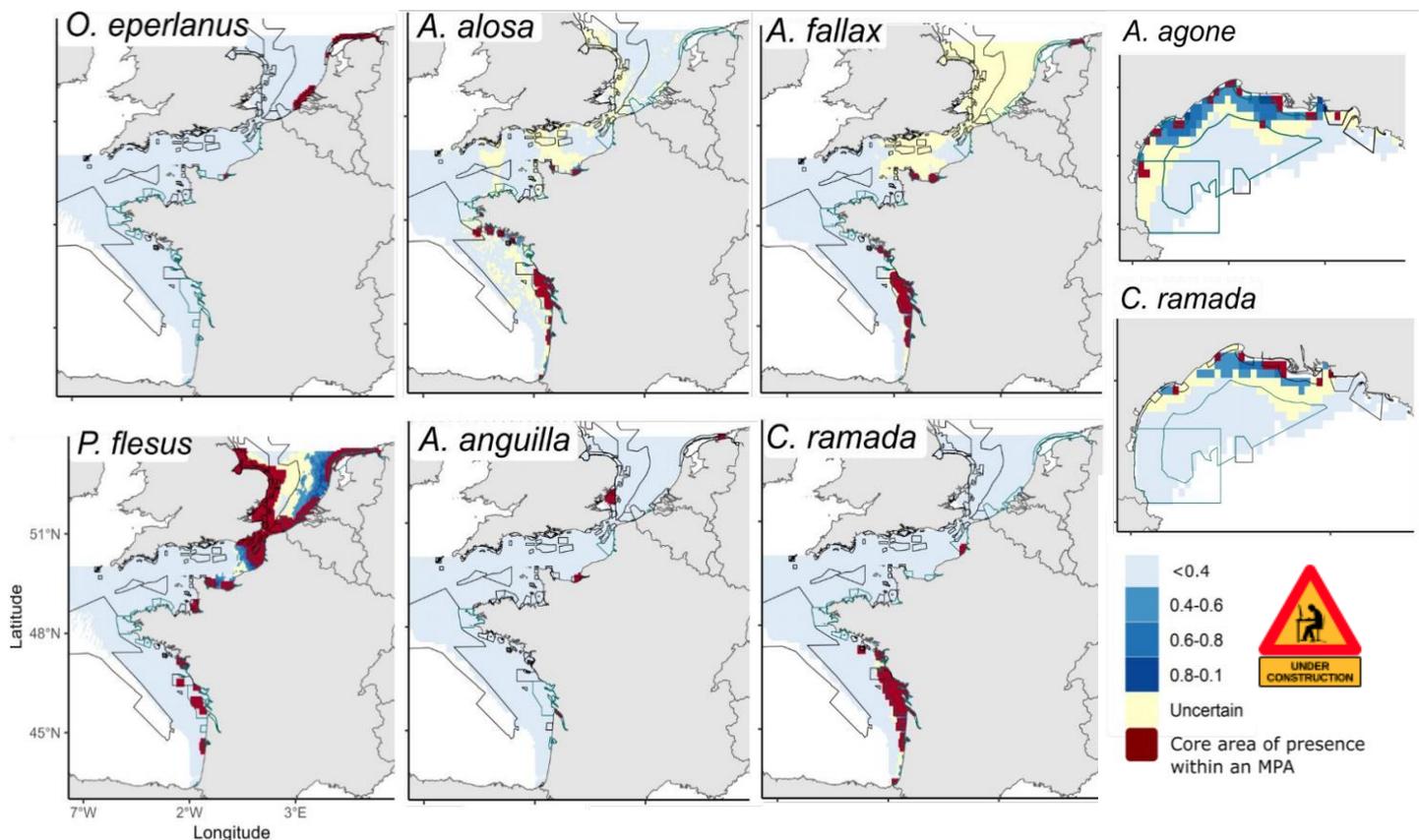


Figure 14. Probabilité de présence du modèle CMAP des poissons migrateurs amphihalins à l'intérieur (rouge foncé) et à l'extérieur (bleu foncé) des aires marines protégées (AMP). Les cellules en rouge foncé sont plus grandes que les cellules de base de la grille afin de garantir la visibilité des zones de présences prédites au sein d'AMPs. Une zone d'incertitude (jaune) est mise en avant lorsque les modèles ne convergent pas ($BNiCAR < 0.4$ et $SOiCAR > 0.4$). Les lignes en bleu turquoise représentent les AMPs désignées pour protéger les poissons amphihalins étudiées, les lignes noires représentent les AMPs n'étant pas spécifiquement désignées pour les protéger.

Tableau 8. Proportion des aires marines protégées (AMP) pertinentes pour les habitats des poissons amphihalins (si elles recouvrent des zones de présences prédites par le modèle CMAP) et si ces AMPs ont été désignées pour protéger les espèces amphihalins (DF).

Espèces	Nombre d'AMPs avec des mesures de protection spécifiques	% d'habitats centraux prédits au sein d'AMPs	% d'habitats centraux prédits au sein d'AMPs désignées pour protéger les DF	% d'habitats non centraux prédits au sein d'AMPs désignées pour protéger les DF
				
<i>A. Alosa</i>	24	61	94	56
<i>A. fallax</i>	29	72	100	60
<i>A. agone</i>	8	27	90	94
<i>A. anguilla</i>	5	69	9	51
<i>C. ramada</i> Atlantique	4	72	97	48
<i>C. ramada</i> Méditerranée	2	24	0	90
<i>P. flesus</i>	4	40	15	50
<i>O. eperlanus</i>	4	71	0	48

CONCLUSION

Les résultats obtenus démontrent que l'utilisation du CMAP a permis de prédire avec précision et à une échelle fine, les habitats "centraux" et "inadaptés" de diverses espèces rares. Cette méthodologie minimise les erreurs de Type I et de de Type II afin d'éviter la mise en œuvre de mesures de conservation inadaptés. Plus précisément, elle permet de limiter les impacts sur les parties prenantes, tout en donnant aux gestionnaires une plus grande confiance dans les prédictions du modèle. La capacité à modéliser avec précision la distribution des espèces via la méthodologie CMAP est donc cruciale pour des évaluations fiables et transparentes de la biodiversité. Les mesures de conservation pourront cibler des zones spatiales spécifiques maximisant ainsi la protection des espèces rare et garantissant la viabilité de leurs populations. Enfin, notre étude souligne le rôle crucial que le réseau actuel d'AMP peut jouer et les axes d'améliorations afin d'optimiser la protection des poissons migrateurs amphihalins durant la phase marine de leur cycle de vie.

IV. Apport de la base de données MigrenMer pour les Directives

Les données bancarisées dans le cadre de l'action MigrenMer ont permis de combler certaines lacunes de connaissances des espèces amphihalines dans le milieu marin. Elles ont également vocation à répondre aux objectifs de surveillance et d'évaluation des directives européennes telles la DHFF et DCSMM. Dans cette partie nous développons dans quelle mesure les données et résultats obtenus peuvent être utiles, directement ou avec des analyses complémentaires, à la surveillance/évaluation de ces directives.

IV.1. Analyse Risque Pêche espèces dans le cadre de la DHFF

En cohérence avec les directives européennes dites « Nature », la directive « Oiseaux » (DO) et la directive 92/43/CEE « Habitat, Faune, Flore » (DHFF), le code de l'environnement (article L. 414-4) prévoit que les activités de pêche maritime professionnelle s'exerçant au sein d'un site Natura 2000 fassent l'objet d'une analyse visant à évaluer les risques de porter atteinte aux objectifs de conservation pour les espèces et habitats d'intérêt communautaire ciblées par les objectifs de conservation des sites Natura 2000. Cette évaluation doit être conduite à l'échelle de chaque site au moment de l'adoption ou de la révision du DOCOB.

Leur mise en œuvre contribue également à la réponse aux objectifs de protection des espèces strictement protégées par la DHFF (annexe IV) et la DO, aux objectifs d'atteinte du bon état écologique et des objectifs environnementaux fixés par la DCSMM et aux objectifs de minimisation des captures accidentelles prévus au sein du Règlement UE (2019/1241) dit « mesures techniques », adopté dans le cadre de la politique commune de la pêche (PCP).

Ces analyses concernent alors toutes les espèces d'intérêt communautaire au titre des deux directives « nature ». Pour le groupe d'espèces amphihalines, ce sont 9 espèces qui doivent être considérées à l'échelle des eaux métropolitaines : esturgeon européen, grande alose, aloses feintes atlantique et méditerranéenne, lamproies marine et fluviatile, saumon atlantique, truite de mer et anguille européenne (Toison et al., 2021).

Ces analyses sont réalisées successivement à deux échelles spatiales distinctes (échelles biogéographiques vs site Natura2000 ; Tableau 9) et ont démarré en 2021 par l'analyse à l'échelle biogéographique. Une synthèse bibliographique (étape 1.1) permet d'identifier les interactions inexistantes ou très peu probables puis une analyse spatiale et temporelle (étape 1.2) est réalisée pour identifier des secteurs à plus fort risque de capture accidentelle. Elle superpose les informations liées à la distribution des espèces et celles liées à l'effort de pêche par engin ou groupe d'engins. L'analyse spatiale concernant les espèces pour lesquelles il existe un modèle de distribution pertinent à cette échelle biogéographique.

La base de données MigrenMer a permis jusqu'à présent d'alimenter les étapes 1.1 et 1.2 de cette ARP à l'échelle biogéographique.

Tableau 9. Synthèse des objectifs des analyses risques pêche (ARP) concernant les espèces amphihalines listées dans l'objectif environnemental D01-PC-OE03 : Esturgeon européen, Aloses grande et feinte, lamproies marine et fluviatile, saumon atlantique, truite de mer et anguille européenne (adapté de Toison et al., 2021) :

	Espèces concernées	Pressions analysées	Objectifs
Etape 1 – Analyse du risque de porter atteinte aux objectifs de conservation liés aux captures accidentelles à l'échelle biogéographique française (Manche-Atlantique et Méditerranée)	Espèces amphihalines	Captures accidentelles	<p>Etape 1.1. : Identifier en l'état des connaissances, les risques de capture accidentelles nul/faibles, « à évaluer » et ceux dont l'impact sur la démographie est avéré.</p> <p>Conclure au risque de porter atteinte aux objectifs de conservation nul/faible pour les couples engin – espèce concernés.</p> <p>Etape 1.2. : Identifier les secteurs à risque de capture accidentelle via une analyse spatiale.</p> <p>Etape 1.3. : Evaluation du risque de capture accidentelle à l'échelle des secteurs sur la base des connaissances ou le cas échéant via un programme d'acquisition de connaissance.</p> <p>Etape 1.4. : Conclusion à l'absence de risque de porter atteinte aux objectifs de conservation, à l'existence d'un risque de porter atteinte aux objectifs de conservation avec un impact non quantifié sur la démographie ou avec un impact avéré sur la démographie, à l'échelle du secteur à risque.</p>
Etape 2 – Analyse du risque de porter atteinte aux objectifs de conservation des sites Natura 2000 à l'échelle d'un site Natura 2000	Espèces amphihalines qui justifient la désignation des sites Natura 2000, mentionnées dans les FSD	Toutes les pressions	<ul style="list-style-type: none"> - Reprendre tels quels les niveaux de risque de porter atteinte aux objectifs de conservation identifiés à l'échelle biogéographique ou les affiner si nécessaire. - Compléter pour les espèces non traitées à l'échelle précédente. - Traiter, si nécessaire, les autres pressions générées par les activités de pêche.

IV.1.1. Matrice d'interaction entre espèces amphihalines et activité de pêche dans le milieu marin (étape 1.1.)

Les captures accidentelles par les activités de pêche constituent l'une des principales pressions qui pèsent sur ces espèces lors de leur phase marine (Thiriet et al., 2018). Deux évaluations du risque d'interactions entre les engins et les espèces amphihalines ont été réalisées jusqu'à présent. Il s'agit du travail de Drogou et al. (2008) réalisé à l'échelle nationale et celui mené dans le cadre du groupe de travail « CIEM/ICES WGBYC » (Working Group on Bycatch of Protected Species) se focalisant sur les espèces présentes en Baltique (ICES, 2019). Pour des raisons diverses, ces travaux n'étaient pas

adaptés aux besoins de l'ARP espèces amphihalines, ou a minima méritaient une mise à jour. Dans ce contexte, une analyse spécifique a été réalisée dans le cadre de l'action MigrenMer (cf. Acou et al. 2021 pour plus de détails) et a résulté en la publication d'une matrice d'interactions entre espèces amphihalines et activité de pêche dans le milieu marin. Cette analyse a consisté à réaliser, sur la base des meilleures données et connaissances disponibles, une matrice « théorique » de capturabilité qui définit si une interaction est possible quand une espèce (ou groupe d'espèces) et un engin particulier sont en contact. Cette matrice vise donc à hiérarchiser les niveaux d'interactions entre les espèces amphihalines et les activités de pêche, afin de mettre en évidence les espèces ou groupes d'espèces susceptibles d'être les plus impactées au regard des engins utilisés.

Pour les besoins de cette analyse ARP, une sélection du jeu de données Obsmer de 2009 à 2019 dans les sous-régions marines françaises (zones CIEM .c, 7.d, 7.e, 7.h, 8.a, 8.b, 8.d.2 ainsi que les données disponibles en Méditerranée occidentale) a été réalisée. Au total, ce sont 67 845 opérations de pêche réalisées par 30 engins différents qui ont été sélectionnées. La présence/absence, ainsi que le nombre de captures des espèces ou groupe d'espèces amphihalines pour chaque type d'engins ont été considérés. Compte-tenu du très faible nombre de captures d'esturgeons disponibles dans Obsmer, l'évaluation pour cette espèce a été basée sur le jeu de données « Sturwild » (déclaration volontaire de captures pour l'esturgeon pilotée par l'INRAE, EABX Bordeaux) (Charbonnel & Acolas., 2022). En estuaire et lagunes où les espèces peuvent faire l'objet d'une pêche ciblée, l'évaluation est basée sur une synthèse bibliographique la plus actuelle possible des pêches estuariennes. Elle prend en compte à la fois les articles scientifiques publiés, mais aussi la littérature grise (thèses, rapports d'étude, etc.). Les quatre niveaux d'interaction retenues dans l'analyse et les résultats des interactions engins/espèces (ou groupe d'espèces voire éco-phase d'espèces) sont présentés dans les tableaux ci-dessous (Tableaux 10 et 11).

Tableau 10 : Codes et définitions du risque de captures (adapté de Acou et al., 2021).

Code du risque de captures	Définition
1	Captures accidentelles <i>a priori</i> inexistantes ou exceptionnelles
2	Captures accidentelles rares ne devant pas faire l'objet <i>a priori</i> d'une évaluation
3	Captures accidentelles ou ciblées (*) devant faire l'objet d'une évaluation
4	Captures accidentelles devant faire l'objet d'une évaluation de façon prioritaire
N	Non déterminé

La note « 1 » a été attribuée aux interactions absentes et la note « 2 » aux interactions observées sporadiquement dans les bases de données ou la bibliographie. La note « 3 » a été attribuée aux interactions observées fréquemment dans les bases de données ou la bibliographie. Cette interaction peut néanmoins être restreinte dans l'espace (ne concerner que quelques estuaires par exemple) et ne concerner qu'une partie des engins de la famille. La note « 4 » n'a pas été attribuée à ce jour. L'identification de priorités en terme d'évaluation et/ou mesure de réduction nécessiterait une analyse plus fine des niveaux de captures et des tailles de populations concernées qui n'a pas été conduite pour le moment.

Tableau 11 : Résultats des interactions avec des activités de pêche par espèce, écophase d'espèce ou groupe d'espèces. Pour chaque cellule (interaction engin/espèce), une seule note signifie que le risque est équivalent entre Estuaire/Lagune et la Mer, deux notes signifient que le risque est différent (note Estuaire/Lagune ≠ note Mer). * : existence de pêche ciblée. (adapté de Acou et al., 2021).

CSITEP_1	CSITEP_2	Espèce, stade d'espèce ou groupe d'espèces					
		Lamproies	Aloses	Salmo	Anguille (j&ag)	Civelle	Esturgeon
01.Filets tournants	Filets tournants avec coulisse [PS]	1	1	1	1	1	1
02.Sennes	Sennes danoises [SDN]; Sennes manœuvrées par 2 bateaux [SPR]; sennes écossaises [SSC]	2	1 3	1	1	1	1
03.Chaluts	De fond à panneaux [OTB]; pélagiques à panneaux [OTM]; jumeaux à panneaux [OTT]; bœufs de fond [PTB]; bœufs pélagiques [PTM]; à perche [TBB]	2	2 3	2 3	2 3	1	3
04.Dragues	Remorquées par un bateau [DRB]	1	1	1	1	1	1
05.Filets soulevés	Fixes manœuvrés du rivage [LNS]; manœuvrés du bateau [LNB]	1	N	N	2	1	1
06.Engins retombants	Éperviers [FCN]; paniers coiffants filets lanternes [FCO]	N	N	N	1	1	1
07.Filets maillant et/ou emmêlant	filets maillants dérivants [GND]; filets flottants (maillants calés) [GNE]; filets maillants calés (ancrés) [GNS]; Trémails et filets maillants combinés [GTN]; Trémails [GTR]	3* 1	3	3	1 2	1	3
08.Pièges	Nasses (casiers) [FPO]	3* 1	1	1	3* 2	1	1
	Barrages, parcs, bordigues, etc. [FWR]	N	N 1	1	3* 1	1	1
	Verveux [FYK]	2 1	2 1	2 1	3*	1	1
09.Lignes et hameçons	Lignes à main [LH]; Lignes à main et à cannes mécanisées [LHM] ou manuelles [LHP]; Palangres non spécifiées [LL], dérivantes [LLD], calées flottantes [LLF], calées [LLS]; lignes de traine [LTL]	2	1 2	2 1	3*	1	3
10. Engins divers	Epuisettes, salabardes [MSP]; Harpons [HAR]; filets de rabattage [MDR]; plongée [MDV]; Engins à main (pincés, râteaux, lances) [MHI]; Pompes [MPM], tamis à civelles à main [MSP] ou poussé [MPN]	1	1	1	1	3*	1
99. Engins inconnus	Engins inconnus ou non spécifiés [NK]	1	1	1	1	1	1

Ce travail méthodologique a permis d'identifier pour chaque couple engin/espèces les risques de capture accidentelles nuls/faibles (notées 1 ou 2) et ceux devant faire l'objet d'une évaluation (notées 3). Par exemple, excepté en lagunes/estuaires où elles peuvent faire l'objet d'une pêche ciblée aux pièges ou filets maillants, le risque d'interaction est inexistant à rare pour les deux espèces de lamproies. A l'opposé, le risques d'interactions entre l'esturgeon et les chaluts, filets maillants/emmêlant ainsi que lignes et hameçons doivent faire l'objet d'une évaluation dans le milieu marin. Les résultats de cette analyse ont été transmises à l'OFB pour permettre la mise en œuvre de l'étape suivante de cette ARP sur les espèces amphihalines.

IV.1.1. Identifier les secteurs à risque de capture accidentelle via une analyse spatiale (étape 1.2.)

La suite de l'ARP espèce amphihaline (étape 1.2.) consiste à identifier les secteurs à risque de capture accidentelle via une analyse spatiale (Tableau 9). Cette analyse, en cours, est pilotée par l'OFB ECUMM. Pour ce faire un croisement géomatique est réalisé en prenant en compte les données d'effort de pêche des engins ou familles d'engins pour lesquels des captures accidentelles ou ciblées doivent faire l'objet d'une évaluation (cf. note 3 de la matrice d'interaction engin/espèces) et les probabilités d'occurrence issues des modèles de distribution hiérarchique présentés dans les chapitres précédents. L'ensemble des résultats et des sorties des modèles de distribution ont été transmis à l'OFB ECUMM. Les conclusions de cette analyse spatiale pour les espèces amphihalines (comme pour les autres espèces d'intérêt communautaire : mammifères marins, tortues et oiseaux marins) sont attendues courant 2024.

Ainsi les résultats acquis lors de l'action MigrenMer ont largement contribué en 2022 à la mise en œuvre de cette ARP espèces amphihalines à l'échelle biogéographique qui est toujours en cours. Sans doute qu'ils permettront également d'alimenter les analyses à l'échelle locale (site Natura 2000) quand ils seront initiés.

IV.2. DCSMM

Les nouvelles connaissances acquises dans l'action Migrenmer permettront à terme de nourrir le développement d'indicateurs pour la DCSMM.

Pour chacune des composantes d'espèces mobiles – dont les poissons amphihalins du groupe des poissons côtiers – le descripteur 1 du Bon Etat Ecologique est défini comme suit : « la **diversité biologique** est conservée si la **qualité des habitats et leur nombre**, ainsi que la **distribution** et **l'abondance** des espèces sont adaptées aux conditions physiographiques, géographiques et climatiques existantes ». Ce BEE doit être renseigné grâce à 5 critères (Tableau 12) évalués à l'échelle de l'espèce (ou des populations si pertinent). Parmi les 5 critères du D1, un même critère peut être primaire ou secondaire en fonction du statut réglementaire (e.g. directive 92/43/CEE) et commercial de l'espèce. Pour les espèces amphihalines, les critères primaires sont les critères D1C1, D1C2, D1C4 et D1C5 pour les espèces d'intérêt communautaire (esturgeon, aloses, lamproies et saumon). Pour l'anguille, les critères primaires sont le D1C1, D1C2 et D1C3.

Tableau 12 : Définition des critères du descripteur 1 « Biodiversité » de la DCSMM.

Critères		Priorité
D1C1	<p>Taux de mortalité par captures accidentelles</p> <p>Le taux de mortalité par espèce dû aux captures accidentelles est inférieur au niveau susceptible de constituer une menace pour l'espèce, de sorte que la viabilité à long terme de celle-ci est assurée</p>	Primaire
D1C2	<p>Abondance des populations</p> <p>Les pressions anthropiques n'ont pas d'effets néfastes sur l'abondance des populations des espèces concernées, de sorte que la viabilité à long terme de ces populations est garantie</p>	Primaire
D1C3	<p>Caractéristiques démographiques des populations</p> <p>Les caractéristiques démographiques (par exemple structure par taille ou par âge, répartition par sexe, taux de fécondité, taux de survie) des populations des espèces témoignent d'une population saine, qui n'est pas affectée par les pressions anthropiques</p>	Primaire pour les poissons et céphalopodes exploités à des fins commerciales, secondaires pour les autres espèces
D1C4	<p>Distribution spatiale des populations</p> <p>L'aire de répartition des espèces et, le cas échéant, leur schéma de répartition dans ladite aire, est conforme aux conditions physiographiques, géographiques et climatiques dominantes.</p>	Primaire pour les espèces relevant des annexes II, IV ou V de la directive 92/43/CEE et secondaire pour les autres espèces
D1C5	<p>Habitat des espèces</p> <p>L'habitat des espèces offre l'étendue et les conditions nécessaires pour permettre à celles-ci d'accomplir les différentes étapes de leur cycle biologique.</p>	Primaire pour les espèces relevant des annexes II, IV ou V de la directive 92/43/CEE et secondaire pour les autres espèces

IV.2.1. D1C1 : Taux de mortalité par capture accidentelle

L'analyse de la base de données Obsmer dans le cadre de l'analyse risque pêche a permis de mieux comprendre la vulnérabilité des espèces amphihalines aux différents engins de pêche (Tableau 11). Les lamproies ne sont pas ou peu impactées par les captures accidentelles comme en témoignent les très faibles niveaux de captures de ces espèces observées dans le jeu de données Obsmer (Elliott et al., 2021). Pour les autres espèces (aloses, esturgeon, anguille, saumon), des captures accidentelles sont possibles quand elles sont en contact d'engins ou familles d'engins particuliers (Tableau 11 ; Acou et al., 2021). Pour autant, sur la base des données disponibles, le critère D1C1 relatif au taux de mortalité par captures accidentelles ne peut être renseigné quantitativement pour ces espèces amphihalines.

IV.2.2. D1C2 : Abondance des populations

La critère 'Abondance' est un des critères privilégiés pour estimer l'état écologique des populations de poissons du D1 (Biodiversité) ou du D3 (espèces commerciales) de la DCSMM. Par exemple, l'évaluation au titre du D1C2, du BEE pour les populations des espèces benthodémersales sensibles à la pêche repose sur l'analyse des séries temporelles des indices d'abondance en nombre d'individus (Brind'Amour et Delaunay, 2018), selon la méthodologie des points de rupture adaptée de celle de Probst et Stelzenmüller (2015). Cette approche consiste dans un premier temps à identifier des périodes de stabilité à moyen/long terme (minimum de 3 années consécutives) au sein d'une série temporelle. La période de stabilité la plus récente est alors comparée à celle du début de la série temporelle pour définir l'état de la population : ainsi, des valeurs d'indicateurs plus élevées sur la période de stabilité récente en comparaison à celles du début de série seront interprétées comme une atteinte du BEE par la population. Dans le cas où aucun point de rupture n'est détecté dans la série temporelle, une régression linéaire simple est ajustée sur l'ensemble de la série (moyen/long terme) afin de détecter une éventuelle tendance : une tendance positive significative indique une population atteignant le BEE, une tendance négative significative une population n'atteignant pas le BEE et, en l'absence de tendance significative, il est impossible de conclure sur l'état écologique de la population considérée.

Compte-tenu des données à disposition (espèces à occurrences rares), les développements de l'action MigrenMer ont porté majoritairement sur les occurrences (présence/absence) des espèces via les modèles hSDM et la méthodologie CMAP. Afin de renseigner le critère D1C2, la mise en place de modèle d'abondance est nécessaire. En partant de ce constat et sur la base des données déjà acquises, des analyses spécifiques ont été réalisées en choisissant *Alosa fallax* (1130 présences) comme modèle biologique car c'est l'EIC (espèce d'intérêt communautaire) pour laquelle nous possédons davantage de données de présence. Les résultats obtenus lors du développement d'un modèle d'abondance spatialisé n'ont pas été concluants car de l'overfitting et des variations d'abondance d'une cellule de prédiction à une autre qui ne sont pas écologiquement cohérentes ont été observés (Fig. S77). Ces caractéristiques ne permettent pas l'interprétation des cartes d'abondance spatialisées de manière pertinente d'autant plus que ces prédictions sont liées à des

incertitudes très élevées (Fig. S77). Afin de palier cela, il a été décidé de mettre en place des modèles binomiaux non spatialisés afin d'identifier des tendances par SRM (sous-région marine) au cours des dernières années en prenant en compte les effets des engins de pêche. L'utilisation de modèle d'occurrence comme proxy pour étudier les variations d'abondance est favorisé au vu de l'incapacité des données disponibles à permettre la mise en place de tel modèle. Malgré la simplification des modèles utilisés, l'obtention de prédictions renseignant les variations de probabilités de présences selon les années reste complexe. Les capacités prédictives de ces modèles associés à nos données sont limitées pour ladite étude. Les variances expliquées sont minimales (<5%) et les présences prédites au cours du temps qui en découlent sont faibles (Fig S78.). Des développements supplémentaires d'acquisition de données ou de levier méthodologique sont nécessaires afin de pouvoir renseigner le critère D1C2 de la DCSMM pour les espèces migratrices amphihalins.

Dans ce sens, une avancée majeure a été réalisée pour les espèces patrimoniales telles les espèces amphihalines vis-à-vis du développement des indicateurs BEE pour la DCSMM. L'indicateur « FC1 » intitulé « rétablissement de l'abondance des populations d'espèces halieutiques sensibles » a été développé dans le cadre de la convention des mers régionales OSPAR (Probst et al., 2023). Le calcul de cet indicateur repose sur les données de captures par chalutage de fond réalisées par les campagnes scientifiques européennes. Il s'agit de programmes de surveillance normalisés et représentatifs, ayant lieu chaque année à la même époque. Les campagnes scientifiques françaises contribuant au calcul de cet indicateur sont IBTS, CGFS et EVHOE. Les données sont bancarisées dans la base de données DATRAS. L'approche, développée par le groupe de travail WKABSENS du CIEM (ICES, 2021), est basée sur un modèle binomial à plusieurs pas de temps. Elle permet d'identifier les phases de diminution, d'augmentation et de stabilité des occurrences, même pour les espèces les plus rares ou pauvres en données ce que ne permettraient pas les méthodes basées sur les estimations d'abondance du cycle précédent. Ainsi, quand les données sont suffisantes, cet indicateur permet d'évaluer quantitativement le critère D1C2 dans les régions biogéographiques OSPAR dans lesquelles on trouve les 3 SRM de la région marine Manche – Atlantique (Manche-Mer du Nord, Mers Celtiques et Golfe de Gascogne et cote ibérique) voire en Méditerranée occidentale (travail d'adaptation de l'Ifremer en cours sur le jeu de données MEDITS). Dans le cadre de l'évaluation du BEE du D1PC cycle 3, des évaluations quantitatives du D1C2 basées sur cet indicateur FC1 ont été produits pour l'esturgeon, les aloses, l'anguille européenne et la lamproie marine dans par exemple la sous-région marine Manche – Mer du Nord (Delaunay et al., 2022).

IV.2.3. D1C3 : Caractéristiques démographiques

Ce critère n'est pas prioritaire pour les espèces amphihalines. Pour autant, dans le cadre de l'action MigrenMer, le lien entre les structures de taille par espèce et les types d'engins a été exploré dans les analyses exploratoires. Ces analyses permettent notamment d'évaluer les liens entre capture des espèces à une taille donnée (e.g. à la taille à maturité) et des engins ou familles d'engins. A ce stade, les données ne permettent pas de prendre en compte l'âge, la répartition par sexe, le taux de fécondité et le taux de survie qui sont des éléments centraux afin d'évaluer le D1C3. Pour toutes ces raisons, le critère D1C3 relatif aux caractéristiques démographiques ne peut être

renseigné quantitativement pour ces espèces amphihalines.

IV.2.4. D1C4 : Distribution spatiale des populations

Le D1C4 est généralement évalué selon 3 groupes d'indicateurs (Palialexis et al., 2021):

- Occupation de l'espace (pourcentage de présence, zone de distribution, inertie)
- Agrégation dans l'espace (Indexe d'agrégation, isotropie)
- Quantité dépendance (Niveau d'agrégation, coefficient/indice de dispersion, centre de gravité)

Pour les poissons démersaux et les poissons pélagiques par exemple, les campagnes scientifiques e.g. EVHOE (démersale) et PELGAS (pélagique) permettent d'obtenir suffisamment de données pour les 3 groupes d'indicateurs. Leur utilisation mène à la caractérisation de l'aire de distribution d'une population d'espèce et d'évaluer si le schéma de répartition dans ladite aire est conforme aux conditions physiographiques, géographiques et climatiques dominantes comme le demande la DCSMM via le D1C4. Cependant, il n'existe pas de campagnes scientifiques ciblant les espèces amphihalines. Par ailleurs les données disponibles pour ces espèces dans ces campagnes sont beaucoup plus rares que les espèces pélagiques ou démersales, rendant la mise au point de ces indicateurs complexe.

Il existe également, à l'image de l'indicateur OSPAR « FC1 » pour le D1C2, deux indicateurs OSPAR « FC7 : Distribution range » et « FC8 : Fish Distributional pattern » pouvant être utilisé pour renseigner le D1C4 à l'avenir (Palialexis et al., 2021). Deux méthodes peuvent être distingués pour ces critères :

- Les modèles de distribution des espèces (variables environnementales liées aux enregistrements des espèces, prédire la probabilité d'occurrence en fonction de la distribution, identifier les différences entre la prédiction et les données actuelles sur les espèces, l'utilisation de données historiques est possible)
- La méthode de distribution simplifiée (différences des données de présence-absence entre les périodes, basée sur la définition d'une période de référence appropriée, faible besoin de données, permet d'évaluer les espèces plus rares).

L'approche méthodologique utilisée pour la mise en place des modèles de distribution au sein du programme MigrenMer peut être valorisée directement dans le D1C4 pour le groupe d'indicateur « occupation de l'espace » via la zone de distribution (et le pourcentage de présence) si un état initial et des tendances peuvent être identifiées. Il peut également être directement utilisés pour les indicateurs OSPAR FC7/8 afin de renseigner l'aire et le schéma de distribution en se basant sur des données de présences/absence comme le préconise Palialexis et ses collaborateurs dans le JRC technical report de 2021 sur le descripteur 1 'diversité biologique' de la DCSMM.

Malgré les modèles de distribution d'espèce obtenus et la disponibilité de carte de distribution pour une majorité de ces espèces, les analyses concernant certaines d'entre elles n'ont pu être développées. Pour ces taxons, comme les lamproies et les salmonidés, il ne semble pas envisageable d'utiliser la modélisation statistique pour renseigner ces critères dû aux manques importants de données les concernant. Pour ces espèces des études utilisant des méthodes alternatives (ADNe, suivis spécifiques) seraient à privilégier. Le projet MigrenMer a donc également permis d'évaluer les possibilités futures (incapacité à utiliser des SDMs afin de répondre aux objectifs des directives pour certaines espèces, le cas échéant privilégier d'autres approches méthodologiques) selon les espèces afin de répondre aux exigences des directives européennes.

Concernant les espèces pour lesquelles les modèles de distribution ont pu être développés, les résultats de ces derniers peuvent, comme évoquer précédemment être exploités directement pour évaluer la possibilité de renseigner le critère D1C4. Pour ce faire, une analyse de la distribution spatiale au cours du temps sur la base des données déjà acquises a été effectuée en choisissant *Alosa fallax* (1130 présences) comme modèle biologique car c'est l'EIC (espèce d'intérêt communautaire) pour laquelle nous possédons davantage de données de présence. Une analyse rétrospective par groupes d'années (2003-2007, 2008-2014, 2015-2019) avec des cycles de 6 ans correspondant aux exigences temporelles de la DCSMM et permettant d'établir une période de référence a été réalisée. La méthodologie CMAP a été réutilisée afin d'identifier de possible tendance dans la variation de la surface d'habitats centraux. Cependant à cause du faible nombre de présence au sein du jeu de données même pour *Alosa fallax*, diviser ce dernier en groupe d'années pénalise les performances des modèles. La précision des prédictions ne se retrouvent pas impactée (les présences prédites sont correctes) mais la capacité prédictive des modèles chute grandement (sous-prédiction importante des présences) engendrant un oubli possible d'une grande partie des habitats centraux. Plus précisément, la sensibilité (la proportion de présence correctement prédite) diminue proportionnellement au nombre de présences par groupes d'années passant largement en dessous du seuil de 0.5 (moins d'une présence sur deux prédite par le modèle est correcte ; Fig. S79). Ces résultats mettent en avant l'incapacité de décomposer par groupe d'années la base de données et d'appliquer la méthode CMAP dû au nombre d'occurrence trop faible. En l'état, il semble difficile d'établir une période de référence renseignant « l'occupation de l'espace » des espèces amphihalines afin d'identifier une période de stabilité ou une tendance à moyen/long-terme. Des développements supplémentaires d'acquisition de données ou de levier méthodologique sont nécessaires afin de pouvoir renseigner le critère D1C4 de la DCSMM pour les espèces migratrices amphihalines.

IV.2.5. D1C5 : Habitat des espèces

Selon ce critère, l'habitat des espèces doit offrir l'étendue et les conditions nécessaires pour permettre à celles-ci d'accomplir les différentes étapes de leur cycle biologique. Les développements menés dans le cadre de l'action MigrenMer n'ont pas à ce stade porté sur l'existence de zones fonctionnelles tels que par exemple des corridors migratoires. Il est peu probable que le critère D1C5 puisse être renseigné quantitativement pour ces espèces amphihalines sur la base des données (Obsmer et scientifiques) disponibles.

IV.3. Les Objectifs Environnementaux de la DCSMM

Les objectifs environnementaux (OE) visent à ramener les pressions exercées par les activités humaines sur le milieu marin à des niveaux compatibles avec le maintien et l'atteinte du bon état écologique (BEE) des eaux marines à l'échéance du cycle en cours de la DCSMM (Delaunay et al., 2022).

Le 3^{ème} Objectif Environnemental du Descripteur 1 pour les Poissons et Céphalopodes (**DO1-PC-OE03**) est intitulé « Adapter les prélèvements en aval de la limite de salure des eaux (LSE) d'espèces amphihalines de manière à atteindre ou à maintenir le bon état du stock et réduire les captures accidentelles des espèces amphihalines dont la capacité de renouvellement est compromise, en particulier dans les zones de grands rassemblements, les estuaires et les panaches estuariens identifiés par les PLAGEPOMI ». Le projet MigrenMer s'est particulièrement intéressé au **DO1-PC-OE03-indicateur1** centré sur le nombre de captures d'amphihalins déclarées par an par les pêcheurs professionnels dans les estuaires, les panaches estuariens et les graux à l'aval de la limite la salure des eaux (LSE). L'OE vise pour l'anguille 60% de réduction de mortalité par pêche entre les années de référence 2004-2008 (pêche maritime-pêche fluviale, pêche professionnelle-pêche récréative) et un maintien ou réduction pour les autres espèces.

Pour ce faire, les données déclaratives (SACROIS et SACAPT) ont été mobilisées avec les données d'immatriculations et de licence des pêcheurs CMEA et DPS (2013-2020). L'intervention du pôle MIAME a été motivé par l'important travail de nettoyage nécessaire (recoupement entre bases de données, corrections d'usage, etc.) afin de limiter les erreurs de saisies ou de mauvaises identifications possibles et les interprétations erronées pour les espèces à occurrences rares. La mise en place de procédures de qualification des données a été effectuées sur l'anguille et le saumon sur les années 2019 et 2020 (données les plus facilement disponibles) par Clarisse Boulanger.

L'analyse doit être poursuivie pour reconstituer des séries chronologiques robustes nécessaires à l'interprétation des résultats pour ces deux espèces. Elle doit également être étendue courant 2024 à l'ensemble des espèces amphihalines (aloses, lamproies, truite de mer et esturgeon) non considérées ici.

V. Perspectives

Grâce à la base de données unique compilée, le programme MigrenMer a permis des avancées importantes pour par exemple mieux connaître la distribution spatiale des espèces en mer et caractériser les interactions engins/espèces dans le contexte de l'Analyse Risque Pêche. Mais les données acquises restent insuffisantes pour répondre à l'ensemble des besoins de gestion et d'évaluation notamment dans le cadre de la DCSMM. Le 13 Novembre 2023, un séminaire rassemblant une vingtaine de spécialistes/gestionnaires de l'OFB (DFM, Parcs Marins, Directions nationales), INRAE, PatriNat et Institut Agro a été organisé pour dresser le bilan de l'action et cibler/prioriser les besoins en terme de gestion de ces espèces dans le milieu marin (cf. tableau S3 pour plus de détails sur les participants). Dans la suite de cette section, nous présentons une synthèse des besoins qui ont été priorisés par l'ensemble des participants, et proposons en miroir quelques méthodes qui pourraient permettre d'y répondre. La pression grandissante des parcs éoliens offshore est une préoccupation importante qui nécessite de mieux comprendre les impacts sur les espèces amphihalines, c'est pourquoi ce besoin de connaissance a également été inclus. La manque de connaissance sur les migrateurs amphihalins en mer reste très important et les pistes évoquées ci-après ne sont pas exhaustives mais elles répondent, au moins en partie, au besoin des gestionnaires et pourront servir de piste de travail à privilégier dans les prochaines années. Un tableau rassemblant l'ensemble des besoins et perspectives identifiés est disponible à la fin de ce chapitre (tableau 13).

V.1. Besoins

Le séminaire a permis de faire émerger 6 pistes de travail prioritaires qui concernent globalement :

- i) l'amélioration des connaissances sur l'écologie des poissons migrateurs en mer
- ii) des applications à la gestion qui permettraient d'aller vers une gestion plus écosystémique en intégrant les interactions entre l'ensemble des composantes de l'écosystème avec les pressions anthropiques de différentes natures en lien avec les questions de planification spatiale (de la pêche, de l'aménagement EMR ...).

V.1.1. Identifier et caractériser les zones fonctionnelles marines des espèces amphihalines

Les zones fonctionnelles sont définies au sens large comme des habitats essentiels à l'accomplissement d'au moins une étape clé du cycle de vie des espèces (Régimbart et al., 2018). Même si d'autres rôles fonctionnels (e.g. abri, refuge ; Lasne et al., 2011) ne sont pas à exclure, elles se déclinent en trois catégories majeures: les frayères, les nourriceries et les voies de migration. Concernant les espèces amphihalines, les frayères des espèces potamotoques (salmonidés, aloses, lamproies, etc.) sont localisées en eau douce, tandis que la reproduction de l'anguille européenne intervient loin des eaux marines françaises, dans la mer des Sargasses (Wright et al., 2022). Ainsi, seules les frayères d'espèces thalassotoques tels que le flet ou le mulot porc sont localisées dans les eaux côtières françaises (Borcier 2019, Peireira et al., 2023), mais ces espèces ne font pas à l'heure

actuelle d'une réglementation particulière. Ainsi les espèces amphihalines vont principalement exploiter les eaux marines françaises comme zones de croissance (ou nurricerie) et corridors migratoires à différents stades de leur cycle de vie (juvéniles et adultes principalement). A noter que pour le saumon atlantique, la principale zone d'engraissement intervient en milieu océanique au large du Groenland et des îles Féroé pour les populations françaises (Holm 2000 ; Haugland et al., 2006 ; Dadswell et al., 2010).

Les développements réalisés dans le cadre de l'action MigrenMer n'ont pas porté sur la caractérisation de telles zones. En effet, l'approche généralement utilisée pour modéliser des habitats fonctionnellement distincts consiste généralement à décomposer les occurrences d'espèces par stades de vie et saisons car la dépendance d'un stade de vie à un habitat particulier varie généralement au cours de la saison (Frans et al., 2018). Les données d'occurrences des espèces amphihalines disponibles étaient insuffisantes pour permettre un tel découpage et l'identification ou la caractérisation de ces zones dans le milieu marin restent encore un enjeu majeur de connaissance et de gestion pour ces espèces. Par exemple, identifier des zones qui accueillent une forte concentration d'individus à un stade de vie donné et à une saison donnée permettrait de mettre en place des mesures de gestion adaptées, et/ou de permettre de renseigner le critère abondance D1C2 de la DCSMM grâce à la mise en place de suivis spécifiques adaptés et à long-terme pour évaluer la variabilité interannuelle des abondances d'un stade d'espèces.

En fonction des besoins, l'identification de ces zones devra être réalisée à différents niveaux de résolution spatiale (de quelques mètres à plusieurs dizaines de kilomètres) et temporelle (heure du jour au mois/saison). Par exemple, au regard des objectifs nationaux de protection forte (10% du territoire national – Objectif 1 Mesure 2 de la Stratégie nationale des aires protégées), l'estuaire de la Gironde apparaît comme le secteur le plus stratégique en France pour la mise en place d'une zone de protection forte compte tenu notamment de son rôle clé de corridor migratoire pour les espèces amphihalines (Lobry et al., 2023). Lors d'un récent atelier, des experts scientifiques ont récemment recommandé la mise en protection forte d'un couloir de migration qui devra « couvrir la longueur de l'estuaire et a minima une largeur suffisante pour maximiser le transit des espèces et la fonction de nurricerie » (Lobry et al., 2023). La caractérisation de cet habitat fonctionnel requiert donc un niveau de finesse élevé qui ne pourra être investigué que par des méthodes spécifiques (télémétrie acoustique haute résolution notamment) qui jusqu'à présent n'ont pas ou peu été déployées en estuaire ou en mer (Trancart et al., 2019). A l'inverse, des approches par microchimie des otolithes et/ou analyses isotopiques pourraient être suffisantes pour identifier des zones de nurricerie plus grossières à l'échelle des façades.

V.1.2. Evaluer les abondances des populations sur le continuum terre/mer

Les données disponibles dans la base MigrenMer se sont révélées insuffisantes pour analyser l'évolution temporelle des abondances (et occurrences) des espèces amphihalines dans le milieu marin, et renseigner ainsi le critère D1C2 « Abondance des populations » de la DCSMM. Si le réseau de stations de contrôle des Migrations (STACOMI) permet d'estimer les flux de migrants d'un

certaines nombres de populations en milieu continental (Legrand et al., 2020), l'abondance de certaines espèces (e.g. aloses feintes, qui peuvent ne pas remonter jusqu'à ces stations de comptage) reste aussi encore mal connue y compris en eau douce. Cette lacune de connaissance est un frein important pour une gestion intégrée des espèces sur l'ensemble du continuum terre/mer.

L'évaluation détaillée de l'abondance des populations de poissons migrateurs amphihalins tant en milieu marin que continental est cruciale pour plusieurs facettes de la conservation et de la gestion durable de ces espèces. En premier lieu, évaluer les abondances est essentielle pour comprendre la dynamique de ces populations, offrant des indications précieuses sur leur viabilité à long terme. Une évaluation approfondie de l'abondance des poissons amphihalins migrateurs est également cruciale pour anticiper et atténuer les impacts des activités humaines. Une compréhension fine de l'abondance permet d'ajuster la gestion de la pêche de manière à garantir une exploitation durable et à minimiser les captures accidentelles pour une certaine zone ou période. Afin d'assurer une gestion adéquate, il est essentiel de lier l'évaluation d'abondance à des objectifs de gestion spécifiques. Cela pourrait inclure le maintien d'un niveau d'abondance minimum nécessaire pour le maintien des fonctions écologiques ou la fixation d'objectifs spécifiques de restauration pour les populations qui sont en déclin. Des approches adaptatives de gestion, basées sur la surveillance régulière de l'abondance, permettent d'ajuster les stratégies en fonction des variations observées. La mise en relation de cette évaluation et la quantification des prélèvements déterminera si ces derniers ont des répercussions significatives sur les populations migratrices.

V.1.3. Quantifier les prélèvements en mer

Les niveaux de prélèvements d'espèces amphihalines en mer restent à ce jour très largement méconnus et ce pour l'ensemble des activités concernées. Il convient de plus de différencier les prélèvements effectués à des fins récréatives de ceux réalisés par la pêche professionnelle.

La pêche de loisir peut être subdivisée en plusieurs catégories. Tout d'abord, la pêche à pied, pour laquelle les données sur les amphihalins sont limitées (Sarraj, 2018). Ensuite, la pêche du bord, impliquant l'utilisation de filets fixes, de cannes ou de casiers. Dans le cas des filets fixes, des déclarations auprès des Directions Départementales des Territoires et de la Mer et Directions Inter-Régionales de la Mer (DDTM/DML) sont obligatoires pour obtenir l'autorisation de pêche. Cependant, les informations ne sont pas bancarisées, ni harmonisées entre les départements côtiers, rendant impossible leur exploitation. Pour la pêche embarquée, des informations sur les captures sont probablement recensées par la Fédération Nationale des pêcheurs de plaisanciers et sportifs de France (FNPPSF), mais ces données ne sont pas toujours valorisées. A noter qu'une étude sur l'évaluation de l'activité de pêche de loisir en France métropolitaine a été réalisée en 2018 (Boria, 2017) mais celle-ci n'est pas assez fine pour tirer des conclusions sur les espèces amphihalines.

Les seuls pêcheurs professionnels autorisés à prélever des espèces amphihalines dans la limite des eaux territoriales sont ceux détenteurs d'une licence CMEA (Commission pour le Milieu Estuarien et les poissons Amphihalins). Ils ciblent donc spécifiquement les espèces amphihalines, principalement en estuaire et parfois en mer. Ces navires, de moins de 12 mètres (sans AIS), ont

obligation de déclarer leurs captures à la DPMA/DGAMPA via des applications (récemment Visiocapture). L'analyse de ces données de déclaration est délicate et doit être réalisée finement, compte tenu de possibles erreurs de saisie, de taille ou de poids qui pourraient avoir des répercussions sur des espèces à faibles tonnages. L'analyse de ces données a été initiée, se concentrant initialement sur l'anguille et le saumon dans le cadre de la DCF, et cette analyse se poursuivra en 2024 pour d'autres espèces afin d'informer l'OE de la DCSMM (cf. I.1.2.1 Analyse des données déclaratives : SACROIS-SACAPT-VisioCapture). Toutes les captures effectuées sans licence CMEA sont considérées comme des prises accessoires. Le programme Obsmer vise à estimer ces quantités grâce à des observateurs embarqués sur des navires généralement supérieurs à 12 mètres (avec AIS qui fournissent la localisation GPS des captures). Cependant, Obsmer ne représente que 3 à 4% des marées annuelles, rendant les extrapolations difficiles.

Ainsi, il apparaît que la quantification des prélèvements d'espèces amphihalines en mer demeure complexe et incomplète avec des données souvent fragmentaires et des systèmes de déclaration qui ne sont pas encore parfaitement harmonisés.

Quantifier les captures de migrateurs amphihalins en milieu marin est essentiel pour évaluer l'impact réel des activités humaines, pour éclairer la gestion des pêches et la conservation de ces espèces. Ces informations peuvent être corrélées avec les connaissances existantes sur les zones fonctionnelles. L'identification spécifique des corridors migratoires utilisés par ces espèces amphihalines offre une perspective cruciale pour évaluer la sensibilité de ces zones aux prélèvements accidentels. Cette avancée permettrait d'identifier les espèces les plus touchées et d'élaborer des stratégies de gestion adaptées pour minimiser les impacts négatifs sur ces populations dans les zones à risque. La modification des zones de pêche, l'établissement de périodes de fermeture pendant les migrations, ou l'adoption de technologies de pêche plus sélectives dans les corridors migratoires critiques peuvent être envisagés. Pour certaines espèces, la quantification des captures accessoires en mer est aussi une des composantes clé permettant d'améliorer l'estimation de l'abondance des populations. Par exemple, si les passes à poissons ou d'autres dispositifs de comptage permettent d'évaluer les abondances de saumons adultes à la remontée dans les cours d'eau, l'évaluation de l'abondance des retours à la côte après les migrations marines nécessite de connaître le niveau de prélèvements en mer dans les zones côtières (Lebot et al., 2023).

V.1.4. Identifier l'origine des individus capturés ou observés en mer

L'identification de l'origine des individus capturés en mer est un élément de connaissance essentiel pour garantir une gestion intégrée et ciblée des espèces et de leurs populations. Cette information peut venir compléter d'autres méthodes pour confirmer l'identification des zones fonctionnelles tels que les corridors migratoires ou zones de nourricerie. Elle est également essentielle pour évaluer la contribution d'une zone de croissance côtière pour une population en particulier. Dans le cas d'individus prélevés par la pêcherie, c'est une information également fondamentale qui est nécessaire pour évaluer la part de prélèvement acceptable en mer par rapport à un stock de reproducteurs (dans le cas des espèces potamotoques) issus d'un bassin versant particulier. Avec

les niveaux de prélèvement en mer et la taille des populations, cette information est nécessaire pour identifier les priorités en termes d'évaluation et calibrer d'éventuelles mesures de réduction.

V.1.5. Mieux connaître les traits de vie et leur évolution (survie, croissance), et le régime trophique

La connaissance des traits de vie des poissons migrateurs amphihalins fournit des données scientifiques solides pour orienter les décisions stratégiques, minimiser les impacts anthropiques, et assurer la conservation à long terme de ces acteurs clés des écosystèmes aquatiques. En facilitant l'acquisition de connaissance sur leur écologie en mer, elle permet de mieux comprendre la réponse des individus et des populations aux variations de l'environnement en lien notamment avec les pressions anthropiques. La capture d'individus en mer permet ainsi d'avoir accès à des stades de vies entre les juvéniles et les adultes qui vont offrir des perspectives uniques.

La dispersion et la survie des amphihalins sont des indicateurs clés influençant la connectivité entre les habitats d'eau douce et salée. Une analyse approfondie de ces traits permet d'identifier les corridors migratoires cruciaux, d'évaluer la viabilité des populations, et de guider les interventions pour la préservation et la restauration des habitats nécessaires à la reproduction. La croissance des amphihalins constitue un indicateur sensible de la qualité environnementale et de la disponibilité des ressources alimentaires. Des études approfondies de la croissance permettent de détecter des variations potentielles liées à des changements environnementaux, offrant ainsi des informations précieuses pour adapter la gestion aux changements environnementaux en cours. L'évaluation de l'état physiologique des amphihalins, incluant des paramètres tels que les taux métaboliques et les indicateurs de stress, fournit des indications sur la santé des individus et in fine sur la réponse de populations. Ces données sont cruciales pour anticiper les impacts des perturbations environnementales et concevoir des stratégies de gestion adaptées aux changements environnementaux. Une meilleure connaissance des régimes trophiques des amphihalins s'avère indispensable pour comprendre leur place dans les réseaux trophiques (Acou et al., 2013 ; Lizé et al, 2023). Cette connaissance peut permettre de nourrir des approches écosystémiques de la gestion en intégrant les interactions trophiques avec d'autres compartiments des écosystèmes.

V.1.6. Evaluer l'impact des énergies marines renouvelables

En raison de vents plus forts et plus réguliers, et d'éoliennes plus grandes et plus puissantes, l'éolien en mer (vs terre) à une très forte potentialité de production d'énergie. Bien qu'en retard par rapport à d'autres pays voisins (Royaume-Uni, Allemagne, Pays-Bas, etc.), la France a pour objectif de produire 40% d'électricité d'origine renouvelable d'ici 2030 (19.1% en 2022). Cela se traduit par un investissement massif dans éolien offshore qui permettra de passer d'une production actuelle de 2,4 GW à environ 6 GW en 2028 (<https://www.eoliennesenmer.fr>). Dans le milieu marin, les poissons migrateurs utilisent des stimuli environnementaux (courants, gradients de température, champs magnétiques, terrestres, son, etc.) pour s'orienter et naviguer (Davidsen, 2010 ; Chaparro-Pedraza & de Roos, 2019 ; Merg et al., 2020). Les impacts que présentent ces installations sur les espèces amphihalines restent largement méconnus et sont probablement variables entre les

espèces, les phases du projet (prospection, construction, exploitation et démantèlement) et leur localisation sur les routes migratoires. Dans le cadre d'un référentiel technique de l'Office Français de la Biodiversité (OFB), une première analyse des risques d'interactions entre espèces et pressions émises par les différentes phases d'activité d'un parc éolien en mer a récemment été réalisée sur la base de dire d'experts. Les éléments présentés ci-dessous s'appuient largement sur ces travaux (Miquerol et al., 2023).

Tout d'abord, la phase de prospection génère des bruits sous-marins (battages de pieux, activité maritime accrue, etc.). Ces sons se situent dans la gamme de fréquences détectées par les espèces migratrices amphihalines. Cela peut altérer leur comportement migratoire en induisant des réactions d'aversion ou en créant des barrières. Par exemple, les aloses et l'anguille européenne, qui ont une vessie natatoire proche ou reliée à l'oreille interne, pourraient être particulièrement vulnérables aux barotraumatismes. La phase de construction du parc éolien peut engendrer des perturbations physiques des habitats marins qui peuvent être des zones fonctionnelles vis-à-vis des amphihalins. Les espèces encourent un risque d'exposition à la remise en suspension des sédiments et les conséquences de cette exposition dépendront de divers facteurs, tels que la concentration et la durée d'exposition, ainsi que le stade de vie des individus. Par exemple, les jeunes anguilles vivant dans les zones côtières peuvent être plus vulnérables que les individus plus âgées. Cette remise en suspension des sédiments peut également exposer les poissons à plusieurs contaminants, surtout pour les poissons anadromes, qui sont en phase de croissance et sujets à la bioaccumulation. De plus, l'exposition aux émissions de lumière artificielle la nuit pourrait influencer le comportement des lamproies (attraction/aversion), de l'anguille européenne (évitement des zones éclairées), et de l'esturgeon d'Europe (attiré par les émissions lumineuses de faible intensité). Ces espèces, principalement actives la nuit, pourraient voir leur comportement modifié par ces nouvelles sources lumineuses. Ces phases sont relativement courtes (de quelques mois à jusqu'à 2 ans) mais peuvent localement avoir un impact important sur les espèces amphihalines.

Pendant la phase d'exploitation (de 15 à 25 ans), un aspect important à considérer est l'impact potentiel du magnétisme généré par les câbles sous-marins de raccordement qui ramène l'électricité produite à terre. Les champs électromagnétiques générés peuvent potentiellement impacter l'anguille européenne, le saumon atlantique, les lamproies et l'esturgeon notamment. Ces espèces utilisent les champs magnétiques terrestres pour s'orienter grâce à des particules magnétiques (magnétite) logée dans leur oreille interne. Les champs électromagnétiques des parcs éoliens peuvent donc potentiellement perturber leur comportement (direction) de nage. Bien d'autres effets décrits pour d'autres espèces existent (effet barrière, effet réserve, effet récif, etc.). Cependant, il est essentiel de noter que les recherches sur ce sujet sont encore au tout début, et qu'il est à ce jour impossible d'évaluer l'impact d'un parc éolien, et encore moins d'une succession de parcs, situés sur les routes migratoires des espèces amphihalines.

Dans ce contexte, il est crucial de confirmer que ces espèces utilisent des zones fonctionnelles bien caractérisées. Si c'est le cas, leur identification est nécessaire pour orienter le développement des parcs éoliens de manière à éviter ces zones sensibles. Une planification minutieuse permettra de

limiter le risque d'interactions entre les EMR et les espèces amphihalines. En complément, il est crucial d'examiner la façon dont la sensibilité de ces espèces peut dépendre de divers facteurs, tels que leur stade de développement et leur capacité à s'adapter à des conditions environnementales modifiées (Acou et al., 2022). La gestion des EMR doit ainsi intégrer cette double perspective, en mettant en œuvre des mesures d'atténuation ciblées qui tiennent compte des caractéristiques propres aux espèces amphihalines et à leurs habitats clés. En intégrant cette approche par le risque dans les stratégies de planification, les décideurs peuvent élaborer des solutions afin de concilier le développement des EMR avec la conservation de ces espèces migratrices.

V.2. Méthodes

V.2.1. Modèles de distribution

Les avancées réalisées dans le cadre du programme MigrenMer ne permettent pas de renseigner les critères d'états de la DCSMM nécessaire à l'évaluation du BEE en utilisant les modèles de distribution actuellement développés. La complétion de la base de données actuelles semble une des priorités afin de développer davantage les modèles de distribution employés au cours de cette action R&D. Le programme Interreg DiadSea initié début 2024 s'inscrit directement dans cet objectif en permettant l'apport de données complémentaires provenant de collaborateurs européens. Cette nouvelle opportunité devrait permettre d'étendre les prédictions des modèles à une plus large échelle et de compléter les données dans les eaux françaises métropolitaines en augmentant la densité des échantillonnages dans nos eaux. L'apport de DiadSea dans la continuité du volet modélisation statistique porté par le programme MigrenMer permettra in fine de statuer sur les limites de ces méthodologies pour répondre aux besoins des gestionnaires et aux exigences des directives européennes. Les modèles de distribution développés ont mis en avant la distribution des poissons migrateurs amphihalins à l'échelle de l'atlantique nord-est mais visent également à répondre à différents besoins identifiés par les gestionnaires. Les prédictions renseignant des données de présence/absence pourront être mobilisées pour l'identification des zones fonctionnelles et par conséquent également l'évaluation de l'impact des EMR sur ces espèces. Cependant, au vu de l'échelle des prédictions et étant donné que la composante saisonnière des migrations n'est pas prise en compte dans ces modèles faute de données, ils ne pourront pas permettre une identification à des échelles spatiale et temporelle fines, mais plutôt apporter des premiers éléments de réponse aux besoins identifiés. Les sorties des modèles permettent également, à l'image de l'analyse risque pêche réalisée dans le cadre de la DHFF, de contribuer à identifier les zones comportant un risque d'interaction entre activités de pêche et espèces amphihalines afin d'estimer les risques de capture dans le cadre de la quantification des prélèvements en mer. Dans le cas où les limites pour renseigner les critères d'état de la DCSMM et l'incapacité des modèles à répondre aux besoins des gestionnaires sont confirmés, la mise en place de suivis de programme de surveillance et de dispositifs dédiés aux poissons migrateurs amphihalins peut être envisagé notamment pour évaluer le niveau d'abondance des populations en ne se cantonnant plus à des modèles de distribution de présence/absence mais bien d'abondance. Cependant au vu des coûts importants de telles opérations, il sera primordial d'évaluer la balance

entre l'apport potentiel de ces suivis ciblant les migrateurs amphihalins, les couts de ces suivis et l'impact potentiel de cette méthodologie invasive sur les espèces étudiées.

V.2.2. Collecte et Bancarisation d'échantillons biologiques

Une autre piste de travail consisterait à développer et coordonner la collecte d'échantillons biologiques (otolithes, écailles, nageoires) de migrateurs en mer, assurer leur bancarisation en vue d'analyses ultérieures. Les échantillons biologiques donnent accès à un grand nombre d'informations sur le poisson ou l'environnement qu'il fréquente (ou fréquentait) grâce à diverses méthodes : étude structurale, chimique, génétique, etc. Au plan scientifique, ils contribuent à la caractérisation actuelle et rétrospective des individus ou des populations de poissons, au regard des traits de vie, de l'évolution ainsi que de la diversité génétique de ces populations et des modifications des conditions environnementales dans lesquelles elles évoluent. Sur le plan opérationnel, ils participent à la définition des opérations de protection et de gestion des espèces.

Dans le cadre du programme MigrenMer, la collecte d'échantillons biologiques a été initiée. Elle a été opportuniste et s'est basée sur des projets déjà existants (programme ARPEGI dans le Parc Naturel Marin Estuaire de la Gironde et de la mer des Pertuis, programme de connaissance COMIMER en Aquitaine, ou programme d'embarquement dans le Parc Naturel d'Iroise). Depuis 2022, des échantillons d'une soixantaine d'individus (principalement des aloses et truites de mer) ont été récoltés selon un protocole de prélèvement biologiques rédigé pour l'occasion (Koubaa et al., 2023). Il précise comment réaliser les prélèvements des échantillons biologiques (écailles, nageoires et otolithes) des espèces amphihalines. Des kits de prélèvements ont été distribués aux partenaires et pêcheurs volontaires. Cette récolte nécessite une approche méthodique et rigoureuse pour garantir la préservation optimale des échantillons et la qualité des données archivées. Tout d'abord, lors de la collecte sur le terrain, il est essentiel de mettre en œuvre des protocoles normalisés en veillant à minimiser les contaminations croisées entre échantillons pour les analyses génétiques futures. Une fois collectés, les échantillons sont labélisés, en enregistrant des informations cruciales telles que l'espèce, la date, le lieu de prélèvement, la taille du poisson, et d'autres paramètres pertinents pour les futures études. Ensuite, les échantillons ont intégré et été bancarisés dans la base de données COLISA (Collection of Ichthyological Sample ; <https://www.colisa.fr/>) qui permet la préservation à long terme des prélèvements et facilite leur exploitation ultérieure. Il semble utile d'étendre et officialiser la collecte à de nouveaux programmes (campagnes Ifremer, Interreg DIADSEA à venir, etc.) et nouvelles zones (autres parcs marins ou AMP). Mais pour cela, il convient de s'assurer que cette collecte respecte les aspects réglementaires (collecte et transport d'espèces menacées) et que les ressources humaines sont suffisantes pour coordonner ce travail.

V.2.3. Téléométrie Acoustique

Comme évoqué précédemment, l'identification des zones fonctionnelles sur la base des données de captures disponibles issues de suivis professionnels et/ou scientifiques (Cf. I.1.1 Identifier et caractériser les zones fonctionnelles marines des espèces amphihalines) semble un objectif impossible à atteindre. Des méthodes alternatives doivent être utilisées et la téléométrie acoustique semble désormais une bonne candidate (Lasne et al., 2011 ; Lennox et al., 2023).

La téléométrie acoustique consiste à équiper des poissons de petits émetteurs acoustiques dotés d'une batterie interne à autonomie limitée (quelques semaines à quelques mois). Ces marques émettent à intervalle régulier, des signaux acoustiques individuels qui peuvent être interceptés activement lors de suivis par bateau et/ou passivement à l'aide d'un réseau d'hydrophones fixes disposés dans la zone d'étude. La distance de détection ne dépassant pas quelques centaines de mètres, cette technique a plus facilement été utilisée pour étudier le comportement des espèces amphihalines au sein de zones spatiales limitées telles que les rivières (Trancart et al., 2018), lacs (Trancart et al., 2017), estuaires (Bultel et al., 2014) ou lagunes et ciblant des individus de grande taille (adulte) en lien avec la taille importante des émetteurs. Cette technique a été utilisée avec succès pour caractériser les patrons de dévalaison et estimer les domaines vitaux de l'esturgeon dans l'estuaire de la Gironde (Acolas et al., 2012). De même, dans l'estuaire de la Loire, la téléométrie acoustique a permis de cerner le rôle fonctionnel de l'influence du bouchon vaseux sur la dynamique migratoire de la grande alose (Tétard et al., 2016).

Les avancées technologiques (miniaturisation des émetteurs) et l'existence de réseaux d'hydrophones déployés à large échelle sont deux éléments qui favorisent son utilisation pour les espèces amphihalines en mer. Les marques acoustiques actuelles permettent par exemple d'équiper des juvéniles de saumons (post-smolt de 15 cm en moyenne) et d'étudier leur patron de migration dans les zones côtières de la mer d'Irlande (Lily et al., 2023). De nombreux hydrophones sont actuellement déployés dans les rivières et eaux marines européennes et sont mutualisés au sein d'un réseau européen appelé ETN (European Tracking Network). ETN permet des synergies entre les différents réseaux de suivi acoustique (du suivi local au suivi à large échelle) en favorisant l'utilisation d'équipements compatibles et le partage des données. Ces réseaux permettent de mieux comprendre les mouvements et l'utilisation de l'habitat des espèces marines mobiles (Lennox et al., 2023). Par exemple, les projets Fish INTEL (<https://fishintel.ifremer.fr/>) ou encore Fish OWF (<https://www.france-energies-marines.org/projets/fishowf/>) sont des projets ambitieux qui visent à mieux comprendre les mouvements à large échelle et au sein des parcs éoliens offshore d'espèces sédentaires (homard, raies, roussette), mobiles ou migratrices (bar, lieu jaune, dorade grise, émissole, etc.). Ces projets se basent sur des réseaux de téléométrie acoustique installés spécifiquement dans les parcs éoliens en mer et ceux disponibles plus largement dans le cadre d'ETN. Ces réseaux actuellement déployés ont permis par exemple de détecter des aloses feintes marquées en Belgique dans le parc éolien de Saint Briec (Côtes d'Armor), ou d'anguilles argentées marquées en Suède dans le parc éolien de Courseulles-sur-Mer (Calvados) (France Energie Marine,

com. pers.). Ces informations sont précieuses pour renseigner les voies de migration, améliorer notre compréhension des mouvements et de la connectivité au sein des écosystèmes aquatiques.

Les avancées techniques de la méthode laissent entrevoir la possibilité d'étudier les comportements des espèces amphihalines, voire d'identifier des zones fonctionnelles dans le milieu marin. Mais le programme doit être ambitieux, déployé au sein de plusieurs sites tests de façades différentes, pour permettre des synergies avec les réseaux en place ou à venir. Des réseaux denses d'hydrophones peuvent être déployés localement pour renseigner précisément (à quelques mètres près ; Trancart et al., 2019) les couloirs de migration privilégiés, profondeurs de nage et période au sein d'estuaires et/ou d'aires marines protégées. Et les réseaux d'hydrophones en place dans le cadre d'ETN, ou qui seront déployés au sein des parcs éoliens, seront utiles pour renseigner les déplacements potentiels à plus large échelle des individus marqués. Ce programme nécessite également une collaboration entre plusieurs établissements. Avec l'Ifremer et France Energie Marine qui déploient des réseaux d'hydrophones en milieux estuarien et côtier, l'INRAE et les associations de migrateurs qui grâce à leurs stations de comptage de poissons migrateurs peuvent fournir les individus, l'OFB qui précisent les besoins de connaissance au niveau local (estuaire, AMP ou parcs marins), le MNHN (BOREA) qui maîtrise cette technologie. Ces collaborations sont nécessaires pour sélectionner les espèces (et stades), sites d'intérêt et mutualiser les parcs d'hydrophones. Une collaboration avec des pêcheurs professionnels semble également indispensable pour notamment cibler les zones connues d'agrégation d'espèces (e.g. aloses) en mer et identifier des zones fonctionnelles potentielles. Bien évidemment, ce programme devra être co-construit avec tous ces partenaires et être coordonné à l'échelle nationale possiblement dans le cadre du PNMA.

Comme toute méthode, la télémétrie acoustique présente des limites (Wright et al., 2022). L'une des principales limites réside dans la portée des signaux acoustiques sous l'eau qui peut être réduite par des obstacles physiques, le bruit des navires, la nature des sédiments, ou même la topographie du fond marin. Pour maximiser les détections, le nombre d'hydrophones à déployer doit donc être important ce qui rend le projet onéreux. Mais les instituts (Ifremer, INRAE, MNHN, etc.) possèdent des parcs d'hydrophones qui pourraient être mutualisés. A titre d'exemple, plus de 300 hydrophones ont été déployés dans le cadre de l'étude de Lily et al. (2023) en mers celtiques. En milieu profond et ouvert, des hydrophones spécifiques (e.g. TBR 800 de [®]ThelmaBiotel) qui disposent d'une fonction de déclenchement motorisée et télécommandée sont à privilégier pour faciliter les opérations de pose ou de relargage (pour la collecte des données enregistrées). Cela représente également un coût supplémentaire qu'il faut prendre en compte. Enfin, la taille des émetteurs acoustiques peut limiter leur utilisation chez les espèces ou individus de petite taille. Mais comme évoqué précédemment, les progrès de la technologie permettent de marquer des saumons juvéniles de 15 cm en moyenne (Lily et al., 2023). Et des émetteurs encore plus petits (type V4 chez [®] VEMCO) sont actuellement disponibles. La durée de vie des émetteurs est évidemment proportionnelle à leur taille, et un compromis devra être trouvé pour chaque espèce (ou stade d'espèces) entre la taille minimum des individus à marquer et la durée d'émission des signaux acoustiques souhaitée. Malgré ces contraintes, la télémétrie acoustique demeure une méthode

précieuse et puissante pour comprendre les mouvements des poissons migrateurs amphihalins et semble prête à être testée dans le milieu marin pour les espèces amphihalines.

V.2.4. Marquage-Recapture

Les méthodes de marquage-recapture se révèlent d'une forte utilité pour répondre aux besoins spécifiques identifiés dans l'étude et la gestion des poissons migrateurs amphihalins. Ces approches, fondées sur des modèles bien éprouvés ont le potentiel pour fournir une panoplie d'informations indispensables pour éclairer divers aspects, allant de la dispersion et de la survie à la quantification des prélèvements et à l'évaluation de l'abondance des populations. En marquant individuellement des poissons et en suivant leurs mouvements entre les habitats continentaux et marin, il est possible de cartographier les voies migratoires. De même, l'estimation des taux de survie obtenue par le biais du marquage-recapture, est cruciale pour évaluer la viabilité des populations amphihalines. Ces données permettent d'identifier les périodes et les habitats critiques où des mesures de conservation doivent être ciblées pour maintenir des populations robustes. Cependant, la probabilité de recapturer l'individu marqué reste très faible et est un des principaux points de blocages à l'application de ces méthodes au poissons migrateurs amphihalins en milieu ouvert. Fournir le matériel nécessaire à la lecture des tags à l'ensemble des professionnelles susceptibles de recapturer les individus est également complexe et dans le cas contraire compter uniquement sur les campagnes scientifiques semble utopiste. L'efficacité de cette méthode risque donc d'être entravé par la rareté de ces espèces en milieu marin, rendant difficile la capture et le suivi individuel à des niveaux suffisamment représentatifs.

Si l'utilisation de méthode de marquage recapture classique s'avère être compromis, les techniques de close-kin mark-recapture permettant d'évaluer le niveau d'abondance des populations sur la base de l'estimation des liens de parenté semble être une solution pour les espèces à faible occurrence (Hillary et al., 2018). En analysant les relations génétiques entre les individus, il est possible d'estimer la taille effective de la population (Ruzzante et al., 2019). Cette information est cruciale pour évaluer la santé globale des populations amphihalines en mer et en milieu continental, offrant ainsi des données précieuses pour la gestion. Étant une méthodologie récemment développée, son utilité potentielle pour le suivi des amphihalins reste à être confirmée. Il est impératif d'évaluer la probabilité de parenté entre deux individus au sein de l'échantillon afin de déterminer la taille d'échantillon nécessaire et de prendre en considération des facteurs tels que le mélange complet ou partiel des géniteurs, une fécondité constante avec l'âge, etc. Le potentiel prometteur de la close-kin mark-recapture doit motiver des travaux futurs visant à surmonter les limites identifiées dans son application.

En somme, les méthodes de marquage-recapture se positionnent comme des outils polyvalents et indispensables pour répondre aux besoins variés liés à l'étude et à la gestion des amphihalins. Leur application judicieuse permet d'obtenir des données riches et spécifiques, contribuant ainsi de manière significative à la conservation et à la gestion durable de ces espèces emblématiques. Néanmoins, l'ensemble de ces techniques exigent des ressources continues pour un suivi à long

terme, impliquant des coûts et des efforts considérables. L'estimation de la survie des amphihalins en mer peut être entravée par la difficulté à distinguer les causes spécifiques de mortalité. De plus, l'abondance et la capturabilité en mer relativement très faible des amphihalins par rapport aux autres espèces marines ayant fait l'objet d'études semblable ne facilite pas la mise en place de telles méthodes.

V.2.5. Suivis ADNe

Le développement très rapide des méthodes basées sur l'analyse de l'ADN environnemental (ADNe), notamment à travers le métabarcoding et la ddPCR, représente une avancée significative pour l'identification des zones fonctionnelles des poissons et l'évaluation de leur niveau d'abondance au sein de ces zones (Ratcliffe et al., 2021; Atkinson et al., 2022). Le métabarcoding, basé sur l'analyse de l'ADNe extrait de l'eau, permet une détection rapide et non invasive des espèces présentes dans un environnement. Le métabarcoding est une approche qui consiste à séquencer simultanément de multiples échantillons d'ADN à partir d'un mélange complexe (Harper et al., 2018). L'idée principale est d'amplifier une région spécifique de l'ADN, appelée "barcode" ou "métabarcode", qui varie entre les espèces. En séquençant ces métabarcodes, on peut identifier les différentes espèces présentes dans un échantillon en fonction de leurs séquences uniques. En utilisant ces marqueurs spécifiques (amorces 12S-V5 chez les poissons; Miya et al., 2020), la présence des amphihalins à différentes échelles spatiales peut être étudiée, offrant une vision holistique de leur aire de distribution (Wood et al., 2019). Cette approche est particulièrement pertinente pour les poissons migrateurs amphihalins (Fraija-Fernandez et al., 2020 ; Barco et al., 2022 ; Veron et al., 2023), et autre espèces à occurrence rares et cryptiques qui sont peu capturés, car elle permet d'obtenir des informations complémentaires avec les techniques de modélisation (Wang et al., 2021). Des limites dans l'interprétation des résultats sont à prévoir entre les deux méthodologies distinctes (échelles temporelles entre les prélèvements et données de captures) mais elles restent complémentaires afin de contrôler de possibles oublis. Cette approche non intrusive offre une solution innovante pour surveiller les populations de poissons migrateurs sans perturber leur habitat ou leur comportement (Bylemans et al., 2017).

En complément la ddPCR permet, en mesurant la concentration absolue de séquences spécifiques, d'estimer le niveau d'abondance des populations de manière quantitative (Capo et al., 2019). Cette technique permet la détection d'ADN en faibles concentrations, ce qui est particulièrement pertinent dans des environnements marins où la dilution peut être importante (Hestetun et al., 2023). Cependant, cette méthodologie nécessite des fréquences d'échantillonnage élevées dans le temps et l'espace, entraînant des coûts importants, et son application à des espèces à occurrence rare en mer doit encore être éprouvée.

L'utilisation de l'ADNe pour les poissons migrateurs amphihalins, bien que prometteuse, présente également des limites inhérentes à la technique. Tout d'abord, la variabilité de la qualité et de la quantité de l'ADN extrait de l'eau peut influencer la précision des résultats (Wang et al., 2021). Le respect strict des protocoles de prélèvements et de stockage est crucial pour éviter toute

contamination externe, assurant ainsi l'intégrité des échantillons en vue d'analyses futures (Clarke et al., 2021). Les échantillons d'ADN collectés peuvent être soumis à la dégradation, aux mouvements de la mer, aux fluctuations des marées ou aux prédateurs ciblant l'espèce étudiée (Rourke et al., 2021). Ainsi, la simple présence d'ADN ne garantit pas la détection de l'espèce, et la précision de sa distribution à une échelle fine demeure difficile à établir. De plus, bien que l'ADNe soit une méthode non intrusive, elle ne permet pas d'obtenir des informations détaillées sur les caractéristiques individuelles des poissons migrateurs. Par exemple, elle ne fournit pas d'indications sur l'âge, la taille, la condition physique ou d'autres paramètres spécifiques à chaque individu, ce qui peut être crucial pour comprendre les variations au sein des populations. Les poissons migrateurs amphihalins présentent une complexité supplémentaire, car les fragments d'ADN ne permettent généralement pas de distinguer les différents stades de vie de ces espèces vies (Clarke et al., 2021). L'ADNe peut également présenter des défis dans la distinction des espèces très proches sur le plan génétique. Dans le cas des amphihalins, où des espèces apparentées peuvent coexister, la résolution taxonomique peut être limitée, affectant la précision de l'identification des espèces et la compréhension des interactions écologiques spécifiques. Ces limitations soulignent l'importance de combiner les approches moléculaires avec d'autres méthodes de collecte de données, notamment des techniques plus traditionnelles afin d'obtenir une image complète et fiable des populations d'amphihalins.

V.2.6. Valorisation du réseau de stations de contrôle des Migrations (STACOMI)

Le réseau des stations de contrôle des migrations (STACOMI) est une base de données qui regroupe l'ensemble des suivis du nombre de migrateurs amphihalins utilisant les passes à poissons en montaison et dévalaison en France métropolitaine. La quantification des flux de migrants en milieu continental (également via le comptage des frayères et la pêche scientifique à l'électricité) peut compléter l'évaluation des populations en mer citée précédemment afin de mettre en parallèle l'état des stocks de poissons migrateurs amphihalins avec la quantification et la détermination de l'origine des prélèvements de ces derniers. Cependant, l'exploitation des STACOMI présente des limites, notamment liées au comportement de migration de certaines espèces amphihalines et à la répartition non aléatoire des stations. Par exemple, l'alose feinte, connue pour ne pas remonter suffisamment dans les cours d'eau, pose un défi pour un suivi aisé en milieu continental. Dans de tels cas, il peut être préférable de privilégier les méthodes de suivi en mer/estuaire, mettant en évidence la nécessité de combiner différentes approches pour obtenir une image complète et précise des déplacements des poissons migrateurs amphihalins.

V.2.7. Valorisation des suivis réalisés lors suivis environnementaux dans le milieu marin

La mobilisation et transmission des suivis environnementaux dans le milieu marin est une obligation réglementaire qui permet potentiellement d'acquérir des données spatiales et temporelles additionnelles. Ces données versées dans DEPOBIO (<https://depot-legal-biodiversite.naturefrance.fr/>) et visualisables dans OPENOBS (<https://openobs.mnhn.fr/>) ne vise

pas nécessairement à améliorer les modèles statistiques existants, mais plutôt à obtenir des informations supplémentaires sur la saisonnalité des occurrences des espèces amphihalines dans les zones prioritaires pour l'implantation des EMR. A ce jour, aucune analyse spécifique de ces données n'a été menée pour vérifier si certaines espèces amphihalines sont présentes dans les jeux de données. Avec la multiplication d'études dans le contexte du déploiement des EMR, un examen de ces jeux de données s'avère nécessaire pour évaluer leur intérêt vis-à-vis des espèces amphihalines et leur complémentarité éventuelle par rapport aux données scientifiques et issues des suivis professionnels compilées dans la base MigrenMer.

V.2.8. Valorisation des données issues du suivi des captures

V.2.8.1. Analyse Risque Pêche

Une des premières solutions pour quantifier les prélèvements en milieu marin serait d'ajouter une composante quantitative à l'analyse risques pêche réalisée dans le cadre de la DHFF. Cela permettrait, en croisant le nombre d'individus par marée observée et le nombre total de marées, d'estimer les prélèvements sur les populations dans des zones à risque identifiées localement. Dans le cas des aloses et des salmonidés notamment, une telle estimation de l'ordre de grandeur des volumes capturés accidentellement serait nécessaire afin d'éclairer les décisions de gestion. La valorisation de l'analyse de risque spatialisée par l'identification des secteurs de plus forte co-occurrence permettrait de circonscrire les estimations quantitatives à ces zones où les captures pour ces espèces sont plus fréquentes. Cela contribuerait à réduire les fortes incertitudes liées à cette méthodologie, qui constituent le principal frein à son utilisation.

V.2.8.2. Analyse des données déclaratives

Afin de quantifier les prélèvements à la mer, une seconde approche concernant cette fois ci les activités de pêche professionnelles ciblées va être réalisée pour renseigner l'objectif environnemental (OE) D01-PC-OE03-ind1 de la DCSMM. Cet OE consiste à évaluer « le nombre de captures d'amphihalins déclarées/an par les pêcheurs professionnels dans les estuaires, les panaches estuariens et les graux à l'aval de la limite la salure des eaux (LSE) ». Pour l'anguille, la cible à atteindre est fixée à « -60% de mortalité par pêche par rapport à une période de référence (2004-2008) qui correspond à la mise en place du Plan de Gestion Anguille (PGA) ». Pour les autres espèces (esturgeon européen, grande alose et aloses feintes atlantiques et méditerranéennes, lamproies marines et fluviatiles, saumon atlantique et truite de mer), la cible fixée est « un maintien ou une réduction de cette mortalité par pêche », la période de référence restant à fixer. Cette action qui débutera en 2024 vise à reconstituer des séries chronologiques robustes nécessaire à l'interprétation des résultats pour l'ensemble des EIC, l'anguille et la truite de mer en mobilisant les données déclaratives ainsi que sur un ensemble de jeux de données permettant la mise en qualité de ces données. Un OE avec des indicateurs opérationnels est donc attendu pour fin 2024.

V.2.8.3. Caméras embarquées, contrôle et observation des professionnelles

La mise en place des caméras sur les fileyeurs est à ce jour sur la base du volontariat et pourra se généraliser dans le cadre de l'ARP DHFF pour la surveillance des captures de mammifères et oiseaux marins. Ces suivis pourront également permettre d'évaluer les mortalités liées aux prélèvements des poissons migrateurs amphihalins identifiables sur caméra (esturgeon, saumon, ...) à l'image des embarquements effectués dans le cadre du programme COMIMER et ainsi compléter les données déclaratives. L'efficacité de ces méthodes dépendront directement du caractère obligatoire ou non de la surveillance et de l'acceptation par les professionnelles afin de garantir un suivi continu dans l'espace et le temps. L'aspect volontaire de la surveillance actuelle souligne la nécessité d'une démarche plus systématique et normalisée pour assurer la fiabilité et la cohérence des données recueillies.

V.2.9. Synthèse bibliographique & Analyse expérimentale ex-situ

Une consolidation des ressources bibliographiques et une programmation de synthèses régulières sur des questions ciblées se révèle indispensable.

Par exemple il serait utile d'engager une synthèse bibliographique plus systématique sur les risques associés au bruit sous-marin pendant la construction et l'exploitation des EMR, ainsi que sur le magnétisme généré par les câbles électriques et leur dissémination. Des travaux étant déjà réalisés par France Energies Marine sur les espèces d'intérêts communautaires et dans le cadre du référentiel technique de l'OFB plus généralement sur les EMR, un croisement de l'ensemble de ressources disponibles sur les espèces amphihalines en mer à ce sujet est nécessaire avant de conduire à des expérimentations en milieu contrôlé. La priorisation de ces analyses expérimentales pourra s'appuyer sur la hiérarchisation des impacts, en se basant sur les connaissances scientifiques actuelles, et sur les espèces identifiées comme présentant un risque d'interaction selon les données de télémétrie acoustique et les études d'impact. Ce processus assure une approche ciblée, orientant les efforts vers les questions les plus critiques pour éclairer les décisions de gestion des EMR tout en préservant les populations amphihalines

Tableau 13. Besoins décelés à la suite du Programme MigrenMer et méthodes à privilégier pour y répondre. Méthodes non considérées : Bio-acoustique, Caméras optiques

Méthodes\Besoins	Identifier et caractériser les zones fonctionnelles marines	Evaluer les abondances des populations sur le continuum terre/mer	Quantifier les prélèvements en mer	Identifier l'origine des individus capturés ou observés en mer	Mieux connaître les traits de vie et leur évolution (survie, croissance), et le régime trophique	Evaluer l'impact des énergies marines renouvelables
<i>Modèles de distribution</i>	X	Dispositifs de suivis dédiés aux amphihalins	Contribution par l'estimation du risque de captures			X
<i>Collecte et Bancarisation d'échantillons biologiques</i>	Microchimie et isotopie sur les tissus durs (otolithes, écailles ...): histoire de vie, occupation de l'espace, régimes trophiques	Données génétiques pour Close-Kin Mark-Recapture		Microchimie et génétique	Croissance par l'analyse des tissus durs (Scalimétrie ...) Régimes trophiques (isotopes sur divers tissus mou ou dur pour archives) Etat physiologique (stress ...)	
<i>Téléométrie Acoustique</i>	Corridor migratoire à fine échelle en zones côtières et grands estuaires					Interaction parcs/espèces à large échelle le long des côtes françaises
<i>Marquage-Recapture</i>		Close-Kin Mark-Recapture (évaluation de l'abondance sur la base de l'estimation des liens de parenté))	Quantifier la probabilité de recapture (nécessite retour des marques capturées)	X	Estimation de la dispersion et de la survie	
<i>Suivis ADNe</i>	Métabarcoding (P/A)	DDPCr				
<i>Valorisation du réseau de stations de contrôle des Migrations (STACOMI)</i>		X			Accès au poissons	
<i>Valorisation des suivis réalisés lors des études d'impacts</i>						Présence des espèces dans les zones d'EMR ; Métadonnées versées dans DEPOBIO
<i>Valorisation des données issues du suivis des captures</i>	Analyse Risque Pêche		Croisement nombre d'individus capturés par marées x nombre de marées			
	Analyse des données déclaratives : SACROIS-SACAPT-VisioCapture	Par grandes zones	OE D01-PC-OE03-ind1			
	Caméras embarquées, contrôle et observation des professionnelles	Marginalement/localement (sauf si généralisée)	Périodes de migration au niveau des embouchures			
<i>Synthèse bibliographique & Analyse expérimentale ex-situ</i>					x	Hiérarchisation des impacts des pressions spécifiques par espèce

Conclusion

À la suite du séminaire national GRISAM sur les poissons migrateurs amphihalins qui a pris place en 2011 (Lasne et al., 2011), la nécessité de prendre en compte la phase marine du cycle de vie de ces espèces est devenue impérative pour progresser de manière cohérente et efficace dans une démarche de conservation. Le manque de connaissances sur ce compartiment marin a souligné l'importance d'élaborer un programme à long terme visant à répondre à ces questions de recherche.

Dans cette optique le Programme MigrenMer, initié en 2019 par le pôle MIAME, a joué un rôle actif dans l'acquisition de nouvelles connaissances sur la phase marine du cycle de vie des poissons migrateurs amphihalins. De la création d'une base de données unique sur ces espèces au développement d'un modèle de distribution à l'échelle de l'Atlantique Nord-Est, l'ensemble de ces travaux s'inscrit dans un objectif commun de protection des espèces amphihalines. Ces avancées ont permis d'évaluer la capacité et les limites des données disponibles pour répondre aux exigences des directives européennes et aux besoins des gestionnaires.

Après avoir dressé un bilan des actions entreprises, des axes d'amélioration ont émergé pour orienter les futures priorités. Ces réflexions permettront à l'avenir de mettre en œuvre des leviers méthodologiques et d'acquisition de données importants afin d'optimiser la gestion de ces espèces sur le continuum terre/mer. Le programme européen DIADSEA ainsi que le Plan National en faveur des Migrateurs Amphihalins permettront sans doute de contribuer à répondre à certaines de ces perspectives de travail.

Remerciements

Nous tenons à remercier le pôle OFB-INRAE-Institut Agro–UPPA MIAME ainsi que la Direction de l'Eau et de la Biodiversité du Ministère de la Transition Ecologique qui ont financé ce programme. Nous sommes extrêmement reconnaissants à toutes les personnes qui ont participé à la collecte et à la compilation des données dépendantes et indépendantes de la pêche. Nous tenons aussi à remercier tous les chefs de campagne de l'Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer (IFREMER), la Direction Générale des affaires maritimes, de la pêche et de l'aquaculture (DGAMPA, ex-DPMA) et le copil Obsmer de nous avoir donné accès à leurs données.

VI. Références

- Aarestrup, K., Thorstad, E. B., Koed, A., Jepsen, N., Svendsen, J. C., Pedersen, M. I., Skov, C., & Økland, F. (2008). Survival and behaviour of European silver eel in late freshwater and early marine phase during spring migration. *Fisheries Management and Ecology*, 15(5–6), 435–440. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2008.00639.x>
- Acolas M.L., Rochard, E., Pichon, C.L., Rouleau, E. (2012). Downstream migration patterns of one-year-old hatchery-reared European sturgeon (*Acipenser sturio*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 430–431, 68–77. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.06.026>
- Acou, A., Lasne, E., Réveillac, E., Robinet, T., Feunteun, E. (2013). *Evaluation de la cohérence du réseau Natura2000 en mer pour la grande alose (Alosa alosa), l'alose feinte (A. fallax sp.), la lamproie marine (Petromyzon marinus) et la lamproie fluviatile (Lampetra fluviatilis)*. 154 + annexes.
- Acou A., Elliott S., Toison V., Boulenger C. & Beaulaton L. (2021). Matrice d'interaction entre espèces amphihalines et activité de pêche dans le milieu marin. Note d'accompagnement de l'analyse risque de pêche pour les espèces amphihalines. Rapport de l'UMS PatriNat et du Pole MIAME. 12 p. + annexes
- Acou, A., Gimard, A., Couturier, L. (2022). Quels impacts potentiels des parcs éoliens offshore sur les salmonidés ? Présentation au séminaire SAMARCH « Saumon & Truite de mer : Des outils scientifiques au service de leur prospection ». 17 et 18 mai 2022, Pléneuf Val André, France.
- Atkinson, S., Carlsson J.E.L., Ball, B., Egan, D., Kelly-Quinn, M., Whelan, K., Carlsson K. A quantitative PCR-based environmental DNA assay for detecting Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquat. Conserv.* 28, 1238-1243. <https://doi.org/10.1002/aqc.2931>
- Baglinière, J. L., Elie, P. (2000). Les aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.) ecobiologie et variabilité des populations, Quae, Institut National de la Recherche Agronomique, Paris. (2000) <https://www.quae.com/produit/438/9782759210763/les-aloses-alosa-alosa-et-alosa-fallax-spp>.
- Baglinière, J. L., Sabatié, M. R., Rochard, E., Alexandrino, P., & Aprahamian, M. W. (2003). The Allis Shad *Alosa alosa*: Biology, Ecology, Range, and Status of Populations. In K. E. Limburg & J. R. Waldman (Eds.), *Biodiversity, Status, and Conservation of the World's Shads*. (Vol. 35, pp. 85–102). American Fisheries Society.
- Bagliniere, J.-L., & Acou, A. (2019). Vie océanique chez les poissons diadromes : Connaissances et lacunes, rôle de cette phase dans le cycle biologique. *Rencontres Migrateurs de Loire*.
- Barco, A., Kullmann, B., Knebelsberger, T., Sarrazin, V., Kuhs, V., Kreutle, A., et al. (2022). Detection of fish species from Marine Protected Areas of the North Sea using environmental DNA. *Journal of Fish Biology* . <https://doi.org/10.1111/jfb.15111>
- Basset, A., Barbone, E., Elliott, M., Li, B. L., Jorgensen, S. E., Lucena-Moya, P., Pardo, I., & Mouillot, D. (2013). A unifying approach to understanding transitional waters: Fundamental properties emerging from ecotone ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 132, 5–16. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.04.012>

- Béguier, M., Beaulaton, L., & Rochard, E. (2007). Distribution and richness of diadromous fish assemblages in Western Europe: large scale explanatory factors. *Ecology of Freshwater Fish*, 16, 221–237.
- Belliard, J., Gorges, G., Le Pichon, C., Talès, E. (2009). Le peuplement de poissons du bassin de la Seine. Comprendre son évolution sous l'impact des changements générés par l'homme ou la nature. Agence de l'eau Seine-Normandie, 4, pp.44, Programme Piren Seine, 978-2-918251-03-3. hal-02592081
- Beukhof, E., Dencker, T., Palomares, M.L.D., Maureaud, A. (2019). A trait collection of marine fish species from North Atlantic and Northeast Pacific continental shelf seas. PANGAEA, <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.900866>
- Bianco, P. G. (2002). The status of the Twaité Shad, *Alosa agone*, in Italy and the Western Balkans, *Mar. Ecol.* 23 51–64, doi:10.1111/j.1439-0485.2002.tb00007.x.
- Borcier, E. (2019). Vulnérabilité de populations de poissons (*Platichthys flesus*) face aux multi-stress en estuaires : une approche intégrative. Autre [q-bio.OT]. Université de Bretagne occidentale.
- Boria, F. (2017). Etude sur l'évaluation de l'activité de pêche de loisirs en France métropolitaine. Rapport France Agrimer/BVA, 85 p.
- Bourillon, B., Acou, A., Trancart, T., Belpaire, C., Covaci, A., Bustamante, P., Faliex, E., Amilhat, E., Malarvannan, G., Virag, L., Aarestrup, K., Bervoets, L., Boisneau, C., Boulenger, C., Gargan, P., Becerra-Jurado, G., Lobón-Cerviá, J., Maes, G. E., Pedersen, M. I., ... Feunteun, É. (2020). Assessment of the quality of European silver eels and tentative approach to trace the origin of contaminants – A European overview. *Science of the Total Environment*, 743. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140675>
- Brind'Amour, A., Delaunay, D., 2018. Evaluation de l'état écologique des poissons et céphalopodes en France métropolitaine. Rapport scientifique pour l'évaluation 2018 au titre du descripteur 1 de la DCSMM, rapport scientifique du co-pilotage Ifremer, 271 p.
- Bultel, E., Lasne, E., Acou, A., Guillaudeau, J., Bertier, C., Feunteun, E. (2014). Migration behaviour of silver eels (*Anguilla anguilla*) in a large estuary of Western Europe inferred from acoustic telemetry. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 137, 23–31. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.11.023>
- Bylemans, J., Furlan, E. M., Hardy, C. M., McGuffie, P., Lintermans, M., & Gleeson, D. M. (2017). An environmental DNA-based method for monitoring spawning activity: a case study, using the endangered Macquarie perch (*Macquaria australasica*). *Methods in Ecology and Evolution*, 8(5), 646–655. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12709>
- Capo, E., Spong, G., Norman, S., Königsson, H., Bartels, P., Byström, P. (2019). Droplet digital PCR assays for the quantification of brown trout (*Salmo trutta*) and Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from environmental DNA collected in the water of mountain lakes. *PLoS ONE* 14(12): e0226638. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226638>
- Chaparro-Pedraza, P. C., de Roos, A. M. (2019). Environmental change effects on life-history traits and population dynamics of anadromous fishes. *J Anim Ecol.* 88: 1178–1190. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13010>

- Charbonnel, A., Acolas, M.L. (2022). Identification des habitats marins utilisés par l'esturgeon européen et fréquentation des aires marines protégées, projet MOMIE MOuvements MIgratoires de l'Esturgeon européen *Acipenser sturio* : habitats en mer et retour des géniteurs en fleuves. Rapport final Tâche 1, contrat de recherche et développement INRAE/OFB 2019-2022. 117p.
- Clarke, D., Allen, C., Artero, C., Wilkie, L., Whelan, K., & Roberts, D. (2021). Feasibility Study of Methods to Collect Data on the Spatial and Temporal Distribution of Diadromous Fish in Welsh Waters. Report No: 552. January, 1–103.
- Coppin, F., Delpéch, J. P. (2013). Les captures de poissons amphihalins pendant les campagnes CGFS. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00154/26572/OFB>
- Costa-Dias, S., Sousa, R., Lobón- Cerviá, J., Laffaille, P. (2009) The decline of diadromous fish in Western Europe inland waters: main causes and consequence. (Nova Science Publishers, pp. 67-92. ISBN 978-1-60692-303-0
- Dadswell, M. J., Spares, A. D., Reader, J. M., & Stokesbury, M. J. W. (2010). The North Atlantic subpolar gyre and the marine migration of Atlantic salmon *Salmo salar*: The 'Merry-Go-Round' hypothesis. *Journal of Fish Biology*, no-no. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02673.x>
- Dambrine, C., Lambert, P., Elliott, S., Boavida-Portugal, J., S. Mateus, C. O'Leary, C., Pauwels, I., Poole, R., Roche, W., Van den Berg, E., Vanoverbeke, J., Chust, G., Lassalle, G. (2023). *Biological Conservation*, 287, 110324. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110324>
- Davidson, J. (2010). Effects of environmental factors on migratory behaviour of northern Atlantic salmon.
- Delaunay D., Brind'Amour A., Acou A., Regimbart A., Thiriet P., Delesalle M. (2022). Evaluation du descripteur D1 Biodiversité – Poissons et Céphalopodes en France métropolitaine. Rapport scientifique pour l'évaluation cycle 3 au titre de la DCSMM. 214 pages + Annexes.
- Doherty, D., McCarthy, T.K. (2004). The ecology and conservation of European Smelt (*Osmerus eperlanus* L.) from Waterford Estuary, in Southeastern Ireland, *Biol. Environ. Proc. R. Irish Acad.* 104 125–130, doi:10.3318/BIOE.2004.104. 2.125.
- Drogou, Mickael, Martial Laurans, et Manon Fritsch. (2008). « Analyse de l'impact des engins de pêche sur les habitats et espèces listés dans les directives "Habitats" et "Oiseaux" (Natura 2000) - Réponse à la saisine DPMA n°2008-1014 ». Ifremer.
- Drouineau, H., Carter, C., Rambonilaza, M., Beaufaron, G., Bouleau, G., Gassiat, A., Lambert, P., Floch, S. le, Tétard, S., & Oliveira, E. de. (2018). River Continuity Restoration and Diadromous Fishes: Much More than an Ecological Issue. *Environmental Management*, 1–16. <https://doi.org/10.1007/s00267-017-0992-3>
- Elliott, S. A. M., Deleys, N., Rivot, E., Acou, A., Réveillac, E., & Beaulaton, L. (2021). Shedding Light on the River and Sea Lamprey in Western European Marine Waters. *Endangered Species Research*, 44, 409–419. <https://doi.org/10.3354/ESR01113>
- Elliott, S. A. M., Acou, A., Beaulaton, L., Guitton, J., Réveillac, E., & Rivot, E. (2023a). Modelling the distribution of rare and data-poor diadromous fish at sea for protected area management. *Progress in Oceanography*, 210, 102924, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102924>

- Elliott, S.A.M., Deleys, N., Beaulaton, L., Rivot, E., Acou, A. (2023b). Fisheries dependent and independent data used to model the distribution of diadromous fish. *Data In Brief*, 48, 109107. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2023.109107>
- Elliott, S. A. M., Dubost, G., Rivot, E., Acou, A., Toison, V., Réveillac, E., Beaulaton, L. (In Review). Accurately predicting rare and data-deficient species distribution for spatial protection. *Journal of applied ecology*.
- Feunteun, E. (2002). Management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*): An impossible bargain. *Ecological Engineering*, 18, 575–591. file://euross/Bases_biblio/Epbx/Beaulaton/pdf/feunteun_2002.pdf
- Frans, VF., Augé, AA., Edelhoff, H., Erasmi, S., Balkenhol, N., Engler, JO. (2018). Quantifying apart what belongs together: A multi-state species distribution modelling framework for species using distinct habitats. *Methods Ecol Evol*. 2018; 9: 98–108. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12847>
- Fraija-Fernández, N., Bouquieaux, M.-C., Rey, A., Mendibil, I., Cotano, U., Irigoien, X., et al. (2020). Marine water environmental DNA metabarcoding provides a comprehensive fish diversity assessment and reveals spatial patterns in a large oceanic area. *Ecology and Evolution* 10, 7560–7584. <https://doi.org/10.1002/ece3.6482>
- Froese, R., and Pauly, D. 2019. FishBase World Wide Web electronic publication.
- Gross, M.R. (1987). Evolution of diadromy in fishes.
- Harper, L. R., Lawson Handley, L., Hahn, C., Boonham, N., Rees, H. C., Gough, K. C., Lewis, E., Adams, I. P., Brotherton, P., Phillips, S., & Hänfling, B. (2018). Needle in a haystack? A comparison of eDNA metabarcoding and targeted qPCR for detection of the great crested newt (*Triturus cristatus*). *Ecology and Evolution*, 8(12), 6330–6341. <https://doi.org/10.1002/ece3.4013>
- Haugland, M., Holst, J., Holm, M., & Hansen, L. (2006). Feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) post-smolts in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 63(8), 1488–1500. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.06.004>
- Hestetun, J. T., Ray, J. L., Murvoll, K. M., Kjølhamar, A., & Dahlgren, T. G. (2023). Environmental DNA reveals spatial patterns of fish and plankton diversity at a floating offshore wind farm. *Environmental DNA*, 00, 1–18. <https://doi.org/10.1002/edn3.450>
- Hillary, R.M., Bravington, M.V., Patterson, T.A. et al. (2018). Genetic relatedness reveals total population size of white sharks in eastern Australia and New Zealand. *Sci Rep* 8, 2661. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20593-w>
- Holm, M. (2000). Spatial and temporal distribution of post-smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Norwegian Sea and adjacent areas. *ICES Journal of Marine Science*, 57(4), 955–964. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0700>
- ICES. 2019. « Report of the Working Group on Bycatch of Protected Species (WGBYC) ». ICES Scientific Reports 1:51. ICES. [http://www.ices.dk/sites/pub/Publication Reports/Forms/DispForm.aspx?ID=36099](http://www.ices.dk/sites/pub/Publication%20Reports/Forms/DispForm.aspx?ID=36099)

- Koubaa, A., Beaulaton, L., Marchand, F., Acou, A. (2022). Protocole de recueil de données et d'échantillons lors de la capture de migrateurs amphihalins en mer. Rapport du pôle MIAME, 12 p ; + annexes. <https://hal.inrae.fr/hal-04008261>
- Kukuev, E.I., Orlov, A.M. (2018). New Subspecies of Twaite Shad *Alosa fallax balticus* (Clupeidae), *Inl. Water Biol.* 11 407–416, doi:10.1134/S1995082918040119.
- Lasne, E., Rigaud, C., & Feunteun, E. (2011). *Compte-rendu du premier séminaire GRISAM sur la thématique « Poissons migrateurs amphihalins et milieux marins » 22-23 Février 2011, CRESCO, Dinard.* GRISAM.
- Lebot, C., et al. In prep. Rapport PastSatAB
- Legrand, M., Briand, C., Buisson, L., Artur, G., Azam, D., Baisez, A., et al. (2020). Contrasting trends between species and catchments in diadromous fish counts over the last 30 years in France. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 7. <https://doi.org/10.1051/kmae/2019046>
- Lennox, R.J., Whoriskey, F.G., Verhelst, P., Vandergoot, C.S., Soria, M., Reubens, J., et al. (2023). Globally coordinated acoustic aquatic animal tracking reveals unexpected, ecologically important movements across oceans, lakes and rivers. *Ecography*, e06801. <https://doi.org/10.1111/ecog.06801>
- Lilly, J., Honkanen, H. H., Rodger, J. R., del Villar, D., Boylan, P., Green, A., Pereiro, D., Wilkie, L., Kennedy, R., Barkley, A., Rosell, R., Maoiléidigh, N. Ó., O'Neill, R., Waters, C., Cotter, D., Bailey, D., Roche, W., McGill, R., Barry, J., ... Adams, C. E. (2023). Migration patterns and navigation cues of Atlantic salmon post-smolts migrating from 12 rivers through the coastal zones around the Irish Sea. *Journal of Fish Biology*, 1–19. <https://doi.org/10.1111/jfb.15591>
- Limburg, K. E., & Waldman, J. R. (2009). Dramatic declines in north Atlantic diadromous fishes. *BioScience*, 59(11), 955–965. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.11.7>
- Lizé, A., Teichert, N., Roussel, J.-M., Acou, A., Feunteun, E., Carpentier, A. (2023). Isotopic niches of diadromous fishes inform on interspecific competition in an obstructed catchment. *Frontiers in Ecology and Evolution* 11. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1242452>
- Lobry J., Lamarque B., Pigeot J., Acou A., Guret J.-P., Le Pape O., de Casamajor M.-N., Pouvreau S., Dubois Ifremer, Acolas M.-L., Charbonnel A., Rochard E., Bocher, P., Joyeux E., Grall J., Bernard G., Darnaude A., Elliott M., Goldsborough D. (2023). Synthèse des recommandations scientifiques pour maximiser la cohérence écologique des secteurs de protection forte dans le PNM EGMP. Rapport de synthèse, 15 p. + annexes.
- Maes, G. E., & Volckaert, F. A. M. (2007). Challenges for genetic research in European eel management. *ICES Journal of Marine Science: Journal Du Conseil*, 64(7), 1463–1471. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm108>
- Masters, J. E. G., Jang, M.-H., Ha, K., Bird, P. D., Frear, P. A., & Lucas, M. C. (2006). The commercial exploitation of a protected anadromous species, the river lamprey (*Lampetra fluviatilis* (L.)), in the tidal River Ouse, north-east England. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 16, 77–92. file://euros/bases_biblio/Epbx/beaulaton/pdf/masters_2006.pdf
- Merg, M., Kreutzenberger, K., Demski, S., De, O., Reyjol, Y., & Usseglio-polatera, P. (2020). *Modeling diadromous fish loss from historical data : Identification of anthropogenic drivers and testing of mitigation scenarios.* 1, 1–26. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236575>

- Miquerol, L., Bultel, E., Miche, I. S., Coz, R., La Rivière, M., Sauboua, P. (2023). Référentiel pour la préservation de l'environnement marin dans les projets d'éoliennes en mer. TOME 2. Interactions entre les projets d'éoliennes en mer et le milieu marin – avec focus sur les habitats benthiques de métropole et les espèces Natura2000. Office français de la biodiversité. 896 pp
- Miya, M., Gotoh, R. O., & Sado, T. (2020). MiFish metabarcoding: a high-throughput approach for simultaneous detection of multiple fish species from environmental DNA and other samples. In *Fisheries Science* (Vol. 86, Issue 6). Springer Japan. <https://doi.org/10.1007/s12562-020-01461-x>
- Palialexis A., S. Korpinen, A. F. Rees, I. Mitchell, D. Micu, J. Gonzalvo, D. Damalas, M. Aissi, L. Avellan, A. Brind'Amour, A. Brunner, S. Camilleri, I. Carlén, D. Connor, M. Dagys, A. C. Cardoso, V. Dierschke, J-N. Druon, S. Engbo, M. Frederiksen, P. Gruszka, F. Haas, J. Haldin, N. Häubner, P. Heslenfeld, L. Koehler, S. Koschinski, V. Kousteni, M-L. Krawack, A. Kreutle, E. Lefkaditou, L. Lozys, L. Luigujoe, C. Lynam, C. Magliozzi, I. Makarenko, G. Meun, T. Moura, M. Pavičić, N. Probst, M. Salomidi, F. Somma, F. Svensson, K. Torn, K. Tsiamis, M. Tuaty-Guerra, Species thresholds: Review of methods to support the EU Marine Strategy Framework Directive, EUR 30680 EN, Publications Office of the European Union, Luxembourg, 2021, ISBN 978-92-76-36342-2, doi:10.2760/52931, JRC124947.
- Pereira, E., Mateus, C.S., Alves, M.J., Almeida, R., Pereira, J., Quintella, B.R., Almeida, P. R. (2023). Connectivity patterns and gene flow among Chelon ramada populations. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 108209.
- Power, M., Attrill, M. (2007). Temperature-dependent temporal variation in the size and growth of Thames estuary smelt *Osmerus eperlanus*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 330 213–222, doi:10.3354/meps330213.
- Powles, P. M., & Warlen, S. M. (2002). Recruitment season, size, and age of young American eels (*Anguilla rostrata*) entering an estuary near Beaufort, North Carolina. *Fishery Bulletin*, 100(2), 299–306.
- Probst, W.N., and Stelzenmüller, V., 2015. A benchmarking and assessment framework to operationalise ecological indicators based on time series analysis. *Ecological indicators*, 55: 94-106. DOI:10.1016/j.ecolind.2015.02.035
- Probst W. N., Lynam, C.P., Bluemel, J.K., Clarke, M. (2023). Assessing change in the occurrence of rare species using the binomial distribution. *Ecological Indicators* 156, 111084. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.111084>
- Quigley, D.T.G., Igoe, F., O'Connor, W. (2004). The European Smelt *Osmerus eperlanus* L. in Ireland: general biology, ecology, distribution and Status with conservation recommendations, *Biol. Environ. Proc. R. Irish Acad.* 104 57–66, doi:10.3318/BIOE.2004.104.3.57.
- Ratcliffe, F. C., Uren Webster, T. M., Garcia de Leaniz, C., & Consuegra, S. (2021). A drop in the ocean: Monitoring fish communities in spawning areas using environmental DNA. *Environmental DNA*, 3(1), 43–54. <https://doi.org/10.1002/edn3.87>

- Regimbart, A., Guitton, J., Le Pape, O. (2018). Zones fonctionnelles pour les ressources halieutiques dans les eaux sous souveraineté française: Deuxième partie: Inventaire. Agrocampus Ouest, Rennes, France.
- Rourke, ML., Fowler, AM., Hughes, JM., et al. (2022). Environmental DNA (eDNA) as a tool for assessing fish biomass: A review of approaches and future considerations for resource surveys. *Environmental DNA*. 4: 9–33. <https://doi.org/10.1002/edn3.185>
- Ruzzante, DE., McCracken, GR., Førland, B., et al. (2019). Validation of close-kin mark–recapture (CKMR) methods for estimating population abundance. *Methods Ecol Evol*. 10: 1445–1453. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13243>
- Sarraj, K. (2018). Etude de faisabilité d'un observatoire des migrateurs amphihalins en mer (France métropolitaine). Rapport de fin d'étude du cycle ingénieur de l'INAT, Tunisie. 52 p. + annexes
- Taverny, C., Elie, P. (2001). Répartition spatio-temporelle de la grande alose *Alosa alosa* (Linne, 1766) et de l'Alose feinte *Alosa fallax* (Lacépède, 1803) dans le Golfe de Gascogne, Bull. Français La Pêche La Piscic. 803–821, doi:10.1051/kmae:2001020.
- Tétard, S., Feunteun, E., Bultel, E., Gadais, R., Bégout, M.L., Trancart, T., et al. (2016). Poor oxic conditions in a large estuary reduce connectivity from marine to freshwater habitats of a diadromous fish. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 169, 216–226. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.12.010>
- Thiriet, P., & Acou, A. (2018). *Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM) Evaluation 2018 de l'état écologique des Poissons et Céphalopodes de France Métropolitaine : Rapport scientifique du co-pilotage MNHN D1-PC Décembre 2017. January.*
- Toison V., Tachaires S. & Grizaud G. (2021). Méthode d'analyse des risques pour les activités de pêche maritime de porter atteinte aux objectifs de conservation des espèces marines d'intérêt communautaire. Rapport OFB, 24 p. + annexes.
- Trancart, T., Rochette, S., Acou, A., Lasne, E., & Feunteun, E. (2014). Modeling marine shad distribution using data from French bycatch fishery surveys. *Marine Ecology Progress Series*, 511(October), 181–192. <https://doi.org/10.3354/meps10907>
- Trancart, T., Tétard, S., Acou, A., Feunteun, E., Schaeffer, F., de Oliveira, E. (2018). Silver eel downstream migration in the River Rhine, route choice, and its impacts on escapement: A 6-year telemetry study in a highly anthropized system. *Ecological Engineering* 123, 202–211. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.09.002>
- Trancart, T., Carpentier, A., Acou, A., Danet, V., Elliott, S., Feunteun, É. (2019). Behaviour of endangered European eels in proximity to a dam during downstream migration: Novel insights using high accuracy 3D acoustic telemetry. *Ecology of Freshwater Fish*, eff.12512. <https://doi.org/10.1111/eff.12512>
- Thiriet, P., Acou, A., Artero, C. & Feunteun, E. (2018). Evaluation 2018 de l'état écologique des Poissons et Céphalopodes de France Métropolitaine : Rapport scientifique du copilotage MNHN D1-PC de la Directive Cadre Stratégie Milieu Marin.
- UICN Comité français, MNHN, SFI & OFB (2019). La liste rouge des espèces menacées en France. Chapitre Poisson d'eau douce de France métropolitaine (p. 16 P.).

- Veron, P., Rozanski, R., Marques, V., Joost, S., Deschez, M.E., Trenkel V.M., et al. (2023). Environmental DNA complements scientific trawling in surveys of marine fish biodiversity. *ICES Journal of Marine Science* 80, 2150–2165. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsad139>
- Wang, S., Yan, Z., Hanfling, B., Zheng, X., Wang, P., Fan, J., Li, J. (2021). Methodology of fish eDNA and its applications in ecology and environment. *Sci. Total Environ.* 755, 142622.
- Willson, M. F., & Halupka, K. C. (1995). Anadromous Fish as Keystone Species in Vertebrate Communities. *Conservation Biology*, 9(3), 489–497. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09030489.x>
- Wilson, K., and Veneranta, L. (Eds). 2019. Data-limited diadromous species – review of European status. ICES Cooperative Research Report No. 348. 273 pp. <http://doi.org/10.17895/ices.pub.5253>
- Wood, SA., Pochon, X., Laroche, O., von Ammon, U., Adamson, J., Zaiko, A. (2019). A comparison of droplet digital polymerase chain reaction (PCR), quantitative PCR and metabarcoding for species-specific detection in environmental DNA. *Mol Ecol Resour.* Nov;19(6):1407-1419. doi: 10.1111/1755-0998.13055. Epub 2019 Aug 7. PMID: 31293089.
- Wright, R. M., Piper, A. T., Aarestrup, K., Azevedo, J. M. N., Cowan, G., Don, A., Gollock, M., Rodriguez Ramallo, S., Velterop, R., Walker, A., Westerberg, H., & Righton, D. (2022). First direct evidence of adult European eels migrating to their breeding place in the Sargasso Sea. *Scientific Reports*, 12(1), 8–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-19248-8>

VII. Annexes

Tableau S1. Gear types, acronyms, and their gear category. For more detail refer to Table S2 and Elliott et al., (2021) supplementary material.

Gear category	Gear acronym	Gear type
Benthic mobile	DRB	Boat dredges
Pots	FPO	Pots
Static net	GEN	Gillnet and entangling net
Static net	GN	Gillnet
Pelagic mobile	GNC	Encircling gillnet
Static net	GND	Driftnet
Static net	GNE	Set gillnet
Static net	GNS	Set gillnet (anchored)
Static net	GTN	Combined gillnets-trammel nets
Static net	GTR	Trammel net
Line	LH	Hand line
Line	LHM	Han and pole lines (mechanised)
Line	LHP	Hand lines and pole-lines (hand operated)
Line	LL	Longlines
Line	LLD	Drift longline
Line	LLF	Fixed floating longline
Line	LLS	Set longline
Line	LTL	Trolling lines
Line	LTS	Surface longline
Line	LVS	Vertical longline
Demersal mobile	OTB	Otter beam trawl
Pelagic mobile	OTM	Otter midwater trawl

Demersal mobile	OTT	Otter twin trawl
Pelagic mobile	PS	Purse seine
Demersal mobile	PTB	Bottom pair trawl
Pelagic mobile	PTM	Midwater pair trawl
Demersal mobile	PTT	Demersal pair trawl
Demersal mobile	SDN	Danish seine net
Pelagic mobile	SPR	Vessel pair seine
Demersal mobile	SSC	Scottish seine net
Benthic mobile	TBB	Bottom beam trawl

Tableau S2. Surveys collated to assess diadromous fish presence. Gear acronyms within Table S1. MIK = Midwater Ringnet, FKN = Fyke net. NA = No information given (Elliott et al., 2021).

Survey category	Full name (where available)	Survey acronym	Gear acronym	Geographical region	Years	Source
ICES DATRAS ¹	Bottom Trawl Survey	BTS	TBB	Greater North Sea and Celtic Sea	1987 - 2018	DOI:10.7489/1967-1
	Bottom Trawl Survey	BTS-VIII	TBB	Bay of Biscay	2011-2017	http://datras.ices.dk
	Demersal Young Fish Survey	DYFS	TBB	Greater North Sea	2002-2017	http://datras.ices.dk
	Evaluation Halieutique Ouest de l'Europe	EVHOE	OTB	Celtic sea and Bay of Biscay	1997-2017	10.7489/1958-1 Not
	French Channel Ground Fish Survey	FR-CGFS	OTB	Eastern English Channel	1988-2018	DOI: 10.18142/11

	North Sea International Bottom Trawl Survey	NS-IBTS	OTB	Greater North Sea	1965-2018	DOI: 10.7489/1922-1
	Portuguese International Bottom Trawl Survey	PT-IBTS	OTB	Bay of Biscay and the Iberian coast	2002-2017	DOI: 10.7489/1963-1
	Scottish West Coast Bottom Trawl Survey	SWC-IBTS	OTB	Celtic sea	1985-2010	DOI: 10.7489/1957-1 DOI: 10.7489/1924-1
French scientific surveys		Arca	TBB	Bay of Biscay	1995, 1996	Ifremer
		Arca	GN	Bay of Biscay	1996	
		Arca	FKN	Bay of Biscay	1995	
	Nourriceries démersaux	Nourdem Bargip/	OTB	Channel and Bay of Biscay (Loire and Seine)	2015-2018	DOI: 10.18142/315
	Etude de l'impact des marées noires de l'Erika	Black	OTB	Bay of Biscay	2000	DOI: 10.17600/50150
		Black	TBB	Bay of Biscay	2000	

Nurse (nourriceries) sur la Baie du mont Saint-Michel	BMSM2003	TBB	Bay of Biscay	2003	Ifremer
Nurse (nourriceries) sur la baie de Bourgneuf	Bour	TBB	Bay of Biscay	1980-1984	Ifremer
Campagne MANche Occidentale pluridisciplinaire	CAMANOC	OTB	English Channel	2014	DOI: 10.17600/14001900
Campagne de comparaison de racasseurs lourds et légers sur la sélectivité des soles	Captusol01	TBB	Bay of Biscay	1984	Ifremer
CLASS 2008	CLA08_	OTM	Bay of Biscay	2008	DOI: 10.17600/8040050
		MIK	Bay of Biscay	2008	
Analyse des peuplements de crépidules en baie de bourgneuf	CREBOUR	TBB	Bay of Biscay	2006	DOI: 10.17600/6050020

EPIfaune BENThique du Golfe du Lion	EPIBENGOL	OTB	Mediterranean	2018	DOI: 10.17600/18000589
	Giro	TBB	Western English Channel	1997	Ifremer
Campagne sur les gradients de production côte-large incluant la baie de Vilaine et la rade de Brest	Isobaie09	OTB	Bay of Biscay	2009	Ifremer
	Isobaie09	FKN	Bay of Biscay	2009	
	Isobaie09	NA	Bay of Biscay	2009	
Nurse (nourriceries) en estuaire externe de la Loire	Loir	TBB	Bay of Biscay	1980-1986	Ifremer
	Marika	TBB	Bay of Biscay	2005	Ifremer
Mediterranean trawl survey - Corse	MEDITS-CORSE	OTB	Mediterranean	1994-2017	http://www.ifremer.fr/SIH-indices-campagnes/

Mediterranean trawl survey – Golfe du Lion	MEDITS-LION	OTB	Mediterranean	1994-2018	http://www.ifremer.fr/SIH-indices-campagnes/
Nurse (nourriceries) en 2003	MISOLRE	OTB	Bay of Biscay	2003	DOI:10.17600/3050120
	MISOLRE	TBB	Bay of Biscay	2003	
Nurse (nourriceries) dans le golfe du Morbihan	Morb	TBB	Bay of Biscay	1995-1996	Ifremer
Nurse (nourriceries) dans le pertuis breton	Nonamebreton	TBB	Bay of Biscay	1987	Ifremer
Nurse (nourriceries) dans la Vilaine	Nonamvillaine	TBB	Bay of Biscay	1996	Ifremer
Nourriceries en Méditerranée	NOURMED	TBB	Mediterranean	2018	DOI: 10.17600/18000588
Nourriceries Baie de Somme	NOURSOM	TBB	Channel	1987-2018	DOI: 10.18142/22/
Nourriceries golfe de Gascogne	Nurse	TBB	Bay of Biscay	1981-2016	Ifremer

	Nurse	OTB	Bay of Biscay	2000-2002, 2008-2009	
	Nurse	NA	Bay of Biscay	2009	
	Nurse	GN	Bay of Biscay	2013	
Nurse (nourriceries) dans la Vilaine	Nurvil	TBB	Bay of Biscay	2004-2005	Ifremer
	Nurvil	OTB	Bay of Biscay	2005	
	Peco/PECOS	OTB	Bay of Biscay and Western English Channel	1976-1980 2004-2006	Ifremer
	Peco/PECOS	TBB	Bay of Biscay and Western English Channel	1980, 2004	
Pélagiques Gascogne	PELGAS	OTM	Bay of Biscay	2000-2018	DOI: 10.17882/59809

	PELGAS	PS	Bay of Biscay	2007-2011	
	PELGAS	PTM	Bay of Biscay	2007-2018	
Nurse (nourriceries) dans les pertuis (breton et antioche)	Pertuis	TBB	Bay of Biscay	1986-1987	Ifremer
Campagnes pour la compréhension des communautés sur les habitats à Haploops	Ploops	TBB	Bay of Biscay	2009-2010	Ifremer
	RESSGASC	OTB	Bay of Biscay	1984-2002	Ifremer
Nurse (nourriceries) en baie de Vilaine mais en hiver (winter)	RetroB	TBB	Bay of Biscay	2008	Ifremer
Suivi des Effets bioLogIques de la contamination chimique en Méditerranée	SELIMED-1	OTB	Mediterranean	2016	DOI: 10.17600/16011900
Répartition de la distribution des soles sur	Sold	OTB	Bay of Biscay	1988-1989	DOI:10.17600/88011 211

la radiale cote-large de la baie de Vilaine						
		Typo	OTB	Bay of Biscay	1996	Ifremer
		Typo	TBB	Bay of Biscay	1997-1997	
Fisheries-dependent data	French fisheries observer data	ObsMer	Refer to Table S3	Greater North Sea, Celtic Sea, Bay of Biscay	2003-2019	DOI: 10.13155/39722

Tableau S3.

Séminaire OFB « bilan action MigrenMer et suites à donner » organisé le 13/11/2023

Liste des personnes présentes :

Nom	Prénom	Structure
Acou	Anthony	PatriNat et Pôle MIAME
Andre	Guirec	OFB/SEMA
Beaulaton	Laurent	OFB/DRAS, chef du pôle MIAME
Boulenger	Clarisse	INRAE
Caro	Anthony	OFB/DFM Med
de Roton	Gwenola	OFB/DFM MMN
Delesalle	Marine	PatriNat
Dubost	Gaspard	Pôle MIAME
Gruselle	Marie-Christine	OFB/PNM EPMO
Koubaa	Adly	INRAE
Motte	Marie-Christine	OFB
Paquignon	Guillaume	OFB/DFM Atlantique
Rivot	Etienne	Institut Agro et Pôle MIAME
Sargian	Peggy	OFB/DFM Med
Tachaires	Stéphanie	OFB
Toison	Vincent	OFB/ECUMM
Tréhen	Cécile	INRAE
Valadou	Benedicte	OFB
Vongue	Juliana	OFB/ECUMM
Weiller	Yohan	OFB/Parc Marin EGMP

Liste des personnes excusées :

Nom	Prénom	Structure
Caro	Anthony	OFB/DFM Med
Charmasson	Julie	OFB/ECUMM
Clair	Mathieu	OFB/DIR PACA-Corse
Maudet	Claire	MTECT/DEB
Souquiere	Anne	OFB et PatriNat

Atlas MigrenMer

Alosa Fallax

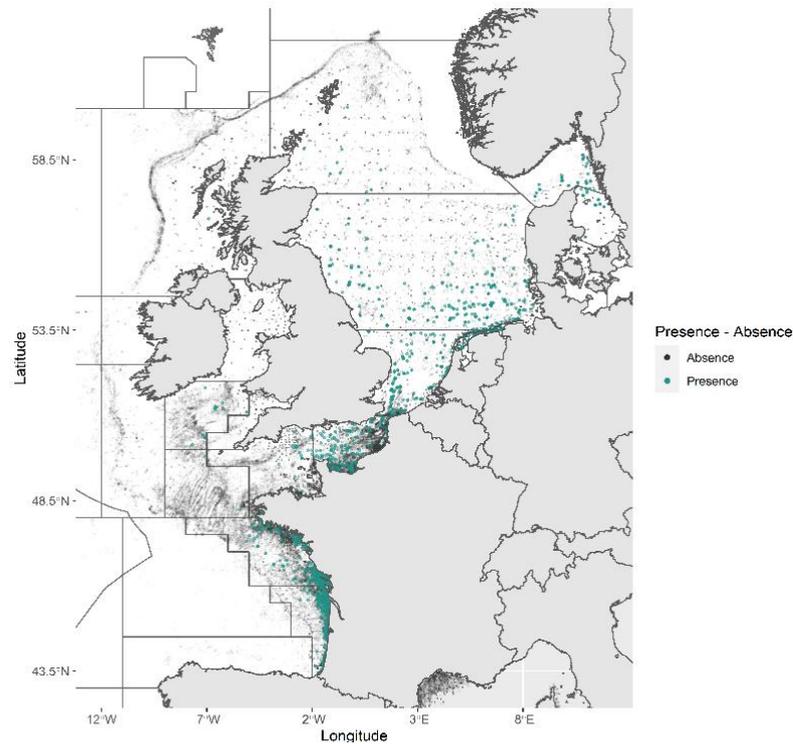


Figure S1. Présences et absences observées dans les jeux de données dépendantes (Obsmer) et indépendantes (DATRAS et autres campagnes scientifiques opérées par l'Ifremer) de la pêche. Présences en vert et les absences en gris. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

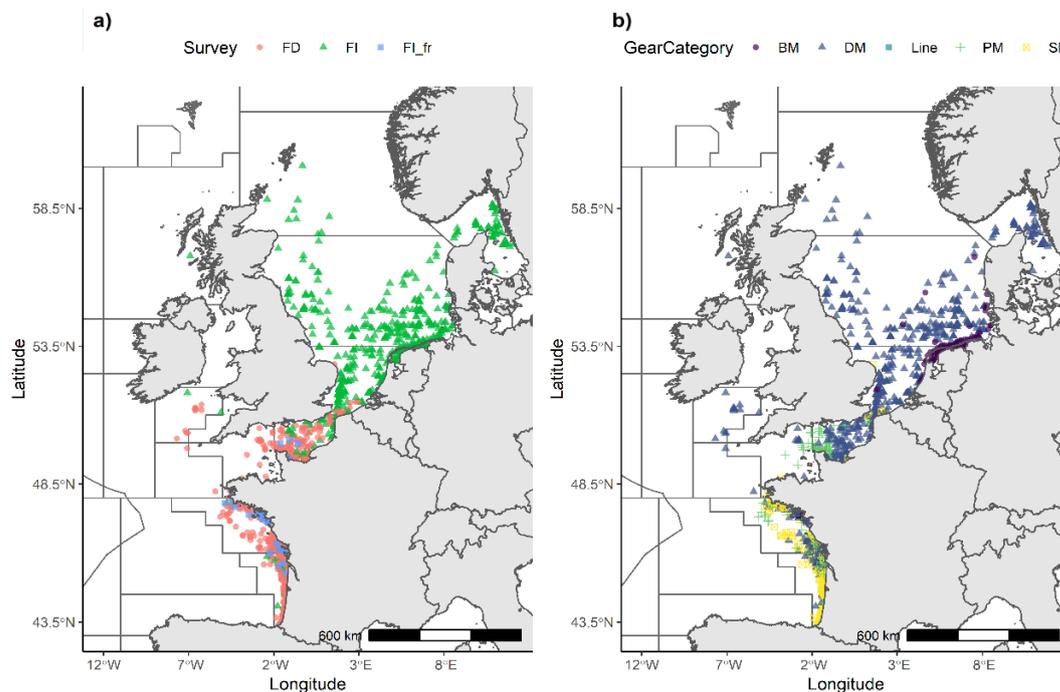


Figure S2. Présences observées (a) en fonction des types de données (FD : provenant des pêcheries ; FI Campagnes scientifiques; FI_fr : Campagnes scientifiques françaises) et (b) en fonction des catégories d'engins utilisés. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

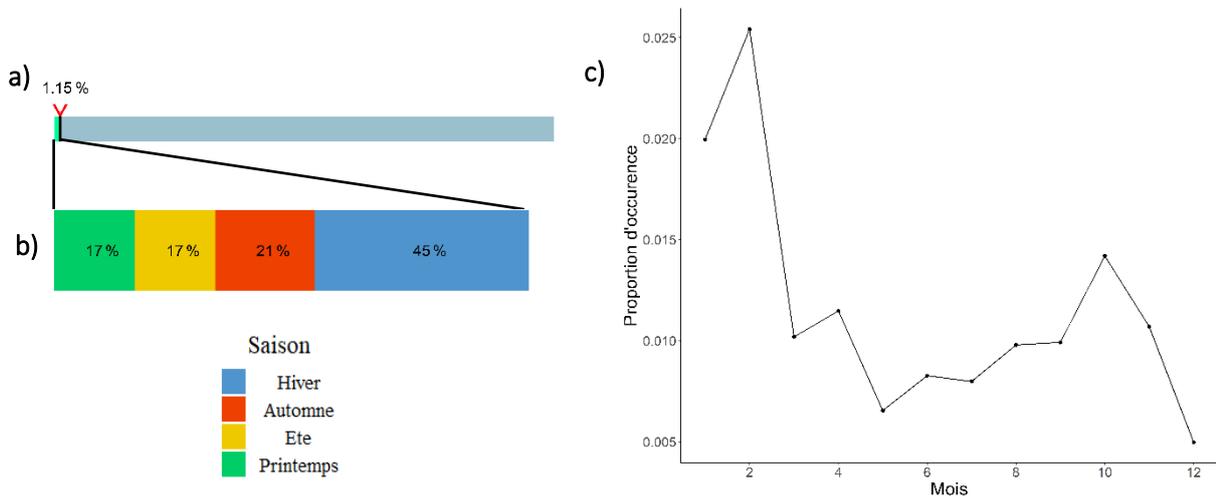


Figure S3. a) Pourcentage d'occurrence totale au sein de la base de données, b) répartition saisonnière de l'occurrence totale pondérée par le nombre d'opération de pêche par saison (hiver (D-J-F) ; automne (S-O-N) ; été (J-J-A) ; printemps (M-A-M)). et c) Proportion d'occurrence par mois.

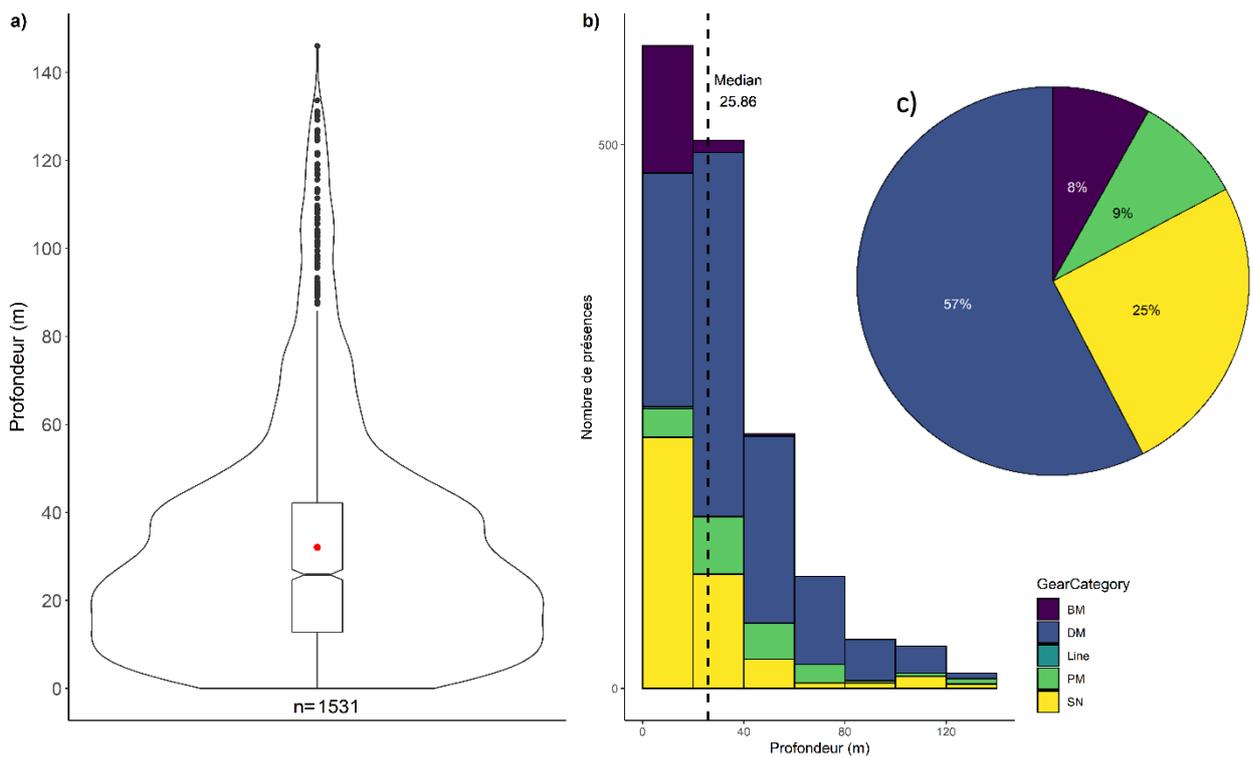


Figure S4. a) Diagramme en violon de la profondeur de capture, la largeur correspond à l'estimation par noyau, le point rouge représente la moyenne et le boxplot met en évidence la médiane. (b) Distribution de la profondeur des captures selon les catégories d'engins. (c) Proportion des captures par catégories d'engins. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques.

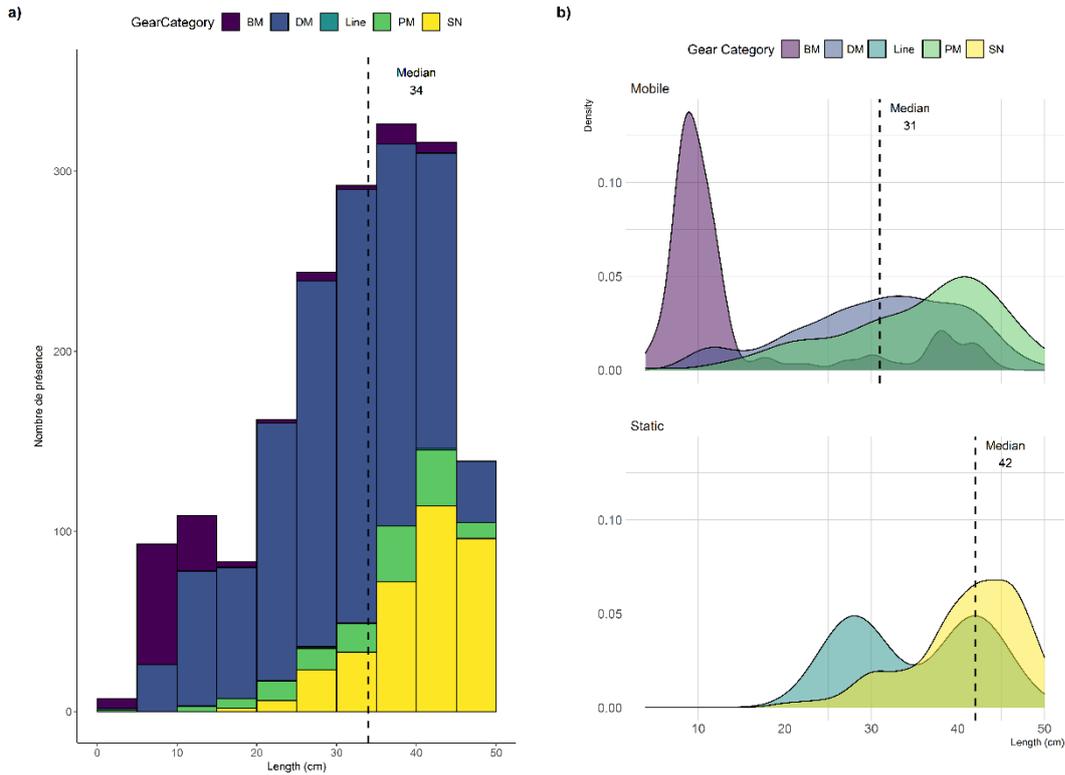


Figure S5. (a) Distribution de la longueur (cm) selon les catégories d'engins & (b) Estimation de la densité lissée par le noyau des captures de longueur (cm) par type d'engin de pêche. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. La ligne noire pointillée est la médiane.

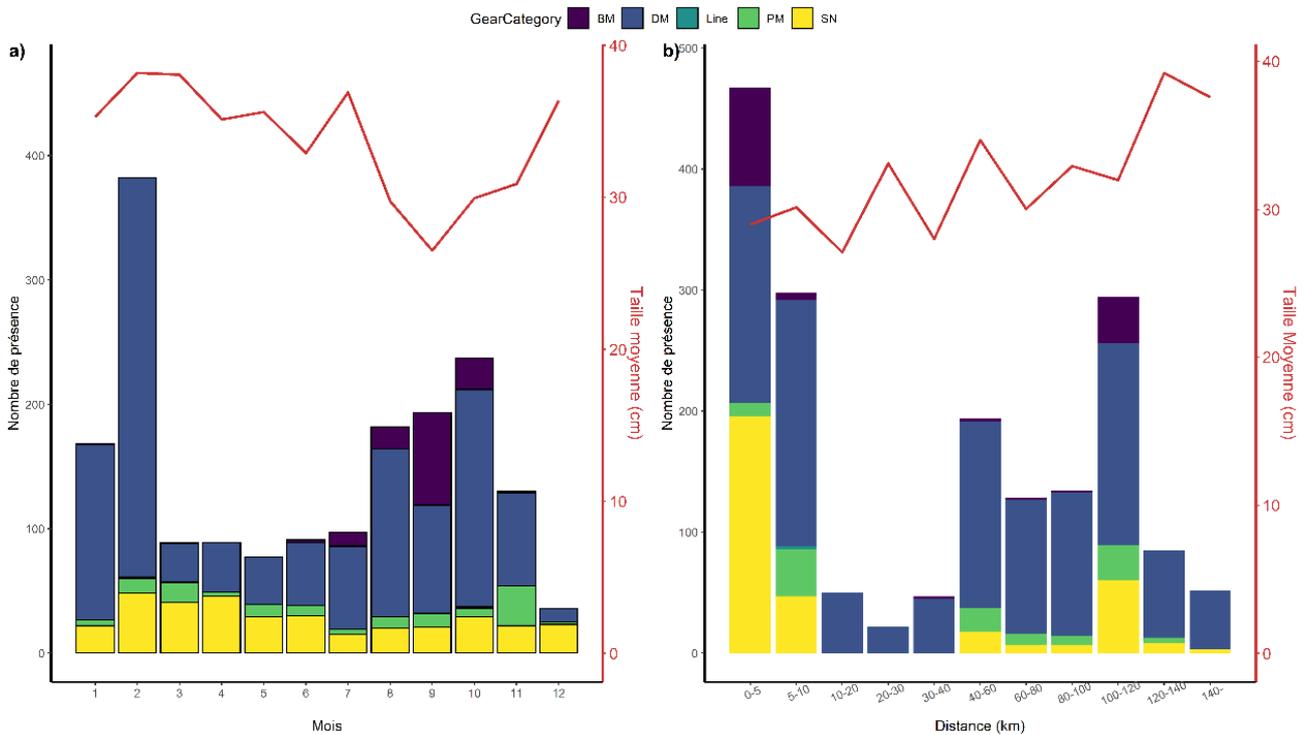


Figure S6. (a) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par mois. (b) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par distance à la côte. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques.

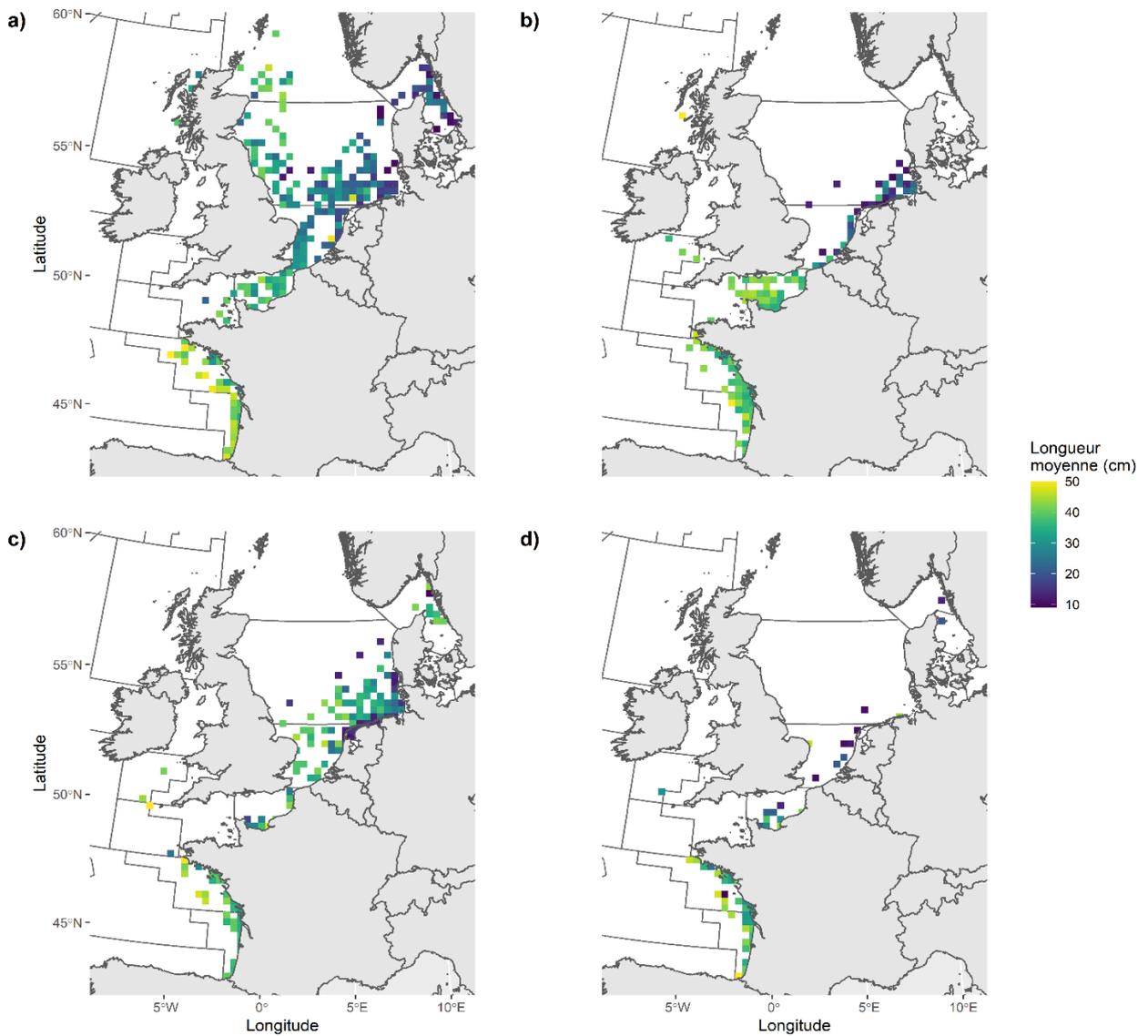


Figure S7. Distribution rasterisée (cellules de 30km²) de la longueur moyenne (cm) à partir des données scientifiques et ObsMer en fonction de la saison (a : hiver (D-J-F) ; b : automne (S-O-N); c : été (J-J-A); d : printemps (M-A-M). Les lignes noires pleines délimitent les divisions statistiques du CIEM.

Alosa alosa

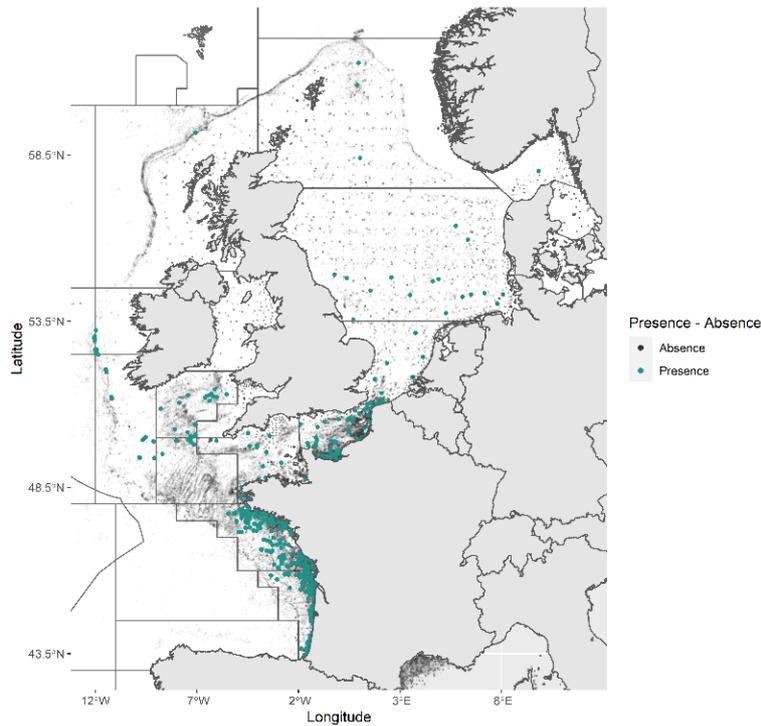


Figure S8. Présences et absences observées dans les jeux de données dépendantes (Obsmer) et indépendantes (DATRAS et autres campagnes scientifiques opérées par l'Ifremer) de la pêche. Présences en vert et les absences en gris. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

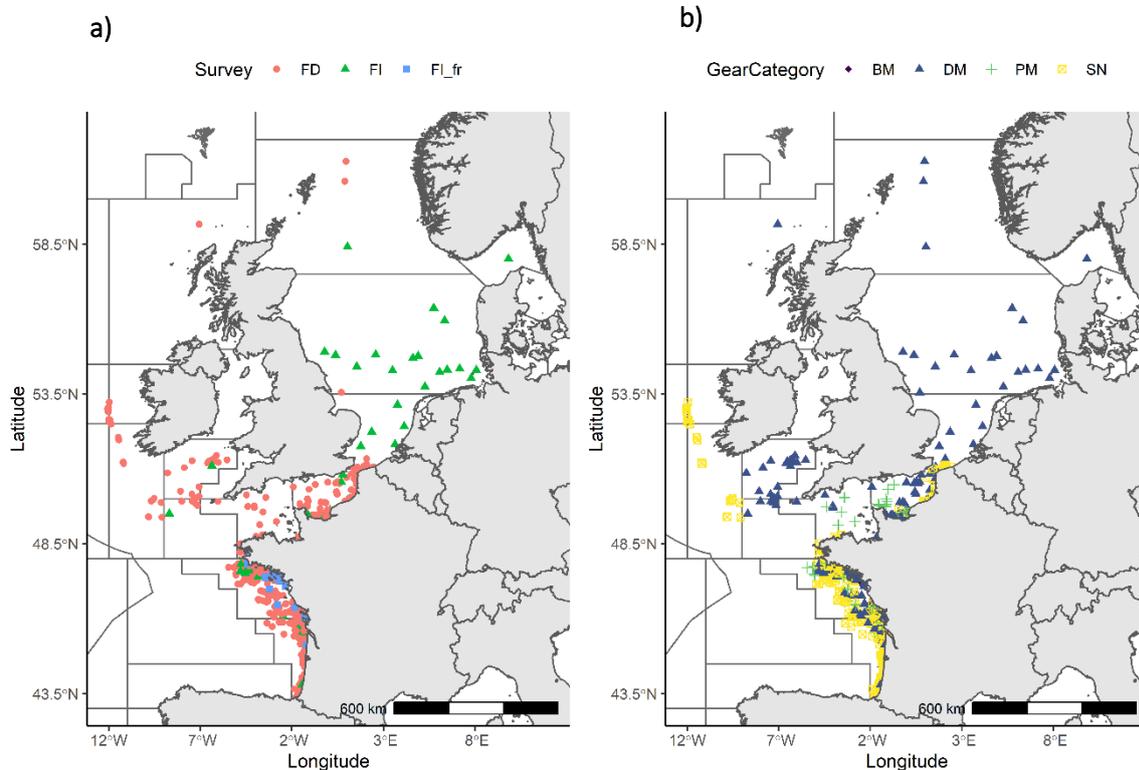


Figure S9. Présences observées (a) en fonction des types de données (FD : provenant des pêcheries ; FI Campagnes scientifiques; FI_fr : Campagnes scientifiques françaises) et (b) en fonction des catégories d'engins utilisés. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

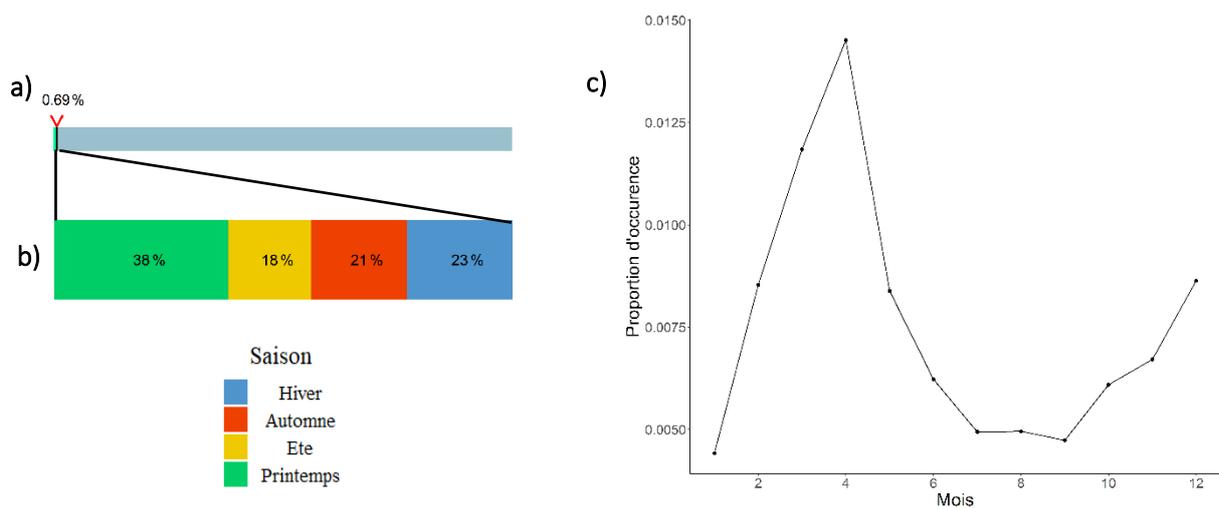


Figure S10. a) Pourcentage d'occurrence totale au sein de la base de données, b) répartition saisonnière de l'occurrence totale pondérée par le nombre d'opération de pêche par saison (hiver (D-J-F) ; automne (S-O-N) ; été (J-J-A) ; printemps (M-A-M)). et c) Proportion d'occurrence par mois.

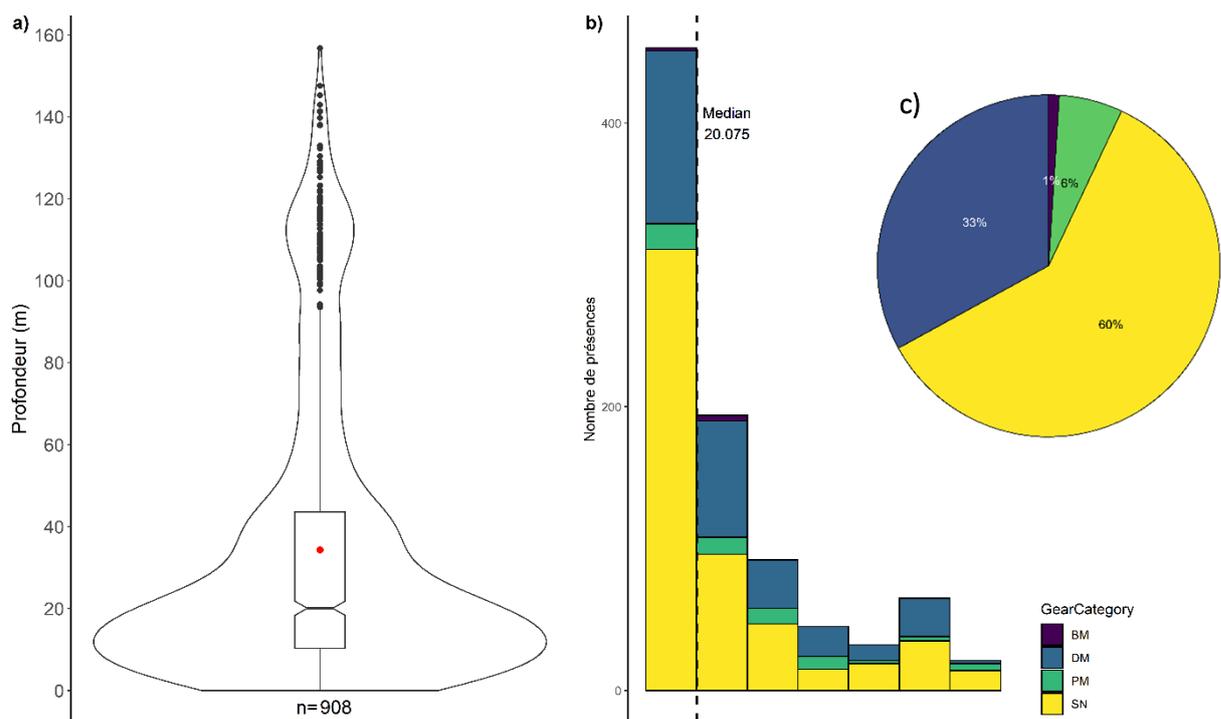


Figure S11. a) Diagramme en violon de la profondeur de capture, la largeur correspond à l'estimation par noyau, le point rouge représente la moyenne et le boxplot met en évidence la médiane. (b) Distribution de la profondeur des captures selon les catégories d'engins. (c) Proportion des captures par catégories d'engins. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques.

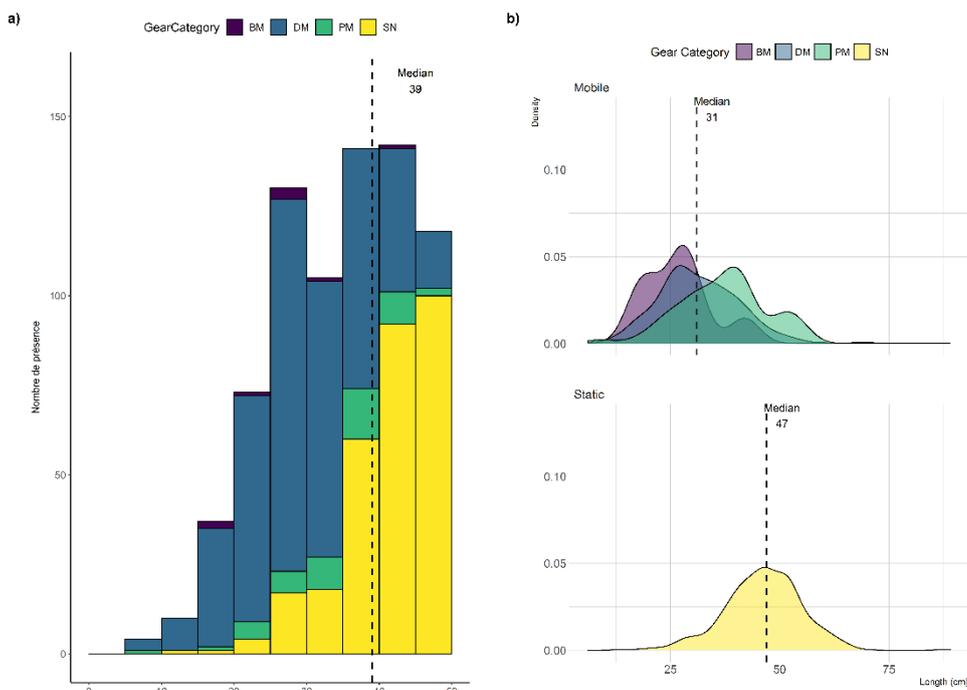


Figure S12. (a) Distribution de la longueur (cm) selon les catégories d'engins & (b) Estimation de la densité lissée par le noyau des captures de longueur (cm) par type d'engin de pêche. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. La ligne noire pointillée est la médiane.

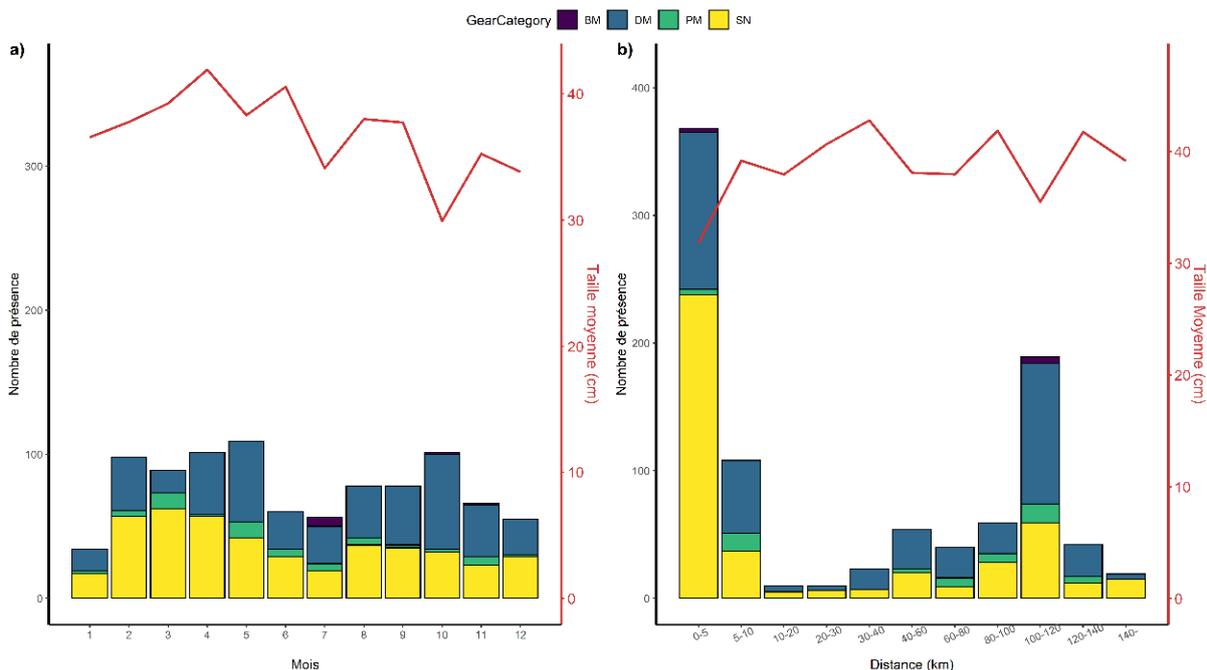


Figure S13. (a) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par mois. (b) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par distance à la côte. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques.

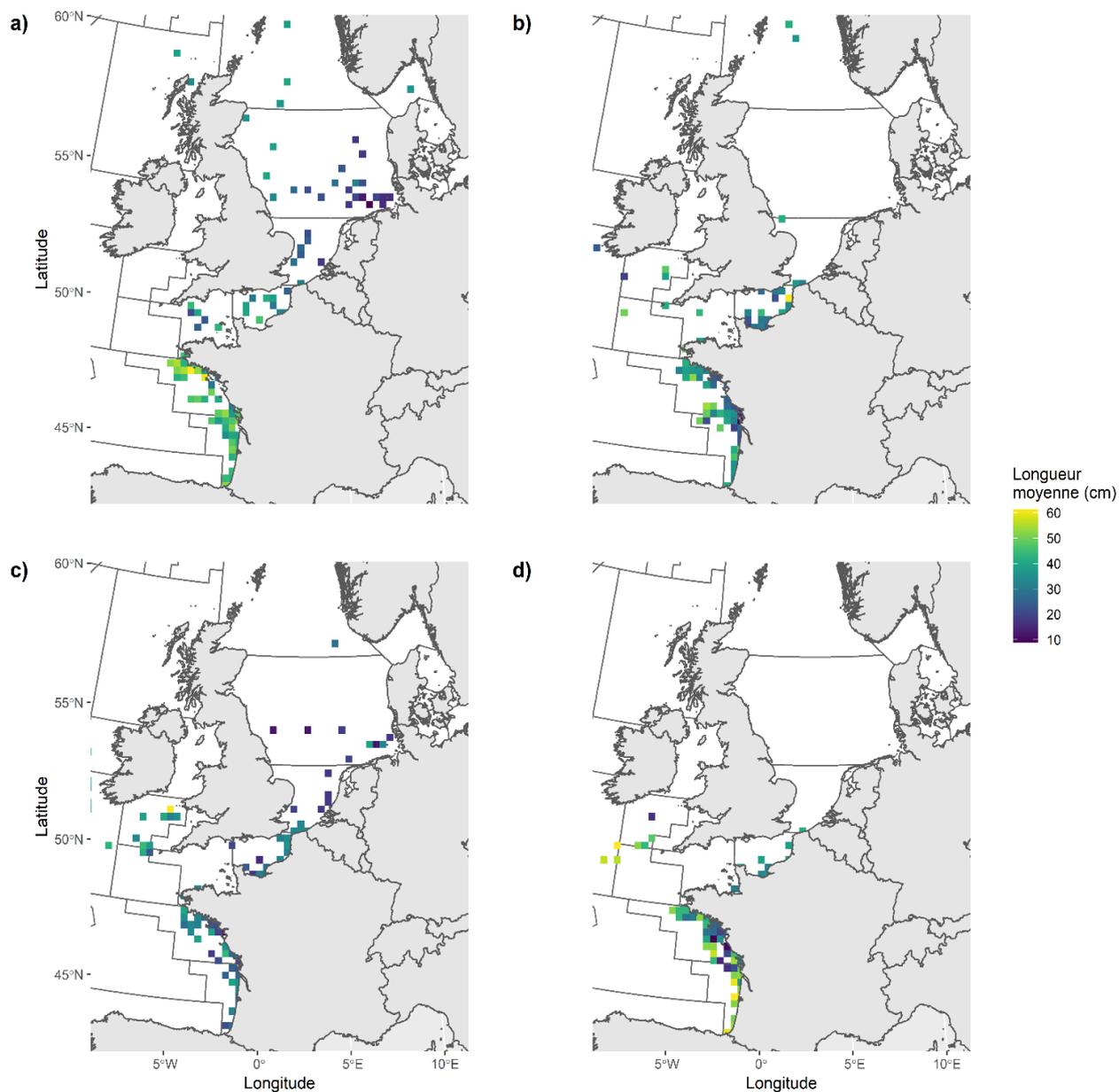


Figure S14. Distribution rasterisée (cellules de 30km²) de la longueur moyenne (cm) à partir des données scientifiques et ObsMer en fonction de la saison (a : hiver (D-J-F) ; b : automne (S-O-N) ; c : été (J-J-A) ; d : printemps (M-A-M)). Les lignes noires pleines délimitent les divisions statistiques du CIEM.

Alosa agone

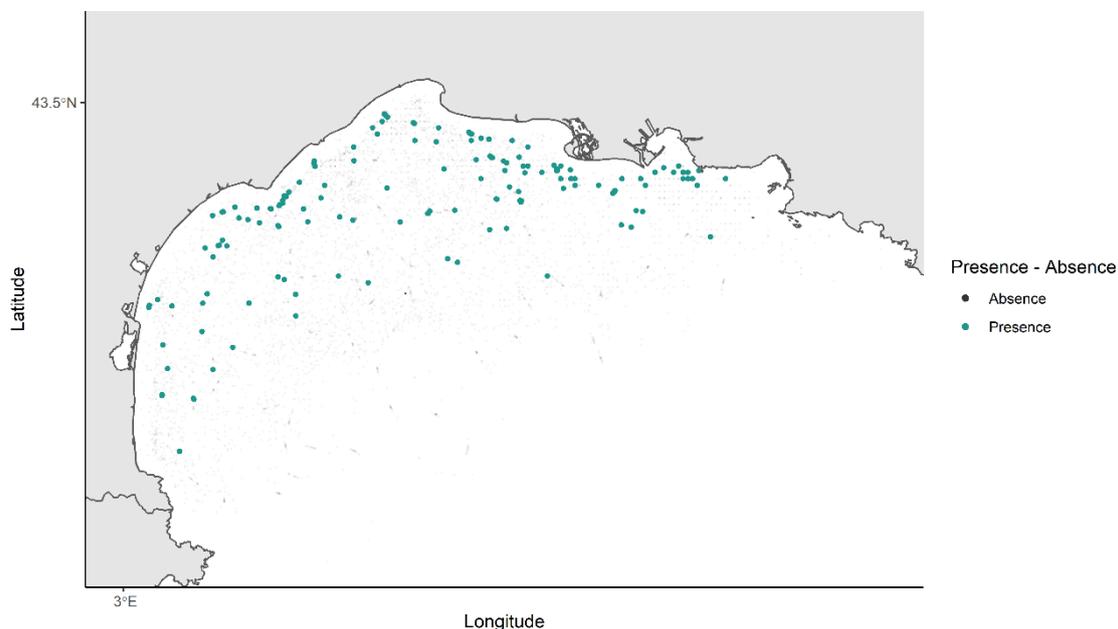


Figure S15. Présences et absences observées dans les jeux de données dépendantes (Obsmer) et indépendantes (DATRAS et autres campagnes scientifiques opérées par l'Ifremer) de la pêche. Présences en vert et les absences en gris. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

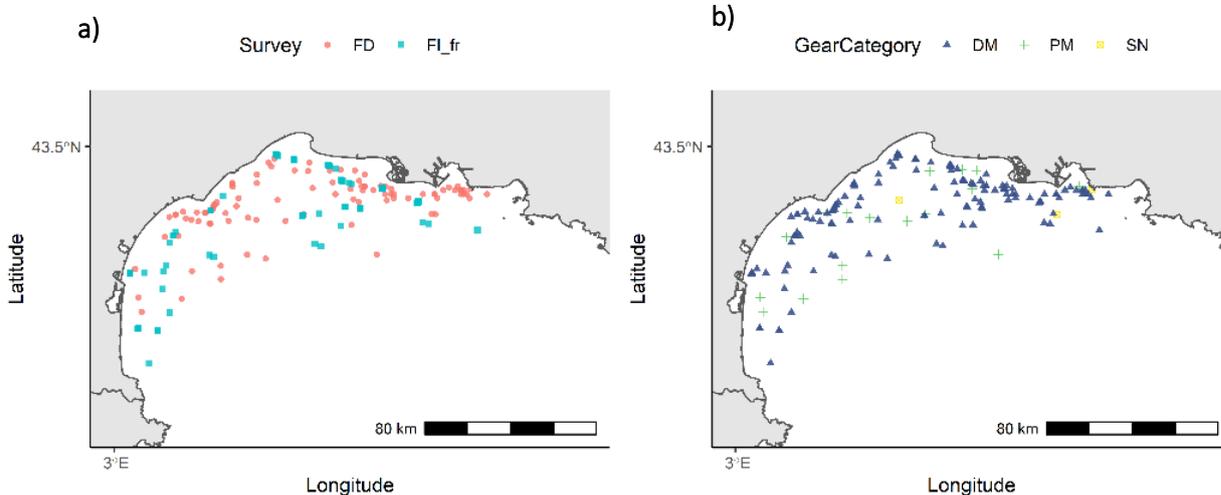


Figure S16. Présences observées (a) en fonction des types de données (FD : provenant des pêcheries ; FI Campagnes scientifiques; FI_fr : Campagnes scientifiques françaises) et (b) en fonction des catégories d'engins utilisés. DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

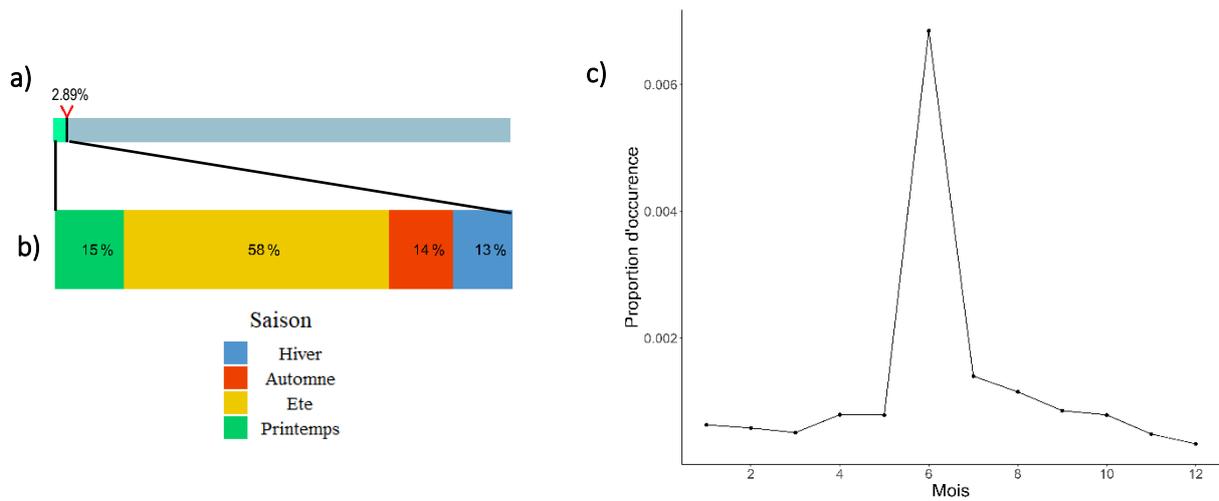


Figure S17. a) Pourcentage d'occurrence totale au sein de la base de données, b) répartition saisonnière de l'occurrence totale pondérée par le nombre d'opération de pêche par saison (hiver (D-J-F) ; automne (S-O-N) ; été (J-J-A) ; printemps (M-A-M)). et c) Proportion d'occurrence par mois.

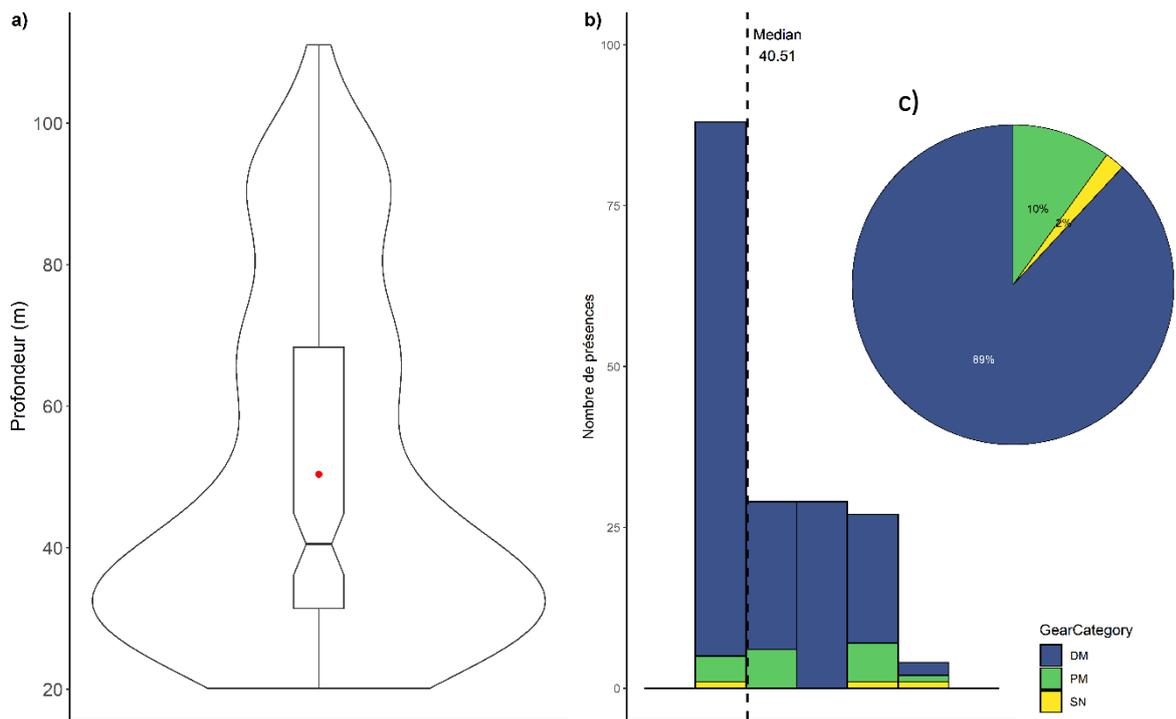


Figure S18. a) Diagramme en violon de la profondeur de capture, la largeur correspond à l'estimation par noyau, le point rouge représente la moyenne et le boxplot met en évidence la médiane. (b) Distribution de la profondeur des captures selon les catégories d'engins. (c) Proportion des captures par catégories d'engins. DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques.

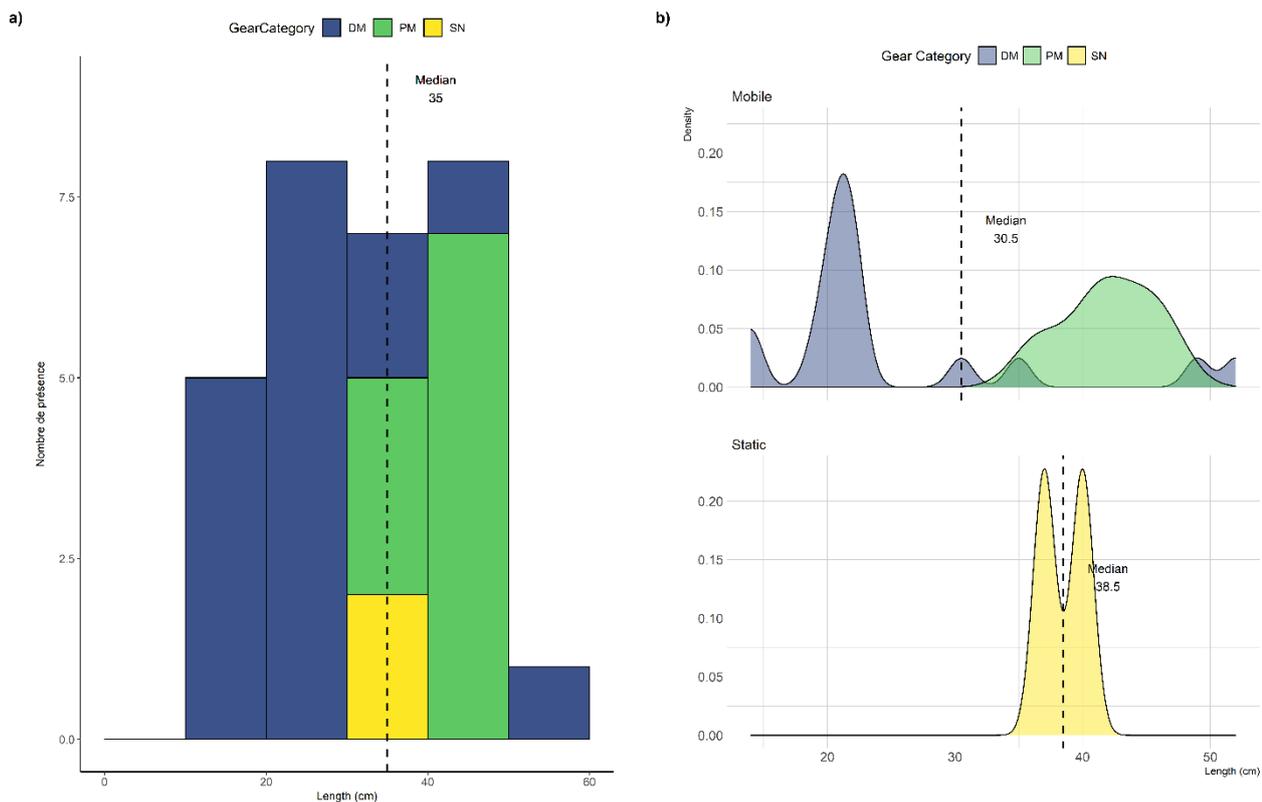


Figure S19. (a) Distribution de la longueur (cm) selon les catégories d'engins & (b) Estimation de la densité lissée par le noyau des captures de longueur (cm) par type d'engin de pêche. DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. La ligne noire pointillée est la médiane.

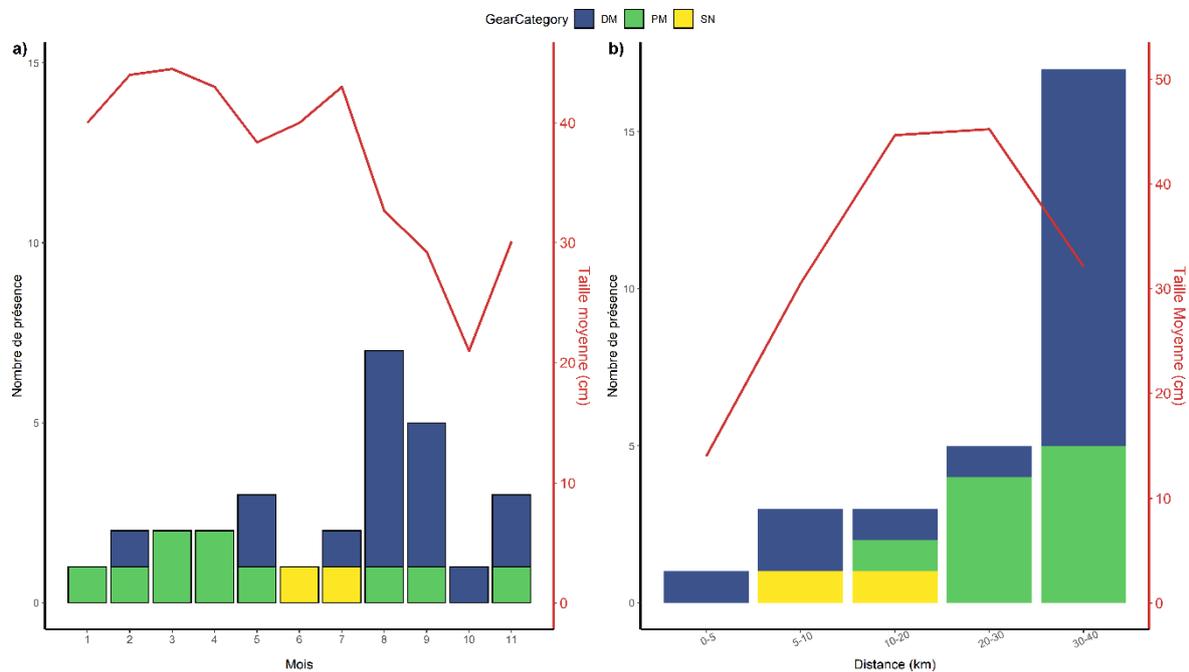


Figure S20. (a) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par mois. (b) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par distance à la côte. DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques.

Platichthys flesus

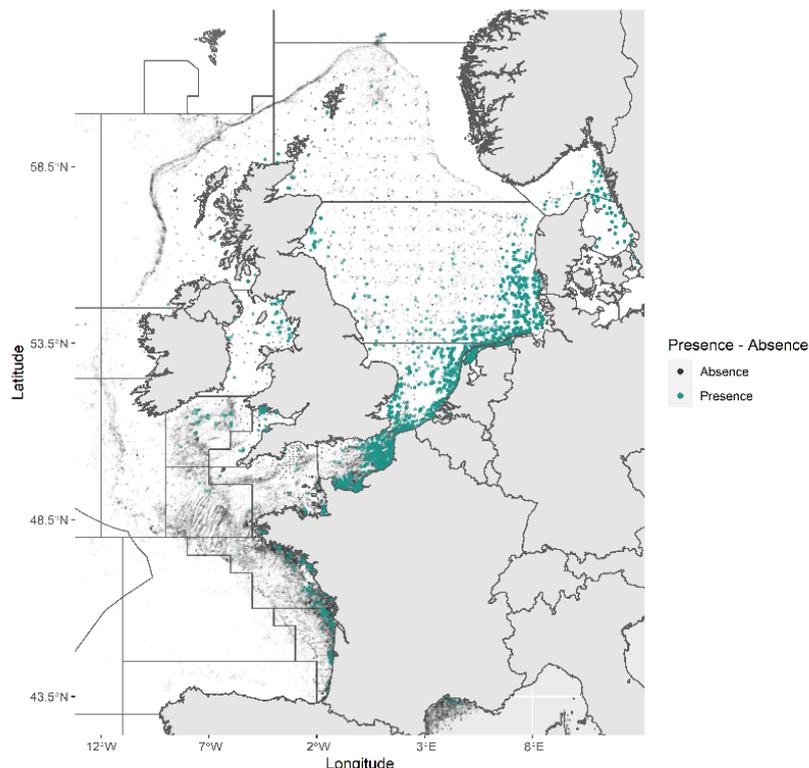


Figure S21. Présences et absences observées dans les jeux de données dépendantes (Obsmer) et indépendantes (DATRAS et autres campagnes scientifiques opérées par l'Ifremer) de la pêche. Présences en vert et les absences en gris. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

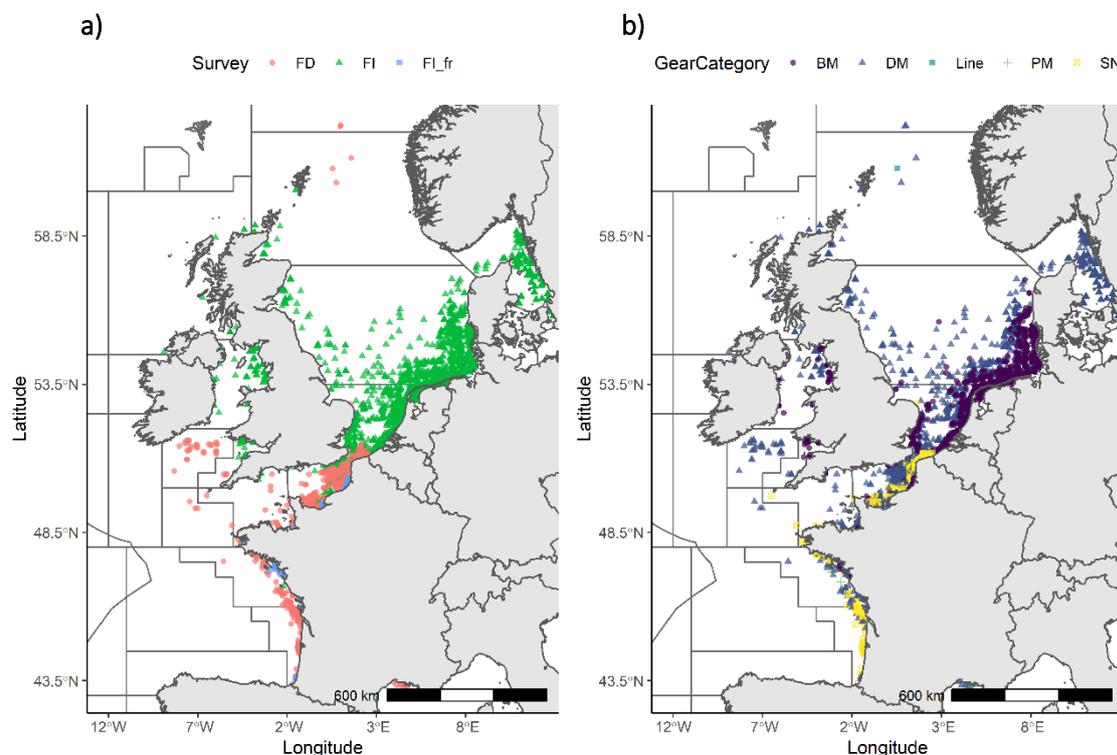


Figure S22. Présences observées (a) en fonction des types de données (FD : provenant des pêcheries ; FI Campagnes scientifiques; FI_fr : Campagnes scientifiques françaises) et (b) en fonction des catégories d'engins utilisés. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

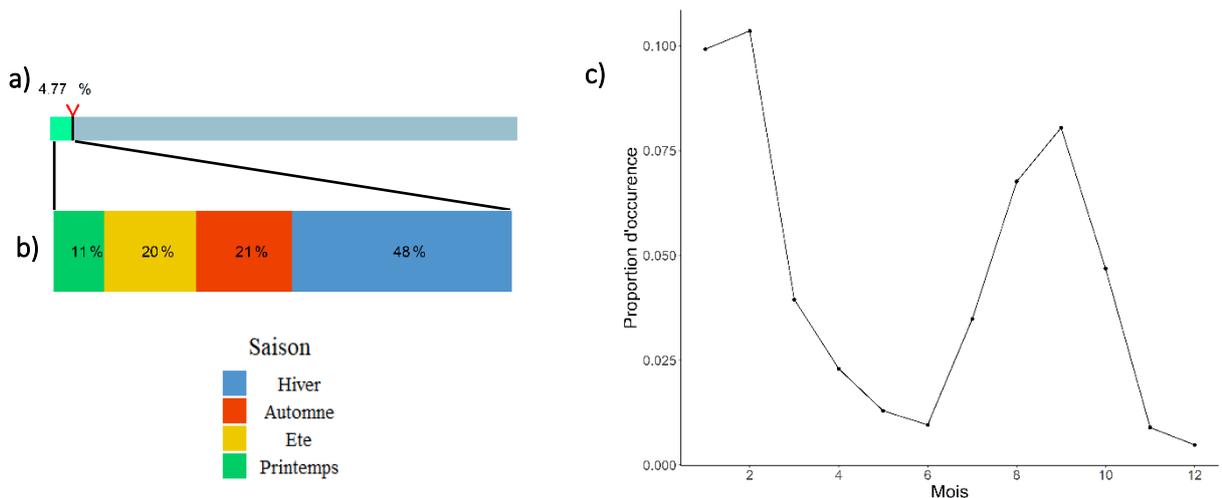


Figure S23. a) Pourcentage d'occurrence totale au sein de la base de données, b) répartition saisonnière de l'occurrence totale pondérée par le nombre d'opération de pêche par saison (hiver (D-J-F) ; automne (S-O-N) ; été (J-J-A) ; printemps (M-A-M)). et c) Proportion d'occurrence par mois.

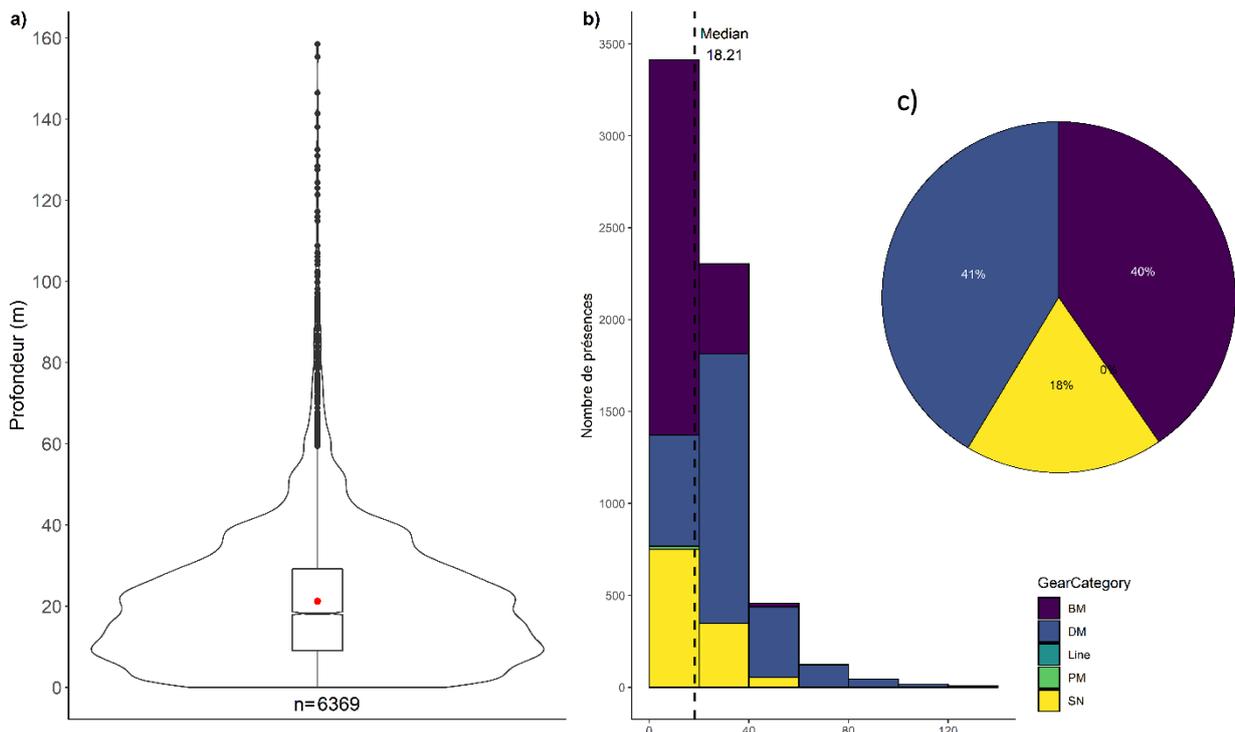


Figure S24. a) Diagramme en violon de la profondeur de capture, la largeur correspond à l'estimation par noyau, le point rouge représente la moyenne et le boxplot met en évidence la médiane. (b) Distribution de la profondeur des captures selon les catégories d'engins. (c) Proportion des captures par catégories d'engins. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques.

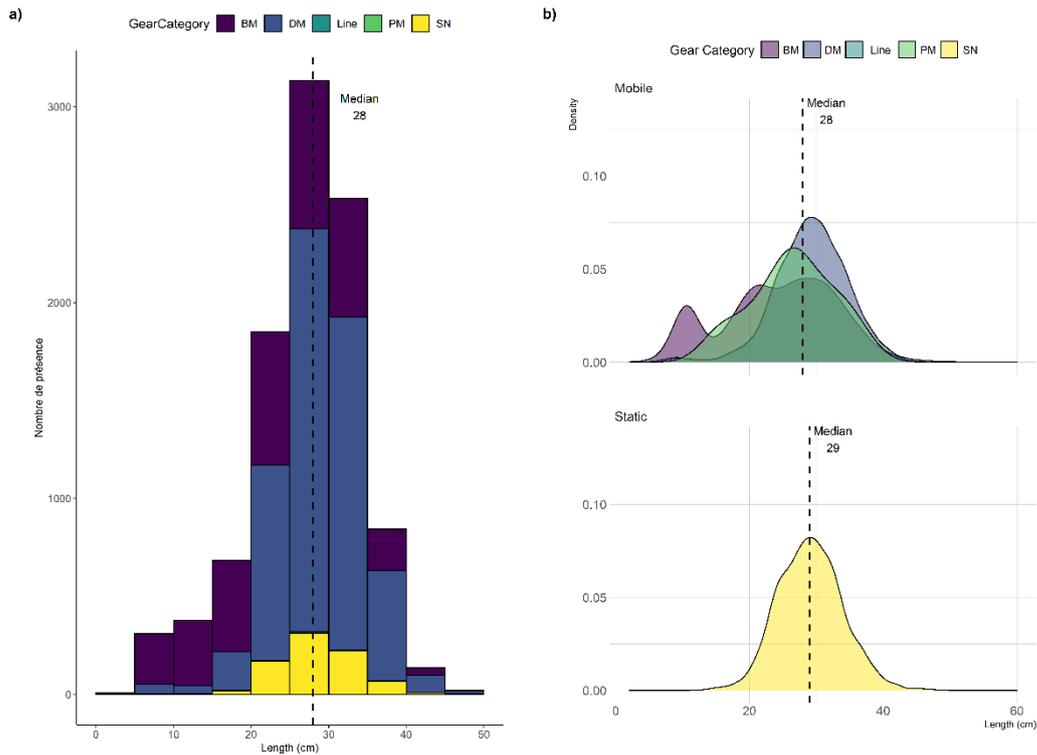


Figure S25. (a) Distribution de la longueur (cm) selon les catégories d'engins & (b) Estimation de la densité lissée par le noyau des captures de longueur (cm) par type d'engin de pêche. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. La ligne noire pointillée est la médiane.

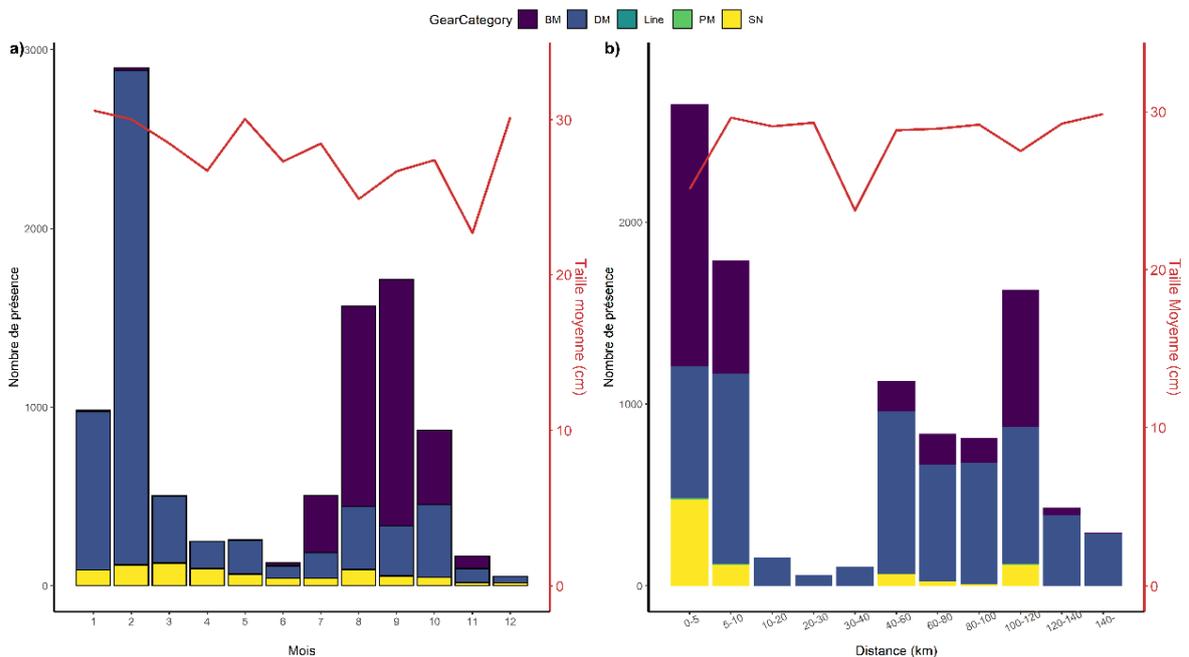


Figure S26. (a) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par mois. (b) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par distance à la côte. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques.

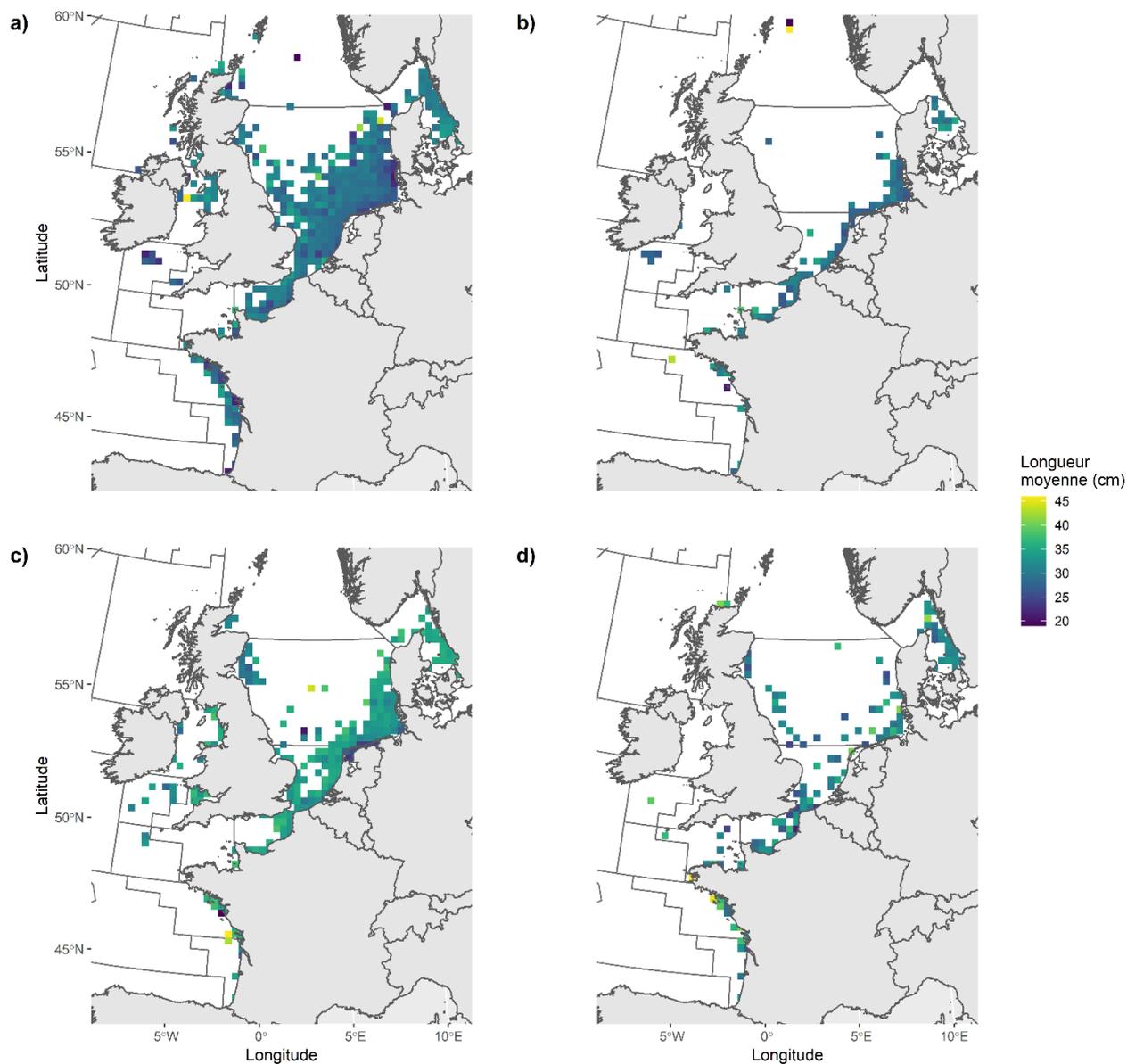


Figure S27. Distribution rasterisée (cellules de 30km²) de la longueur moyenne (cm) à partir des données scientifiques et ObsMer en fonction de la saison (a : hiver (D-J-F) ; b : automne (S-O-N) ; c : été (J-J-A) ; d : printemps (M-A-M)). Les lignes noires pleines délimitent les divisions statistiques du CIEM.

Osmerus eperlanus

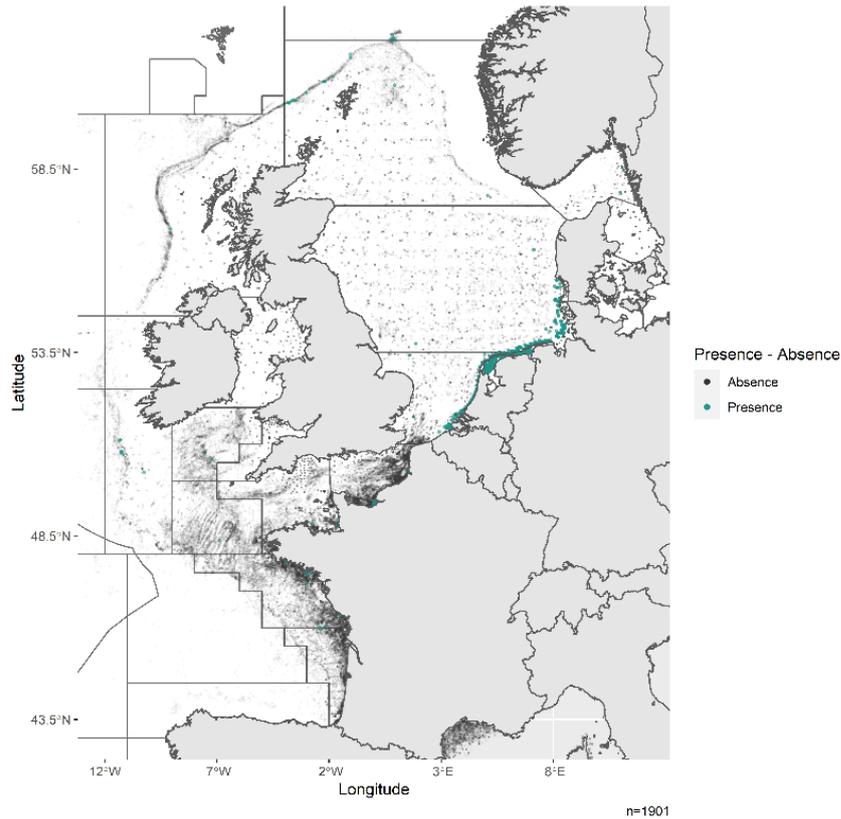


Figure S28. Présences et absences observées dans les jeux de données dépendantes (Obsmer) et indépendantes (DATRAS et autres campagnes scientifiques opérées par l'Ifremer) de la pêche. Présences en vert et les absences en gris. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

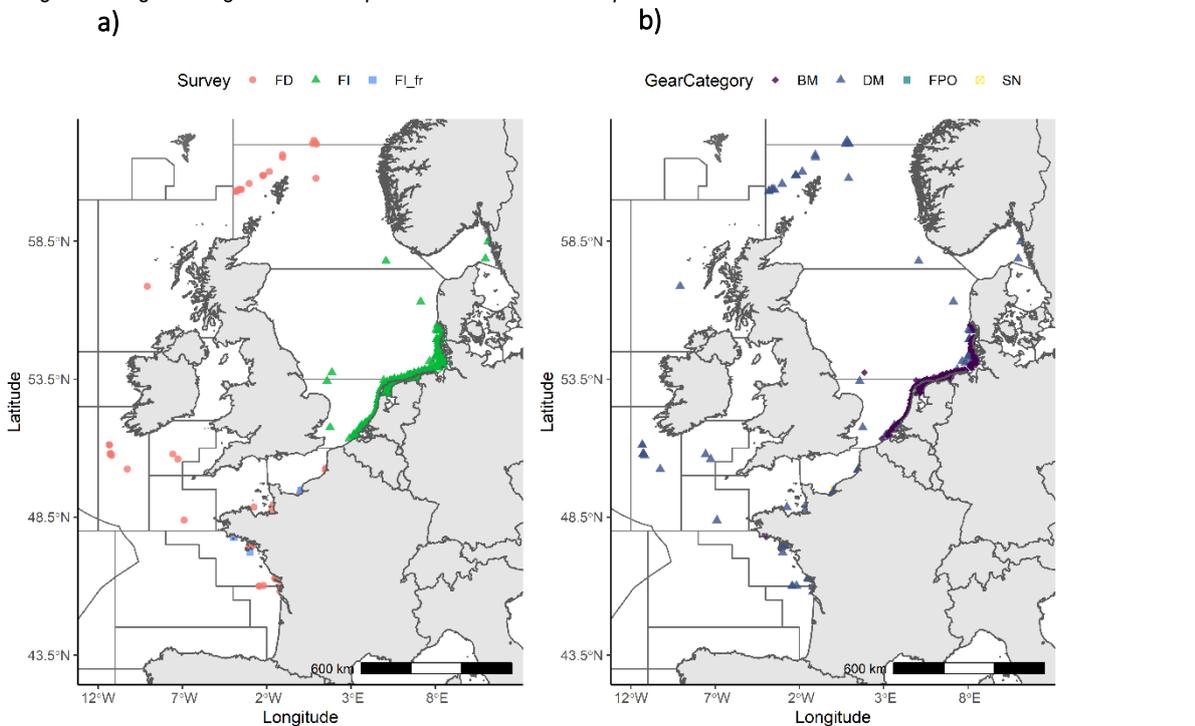


Figure S29. Présences observées (a) en fonction des types de données (FD : provenant des pêcheries ; FI Campagnes scientifiques; FI_fr : Campagnes scientifiques françaises) et (b) en fonction des catégories d'engins utilisés. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, FPO : Casier, SN = Filets statiques. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

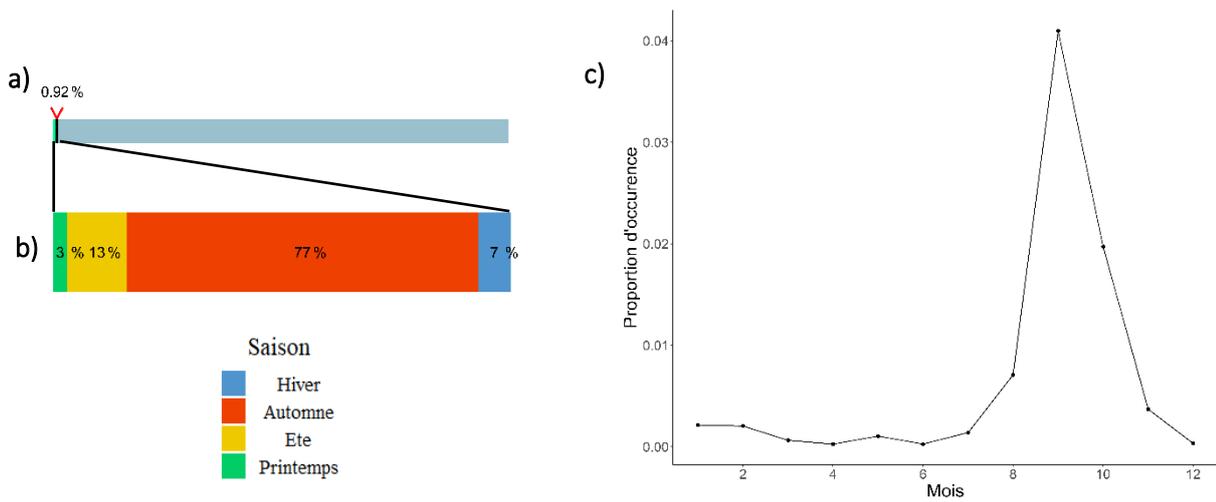


Figure S30. a) Pourcentage d'occurrence totale au sein de la base de données, b) répartition saisonnière de l'occurrence totale pondérée par le nombre d'opération de pêche par saison (hiver (D-J-F) ; automne (S-O-N); été (J-J-A); printemps (M-A-M)). et c) Proportion d'occurrence par mois.

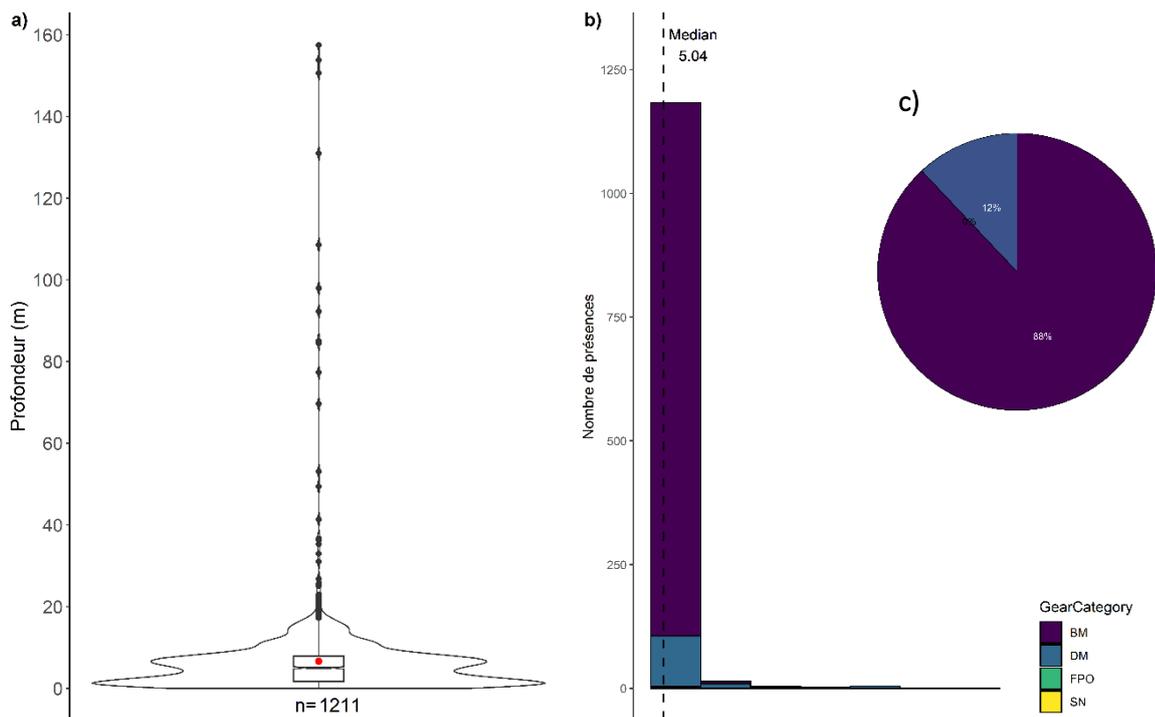


Figure S31. a) Diagramme en violon de la profondeur de capture, la largeur correspond à l'estimation par noyau, le point rouge représente la moyenne et le boxplot met en évidence la médiane. (b) Distribution de la profondeur des captures selon les catégories d'engins. (c) Proportion des captures par catégories d'engins. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, FPO : Casier, SN = Filets statiques.

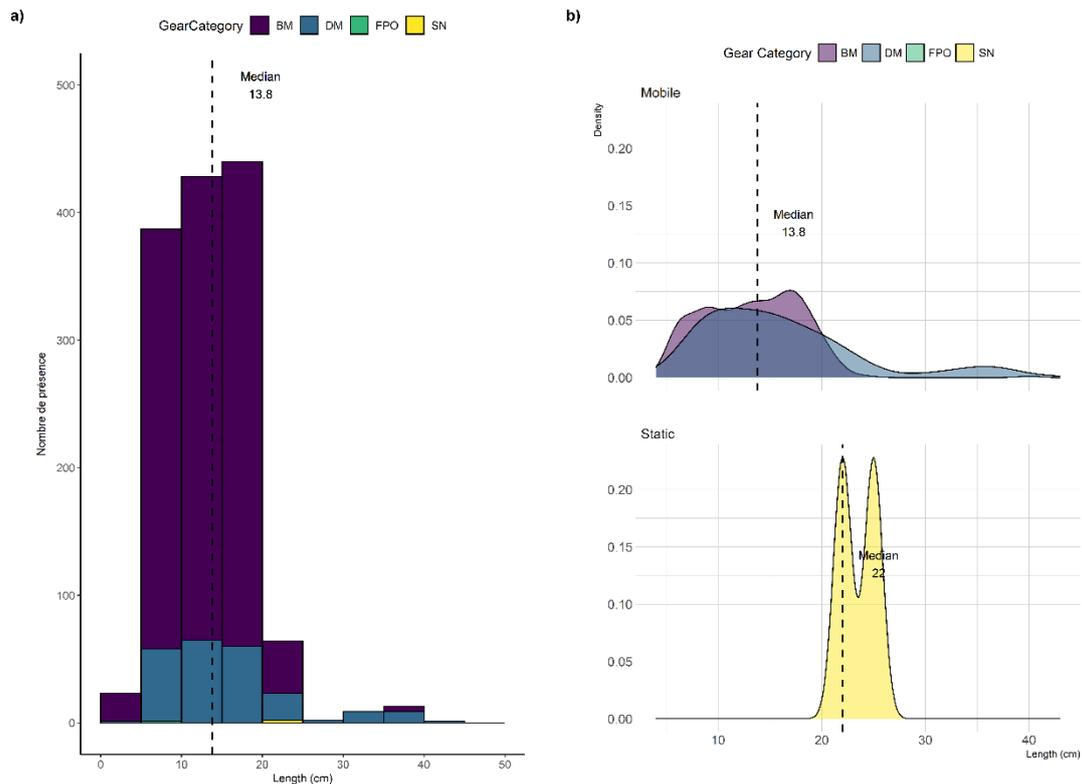


Figure S32. (a) Distribution de la longueur (cm) selon les catégories d'engins & (b) Estimation de la densité lissée par le noyau des captures de longueur (cm) par type d'engin de pêche. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, FPO : Casier, SN = Filets statiques. La ligne noire pointillée est la médiane.

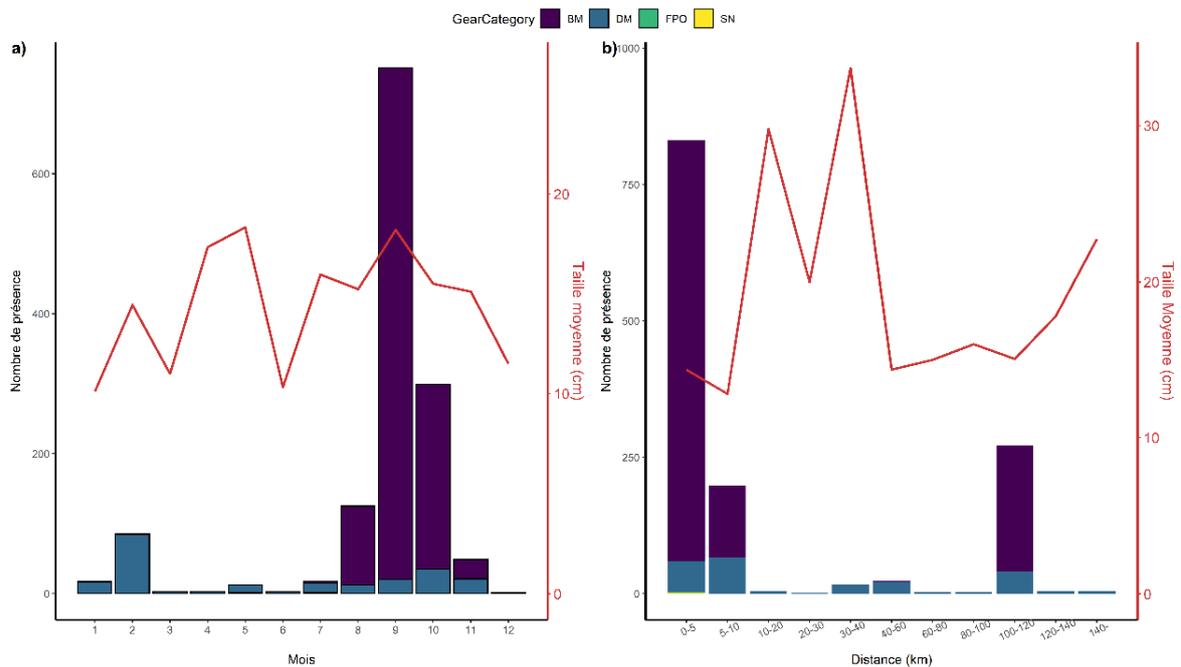


Figure S33. (a) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par mois. (b) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par distance à la côte. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, FPO : Casier, SN = Filets statiques.

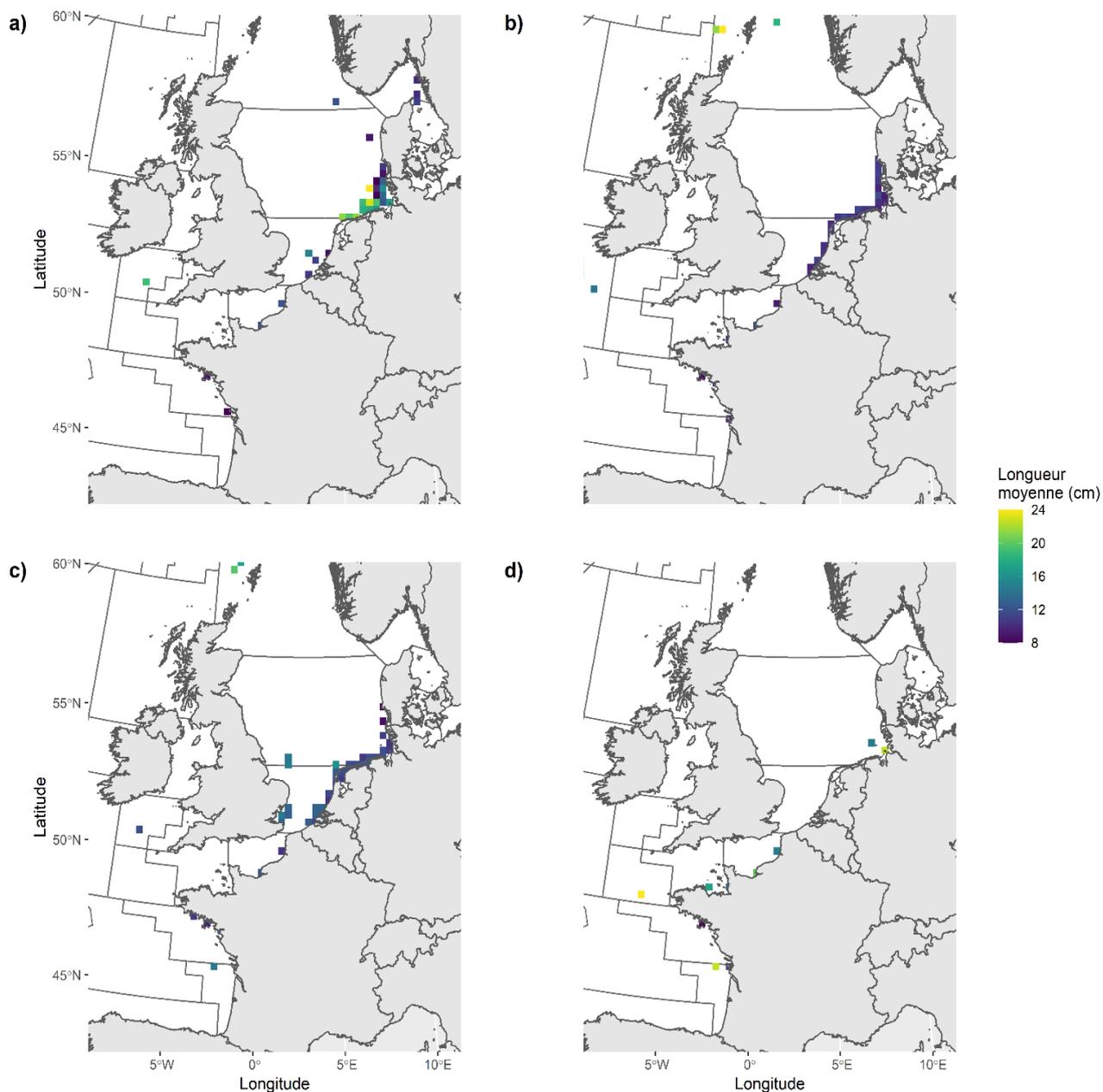


Figure S34. Distribution rasterisée (cellules de 30km²) de la longueur moyenne (cm) à partir des données scientifiques et ObsMer en fonction de la saison (a : hiver (D-J-F) ; b : automne (S-O-N) ; c : été (J-J-A) ; d : printemps (M-A-M)). Les lignes noires pleines délimitent les divisions statistiques du CIEM.

Anquilla anguilla

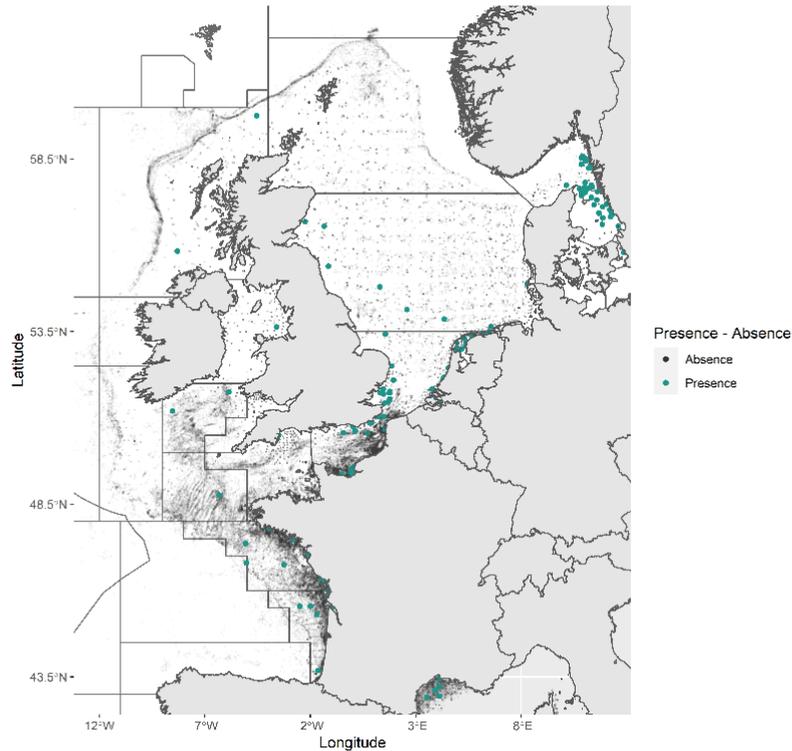


Figure S35. Présences et absences observées dans les jeux de données dépendantes (Obsmer) et indépendantes (DATRAS et autres campagnes scientifiques opérées par l'Ifremer) de la pêche. Présences en vert et les absences en gris. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

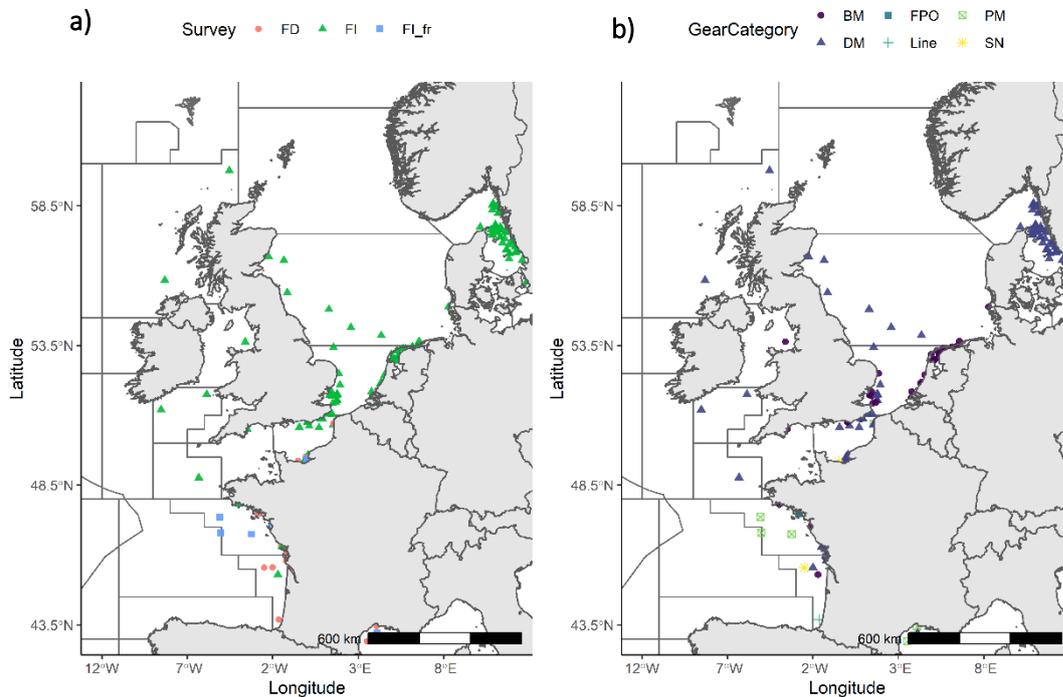


Figure S36. Présences observées (a) en fonction des types de données (FD : provenant des pêcheries ; FI Campagnes scientifiques; FI_fr : Campagnes scientifiques françaises) et (b) en fonction des catégories d'engins utilisés. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, FPO : Casiers, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

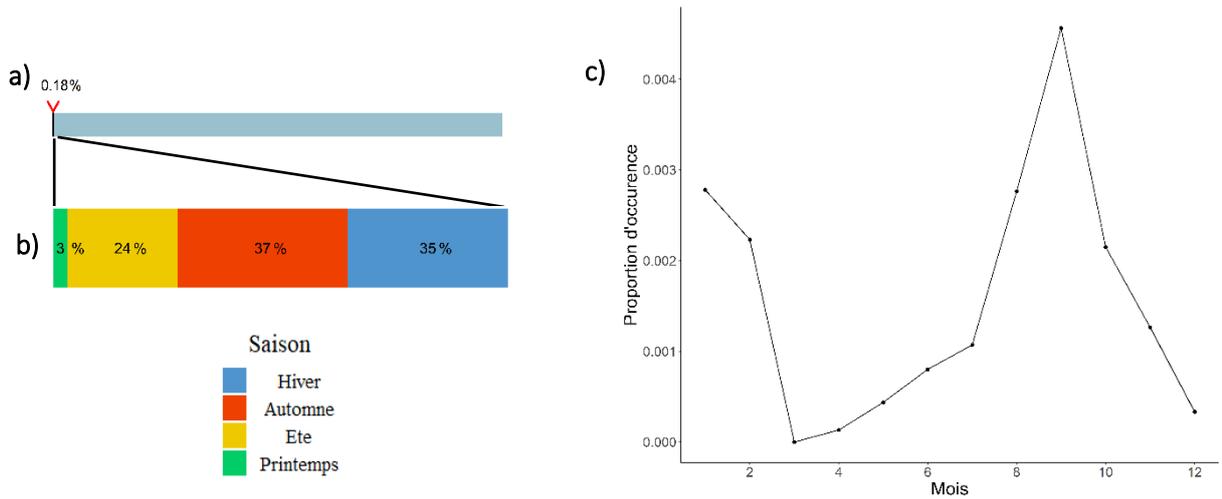


Figure S37. a) Pourcentage d'occurrence totale au sein de la base de données, b) répartition saisonnière de l'occurrence totale pondérée par le nombre d'opération de pêche par saison (hiver (D-J-F) ; automne (S-O-N) ; été (J-J-A) ; printemps (M-A-M)). et c) Proportion d'occurrence par mois.

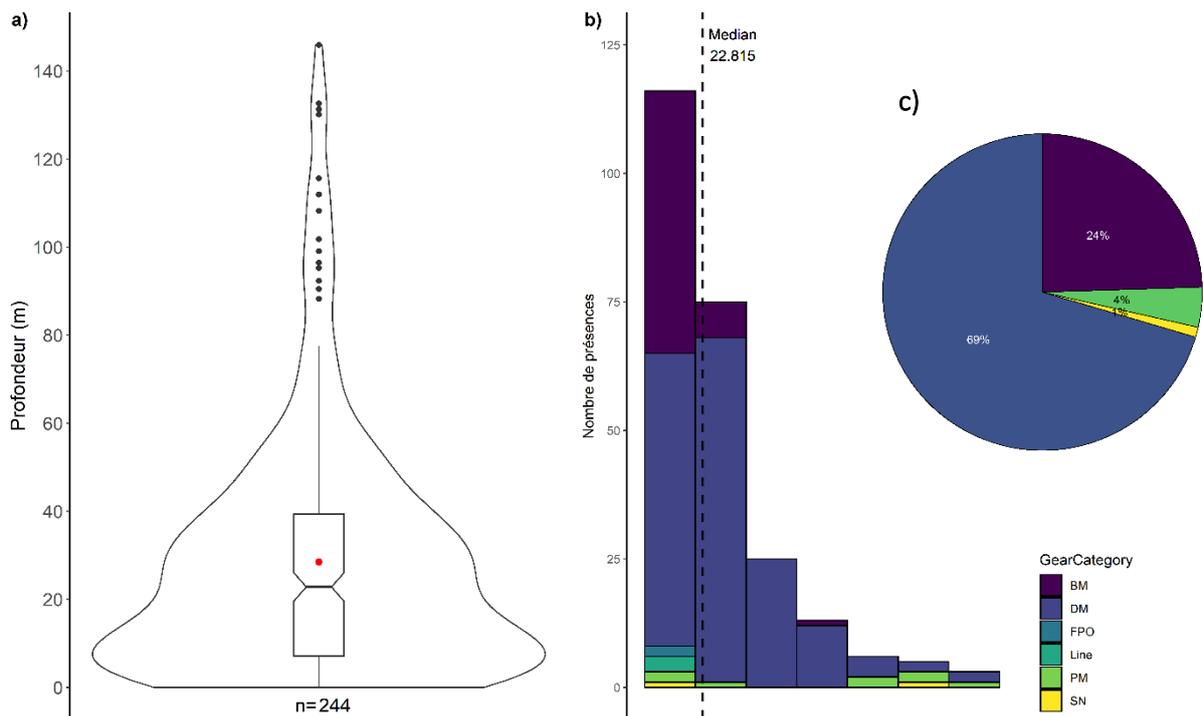


Figure S38. a) Diagramme en violon de la profondeur de capture, la largeur correspond à l'estimation par noyau, le point rouge représente la moyenne et le boxplot met en évidence la médiane. (b) Distribution de la profondeur des captures selon les catégories d'engins. (c) Proportion des captures par catégories d'engins. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques.

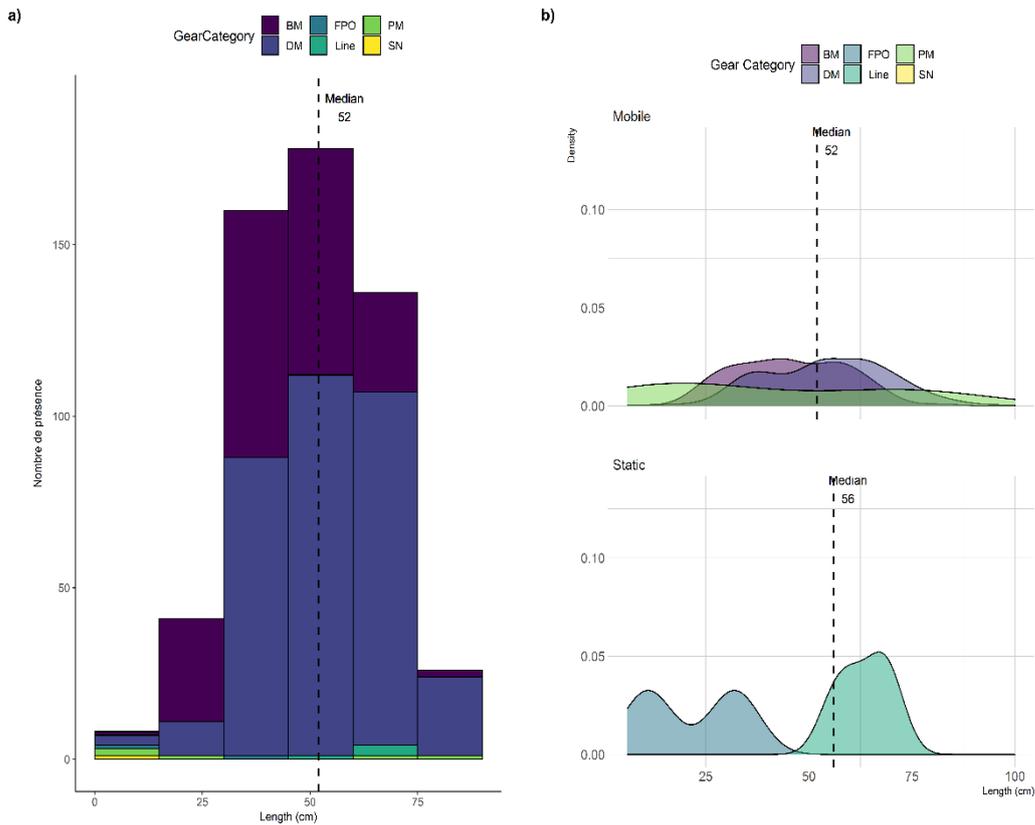


Figure S39. (a) Distribution de la longueur (cm) selon les catégories d'engins & (b) Estimation de la densité lissée par le noyau des captures de longueur (cm) par type d'engin de pêche. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. La ligne noire pointillée est la médiane.

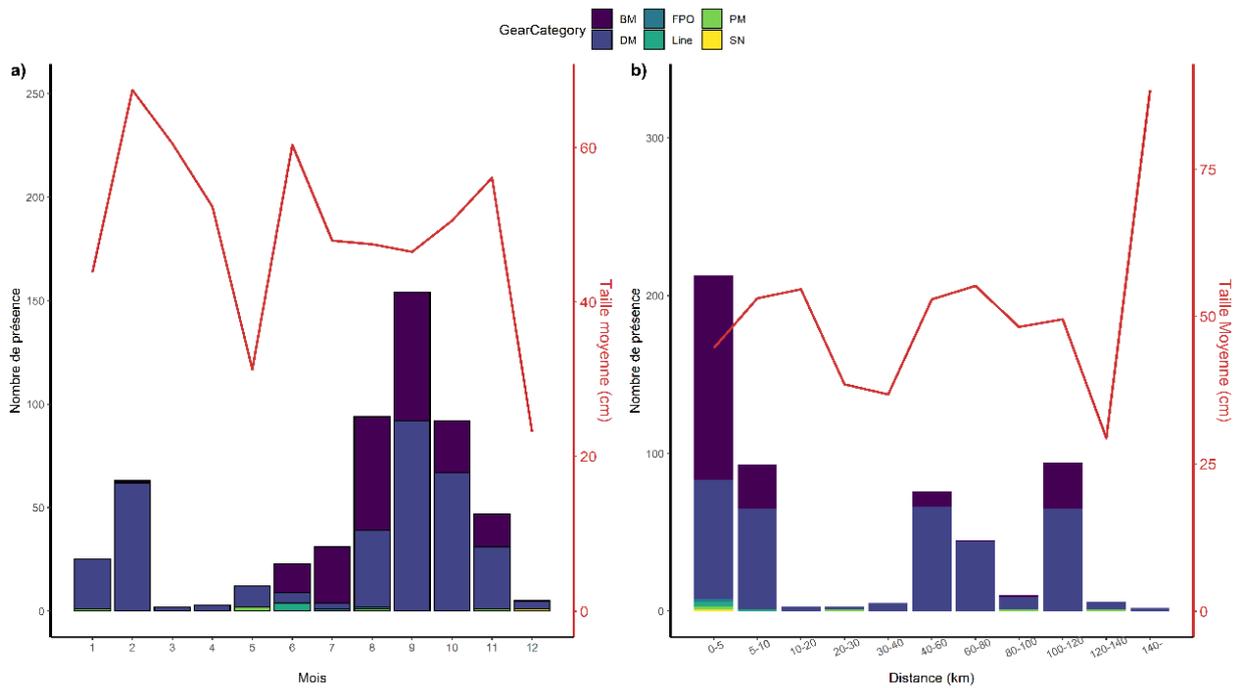


Figure S40. (a) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par mois. (b) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par distance à la côte.

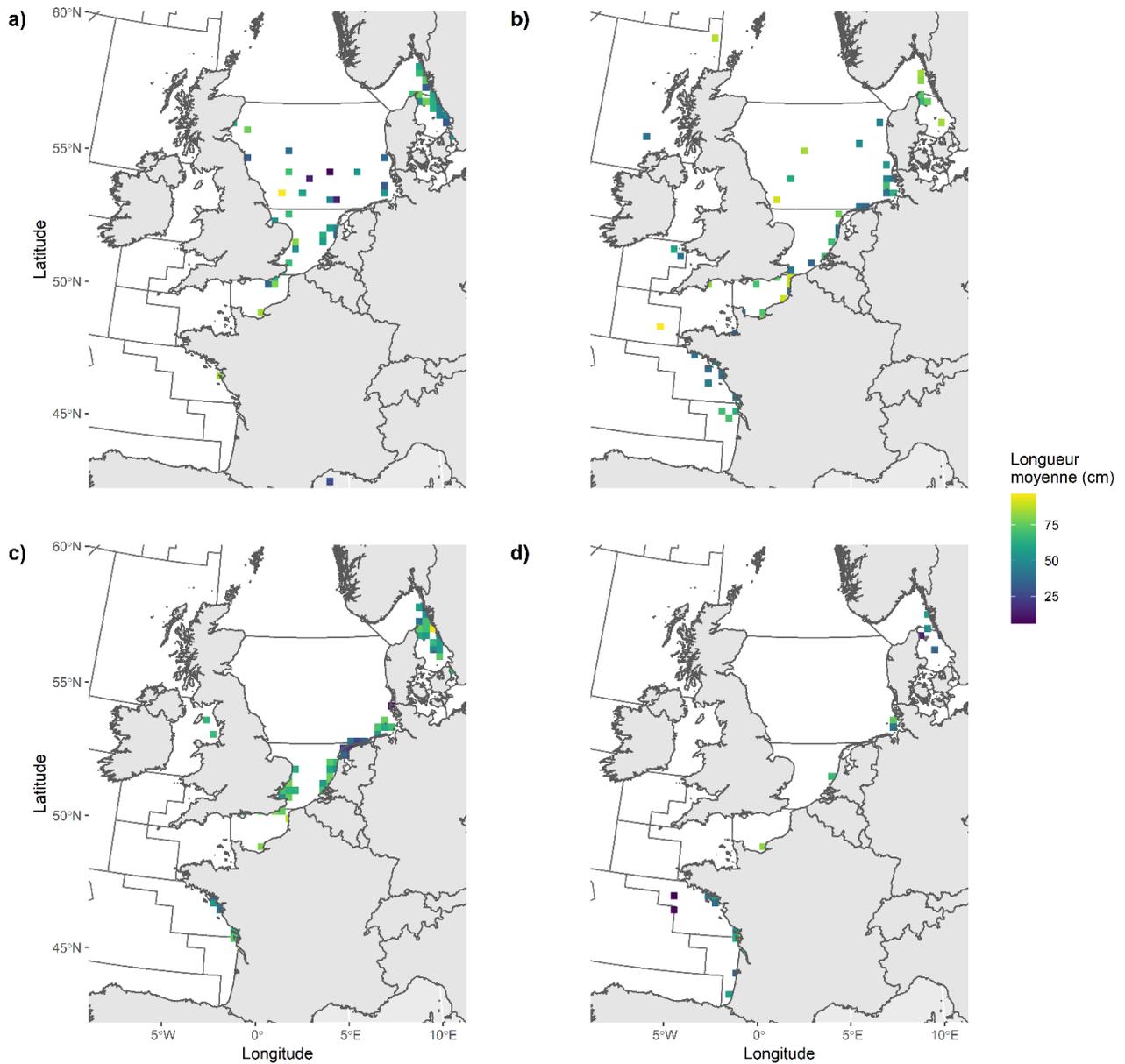


Figure S41. Distribution rastérisée (cellules de 30km²) de la longueur moyenne (cm) à partir des données scientifiques et ObsMer en fonction de la saison (a : hiver (D-J-F) ; b : automne (S-O-N) ; c : été (J-J-A) ; d : printemps (M-A-M)). Les lignes noires pleines délimitent les divisions statistiques du CIEM.

Chelon ramada

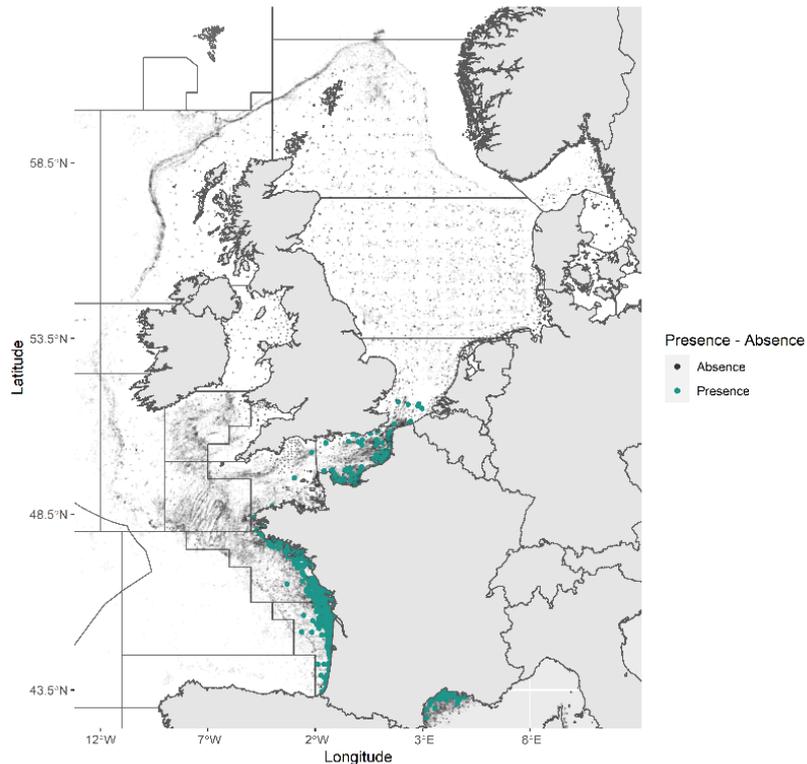


Figure S42. Présences et absences observées dans les jeux de données dépendantes (Obsmer) et indépendantes (DATRAS et autres campagnes scientifiques opérées par l'Ifremer) de la pêche. Présences en vert et les absences en gris. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

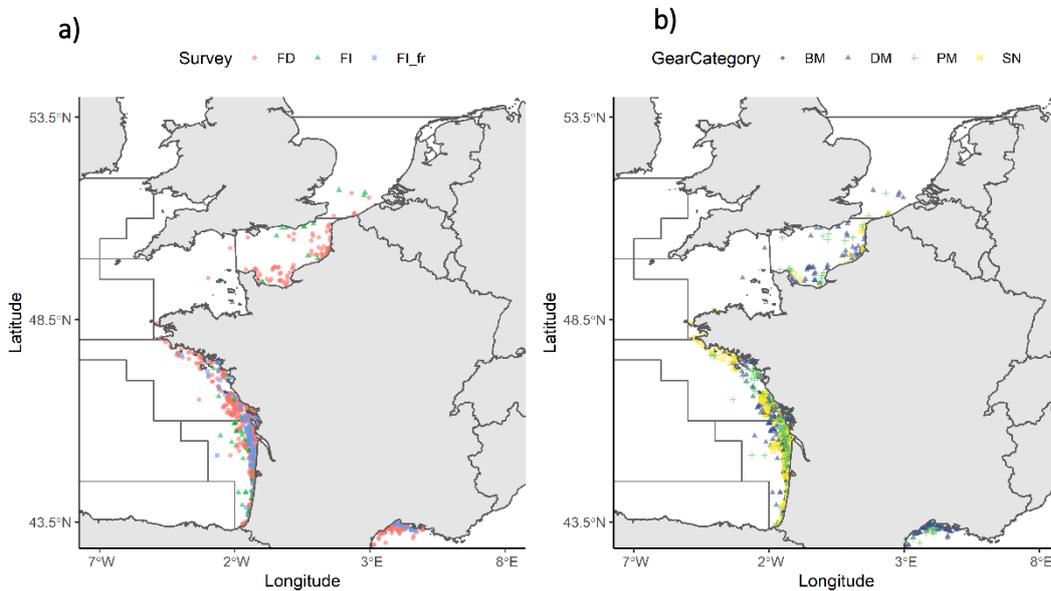


Figure S43. Présences observées (a) en fonction des types de données (FD : provenant des pêcheries ; FI Campagnes scientifiques ; FI_fr : Campagnes scientifiques françaises) et (b) en fonction des catégories d'engins utilisés. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

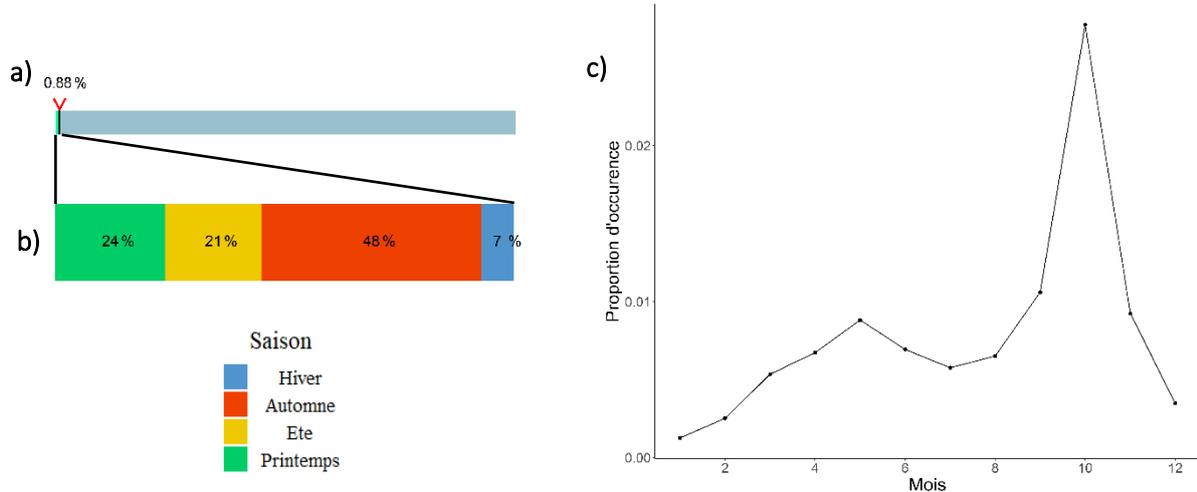


Figure S44. a) Pourcentage d'occurrence totale au sein de la base de données, b) répartition saisonnière de l'occurrence totale pondérée par le nombre d'opération de pêche par saison (hiver (D-J-F) ; automne (S-O-N); été (J-J-A); printemps (M-A-M)). et c) Proportion d'occurrence par mois.

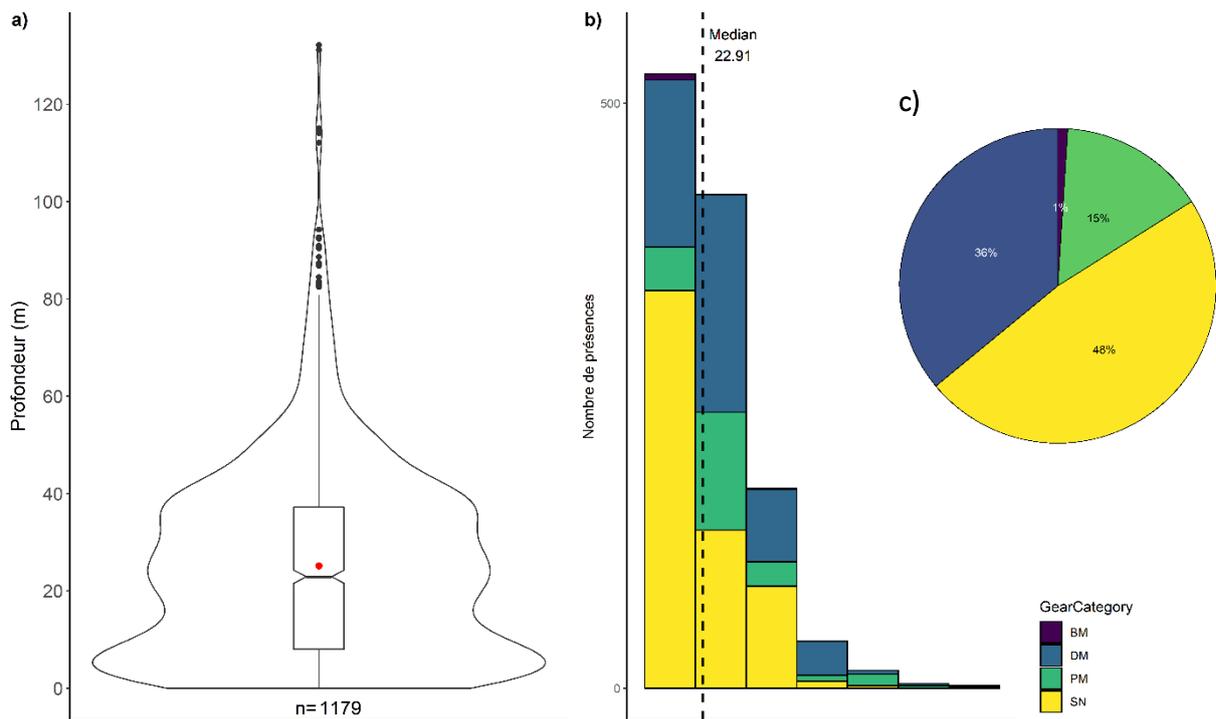


Figure S45. a) Diagramme en violon de la profondeur de capture, la largeur correspond à l'estimation par noyau, le point rouge représente la moyenne et le boxplot met en évidence la médiane. (b) Distribution de la profondeur des captures selon les catégories d'engins. (c) Proportion des captures par catégories d'engins. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques.

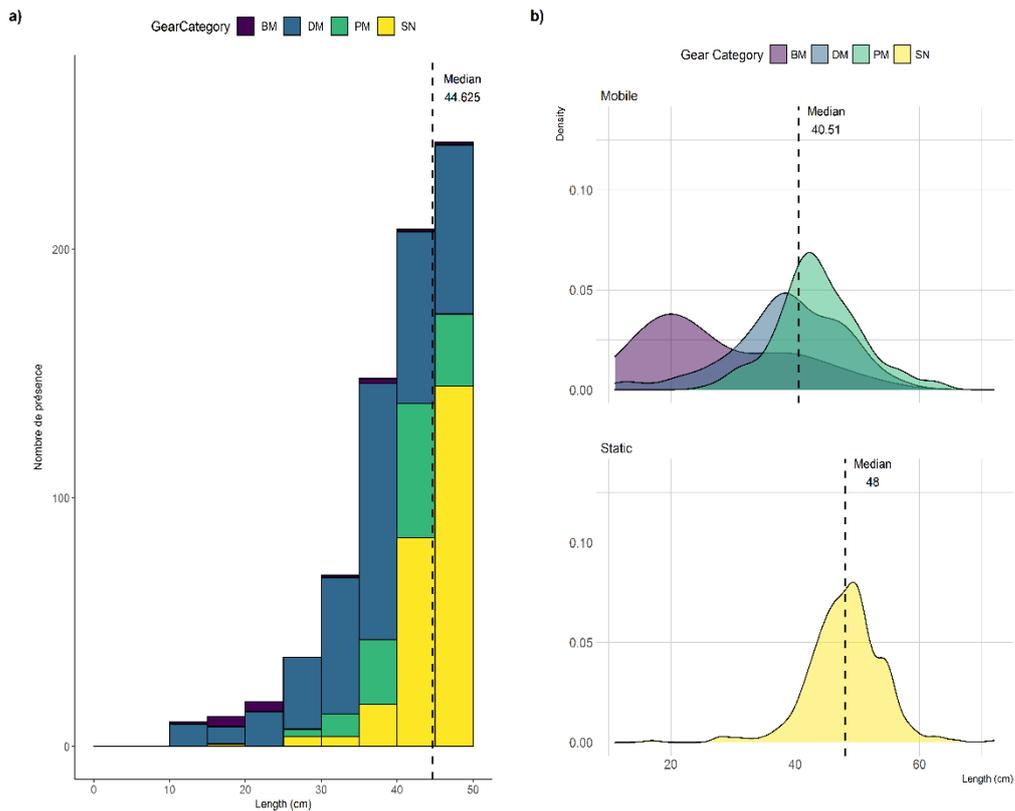


Figure S46. (a) Distribution de la longueur (cm) selon les catégories d'engins & (b) Estimation de la densité lissée par le noyau des captures de longueur (cm) par type d'engin de pêche. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. La ligne noire pointillée est la médiane.

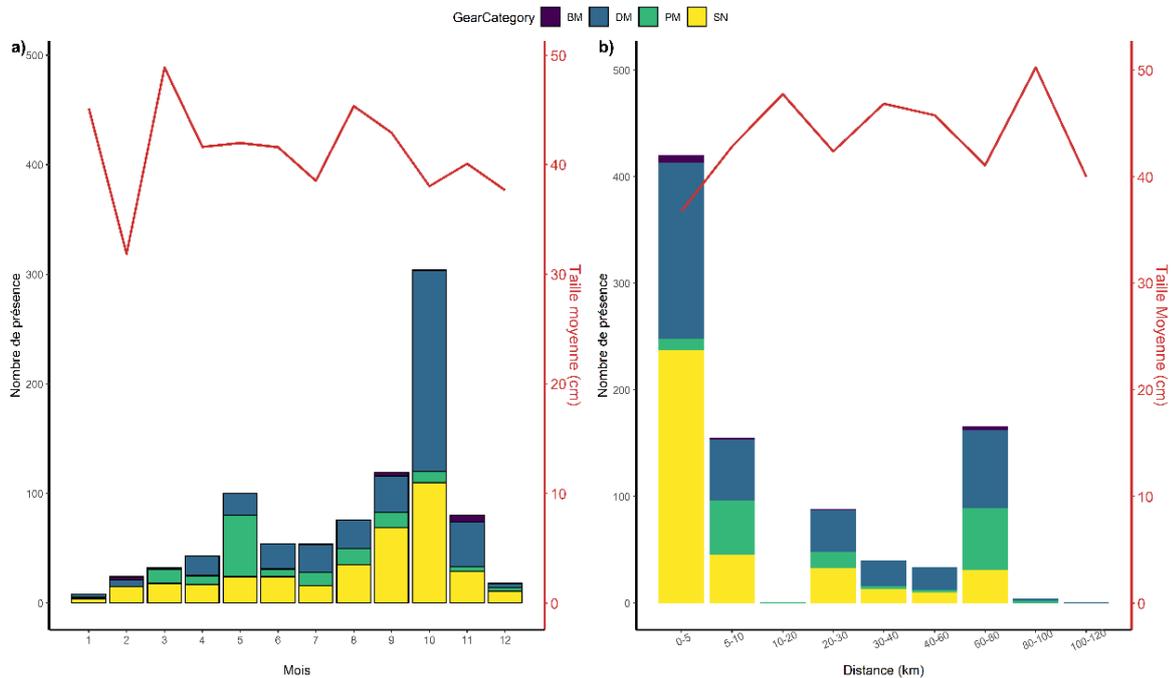


Figure S47. (a) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par mois. (b) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par distance à la côte. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques.

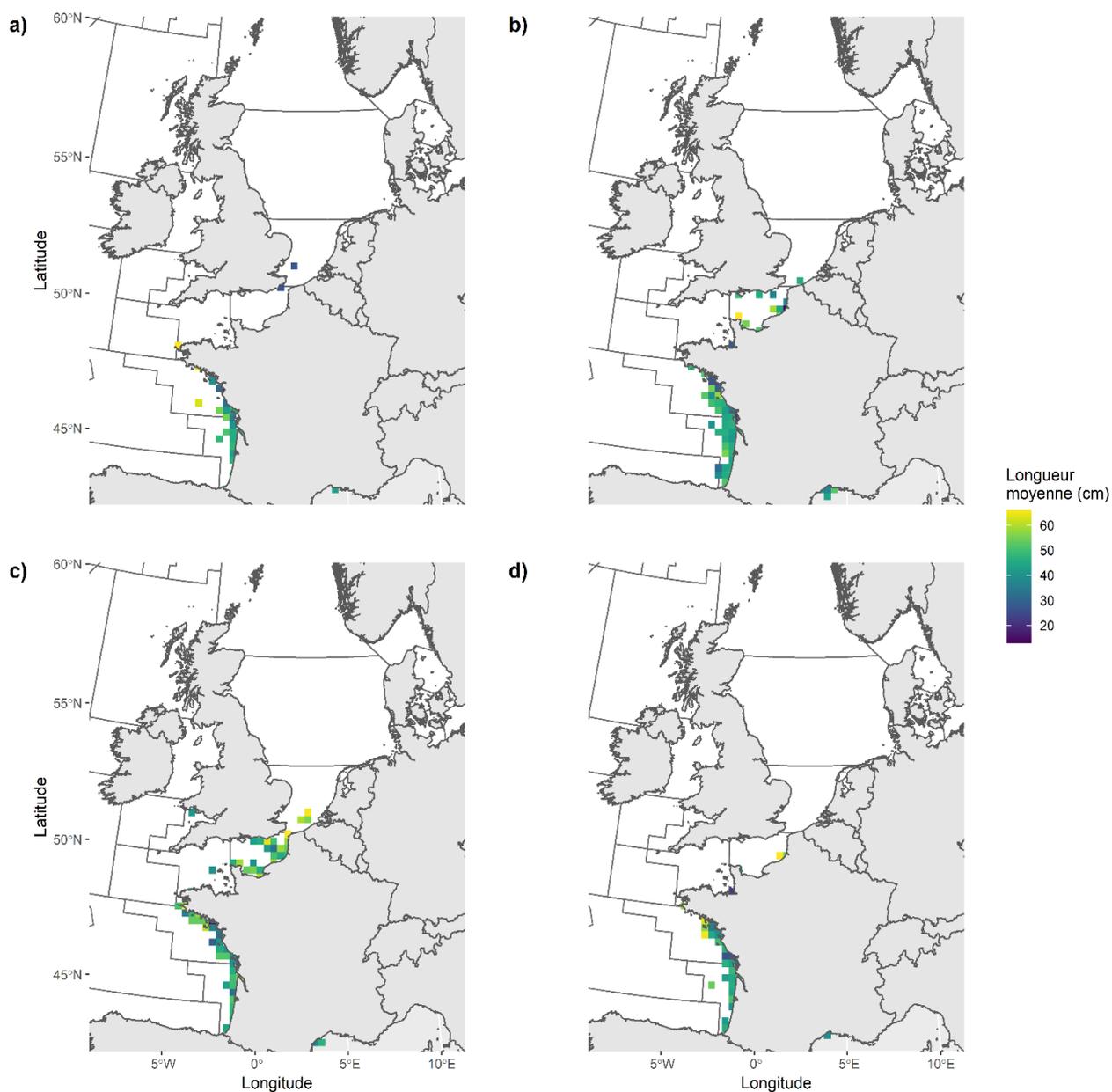


Figure S48. Distribution rasterisée (cellules de 30km²) de la longueur moyenne (cm) à partir des données scientifiques et ObsMer en fonction de la saison (a : hiver (D-J-F) ; b : automne (S-O-N) ; c : été (J-J-A) ; d : printemps (M-A-M)). Les lignes noires pleines délimitent les divisions statistiques du CIEM.

Salmo salar

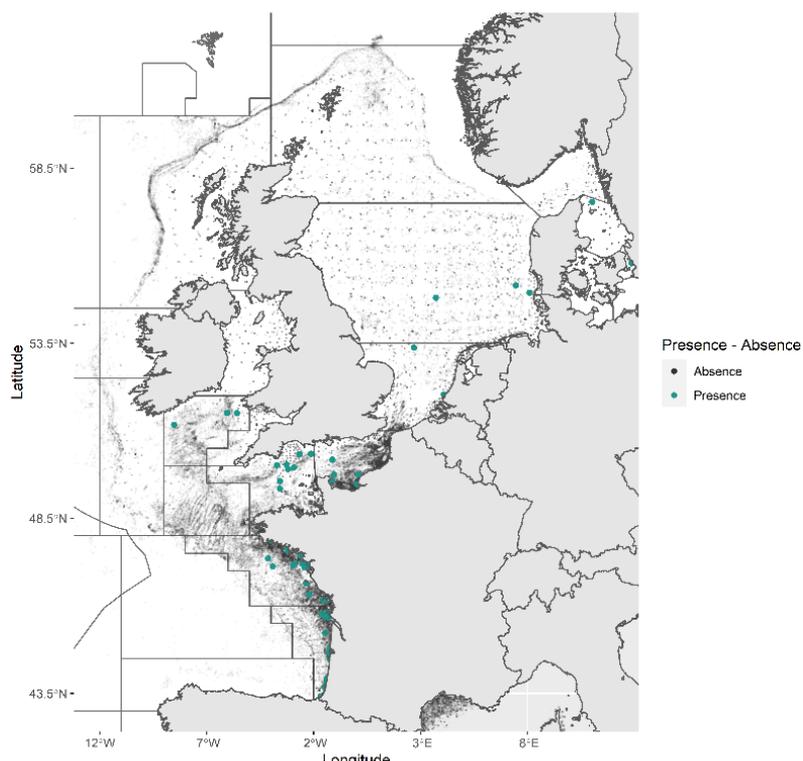


Figure S49. Présences et absences observées dans les jeux de données dépendantes (Obsmer) et indépendantes (DATRAS et autres campagnes scientifiques opérées par l'Ifremer) de la pêche. Présences en vert et les absences en gris. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

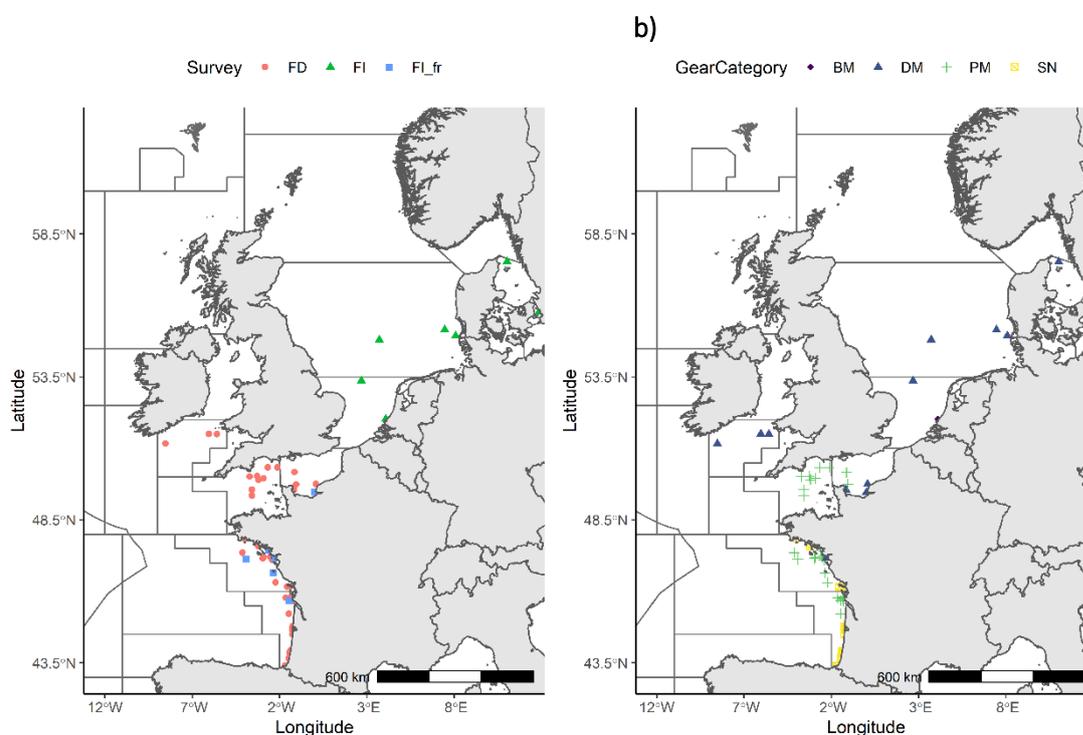


Figure S50. Présences observées (a) en fonction des types de données (FD : provenant des pêcheries ; FI Campagnes scientifiques; FI_fr : Campagnes scientifiques françaises) et (b) en fonction des catégories d'engins utilisés. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

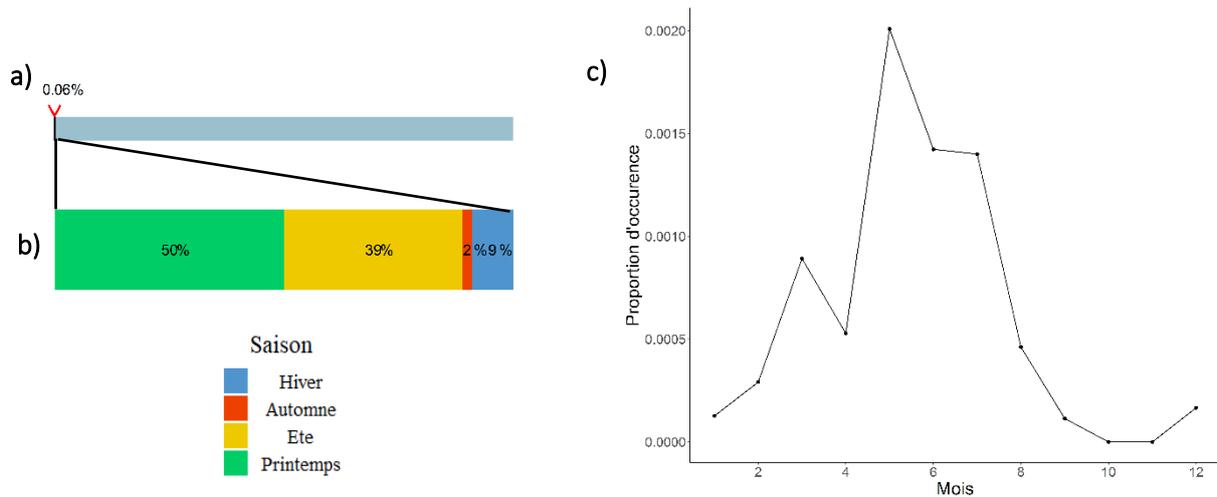


Figure S51. a) Pourcentage d'occurrence totale au sein de la base de données, b) répartition saisonnière de l'occurrence totale pondérée par le nombre d'opération de pêche par saison (hiver (D-J-F) ; automne (S-O-N) ; été (J-J-A) ; printemps (M-A-M)). et c) Proportion d'occurrence par mois.

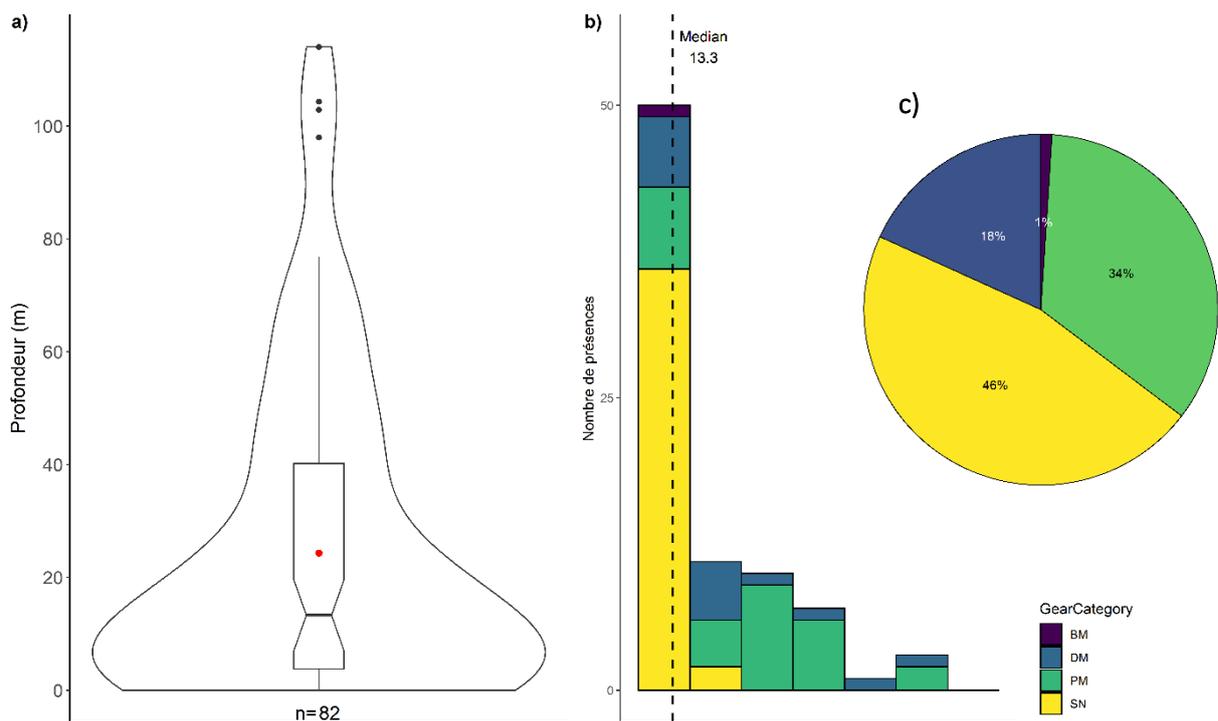


Figure S52. a) Diagramme en violon de la profondeur de capture, la largeur correspond à l'estimation par noyau, le point rouge représente la moyenne et le boxplot met en évidence la médiane. (b) Distribution de la profondeur des captures selon les catégories d'engins. (c) Proportion des captures par catégories d'engins. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques.

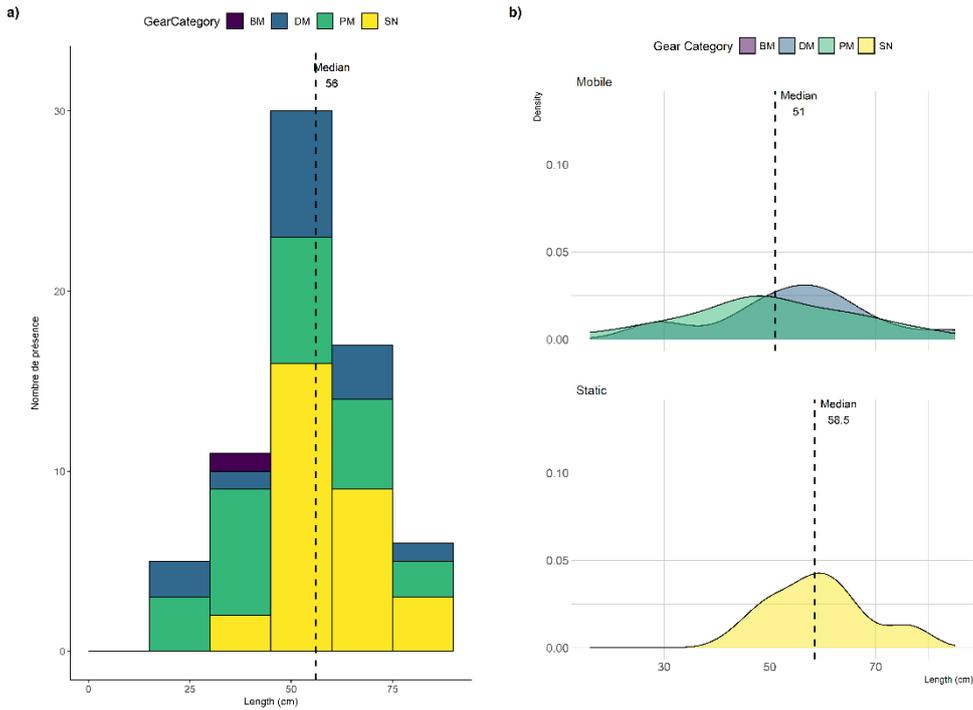


Figure S53. (a) Distribution de la longueur (cm) selon les catégories d'engins & (b) Estimation de la densité lissée par le noyau des captures de longueur (cm) par type d'engin de pêche. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. La ligne noire pointillée est la médiane.

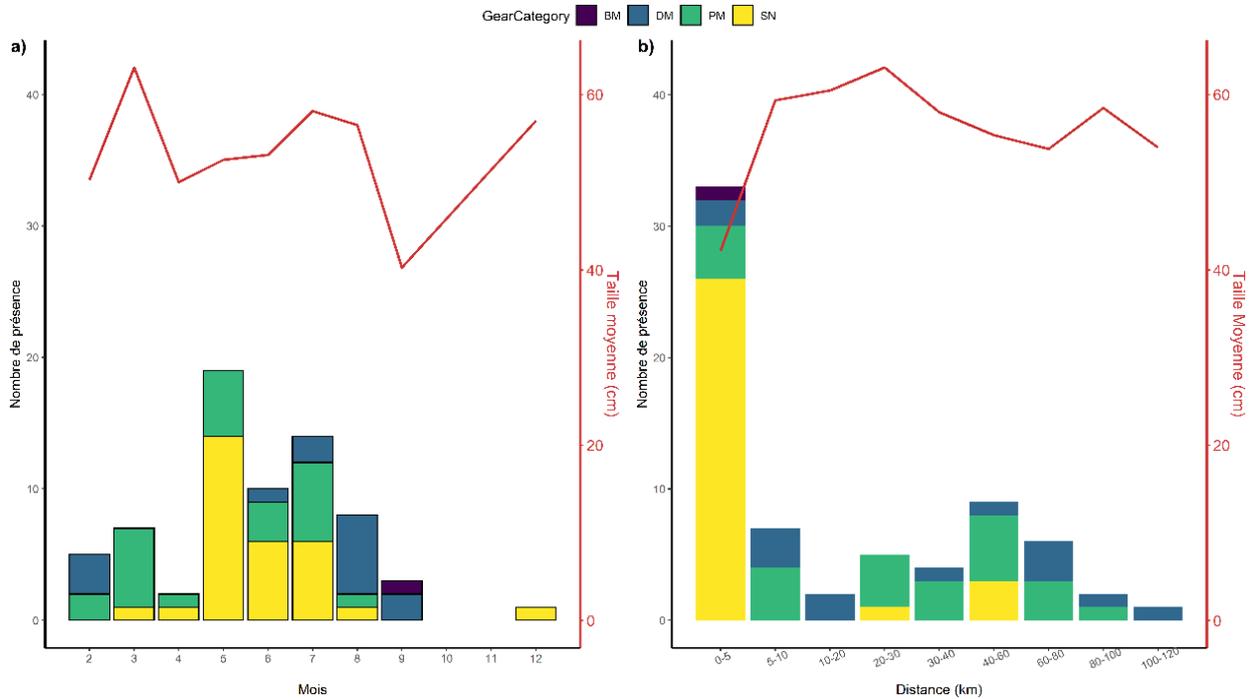


Figure S54. (a) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par mois. (b) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par distance à la côte. . BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques.

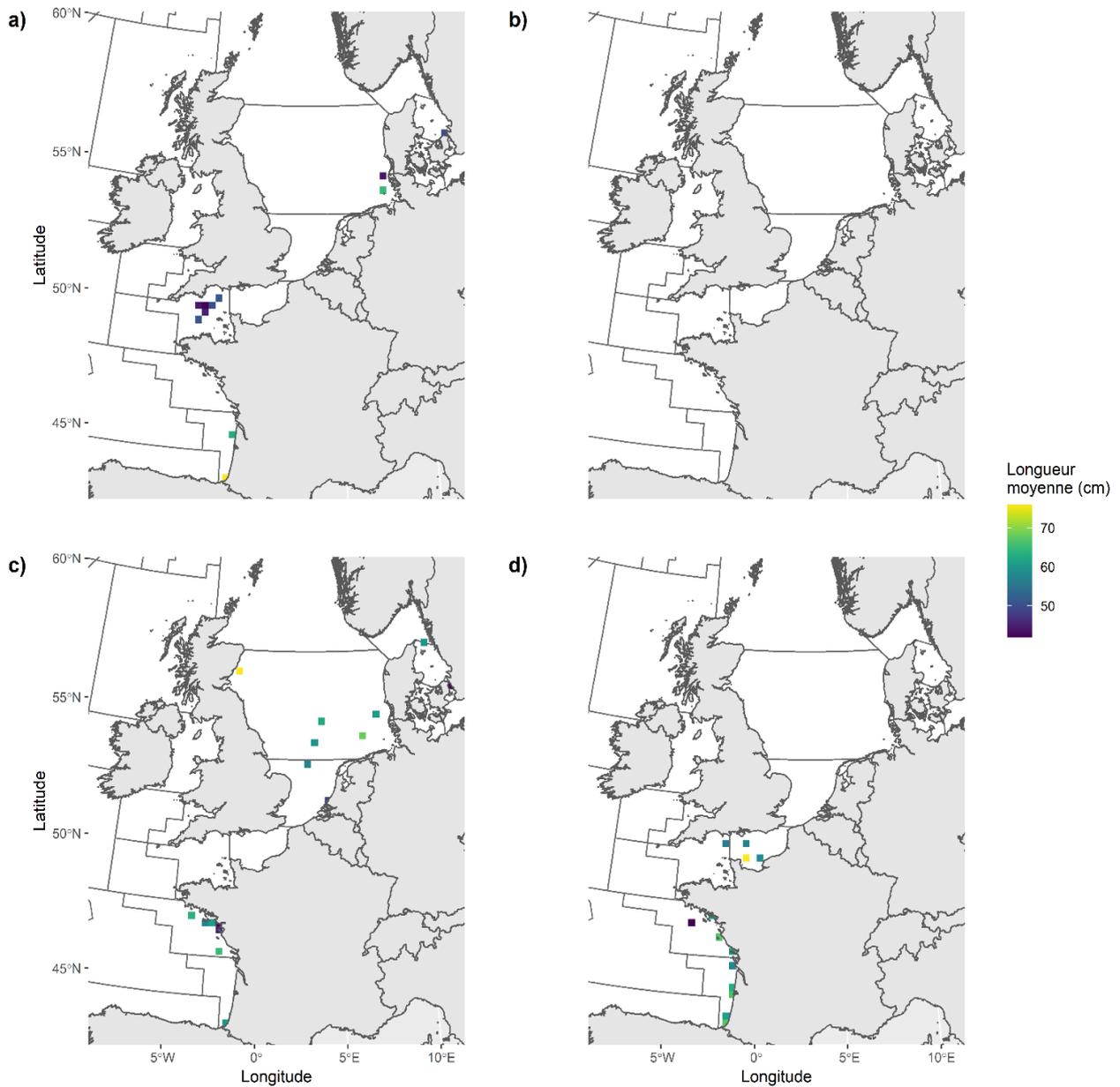


Figure S55. Distribution rasterisée (cellules de 30km²) de la longueur moyenne (cm) à partir des données scientifiques et ObsMer en fonction de la saison (a : hiver (D-J-F) ; b : automne (S-O-N) ; c : été (J-J-A) ; d : printemps (M-A-M)). Les lignes noires pleines délimitent les divisions statistiques du CIEM.

Salmo trutta

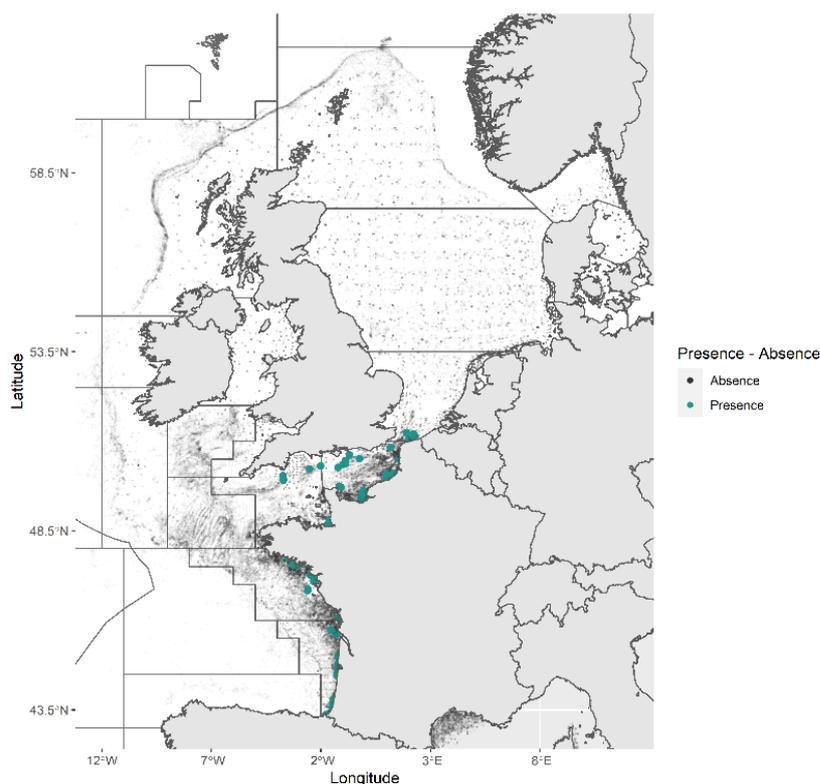


Figure S56. Présences et absences observées dans les jeux de données dépendantes (Obsmer) et indépendantes (DATRAS et autres campagnes scientifiques opérées par l'Ifremer) de la pêche. Présences en vert et les absences en gris. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

a)

b)

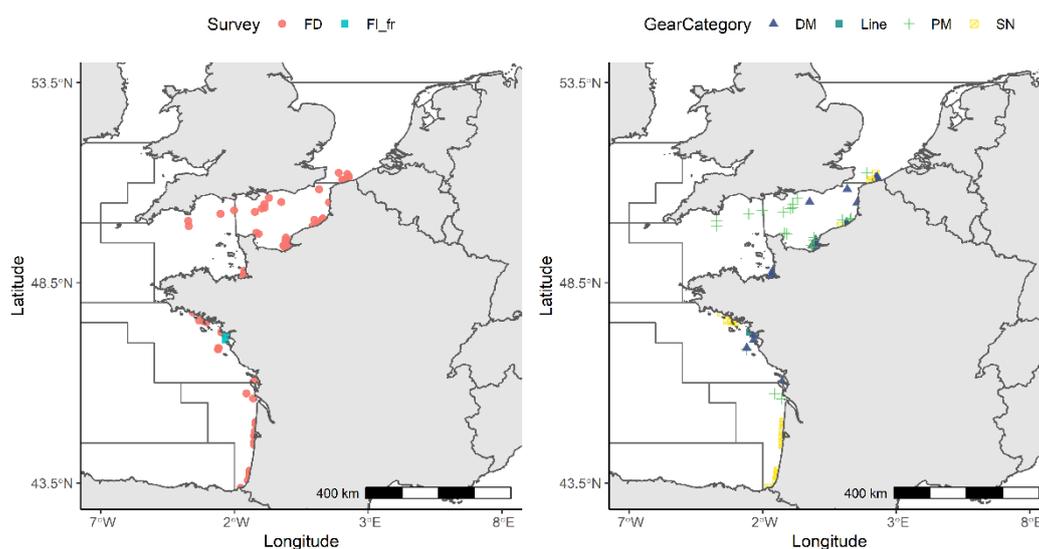


Figure S57. Présences observées (a) en fonction des types de données (FD : provenant des pêcheries ; FI Campagnes scientifiques; FI_fr : Campagnes scientifiques françaises) et (b) en fonction des catégories d'engins utilisés. DM= Mobile Démersaux, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

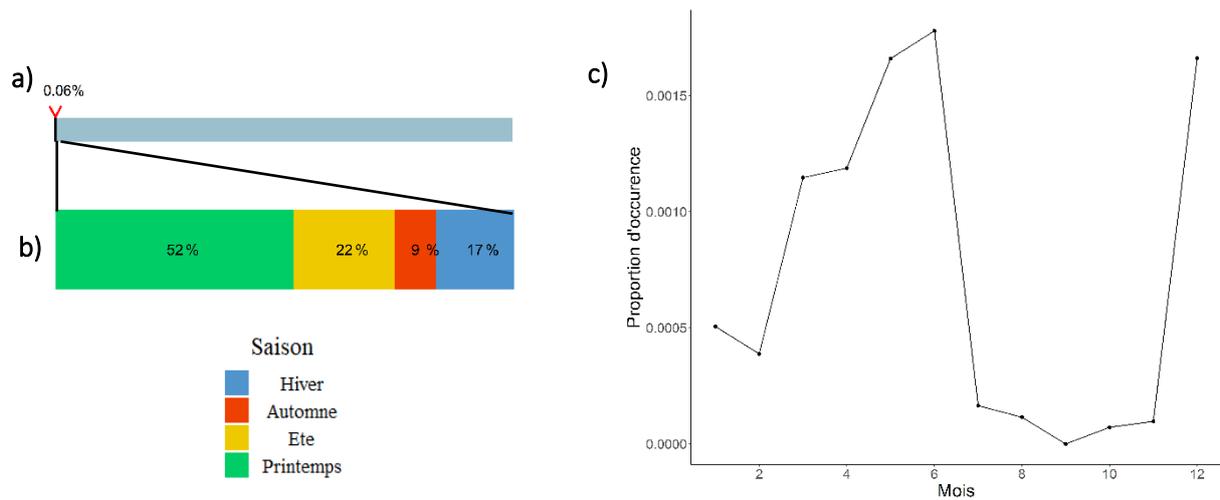


Figure S58. a) Pourcentage d'occurrence totale au sein de la base de données, b) répartition saisonnière de l'occurrence totale pondérée par le nombre d'opération de pêche par saison (hiver (D-J-F) ; automne (S-O-N) ; été (J-J-A) ; printemps (M-A-M)). et c) Proportion d'occurrence par mois.

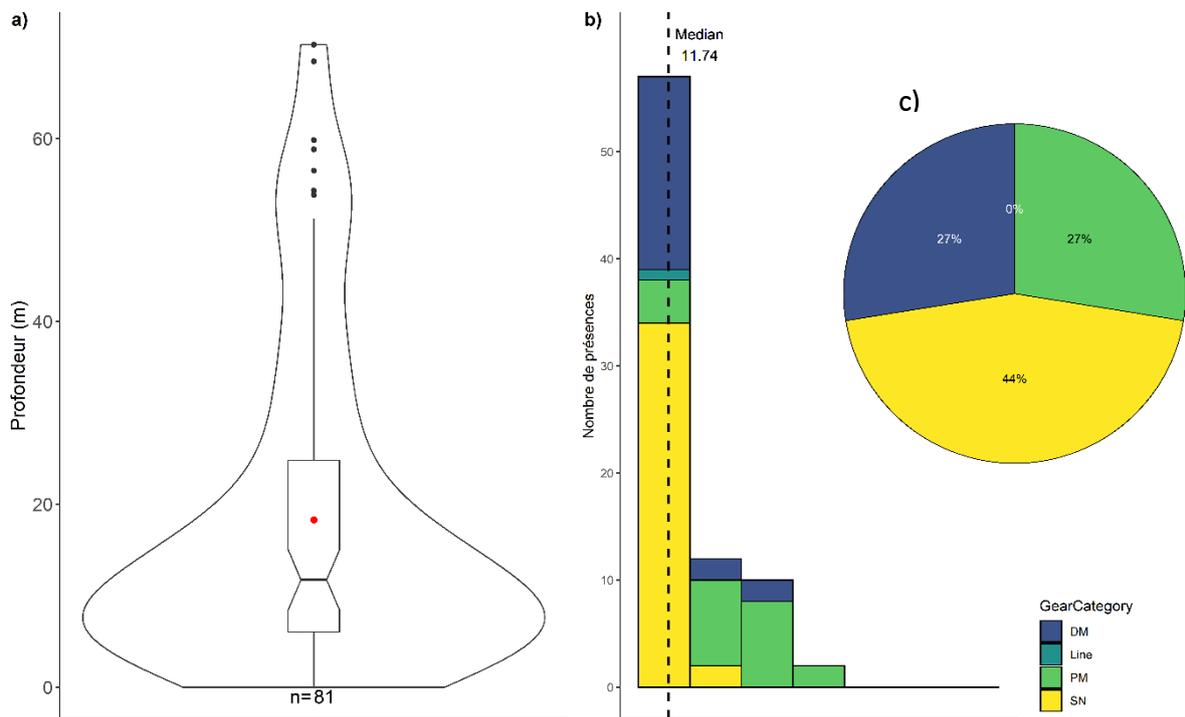


Figure S59. a) Diagramme en violon de la profondeur de capture, la largeur correspond à l'estimation par noyau, le point rouge représente la moyenne et le boxplot met en évidence la médiane. (b) Distribution de la profondeur des captures selon les catégories d'engins. (c) Proportion des captures par catégories d'engins. DM= Mobile Démersaux, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques.

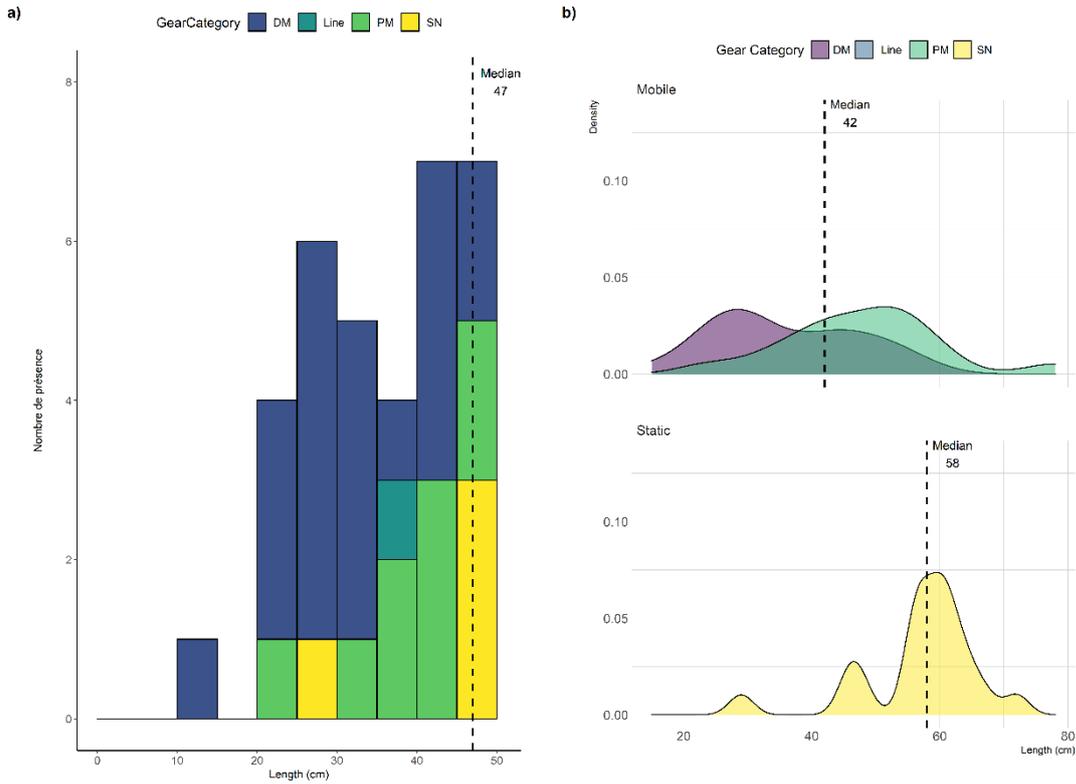


Figure S60. (a) Distribution de la longueur (cm) selon les catégories d'engins & (b) Estimation de la densité lissée par le noyau des captures de longueur (cm) par type d'engin de pêche. DM= Mobile Démersaux, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. La ligne noire pointillée est la médiane.

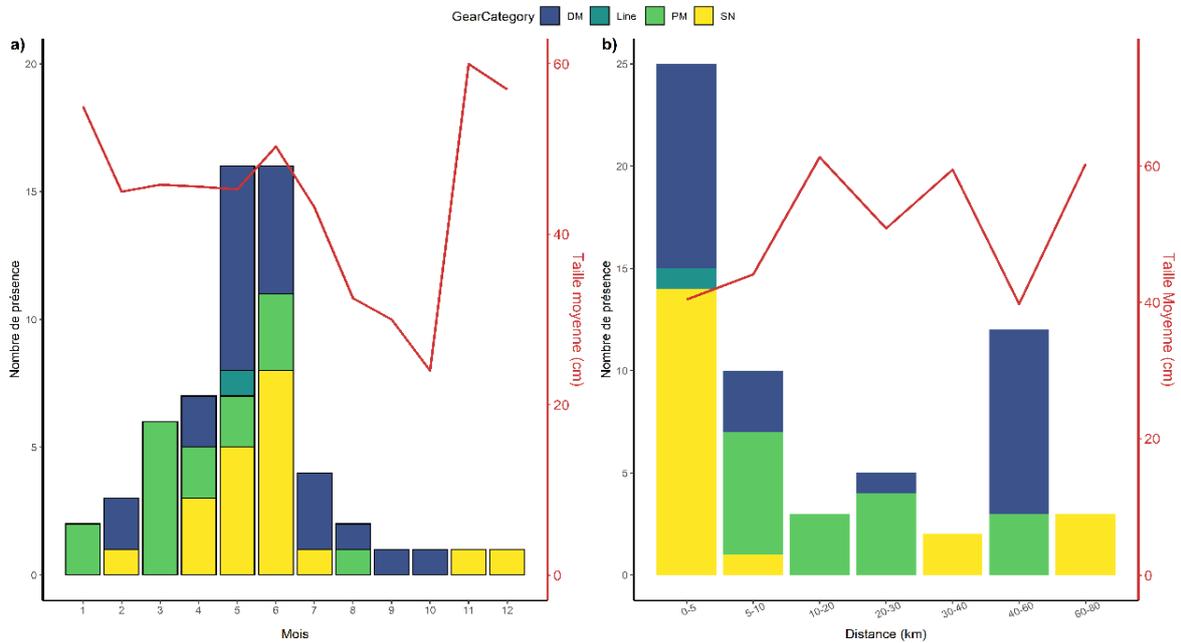


Figure S61. (a) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par mois. (b) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par distance à la côte. DM= Mobile Démersaux, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique. SN = Filets statiques.

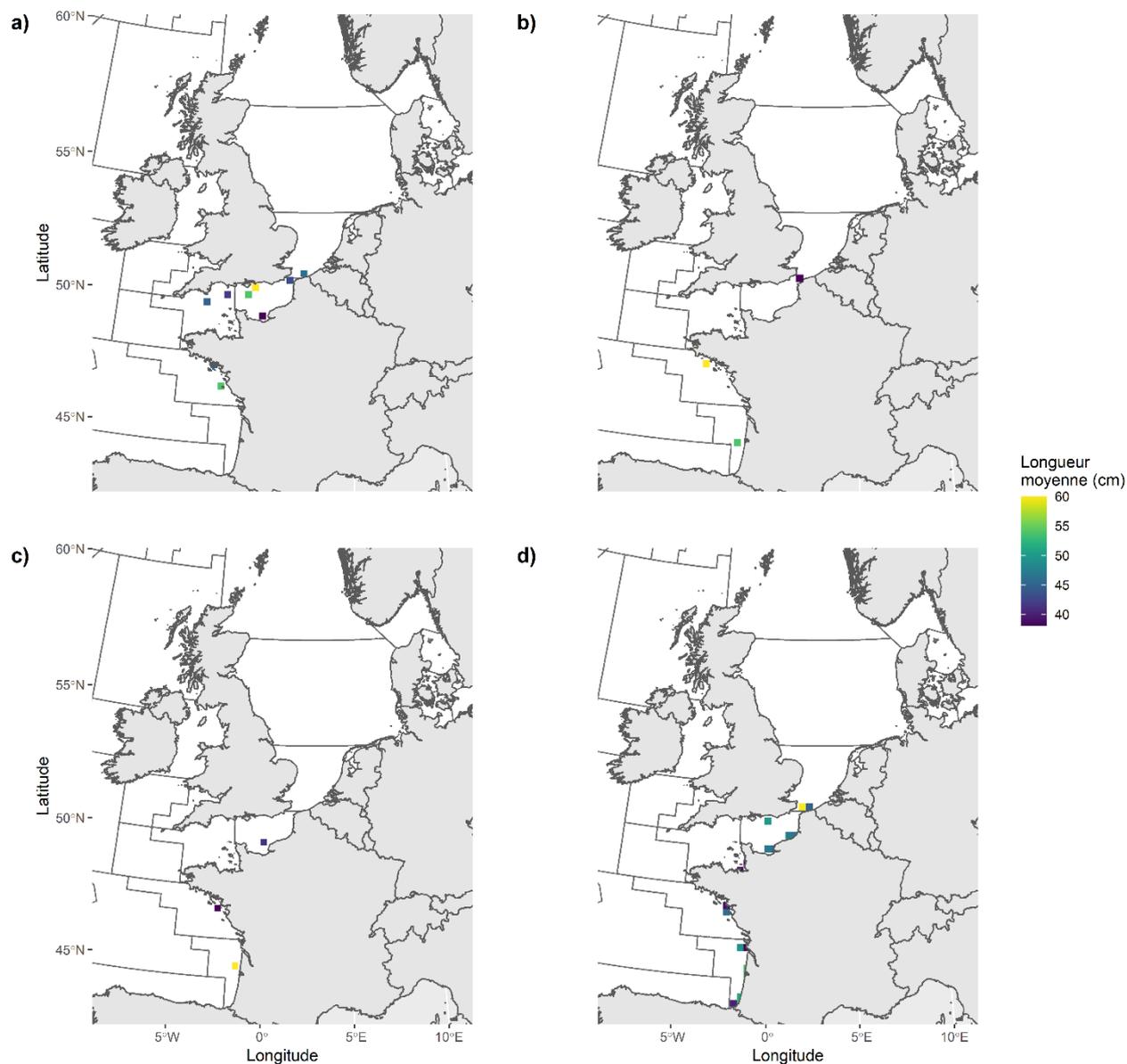


Figure S62. Distribution rastérisée (cellules de 30km²) de la longueur moyenne (cm) à partir des données scientifiques et ObsMer en fonction de la saison (a : hiver (D-J-F) ; b : automne (S-O-N) ; c : été (J-J-A) ; d : printemps (M-A-M)). Les lignes noires pleines délimitent les divisions statistiques du CIEM.

Petromyzon marinus

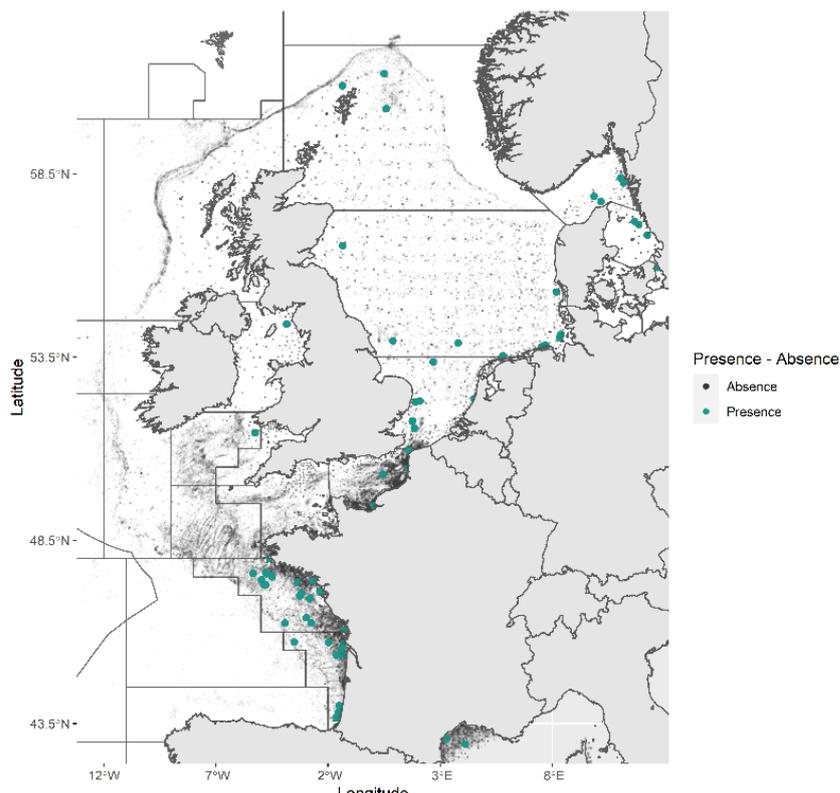


Figure S63. Présences et absences observées dans les jeux de données dépendantes (Obsmer) et indépendantes (DATRAS et autres campagnes scientifiques opérées par l'Ifremer) de la pêche. Présences en vert et les absences en gris. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

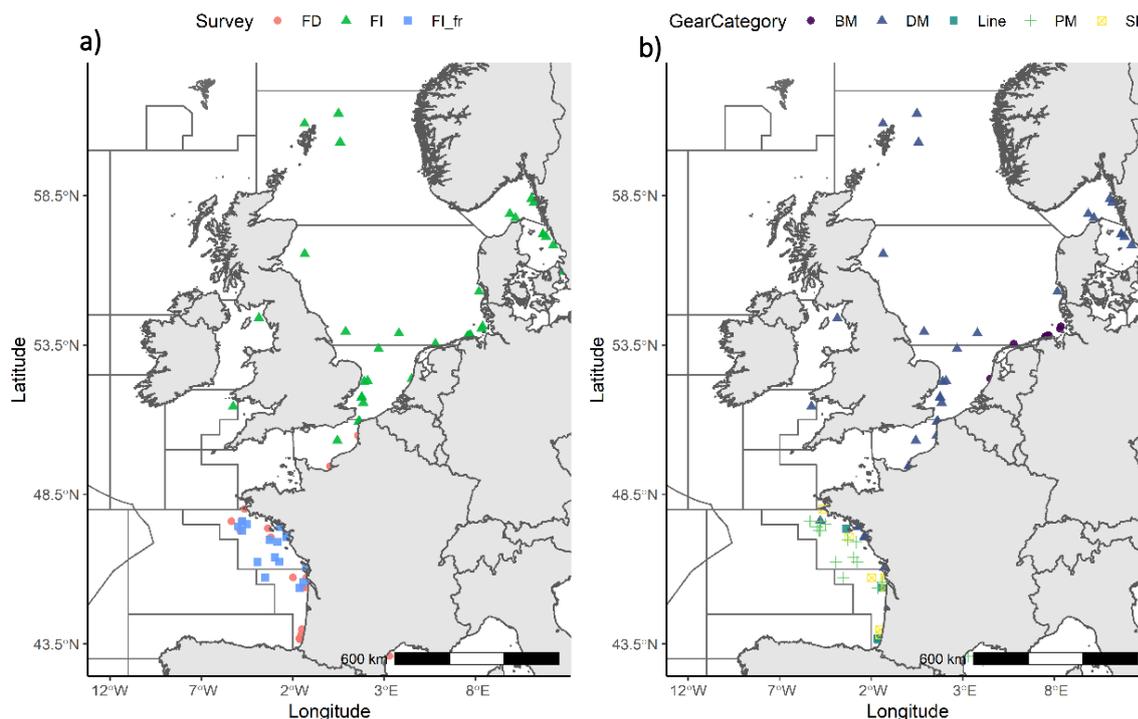


Figure S 64. Présences observées (a) en fonction des types de données (FD : provenant des pêcheries ; FI Campagnes scientifiques; FI_fr : Campagnes scientifiques françaises) et (b) en fonction des catégories d'engins utilisés. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

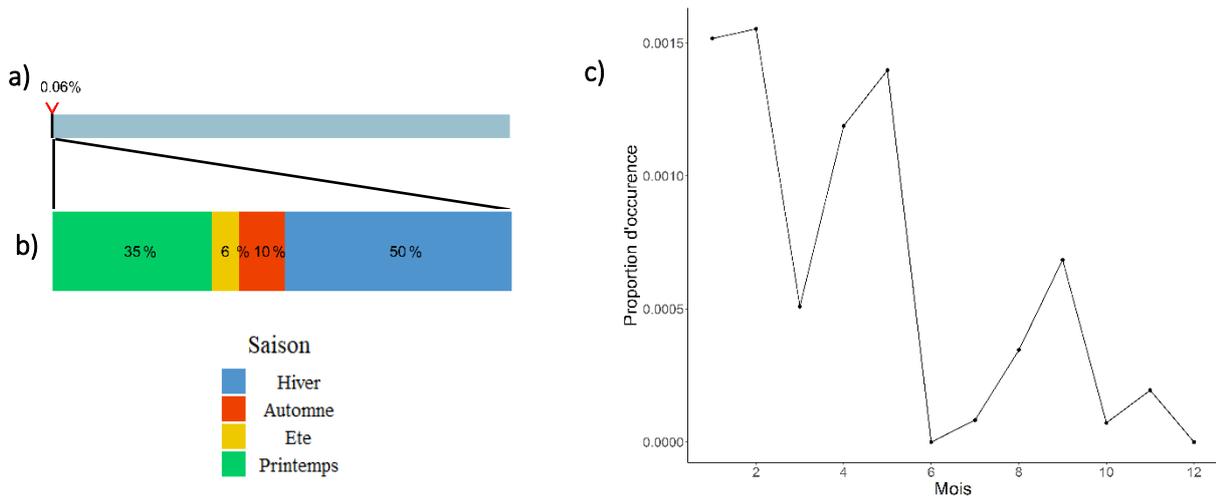


Figure S65. a) Pourcentage d'occurrence totale au sein de la base de données, b) répartition saisonnière de l'occurrence totale pondérée par le nombre d'opération de pêche par saison (hiver (D-J-F) ; automne (S-O-N) ; été (J-J-A) ; printemps (M-A-M)). et c) Proportion d'occurrence par mois.

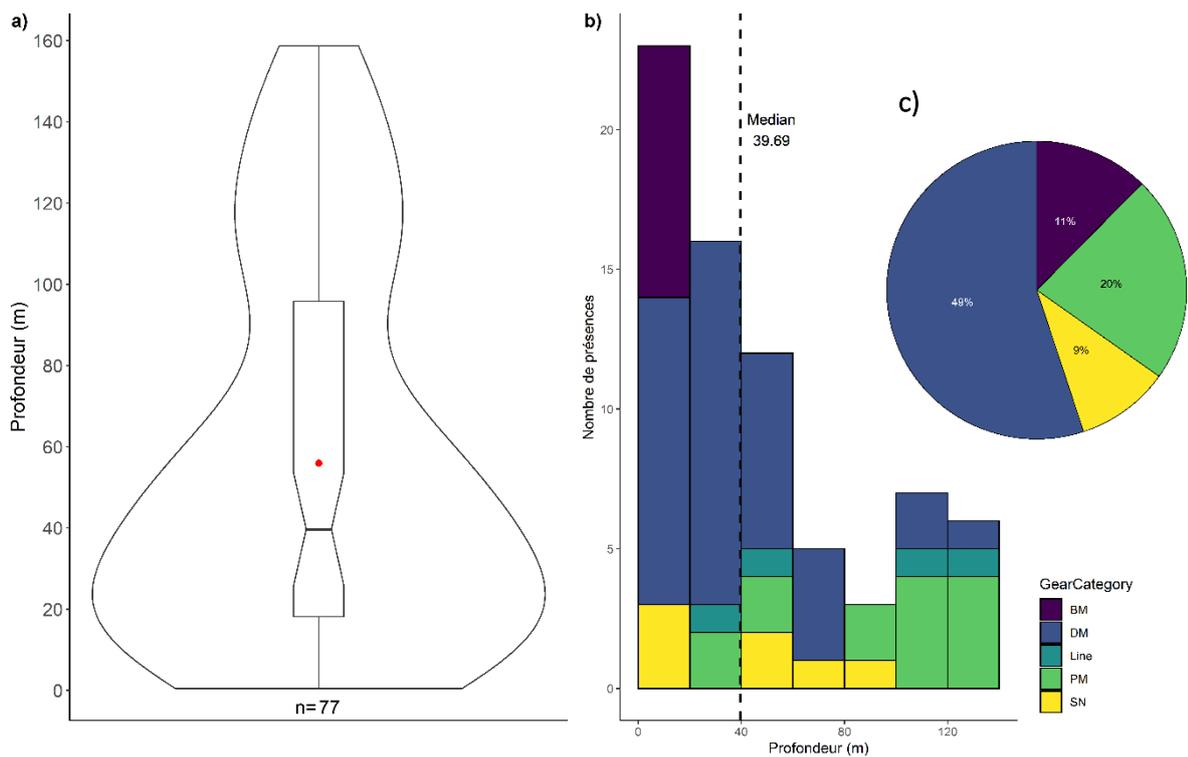


Figure S66. a) Diagramme en violon de la profondeur de capture, la largeur correspond à l'estimation par noyau, le point rouge représente la moyenne et le boxplot met en évidence la médiane. (b) Distribution de la profondeur des captures selon les catégories d'engins. (c) Proportion des captures par catégories d'engins. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques.

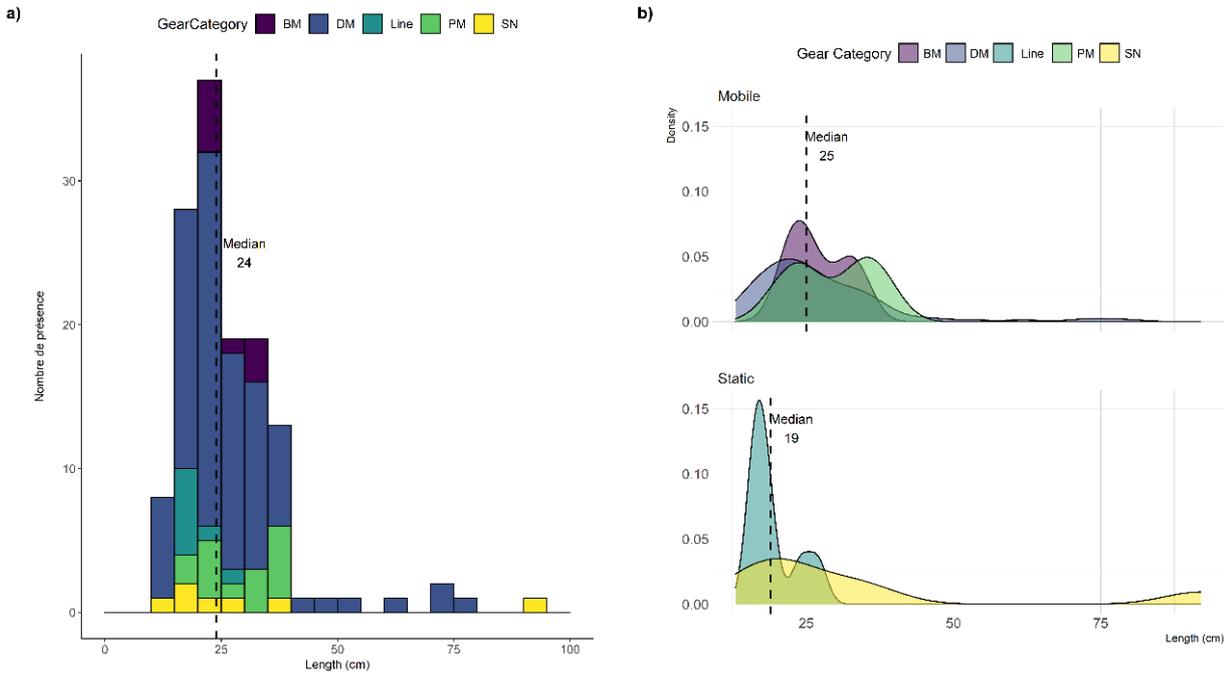


Figure S67. (a) Distribution de la longueur (cm) selon les catégories d'engins & (b) Estimation de la densité lissée par le noyau des captures de longueur (cm) par type d'engin de pêche. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, PM = Mobile Pélagique, SN = Filets statiques. La ligne noire pointillée est la médiane.

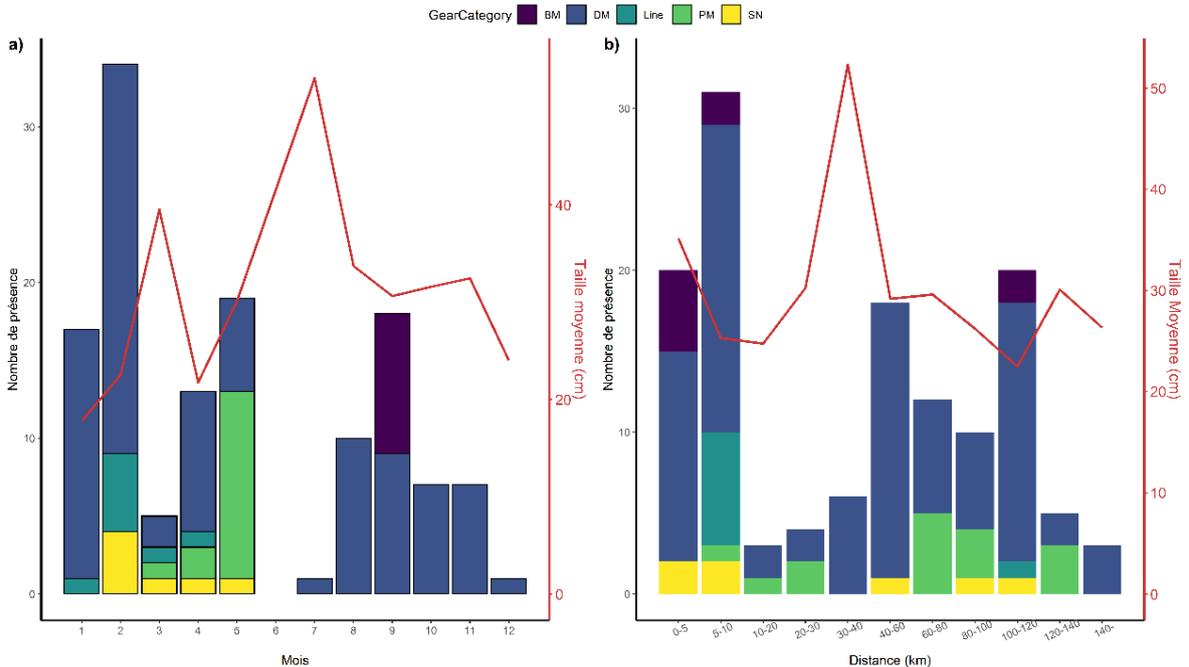


Figure S68. (a) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par mois. (b) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par distance à la côte.

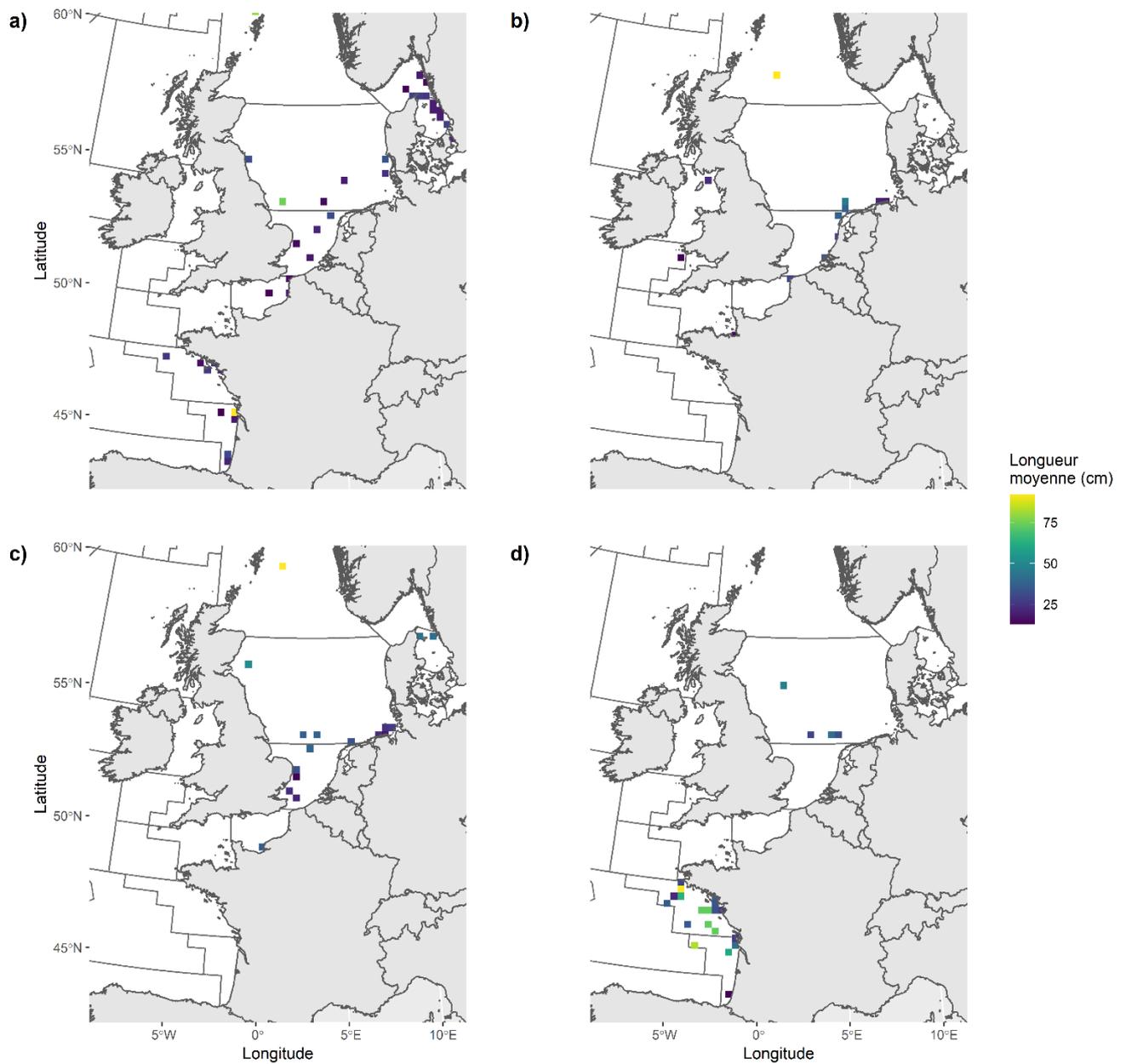


Figure S69. Distribution rasterisée (cellules de 30km²) de la longueur moyenne (cm) à partir des données scientifiques et ObsMer en fonction de la saison (a : hiver (D-J-F) ; b : automne (S-O-N); c : été (J-J-A); d : printemps (M-A-M)). Les lignes noires pleines délimitent les divisions statistiques du CIEM.

Lampetra fluviatilis

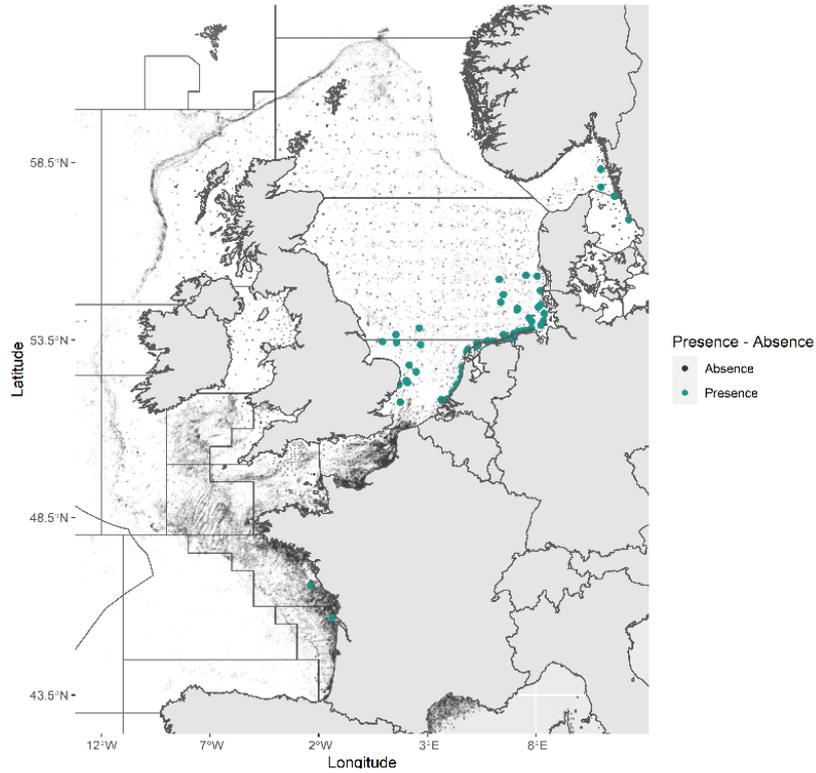


Figure S70. Présences et absences observées dans les jeux de données dépendantes (Obsmer) et indépendantes (DATRAS et autres campagnes scientifiques opérées par l'Ifremer) de la pêche. Présences en vert et les absences en gris. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

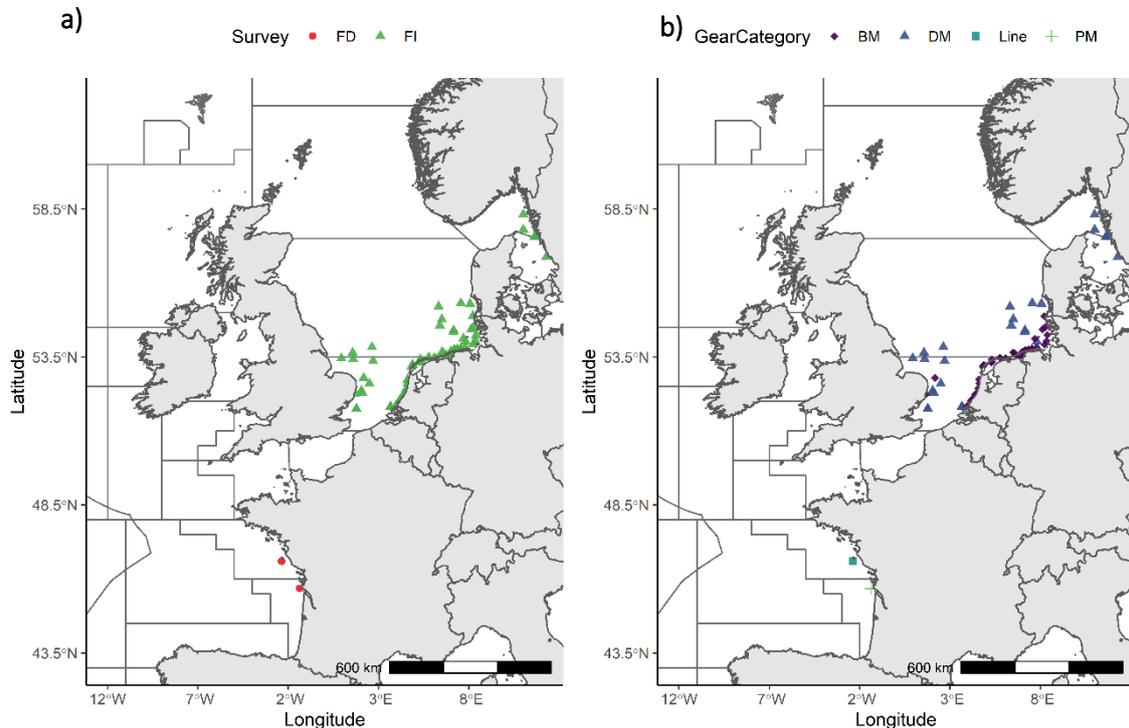


Figure S71. Présences observées (a) en fonction des types de données (FD : provenant des pêcheries ; FI Campagnes scientifiques; FI_fr : Campagnes scientifiques françaises) et (b) en fonction des catégories d'engins utilisés. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique. Les lignes en gris foncé indiquent les divisions statistiques du CIEM.

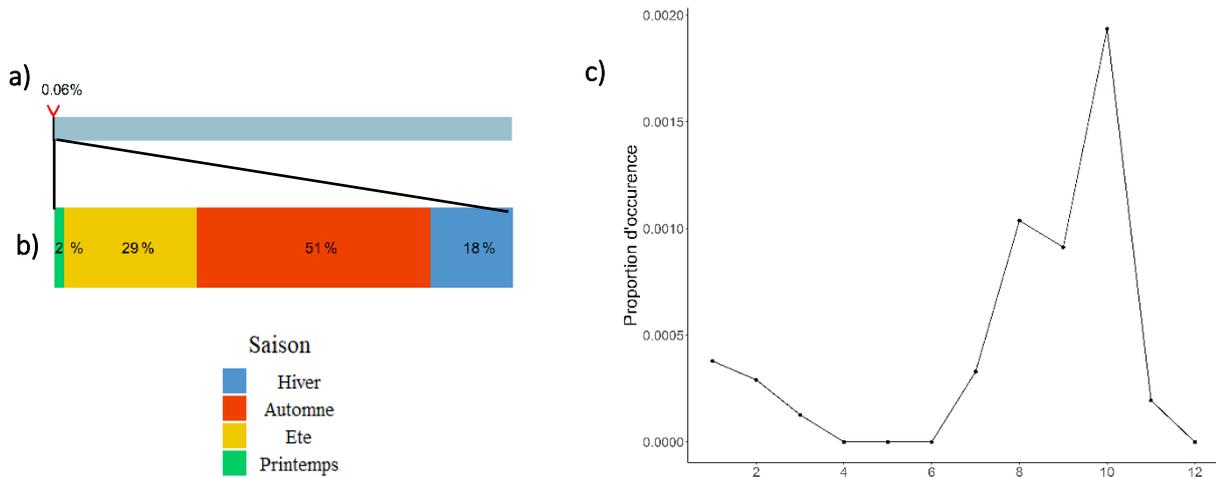


Figure S72. a) Pourcentage d'occurrence totale au sein de la base de données, b) répartition saisonnière de l'occurrence totale pondérée par le nombre d'opération de pêche par saison (hiver (D-J-F) ; automne (S-O-N) ; été (J-J-A) ; printemps (M-A-M)). et c) Proportion d'occurrence par mois.

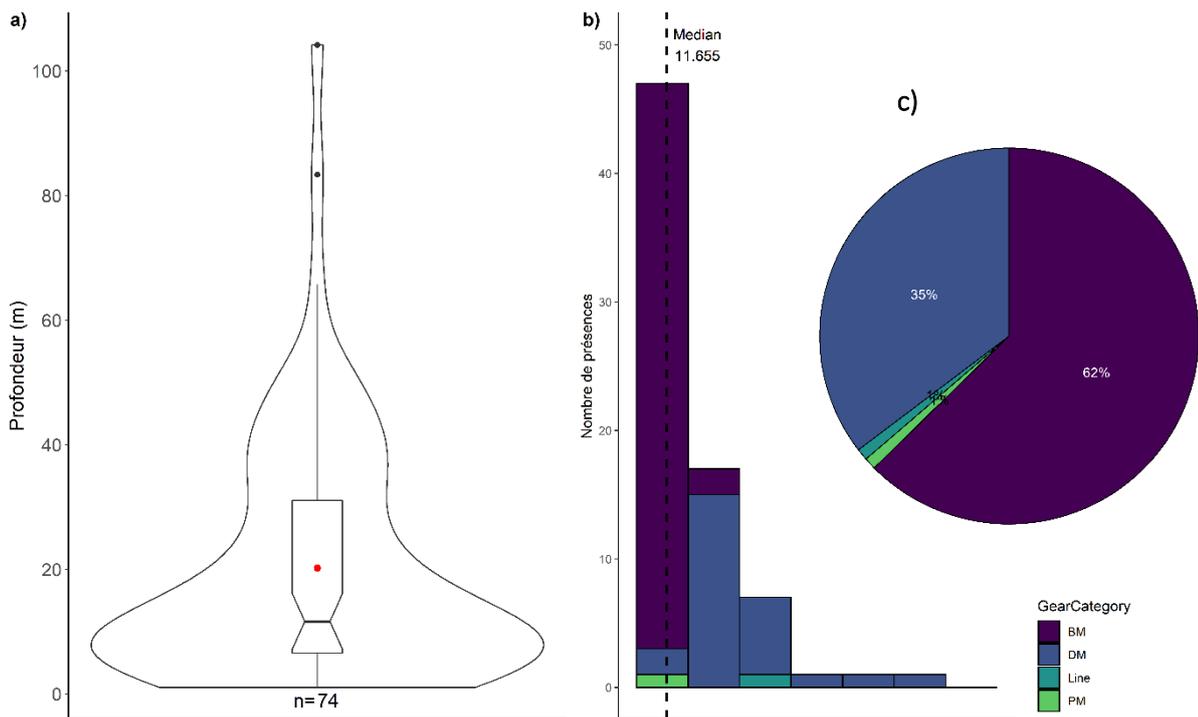


Figure S73. a) Diagramme en violon de la profondeur de capture, la largeur correspond à l'estimation par noyau, le point rouge représente la moyenne et le boxplot met en évidence la médiane. (b) Distribution de la profondeur des captures selon les catégories d'engins. (c) Proportion des captures par catégories d'engins. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique.

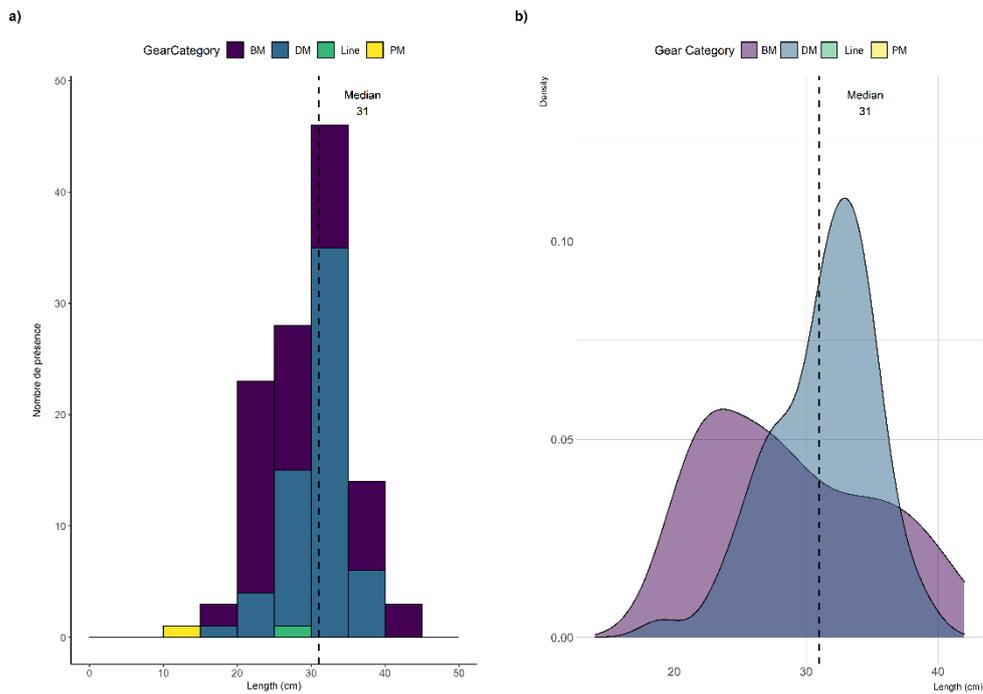


Figure S74. (a) Distribution de la longueur (cm) selon les catégories d'engins & (b) Estimation de la densité lissée par le noyau des captures de longueur (cm) par type d'engin de pêche. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique. La ligne noire pointillée est la médiane.

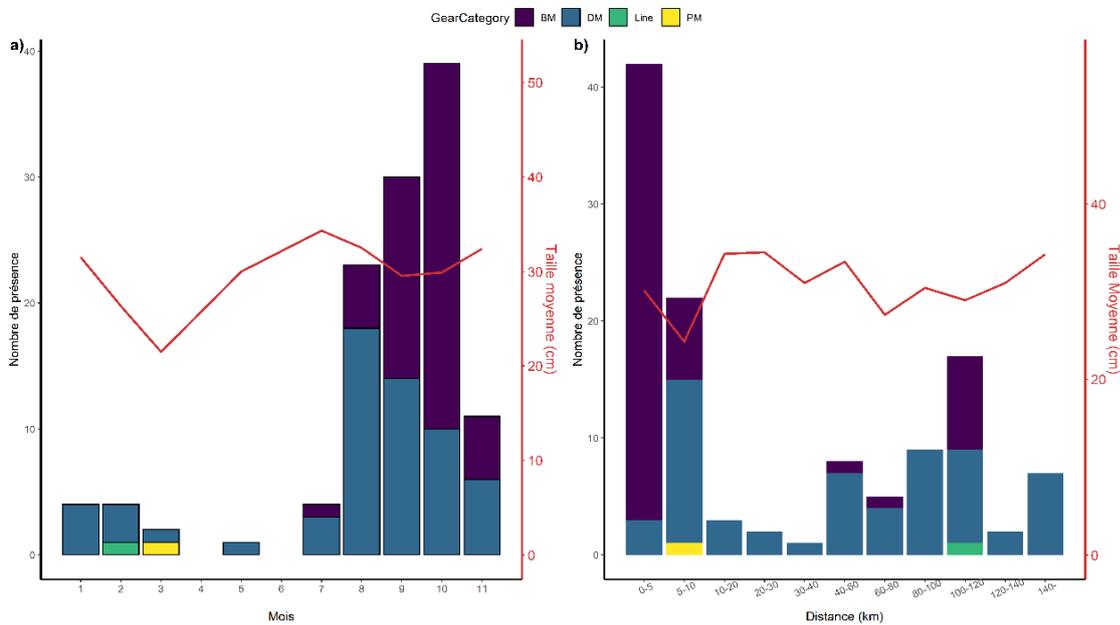


Figure S75. (a) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par mois. (b) Nombre de présence par catégorie d'engin et taille moyenne par distance à la côte. BM = Mobile Benthique, DM= Mobile Démersaux, Line : Engins à lignes, PM = Mobile Pélagique.

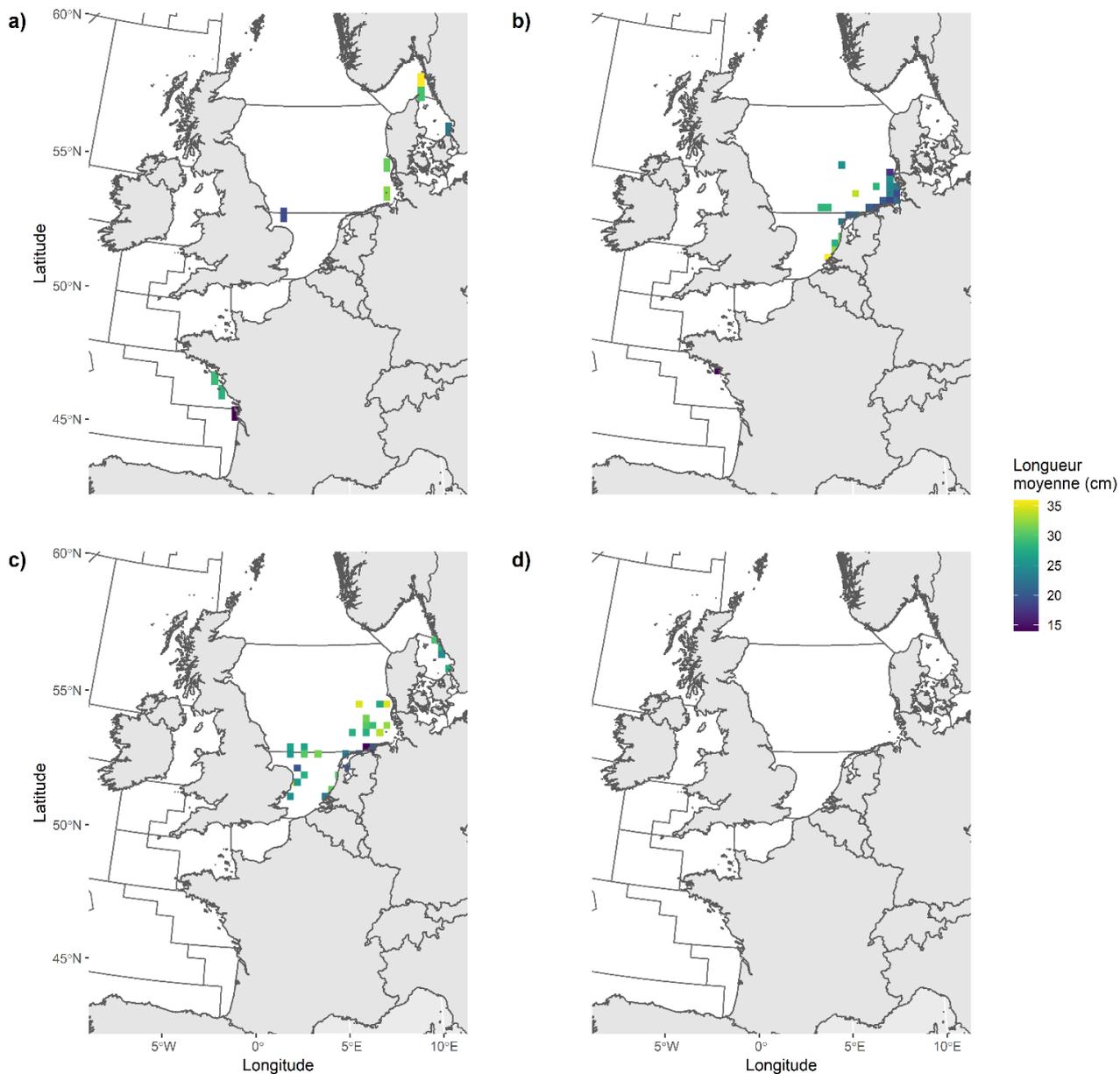


Figure S76. Distribution rasterisée (cellules de 30km²) de la longueur moyenne (cm) à partir des données scientifiques et ObsMer en fonction de la saison (a : hiver (D-J-F) ; b : automne (S-O-N) ; c : été (J-J-A) ; d : printemps (M-A-M)). Les lignes noires pleines délimitent les divisions statistiques du CIEM.

Figure S77

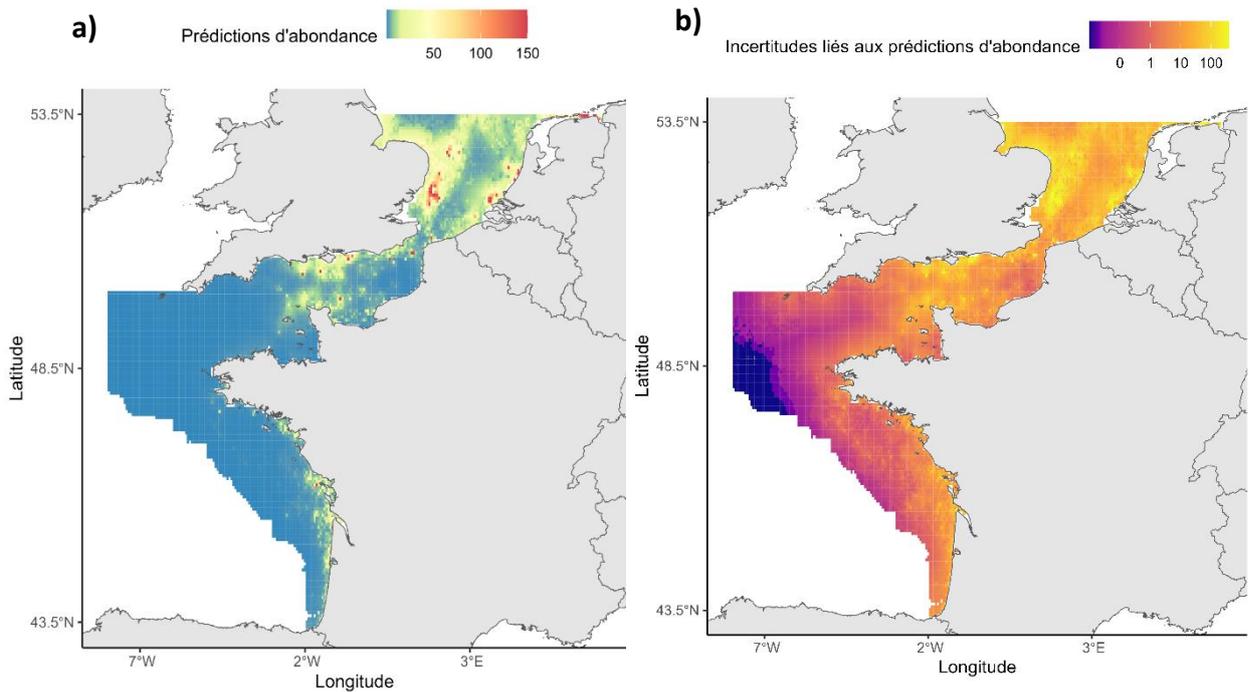


Figure S77. A) Probabilité d'abondance d'*Alosa fallax* prédit par un modèle N-mixture et b) les incertitudes liées à ces prédictions. L'ensemble des échelles présent dans les légendes suivent un système de graduation logarithmique.

Figure S78

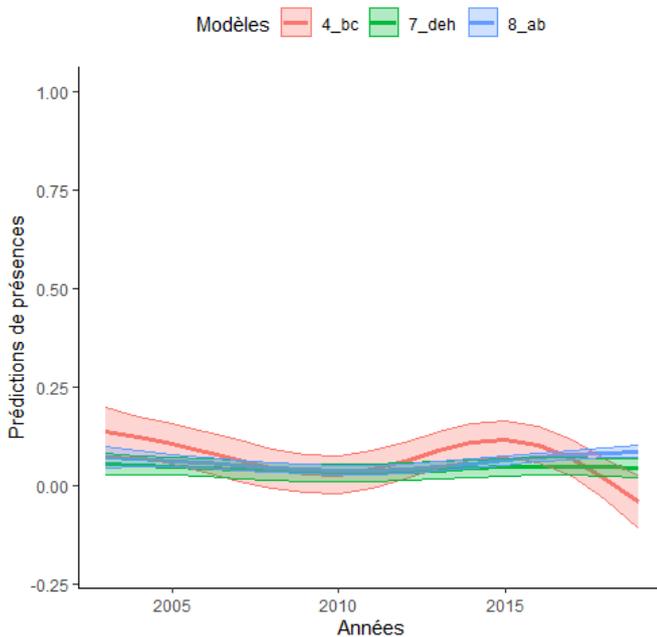


Figure S78. Prédiction de la probabilité de présence d'*Alosa fallax* entre 2003 et 2019 pour un modèle GAMM appliqué distinctement à trois ensemble de divisions ICES. Les intervalles de confiance à 95% liés aux prédictions sont affichés en transparence.

Figure S79

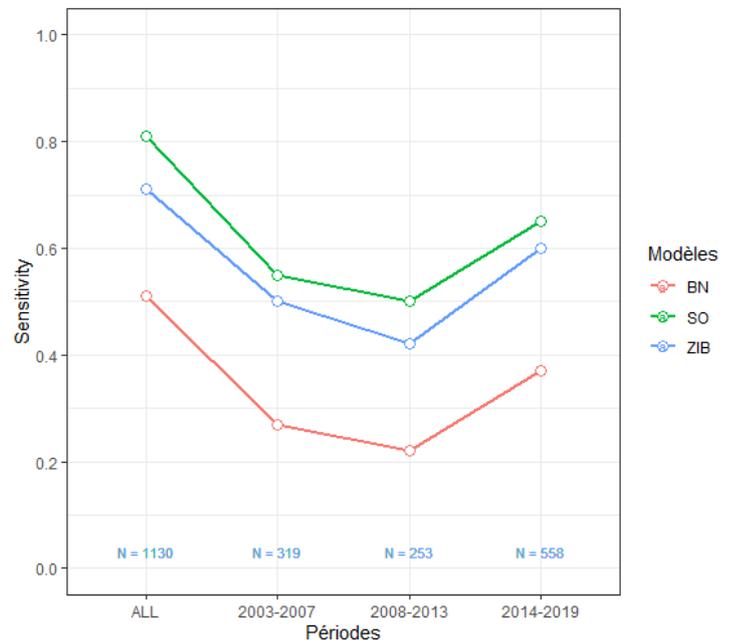


Figure S79. Variation de la sensitivity selon la période sélectionnée (ALL= 2003-2019) pour les 3 modèles utilisés pour l'approche CMAP appliqué à *Alosa fallax*. BN= Binomial Model, SO = Site-Occupancy model, ZIB= Zero-Inflated Binomial Model.



Shedding light on the river and sea lamprey in western European marine waters

Sophie A. M. Elliott^{1,5,*}, Noémie Deleys^{1,2}, Etienne Rivot^{1,5}, Anthony Acou^{1,3},
Elodie Réveillac⁴, Laurent Beaulaton^{1,6}

¹Management of Diadromous Fish in their Environment OFB-INRAE-Institut Agro-UPPA, 35042 Rennes, France

²French Research Institute for Exploitation of the Sea (IFREMER) VIGIES, 44311 Nantes, France

³UMS OFB-CNRS-MNHN PatriNat, Station marine du Muséum National d'Histoire Naturelle, 35800 Dinard, France

⁴Littoral, Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266, La Rochelle Université-CNRS, 17000 La Rochelle, France

⁵UMR ESE Ecology and Ecosystem Health, Institut Agro, INRAE, 35042 Rennes, France

⁶OFB, DRAS, 35042 Rennes, France

ABSTRACT: Lampreys are ancestral jawless vertebrates with particularly complex life histories. Population declines resulting from increased anthropogenic pressure have been observed. For semelparous diadromous lampreys, the marine phase remains largely a black box, making targeted management and conservation measures difficult to implement. Here, we collated a database of 168 904 hauls from both fisheries-dependent and fisheries-independent surveys between 1965 and 2019. Lampreys were observed in only 254 hauls (<1% lamprey presence); 421 sea lamprey *Petromyzon marinus* and 300 European river lamprey *Lampetra fluviatilis* were identified. Sizes ranged from 13 to 92 cm and from 14 to 42 cm, respectively. The majority of lampreys (61%) were caught by mobile demersal gear types. The highest presence of both species was recorded within the Greater North Sea, followed by the Bay of Biscay. *L. fluviatilis* was observed closer to the coast than *P. marinus*. For both lampreys, there was an increase in size with distance from the coast. *P. marinus* were predominantly <60 cm and observed from August to February, indicating that these were sexually immature juveniles migrating out to sea. For *L. fluviatilis*, the majority were thought to be adults (>20 cm) and occurred in autumn, indicating inshore migration. Our observations provide insight into the ecology of lampreys at sea and highlight study locations and gear types, which may be more pertinent for future research. Greater awareness is needed during surveys to collate catch information on lampreys and improve understanding of their ecology and phenology at sea.

KEY WORDS: Endangered species · Lamprey · Distribution · Ecology · Growth · Migration · Surveys

1. INTRODUCTION

Lampreys are ancestral jawless vertebrates with complex life histories (Kelly & King 2001, Potter et al. 2015). They occur within temperate waters of both the Northern and Southern hemispheres (Renaud 1997, Kelly & King 2001). Three semelparous anadromous lamprey species have been identified in north-western European waters: the

sea lamprey *Petromyzon marinus* (Linnaeus, 1758); the Arctic lamprey *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius, 1811), which has only been observed in Sweden and therefore not considered hereinafter (Maitland 1980, Potter et al. 2015); and the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* (Linnaeus, 1758) (Potter et al. 2015). Very little is known about the distribution at sea of anadromous lamprey species.

*Corresponding author: sophie.elliott@agrocampus-ouest.fr

© The authors 2021. Open Access under Creative Commons by Attribution Licence. Use, distribution and reproduction are unrestricted. Authors and original publication must be credited.

Publisher: Inter-Research · www.int-res.com

The population status of *P. marinus* and *L. fluviatilis* is of major concern. During the late 20th century, the combined impacts of increased targeted fishing in estuaries, river pollution, freshwater habitat destruction and engineering works such as the construction of dams led to their decline (Kelly & King 2001, Beaulaton et al. 2008, Mateus et al. 2012, Lasne et al. 2015, Maitland et al. 2015). Climate change may also aggravate lamprey populations during their freshwater habitat occupancy (Lassalle & Rochard 2009, Maitland et al. 2015).

Both *P. marinus* and *L. fluviatilis* are listed under the Habitat Directive (92/43/EEC), the Bern Convention (Appendix III) and the Barcelona Convention. *P. marinus* is also listed under the OSPAR convention (Maitland et al. 2015). While considered as Least Concern in the IUCN Red List in Europe (Freyhof & Brooks 2011), both species are listed as vulnerable or endangered in many European countries (Mateus et al. 2012, Maitland et al. 2015, <https://www.nationalredlist.org>). For example, in France and Spain, where significant populations have been exploited (Beaulaton et al. 2008, Mateus et al. 2012), *P. marinus* is listed as endangered and vulnerable, respectively, and *L. fluviatilis* is listed as vulnerable and regionally extinct, respectively (Doadrio 2001, UICN Comité français et al. 2019).

The freshwater stages of the *P. marinus* and *L. fluviatilis* life cycle (spawning in rivers, larval stages, metamorphosis and downstream migration) are well characterised (e.g. Kelly & King 2001, Maitland, 2003, Docker & Potter 2019). The precise timings of migration to and from the sea vary with factors such as latitudinal clines and environmental conditions (e.g. temperature, rainfall), in addition to stream and river characteristics (Moser et al. 2015, Pavlov et al. 2017, Docker & Potter 2019). However, ecological information on the marine phase of *P. marinus* and *L. fluviatilis* (e.g. host species and size preference, movement and distribution at sea, mortality, return migration cues) largely remains a black box. Such knowledge gaps make targeted management and conservation measures difficult to implement (ICES 2015, Hansen et al. 2016).

Adult *P. marinus* upstream spawning migration takes place from February to June in north-western European waters (Maitland 2003, Moser et al. 2015, Hansen et al. 2016). In south-western European waters, migration has been observed from December to June, with peaks from February to April (depending on populations) (Moser et al. 2015, Hansen et al. 2016). *L. fluviatilis* upstream migration can extend from July to June the following year, though they

appear to have distinct autumn and spring runs (Maitland 1980, 2003, Moser et al. 2015). *P. marinus* and *L. fluviatilis* larval (ammocoete) stage duration in European waters is approximately 3 to 5 yr (Maitland 2003, Dawson et al. 2015, Hansen et al. 2016). During this phase, they feed on detritus and microorganisms within the soft sediment of rivers and streams (Taverny et al. 2012, Potter et al. 2015). Post-metamorphic *P. marinus* (approximately 10 to 22 cm) downstream migration in north-western Europe takes place between late autumn and early winter (Maitland 1980, Bird et al. 1994, Quintella et al. 2003, Silva et al. 2013b, Hansen et al. 2016). Within south-western European waters, downstream migration has been observed between October and May, with peaks in February and March (Silva et al. 2013b, Hansen et al. 2016). Post-metamorphic *L. fluviatilis* (9–17 cm) downstream migration has been recorded from mid-winter through to April (Maitland 2003, Dawson et al. 2015, Pavlov et al. 2017).

L. fluviatilis marine habitat occupancy is thought to last between 3 and 24 mo, whereas for *P. marinus*, it is between 10 and 28 mo (Beamish 1980, Halliday 1991, Silva et al. 2013a, Renaud & Cochran 2019). In European waters, both lampreys have been observed to parasitise a range of hosts. In general, *L. fluviatilis* parasitises smaller species (e.g. clupeoids and gadoids) than *P. marinus*, which parasitises species of a wide range of sizes (e.g. clupeoids, salmonids to elasmobranchs and marine mammals) (Kelly & King 2001, Maitland 2003, Lança et al. 2013, Silva et al. 2014, Renaud & Cochran 2019). Adult *L. fluviatilis* migrating back to freshwater, range between 20 and 50 cm in size (mean 30 cm) (Kelly & King 2001, Mateus et al. 2012, Docker & Potter 2019, Renaud & Cochran 2019), whereas adult *P. marinus* can range from 60 to 122 cm (Hansen et al. 2016, Docker & Potter 2019, Renaud & Cochran 2019).

Given the recent declines in lamprey abundance, a better understanding of their ecology during their marine phase is needed. This would help determine threats posed to these species while at sea and identify conservation measures required to improve populations (Maitland et al. 2015). Here, we collated a substantial database of 168 904 hauls which occurred in north-western European waters. The data were obtained from fisheries-independent (scientific surveys) and French fisheries-dependent data (from fishing vessels; Tables S1, S2 and Fig. S1 in the Supplement at www.int-res.com/articles/suppl/n044p409_supp.pdf). Given the existing literature on the life history of lampreys, we expected to see spatial and size differences, with *P. marinus* having a more

dispersed distribution and larger size ranges than *L. fluviatilis* (Maitland 2003, Potter et al. 2015). We also expected to observe periods during the year when lampreys migrate to and from marine waters and are more likely to be caught.

2. METHODS

2.1. Survey data

Fisheries-dependent and fisheries-independent data were collected within European waters (Greater North Sea, Celtic Sea, Bay of Biscay and Iberian coast, and Metropolitan French waters within the Mediterranean; Fig. 1 and Tables S1 & S2). Fisheries-independent data from ICES were extracted from the Database of Trawl Surveys (DATRAS) portal (<https://www.ices.dk/data/data-portals/Pages/DATRAS.aspx>). Metropolitan French scientific surveys (excluding data available through DATRAS) were collated from the Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER). Information from Regimbart et al. (2018), which highlights survey information on diadromous fish, was used to gather French scientific surveys (<https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campaign>; Table S1).

Fisheries-dependent data came from the observation of on-board fishing vessels, referred to as ObsMer (Cornou et al. 2015). ObsMer data are a collection of on-board catch data held by IFREMER and available on request from the French Ministry of Fisheries and Aquaculture (Direction des pêches maritimes et de l'aquaculture). ObsMer data provide targeted and bycatch, landed and discarded data from fishing vessels throughout the year within the Greater North Sea, the Celtic Sea, the Bay of Biscay and the Mediterranean. According to the sampling plan for ObsMer data, observers randomly sample professional fishing vessels and fishing operations when on board (Fauconnet et al. 2015).

Only fully processed and fully marine hauls, downstream of transitional waters, were taken into account. Due to missing data and insufficient information on the length of hauls, size of vessels, mesh size, etc., it was not possible to calculate catch per unit effort. Equally, the capture of lampreys at sea is directly related to the capture of their host and is therefore susceptible to vary depending on when in the haul the host was captured. Details on gear types, number of hauls and years the surveys were undertaken are outlined in Table S1. To help evaluate lamprey capture from the different surveys, gear cate-

gories were identified from the type of gear they were caught with, whether the gear was static or mobile, and the water zone (pelagic, demersal or benthic) in which the gear was employed (Table S2).

For all surveys, the number of lampreys captured and some biological information (species, number of fish per haul, length and in some cases weight) were provided. However, because of the lack of information to quantify survey effort and variability in catch between gears and seasonal and spatial effort, only presence-absence and length data per haul were considered in the analysis.

2.2. Frequency of occurrence

As a result of the limited number of presence observations and associated difficulties in taking into account spatio-temporal heterogeneity, only simple robust statistical analyses were performed to avoid over-interpretation of the data. The initial data set contains less than 1% presence, making the analysis of presence-absence data very difficult. To understand the effect of distance from the coast on lamprey presence, all gear types, surveys and ICES divisions which did not contain lamprey presence were removed from the dataset, thus improving the balance ratio between presences and absences (Fielding & Bell 1997). To further reduce zero inflation, the non-random spatial distribution of fisheries observer data, and the lack of knowledge of the precise location of capture (beginning or the end of the haul), the study area was downscaled and divided into a regular grid (20 km²). Grid cells of 10, 20 and 30 km² were tested, but 20 km² was found to be best to reduce zero inflation and yet not lose too much detail. For each grid cell, the central point was assigned a value of 1 if it contained a presence and a value of zero if no presence was recorded in the cell, as recommended by Aarts et al. (2012), Keil et al. (2013) and Pointin et al. (2018). This process brought the percentage of zeros to 98% for *Petromyzon marinus* and 96% for *Lampetra fluviatilis*.

Distance from the coast (km) and season (spring [March–May], summer [June–August], autumn [September–November] and winter [December–February]) were used to examine spatial variation of lamprey presence-absence, with gear and year included as random effects when significant (Eqs. 1 & 2). Depth was not taken into account since it was not possible to obtain the precise depth at which lamprey presence was recorded. Binomial generalised linear models (GLMs) were used to quantify the

effect of distance from the coast for both lamprey species. A complementary log-log link function was used since it is better adapted to data with more zeros (Zuur et al. 2009). Eqs. (1) & (2) outline the model of best fit for both species.

$$P. \textit{marinus} \text{ PA}_{i,j} = \beta_{0,j} + \beta_{1,j} \times \text{Distance}_i + \text{RE}(\text{Gear}) \quad (1)$$

$$L. \textit{fluviatilis} \text{ PA}_{i,j} = \beta_{0,j} + \beta_{1,j} \times \text{Distance}_i + \beta_{1,j} \times \text{Season}_i + \text{RE}(\text{Gear}) \quad (2)$$

where $\text{PA}_{i,j}$ is the complementary log-log probability of presence (link function), $\beta_{0,j}$ and $\beta_{1,j}$ are the parameters that depend on species j , i refers to the number of samples and RE refers to the random effect. A post hoc Tukey's HSD test was used to identify differences between seasons. To identify whether one species presence was closer to the coast than the other, an ANOVA test was performed followed by a post hoc Tukey's HSD test on the species-specific parameters $\beta_{0,j}$ and $\beta_{1,j}$.

2.3. Size

For both species, length data were analysed using GLMs to explore the effect of distance from the coast and the existence of potential interactions between seasons and distance. To explore potential seasonal length differences in lampreys, all individuals were first modelled against season with distance from the coast. Since there were few large *P. marinus*, smaller individuals were then modelled against season. In line with literature on *P. marinus* post-metamorphic sexually immature sizes (e.g. Maitland 1980, Hansen et al. 2016), smaller individuals were characterised as less than 50 ± 10 cm. Since these smaller individuals were not observed in June and July, seasons were

then categorised into 3 groups: summer to autumn (August–November), winter (December–February) and spring (March–April). To assess the robustness of our results for the definition of seasons, different combinations of months within the seasonal categories were also tested. Latitudinal variations in lamprey length were also explored using the above method to understand potential seasonal migration timing differences. Gear and year were included as random effects for significance. Eqs. (3) & (4) outline the model of best fit for *P. marinus* and *L. fluviatilis*, respectively.

$$P. \textit{marinus} \text{ length}_i = \beta_0 + \text{Distance}_i + \text{RE}(\text{Year}) + \epsilon_i \quad (3)$$

$$L. \textit{fluviatilis} \text{ length}_i = \beta_0 + \text{Distance}_i + \text{RE}(\text{Year}) + \epsilon_i \quad (4)$$

For all GLMs, the model of best fit was identified by the lowest Bayesian's information criterion (BIC). BIC was used instead of Akaike's information criterion since it performs better when there is heterogeneity in the dataset and the sample size is smaller (Brewer et al. 2016). Model significance was tested against the null hypothesis using a log-likelihood ratio test. All mapping and statistical analysis was undertaken in R CRAN free software (version 3.3, <http://cran.r-project.org>).

3. RESULTS

Between 1965 and 2019, 721 lampreys (421 *Petromyzon marinus* and 300 *Lampetra fluviatilis*) were identified from 68 287 hauls from scientific trawl surveys and 100 617 hauls from French fishing vessels (Table S3; Figs. 1 & 2). In total, 254 hauls had lampreys present (<1 % lamprey presence).

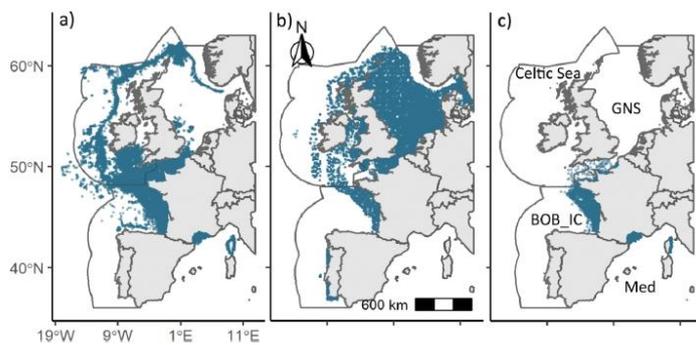


Fig. 1. Haul locations (blue dots) for (a) fisheries-dependent ObsMer surveys, (b) fisheries-independent ICES DATRAS submitted surveys and (c) French national scientific surveys analysed for the presence of lampreys. Black solid lines delineate ICES ecoregions. GNS: Greater North Sea; BOB_IC: Bay of Biscay and Iberian coast; Med: Mediterranean

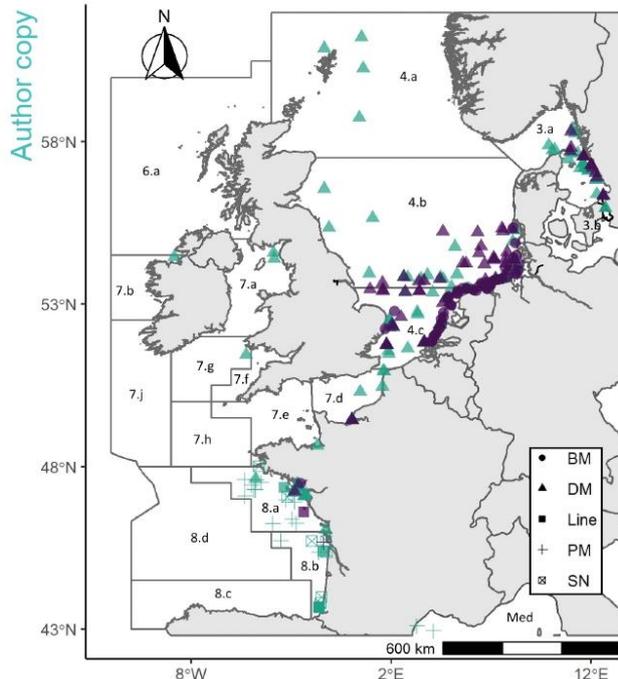


Fig. 2. Presence locations of *Petromyzon marinus* (green) and *Lampetra fluviatilis* (purple) caught by the different gear categories. BM: benthic mobile; DM: demersal mobile; PM: pelagic mobile; SN: seine net. Black solid lines delineate ICES statistical divisions. Refer to Table S2 for more detail

3.1. Capture variations

For both species, the presence of lampreys was higher from scientific bottom trawl surveys (SBTSs) submitted to ICES DATRAS (primarily North Sea International Bottom Trawl Survey [NS-IBTS], *P. marinus* = 84 and *L. fluviatilis* = 114) than from fisheries-dependent data (*P. marinus* = 23 and *L. fluviatilis* = 2) or French scientific surveys (*P. marinus* = 27 and *L. fluviatilis* = 4; Tables S3 & S4). Mobile demersal gear caught the majority of both species (69% for *P. marinus* and 52% for *L. fluviatilis*, primarily otter beam trawls from SBTSs; Tables S3, S4 & S5). Benthic demersal gear types captured more *L. fluviatilis* than *P. marinus* (56 presences vs. 9 presences, respectively, primarily bottom beam trawls from the Demersal Young Fish Survey; Tables S3 & S5). Although far fewer lampreys were caught by the fisheries-dependent data, a wider range of gear types targeting a variety of fish species caught lampreys (Tables S3 & S6).

3.2. Frequency of occurrence

Presence of *L. fluviatilis* was highest in the Greater North Sea along the Dutch, Swedish and western German coasts (ICES divisions 3.a.21, 4.b and 4.c) (Fig. 2; Table S7). *P. marinus* presence was highest in the Greater North Sea, where samples were widely dispersed among open-sea and coastal locations (Fig. 2), followed by the Bay of Biscay (ICES division 3.a, 4.b–c and 8.a–b; Fig. 2; Table S7). *L. fluviatilis* occurrence was higher closer to the coast (24.29 ± 35.50 km, mean \pm SD) than for *P. marinus* (36.21 ± 49.91 km; Tukey's HSD test $p < 0.05$), whose distribution was more dispersed ($p < 0.001$, $df = 2$, deviance explained 7%; Figs. 2 & 3; Table S3). *L. fluviatilis* was also observed closer to the coast in summer and autumn than in winter or spring (Fig. 3a.ii, Tukey's HSD test $p < 0.01$ and $p < 0.05$, respectively).

3.3. Size

P. marinus length ranged between 13 and 92 cm, whereas *L. fluviatilis* length ranged between 14 and 42 cm (Table S3). An increase in *P. marinus* and *L. fluviatilis* length with distance from the coast was detected ($p < 0.001$, $df = 5$, deviance explained 4% and $p < 0.001$, $df = 5$, deviance explained = 3%, respectively; Fig. 3b). On average, larger *P. marinus* were caught by mobile demersal gear than by other gear types (Fig. 3b). No clear statistical seasonal or latitudinal length differences were observed for either species (Fig. 3b).

Across the range of latitudes in which *P. marinus* were present, the smallest individuals were observed in winter. Too few large individuals were present to observe seasonal latitudinal differences. Since the majority of *L. fluviatilis* were observed in the North Sea, no seasonal latitudinal variation was detected.

Two length modes were detected for *P. marinus*, with the presence of larger individuals (greater than approx. 50 cm) scattered across the course of the year and the presence of smaller individuals (less than approx. 40 cm) with a higher frequency from August through to February (Fig. 4a.i, b.i). A higher percentage of *P. marinus* was observed at the beginning of the year (Fig. 4b.i), whereas a higher percentage of *L. fluviatilis* can be seen in autumn, with no clear seasonal size trend (Fig. 4a.ii, b.ii).

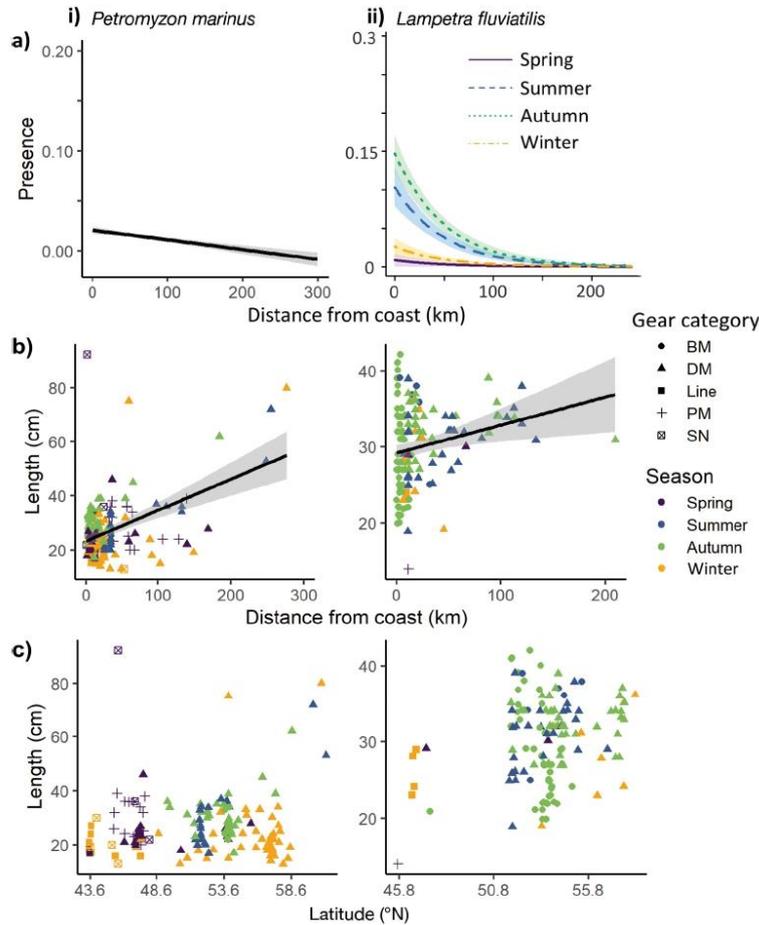


Fig. 3. (a) Presence with distance from the coast, with model fitted lines and shaded area indicating $\pm 95\%$ CIs, (b) length with distance from the coast, with model fitted lines and the shaded area indicating $\pm 95\%$ CIs, and (c) length with latitude for (i) *Petromyzon marinus* and (ii) *Lampetra fluviatilis*. BM: benthic mobile; DM: demersal mobile; PM: pelagic mobile; SN: seine net. Colours relate to season

4. DISCUSSION

The presence of lampreys was reported in less than 1% of hauls. Given the wide range of depths, gears types and regions where surveys were undertaken, the very low percentage of presence indicates a combination of rarity, low detectability and poor reporting rate. These results therefore highlight the difficulty in understanding the marine life history phase of lampreys.

4.1. Capture

Lampreys at sea live as an external parasite of host species, and their capture is almost entirely dependent on catching the host species. Lampreys have been observed to parasitise species which the fisheries-dependent data were targeting (e.g. gadoids, mullet, hake), indicating a link between the abundance of the targeted fish and the abundance of lampreys (Silva et al. 2014, Renaud & Cochran 2019).

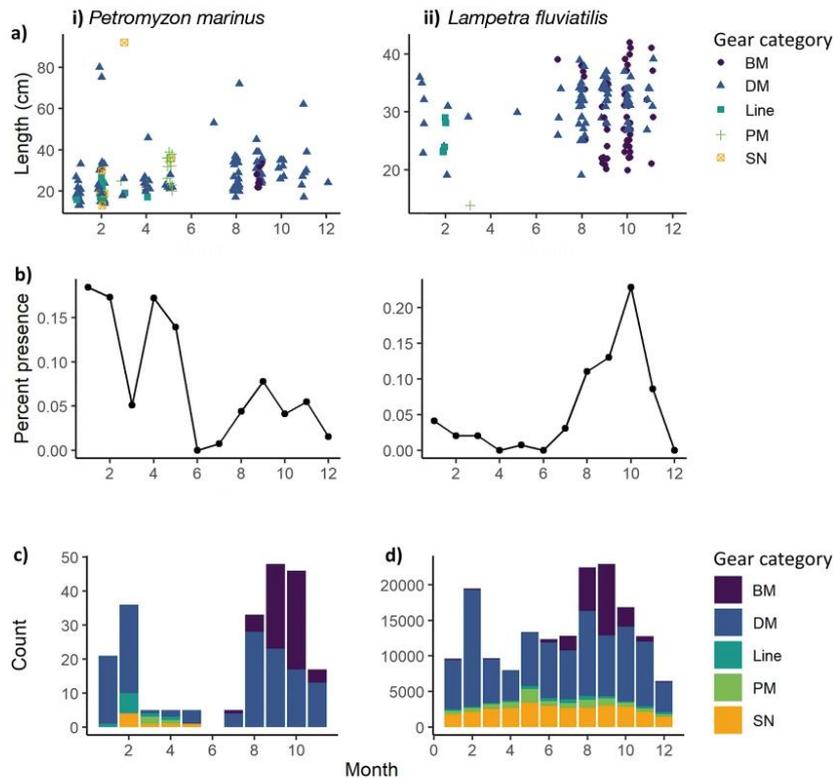


Fig. 4. (a) Lengths by month and (b) percent presence per month for (i) *P. marinus* and (ii) *L. fluviatilis*. (c,d) Gear category stacked histograms of lamprey length data per month (c) and total number of hauls per month (d). BM: benthic mobile; DM: demersal mobile; PM: pelagic mobile; SN: seine net

However, clear information on lamprey hosts is sparse, with no definitive trends other than attacking species which may be more abundant and have thinner skin (Renaud & Cochran 2019). The lack of confirmed lamprey host trends hinders targeted lamprey surveys. In our database, presence of both lamprey species was higher where mobile demersal gear was used, indicating that the majority of lamprey hosts may be demersal species. Lança et al. (2014) also found a relationship between benthic hosts and *Petromyzon marinus*, possibly as a result of declines in pelagic-preferred hosts such as shads and salmonids (Merg et al. 2020). Insufficient survey information was available to calculate catch per unit effort for each gear type, making it difficult to accurately quantify rates of gear or métier capture (which considers the gear and target species).

A greater proportion of lampreys were observed from the fisheries-independent data than from the fisheries-dependent data. Since lampreys may detach themselves from their hosts at the time of capture (Halliday 1991), the higher presence of lampreys from scientific surveys may be as a result of the shorter hauls in scientific surveys and, hence, reduced likelihood of disturbance and the greater likelihood of the parasitic lamprey remaining attached to the host fish. Alternatively, parasitic species may not have necessarily been recorded within fisheries-dependent surveys. Thiel et al. (2009) analysed lamprey catch from commercial published records and fisheries research data within the Baltic Sea. Although very few observations were made, more lampreys were recorded from fisheries-dependent data (5 records, 9.3%) than from scientific surveys (1 record,

1.8%). From our database, more lampreys were caught from mobile demersal gear across north-western European waters. The greater presence of lampreys by scientific data will therefore probably have been because of the larger number of scientific hauls within the southern North Sea. Information on lamprey stocks across Europe is sparse (Beaulaton et al. 2008, Thiel et al. 2009, Mateus et al. 2012, ICES 2015, Silva et al. 2017).

4.2. Frequency of occurrence

Although our database contains trawls from across the European distribution of both species (Maitland 2003), neither of the 2 species was found in all ICES ecoregions. *Lampetra fluviatilis* presence was closer to the coast than *P. marinus*, which was more dispersed; this finding is in line with existing literature (e.g. Maitland 2003, Thiel et al. 2009, Potter et al. 2015). *L. fluviatilis* was recorded in only 2 ICES ecoregions (the Greater North Sea and the Bay of Biscay and Iberian coast), whereas *P. marinus* was also found to occur in the Celtic Sea and the Mediterranean. The higher presence of both species in the Greater North Sea and the Bay of Biscay may have been a result of the greater sampling effort within these regions.

The presence of *L. fluviatilis* was particularly high along the coast of Germany and Holland within the south-eastern North Sea. Despite this being a heavily fished sea (Berg et al. 1996) few published papers have referred to *L. fluviatilis* presence within this area (e.g. Admiraal et al. 1993, Thiel & Salewski 2003, Pavlov et al. 2017). Conversely, few *L. fluviatilis* were observed off the coast of the Humber estuary, even though significant captures and a commercial fishery exist further upstream within the River Derwent and the River Ouse (Jang & Lucas 2005). The majority of surveys within the North Sea came from DATRAS bottom trawl surveys and NS-IBTSs, which are undertaken between August and February. According to Jang & Lucas (2005), the main pre-spawning upstream migration period for *L. fluviatilis* in the River Derwent is between November and February. This slight mismatch in dates between surveys and lamprey migration may therefore explain the few presences observed in this area of the UK.

No lampreys were observed along the Iberian coast where populations are known to exist (Quintella et al. 2003, Mateus et al. 2012, Silva et al. 2017). This may be because the majority of hauls were under-

taken within the Greater North Sea. Lança et al. (2014) found that *P. marinus* migrate to deeper oceanic regions off the Iberian west coast. The majority of hauls analysed within this study were closer to the coast, with few samples off the Iberian coast, which may explain the lack of either lamprey species observed within this region. Furthermore, the surveys undertaken within this region were from Portuguese IBTSs, which take place between September and November, before seaward and upstream *P. marinus* migration takes place (Silva et al. 2013a, Moser et al. 2015, Hansen et al. 2016).

4.3. Size

The majority of *P. marinus* caught were less than 40 cm, with a higher presence of small *P. marinus* between autumn to spring. These observations indicate that the *P. marinus* were most likely post-metamorphic sexually immature individuals migrating into marine waters (Quintella et al. 2003, Silva et al. 2013b, Hansen et al. 2016). Most *P. marinus* were small individuals, most likely because the majority of surveys took place in waters closer to the coast, where small individuals would be present in greater numbers, prior to any dispersal of the host fish.

Although no statistical seasonal latitude variations in small *P. marinus* were observed, the wide range in size of *P. marinus* less than 40 cm may partially be due to latitudinal variations of post-metamorphic migration to marine waters. More northerly populations are known to migrate in autumn to winter and more southerly populations migrate in winter to spring (Silva et al. 2013a, Hansen et al. 2016). The wide range in size of small *P. marinus* may also indicate that juveniles stay close to the coast for these initial seasons before migrating further offshore. Alternatively, some individuals may choose to migrate into marine waters later in the year and at a larger size (King & O’Gorman 2018).

A bimodal length tendency was observed for *P. marinus*, with the majority of small individuals (<40 cm) present from autumn to spring, when metamorphosed seaward migration is considered to take place (Silva et al. 2013a, Hansen et al. 2016). The few large (>60 cm) individuals were found further from the coast and caught over the course of the year. These results corroborate with existing literature (e.g. Halliday 1991, Silva et al. 2013a) that *P. marinus* occupy marine waters for over a year, given that large and small individuals were observed in autumn and winter.

Although fewer hauls were undertaken during summer months, proportionally far fewer lampreys were observed, albeit the ratio of gear types remained the same. Mortality of adult lampreys at sea (e.g. from potential lack of hosts) is poorly understood (Maitland et al. 2015, Hansen et al. 2016), but bycatch fishing mortality at sea appears to be low (Stratoudakis et al. 2016) as opposed to targeted fishing mortality within estuaries (Beaulaton et al. 2008). Fewer individuals were identified in summer, potentially as a result of offshore migration to deeper waters further from the coast (Lança et al. 2014). Larger *P. marinus* may parasitise larger species (e.g. cetaceans and larger elasmobranchs) (Halliday 1991), which are rarely caught in fisheries-dependent and fisheries-independent surveys. Cetaceans and elasmobranchs also often migrate long distances. Lamprey wounds on marine mammals are nonetheless rare (Renaud & Cochran 2019, W. Dabin unpubl. data), and lamprey host size selectivity tendencies are not clear (e.g. Swink 1991).

The majority of *L. fluviatilis* were observed in autumn, with a mean length of 30 cm. This corresponds with adults returning to freshwater to spawn (Maitland 2003, Dawson et al. 2015), given that adult size ranges from 20 to 50 cm (Maitland 1980). A bimodal length frequency for *L. fluviatilis* was not evident. Since the majority of *L. fluviatilis* were caught in autumn within 50 km from the coast and appeared to be adults, our results support the hypothesis that *L. fluviatilis* occupy marine waters for considerably less time (less than a year) than *P. marinus* (Docker & Potter 2019, Renaud & Cochran 2019). Furthermore, few individuals were observed over the course of the summer and *L. fluviatilis* is not known to migrate far from the coast (Maitland 2003, Thiel et al. 2009, Potter et al. 2015).

Increased coastal sampling from February to May, when *P. marinus* and *L. fluviatilis* return to rivers, may help improve the understanding of growth at sea. Tagging studies may be better adapted to understand lamprey migration timing and mortality at sea (Silva et al. 2013a). However, the probability of recapture has been observed to be low (e.g. Silva et al. 2013a), potentially because both lamprey species discussed here adopt the suitable river strategy rather than homing to natal streams (Moser et al. 2015). Furthermore, microacoustic tags have only recently been developed (Mueller et al. 2019), and minimum lamprey size for acoustic implants is 14 cm (Mueller et al. 2019).

Conservation measures have been set up across the globe to try and restore lamprey populations (e.g.

rebuilding programs, improved river connectivity, removal of barriers and weirs, spatial areas of conservation) (Renaud 1997, Thiel et al. 2009, Maitland et al. 2015). As for many diadromous fish, most of those conservation measures concern the freshwater phase of the life cycle. Setting efficient conservation measure at sea is difficult because of our lack of understanding of the ecology and phenology of lampreys at sea. From our database, there were too few presence observations to identify a critical spatio-temporal window to be protected. Fishing mortality from bycatch does, however, seem to be low. Although lamprey sighting from hauls was low, greater awareness is needed in both fisheries-dependent and fisheries-independent surveys to collate more data on non-target species such as lampreys. On-deck examinations of landed fish for signs of lamprey scarring could provide substantial additional information (King 1980, King & O’Gorman 2018). This might be feasible for scientific surveys but the logistics would be difficult with large samples on board commercial fishing vessels. Nonetheless, such information could provide additional information and help unravel important aspects of lamprey life history during their marine life history phase. This could help improve our understanding of threats to lamprey survival and implement more targeted conservation measures, such as temporal spatial closures within estuaries when adults migrate back to freshwater.

Acknowledgements: We thank the funders of the project Management of Diadromous Fish in their Environment, OFB-INRAE-Agrocampus Ouest-UPPA. We are extremely grateful to all those who were involved in collecting and compiling the fisheries-dependent and fisheries-independent surveys. We are also grateful to IFREMER and the French marine fisheries and aquaculture administration (DPMA) for access to their data. Finally, we thank the reviewers for their valuable contribution.

LITERATURE CITED

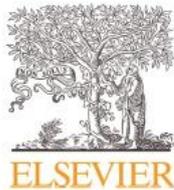
- ✦ Aarts G, Fieberg J, Matthiopoulos J (2012) Comparative interpretation of count, presence-absence and point methods for species distribution models. *Methods Ecol Evol* 3:177–187
- ✦ Admiraal W, van der Velde G, Smit H, Cazemier WG (1993) The rivers Rhine and Meuse in The Netherlands: present state and signs of ecological recovery. *Hydrobiologia* 265:97–128
- ✦ Beamish FWH (1980) Biology of the North American anadromous sea lamprey, *Petromyzon marinus*. *Can J Fish Aquat Sci* 37:1924–1943
- ✦ Beaulaton L, Taverny C, Castelnaud G (2008) Fishing, abundance and life history traits of the anadromous sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in Europe. *Fish Res* 92: 90–101

- Berg S, Krog C, Muus B, Nielsen J and others (1996) Red List of lampreys and marine fishes of the Wadden Sea. *Helgol Meeresunters* 50:101–105
- Bird DJ, Potter IC, Hardisty MW, Baker BI (1994) Morphology, body size and behaviour of recently-metamorphosed sea lampreys, *Petromyzon marinus*, from the lower River Severn, and their relevance to the onset of parasitic feeding. *J Fish Biol* 44:67–74
- Brewer MJ, Butler A, Cooksley SL (2016) The relative performance of AIC, AIC_c and BIC in the presence of unobserved heterogeneity. *Methods Ecol Evol* 7:679–692
- Cornou AS, Quinio-Scavinner M, Delaunay D, Dimeet J and others (2015) Observations à bord des navires de pêche professionnelle. Bilan de l'échantillonnage 2014. Ifremer, Nantes
- Dawson HA, Quintella BR, Almeida PR, Treble AJ, Jolley JC (2015) The ecology of larval and metamorphosing lampreys. In: Docker MF (ed) *Lampreys: biology, conservation, and control*, Vol 1. Springer, Dordrecht, p 75–137
- Doadrio I (ed) (2001) Atlas y libro rojo de los peces continentales de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. https://www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/temas/inventarios-nacionales/atlas_libro_rojo_peces_tcm30-98786.pdf (accessed 18 Sep 2020)
- Docker MF, Potter IC (2019) Life history evolution in lampreys: alternative migratory and feeding types. In: Docker MF (ed) *Lampreys: biology, conservation, and control*, Vol 2. Springer, Dordrecht, p 287–409
- Fauconnet L, Trenkel VM, Morandeu G, Caill-Milly N, Rochet MJ (2015) Characterizing catches taken by different gears as a step towards evaluating fishing pressure on fish communities. *Fish Res* 164:238–248
- Fielding AH, Bell JF (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environ Conserv* 24:38–49
- Freyhof J, Brooks E (2011) European Red List of freshwater fishes. Publications Office of the European Union, Luxembourg
- Halliday RG (1991) Marine distribution of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in the northwest Atlantic. *Can J Fish Aquat Sci* 48:832–842
- Hansen MJ, Madenjian CP, Slade JW, Steeves TB, Almeida PR, Quintella BR (2016) Population ecology of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) as an invasive species in the Laurentian Great Lakes and an imperiled species in Europe. *Rev Fish Biol Fish* 26:509–535
- ICES (2015) Report of the workshop on lampreys and shads (WKLS), 27–29 November 2014, Lisbon, Portugal. ICESCM 2014/SSGEF:13. <https://www.ices.dk/sites/pub/Publication%20Reports/Expert%20Group%20Report/SSGEPD/2015/01%20WKLS%20-%20Report%20of%20the%20Workshop%20on%20Lampreys%20and%20Shads.pdf> (accessed 9 Apr 2020)
- Jang MH, Lucas MC (2005) Reproductive ecology of the river lamprey. *J Fish Biol* 66:499–512
- Keil P, Belmaker J, Wilson AM, Unitt P, Jetz W (2013) Downscaling of species distribution models: a hierarchical approach. *Methods Ecol Evol* 4:82–94
- Kelly FL, King JJ (2001) A review of the ecology and distribution of three lamprey species, *L. fluviatilis*, *L. planeri* and *P. marinus*. *Biol Environ Proc R Ir Acad B* 101:165–185
- King EL Jr (1980) Classification of sea lamprey (*Petromyzon marinus*) attack marks on Great Lakes lake trout (*Salvelinus namaycush*). *Can J Fish Aquat Sci* 37:1989–200
- King JJ, O'Gorman N (2018) Initial observations on feeding juvenile sea lamprey (*Petromyzon marinus* L.) in Irish lakes. *Biol Environ Proc R Ir Acad B* 118:113–120
- Lança MJ, Machado M, Ferreira R, Alves-Pereira I, Ruivo Quintella BR, Raposo de Almeida PR (2013) Feeding strategy assessment through fatty acid profiles in muscles of adult sea lampreys from the western Iberian coast. *Sci Mar* 77:281–291
- Lança MJ, Machado M, Mateus CS, Lourenço M, Ferreira AF, Quintella BR, Almeida PR (2014) Investigating population structure of sea lamprey (*Petromyzon marinus*, L.) in western Iberian Peninsula using morphological characters and heart fatty acid signature analyses. *PLOS ONE* 9:e108110
- Lasne E, Sabatié MR, Jeannot N, Cucherousset J (2015) The effects of dam removal on river colonization by sea lamprey *Petromyzon marinus*. *River Res Appl* 31:904–911
- Lassalle G, Rochard E (2009) Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Glob Change Biol* 15:1072–1089
- Maitland PS (1980) Review of the ecology of lampreys in northern Europe. *Can J Fish Aquat Sci* 37:1944–1952
- Maitland PS (2003) Ecology of the river, brook and sea lamprey. *Conserving Natura 2000 Rivers*, Ecology Series No. 5. English Nature, Peterborough. <http://publications.naturalengland.org.uk/publication/75042> (accessed 26 Nov 2020)
- Maitland PS, Renaud CB, Quintella BR, Close DA, Docker MF (2015) Conservation of native lampreys. In: Docker MF (ed) *Lampreys: biology, conservation, and control*, Vol 1. Springer, Dordrecht, p 375–418
- Mateus CS, Rodríguez-Muñoz R, Quintella BR, Alves MJ, Almeida PR (2012) Lampreys of the Iberian Peninsula: distribution, population status and conservation. *Endang Species Res* 16:183–198
- Merg ML, Dézerald O, Kreutzenberger K, Demski S, Reyjol Y, Usseglio-Polatera P, Belliard J (2020) Modeling diadromous fish loss from historical data: identification of anthropogenic drivers and testing of mitigation scenarios. *PLOS ONE* 15:e0236575
- Moser ML, Almeida PR, Kemp PS, Sorensen PW (2015) Lamprey spawning migration. In: Docker MF (ed) *Lampreys: biology, conservation, and control*, Vol 1. Springer, Dordrecht, p 215–263
- Mueller R, Liss S, Deng ZD (2019) Implantation of a new micro acoustic tag in juvenile Pacific lamprey and American eel. *J Vis Exp* 145:e59274
- Pavlov DS, Zvezdin AO, Kostin VV, Tsimbalov IA, Kucheryavyy AV (2017) Temporal characteristics of downstream migration of smolts of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* in the Chernaya River. *Biol Bull* 44:290–295
- Pointin F, Cornou AS, Prod'homme R, Taupin N, Rochet MJ (2018) A method to address the non-random spatial distribution of on-board observer data to map landings and discards. *Fish Res* 199:242–251
- Potter I, Gill HS, Renaud CB, Haoucher D (2015) The taxonomy, phylogeny, and distribution of lampreys. In: Docker MF (ed) *Lampreys: biology, conservation, and control*, Vol 1. Springer, Dordrecht, p 35–73
- Quintella BR, Andrade NO, Almeida PR (2003) Distribution, larval stage duration and growth of the sea lamprey ammocoetes, *Petromyzon marinus* L., in a highly modified river basin. *Ecol Freshwat Fish* 12:286–293

- Regimbart A, Guitton J, Le Pape O (2018) Zones fonctionnelles pour les ressources halieutiques dans les eaux sous souveraineté française. Deuxième partie: inventaire. Rapport d'étude. Les publications du Pôle halieutique Agrocampus Ouest no. 46, Rennes. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02293032/> (accessed 9 Jan 2019)
- Renaud CB (1997) Conservation status of Northern Hemisphere lampreys (Petromyzontidae). *J Appl Ichthyol* 13: 143–148
- Renaud CB, Cochran PA (2019) Post-metamorphic feeding in lampreys. In: Docker MF (ed) *Lampreys: biology, conservation, and control*, Vol 2. Springer, Dordrecht, p 247–285
- Silva S, Servia MJ, Vieira-Lanero R, Barca S, Cobo F (2013a) Life cycle of the sea lamprey *Petromyzon marinus*: duration of and growth in the marine life stage. *Aquat Biol* 18: 59–62
- Silva S, Servia MJ, Vieira-Lanero R, Cobo F (2013b) Downstream migration and hematophagous feeding of newly metamorphosed sea lampreys (*Petromyzon marinus* Linnaeus, 1758). *Hydrobiologia* 700:277–286
- Silva S, Araújo MJ, Bao M, Mucientes G, Cobo F (2014) The haematophagous feeding stage of anadromous populations of sea lamprey *Petromyzon marinus*: low host selectivity and wide range of habitats. *Hydrobiologia* 734: 187–199
- Silva S, Vieira-Lanero R, Barca S, Cobo F (2017) Densities and biomass of larval sea lamprey populations (*Petromyzon marinus* Linnaeus, 1758) in north-western Spain and data comparisons with other European regions. *Mar Freshw Res* 68:116–122
- Stratoudakis Y, Mateus CS, Quintella BR, Antunes C, Raposo de Almeida P (2016) Exploited anadromous fish in Portugal: suggested direction for conservation and management. *Mar Policy* 73:92–99
- Swink WD (1991) Host-size selection by parasitic sea lampreys. *Trans Am Fish Soc* 120:637–643
- Taverny C, Lassalle G, Ortusi I, Roqueplo C, Lepage M, Lambert P (2012) From shallow to deep waters: habitats used by larval lampreys (genus *Petromyzon* and *Lampetra*) over a western European basin. *Ecol Freshwat Fish* 21:87–99
- Thiel R, Salewski V (2003) Verteilung und Wanderung von Neunaugen im Elbeästuar (Deutschland). *Limnologica* 33:214–226
- Thiel R, Winkler HM, Riel P, Neumann R and others (2009) Endangered anadromous lampreys in the southern Baltic Sea: spatial distribution, long-term trend, population status. *Endang Species Res* 8:233–247
- UICN Comité français, MNHN, SFI, AFB (2019) La Liste rouge des espèces menacées en France — chapitre poissons d'eau douce de France métropolitaine. Comité français de l'UICN, Paris. https://inpn.mnhn.fr/docs/LR_FCE/liste_rouge_poissons_eau_douce_metropole_2019_fascicule.pdf (accessed 1 Jul 2020)
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer-Verlag, New York, NY

Editorial responsibility: Brendan Godley,
University of Exeter, Cornwall Campus, UK
Reviewed by: 3 anonymous referees

Submitted: May 25, 2020
Accepted: January 11, 2021
Proofs received from author(s): April 13, 2021



Contents lists available at ScienceDirect

Data in Brief

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

Data Article

Fisheries-dependent and -Independent data used to model the distribution of diadromous fish at-sea



Sophie A.M. Elliott^{a,e,g,*}, Noémie Deleys^{a,b}, Laurent Beaulaton^{a,f},
Etienne Rivot^{a,e}, Elodie Réveillac^d, Anthony Acou^{a,c}

^a Management of Diadromous Fish in their Environment OFB, INRAE, Institut Agro, UPPA, 35042 Rennes, France

^b French Research Institute for the Exploration of the Sea (IFREMER) Vigies, 44311, Nantes, France

^c Centre d'expertise et de données sur le patrimoine naturel, Patrimoine OFB-MNHN-CNRS-IRD, Station marine du Muséum National d'Histoire Naturelle, 35800 Dinard, France

^d Littoral, Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266, La Rochelle Université-CNRS, 17000 La Rochelle, France

^e DECOD (Ecosystem Dynamics and Sustainability), Institut Agro, Ifremer, INRAE, Rennes, France

^f Service Conservation et Gestion Durable des Espèces Exploitées, DRAS, OFB, U3E, 35042 Rennes, France

^g Game & Wildlife Conservation Trust, Salmon & Trout Research Centre, East Stoke, Wareham BH20 6BB, UK

ARTICLE INFO

Article history:

Received 13 December 2022

Revised 26 February 2023

Accepted 24 March 2023

Available online 31 March 2023

Dataset link: [Diadromous fish at sea database \(Reference data\)](#)

Keywords:

Commercial fisheries data

Scientific survey data

Presence-absence data

Fishing gear

Bycatch

Anadromous and catadromous fish

Distribution modelling

ABSTRACT

A database of 168 904 hauls covering the period from 1965 to 2019, from 46 surveys containing both fisheries-dependent (fishing vessels) and -independent data (scientific surveys) were collated from across the eastern Atlantic (Greater North Sea, Celtic Sea, Bay of Biscay and Iberian coast) and Metropolitan French Mediterranean waters. Data on diadromous fish (the European sturgeon (*Acipenser sturio*), allis shad (*Alosa alosa*), twait shad (*Alosa fallax*), Mediterranean twait shad (*Alosa agone*), European eel (*Anguilla anguilla*), thinlip mullet (*Chelon ramada*), river lamprey (*Lamprocyba fluviatilis*), sea lamprey (*Petromyzon marinus*), smelt (*Osmerus eperlanus*), European flounder (*Platichthys flesus*), Atlantic salmon (*Salmo salar*) and the sea trout (*Salmo trutta*)) presence-absence was extracted and cleaned. The gear type and gear category which caught these species, their spatial location, and the date of capture (year and month), were also

DOI of original article: [10.1016/j.pocean.2022.102924](https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102924)

* Corresponding author.

E-mail address: SElliott@gwct.org.uk (S.A.M. Elliott).

Social media: [@Sophie_AElliott](#) (S.A.M. Elliott)

<https://doi.org/10.1016/j.dib.2023.109107>

2352-3409/© 2023 The Author(s). Published by Elsevier Inc. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>)

cleaned and standardised. Very little is known about diadromous fish at-sea and modelling data-poor and poorly detectable species such as diadromous fish is challenging for species conservation. Furthermore, databases which contain both scientific surveys and fisheries-dependent data on data-poor species at the temporal and geographical scale of this database are uncommon. This data could therefore be used to improve knowledge of diadromous fish spatial and temporal trends, and modelling techniques for data-poor species.

© 2023 The Author(s). Published by Elsevier Inc.

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>)

Specifications Table

Subject	Biological science: Biodiversity
Specific subject area	Environmental science: Ecological modelling, Nature and Landscape Conservation
Type of data	A database of fisheries and scientific survey data was collated to analyse the distribution of diadromous fish at-sea and their bycatch within western European waters.
How the data were acquired	CSV file Table
Data format	Data were acquired by contacting data holders (International Council for the Exploration of the Sea (ICES) Database of Trawl Surveys (DATRAS) the Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER) and the French Ministry of Fisheries and Aquaculture (DGAMPA) for catch data on diadromous fish at-sea. To clean the data, R and QGIS were used. As a result of the content of fishing activity data, fisheries-dependent data have been provided on an ICES sub-rectangle scale as requested by the DGAMPA.
Description of data collection	Raw Analysed
Data source location	This database was collated from fisheries-dependent and -independent data. It contains the spatiotemporal locations of the haul and gear type of each haul and the presence-absence of each species. Data were cleaned using descriptive statistics and existing literature on the species to see whether the species migration (distance from the coast over the course of the year and their length) matched that of existing literature.
Data accessibility	North-eastern Atlantic waters Metropolitan French Mediterranean waters For raw data sources see Table S1
Related research article	Repository name: SEANOE Direct URL to data: https://doi.org/10.17882/91719 S.A.M. Elliott, A. Acou, L. Beaulaton, J. Guitton, E. Réveillac, E. Rivot, 2023. Modelling the distribution of rare and data-poor diadromous fish at sea for protected areas management. Progress in Oceanography. 210: 102924. https://doi.org/10.1016/j.pocan.2022.102924

Value of the Data

- Much information exists on diadromous fish during their freshwater stages, yet precise information on their at-sea habitat occupancy is still missing. This dataset provides valuable temporal and spatial information on diadromous fish during their at-sea life-history stages.
- Scientific survey and onboard fisheries observer data have often been analysed separately. Collating this data and standardising them into a single database represents unprecedented progress.

- By combining these different sources of data into a single database enables the possibility of improved inferences on species distribution using integrated modeling approaches.
- These data could be further used to understand seasonal and long-term changes in the distribution of diadromous fish at-sea.
- The data could be used to understand spatial and seasonal variation in fishing gear.
- The data can be used by fisheries ecologists, conservation managers, and statisticians interested in analysing complex datasets containing rare species.

1. Objective

We collated and cleaned this database containing fisheries-dependent and -independent data to improve knowledge on diadromous fish at-sea which inhabit eastern Atlantic waters (Greater North Sea, Celtic Sea, Bay of Biscay, and Iberian coast) and Metropolitan French waters within the Mediterranean. These are a group of species for which very little is known about their at-sea spatiotemporal occupancy and marine migrations.

2. Data Description

The data contains long-term (1965-2019) fisheries-dependent (from fishing vessels) and -independent (scientific surveys) data on the distribution of twelve diadromous fish at-sea (*Acipenser sturio*, *Alosa alosa*, *Alosa fallax*, *Alosa agone*, *Anguilla anguilla*, *Chelon ramada*, *Lamprologus fluviatilis*, *Osmerus eperlanus*, *Petromyzon marinus*, *Platichthys flesus*, *Salmo salar*, *Salmo trutta*) at a large spatial scale (Greater North Sea, Celtic Sea, Bay of Biscay and the Iberian Shelf, French Metropolitan Mediterranean waters).

Fisheries-dependent data came from the French fisheries onboard observer program (ObsMer), held by the French Research Institute for Exploitation of the Sea (IFREMER), and available on request and approval from the French Ministry of Fisheries and Aquaculture (DGAMPA) [1]; Table S1). The ObsMer program was set up in 2003, under European regulation 1639/2001. The aim of the observer program is to assess species caught during commercial fisheries hauls, including bycatch and discards. Table S2 provides a list of the different gear types fisheries observers have collected onboard observer data from. Such data can thus provide valuable information on diadromous fish at-sea and their bycatch since they are rarely targeted by fisheries. The observer data contains spatiotemporal information on diadromous fish caught from 2003 to 2019 and the gear types and categories (Table S2) they were caught by. Absence data are also included in the dataset. As a result of missing information on fishing vessel characteristics, it was not possible to calculate catch per unit effort from the information provided. Due to the sensitive nature of this data, precise latitude and longitudinal information were removed, including meters used (gear and target species) and information on whether the species were targeted, landed, or discarded. It should be noted that only ~2-4% of French fishing vessels have on-board observers and the observers semi-randomly sample fishing vessels and hauls when on-board [1].

Fisheries-independent data were downloaded from the International Council for the Exploration of the Seas (ICES) Database of Trawl Surveys (DATRAS; Table S1). DATRAS data are collected for Scientific Bottom Trawl Surveys (SBTS) in the Baltic, the Greater North Sea, the Celtic Sea, the English Channel, and the Bay of Biscay and the Iberian coast (<https://www.ices.dk/data/data-portals/Pages/DATRAS.aspx>). DATRAS SBTSs were initially designed to quantify commercial fish stock status (e.g., herring, cod, haddock, mackerel, etc.). These surveys, however, collect information on all catch and can therefore provide valuable data on other non-target species. 48 separate metropolitan French scientific surveys programs containing information on diadromous fish at-sea were also collated by contacting each of the staff members leading on the different IFREMER surveys (<https://campagnes.flotteoceanographique.fr/>; [2]; Table S1). Details of fish captured by the different surveys within [2], helped indicate survey information with potentially relevant diadromous fish data. Information from [2] also provides details of the purpose of each of the French scientific surveys. Data from all the scientific sur-

veys were collated from when they began until 2019 (Table S1). It should be noted that although some SBTS data back to the 60s, standardisation of these surveys only took place from 1977 and changes to the survey design and specific gear used has taken place over the years (<http://datras.ices.dk/Home/Descriptions.aspx>).

For both fisheries-dependent and -independent data, presence and absence, gear type (Table S2), the spatial locations, year and month of capture were combined into a single database and formatted for comparability. Given the little information that currently exists on diadromous fish, this collated and cleaned dataset provides valuable information on these species at-sea life history traits and information on their bycatch risk. Having this data in a single database facilitates the analysis of species distribution using integrated modelling methods [3]. Furthermore, this is an interesting dataset for data scientists interested in finding new ways to model data-poor species.

3. Experimental Design, Materials and Methods

Following access to the fisheries-dependent and -independent data, all data files were re-formatted and merged into a single comprehensive CSV file. This included joining station data (spatial, temporal and gear type information), with biological information (number of fish caught and their length) through a unique identification code, and standardising variables (i.e., species lengths, numbers captured, and gear types which were displayed in various ways) to the same units and categories. Data cleaning undertaken included removing points on land, converting gear types into Fisheries Agricultural Organisation (FAO) subcategory gear types (second tier) and creating gear categories, based upon the water column the vessels fish and whether they are static or mobile gears (Table S2; [5]). Existing FAO first tier gear categories group all trawls into the same category [5]. We found this unhelpful given most fish occupy different water layers and the impact of the different gear types can be very different depending on water-layer the haul is undertaken. Static gear types were not, however, separated into different water layers because they can capture much fewer species relative to trawls gear types.

For fisheries-independent data mean haul latitude and longitude was selected from the start and end of location of the haul. Erroneous negative distances (between the start and end of the haul) and overly long hauls (>100 000m in 30min) were removed from the fisheries-independent data. To ensure only fully marine data was kept for the entire dataset, all hauls below the mean low water tide were kept by clipping the data with shapefiles on freshwater and transitional waterbodies. ICES statistical divisions, squares and sub-divisions were also added to the dataset to aid with spatial data organisation and simplified visualisation. The numbers of fish caught per haul were converted to presence-absence information for distribution modelling purposes. It should also be noted, that due to the different abilities of gear types to capture diadromous fish, presence- absence information is more reliable than the numbers of individuals caught. Diadromous fish length information was standardised to the same unit, including correcting for erroneous length unit (mixing of millimetres and centimetres).

Diadromous fish biological data was cleaned by descriptive analyses prior to statistical analysis [4,6] to see whether their stage specific migration (distance from coast over the course of the year and their length) matched that of existing literature (e.g., [4]). Where it was certain that an identified species did not occur within the area found or was much larger than previously found, it was changed to its paired species or removed. Data that were modified included:

- 1) *Alosa alosa* and *Alosa fallax* which do not occur within the Mediterranean Sea. They were therefore converted to the *Alosa agone* (40 *A. alosa* presences and 76 *A. fallax* presences, 4% of the data) [6–8].
- 2) *A. fallax* maximum size is thought to be 50 cm [9,10]. Individuals larger than 55 cm were therefore converted to the larger *A. alosa* (74 presences, 4%) [6].

- 3) *Osmerus eperlanus* maximum size is 30 cm [11–13]. Individuals greater than 30 cm occurring far from the coast were removed (15 individuals) [6].

This collated and cleaned dataset containing 168 414 hauls from both fisheries-dependent and -independent data on twelve diadromous fish presence and absence is the largest in terms of spatio-temporal information that exists to date on diadromous fish. Although misidentification may still be present within the dataset, extensive cleaning has taken place to try and improve accuracy of this data for modelling purposes [6].

Ethics Statements

The manuscript adheres to ethics in publishing standards. All data holders provided their written consent to have their database published.

CRediT Author Statement

Sophie Elliott: Data Curation, Formal analysis, Investigation, Methodology, Writing; **Noemie Deleys:** Data collation and curation; **Etienne Rivot:** Funding acquisition, Project administration, Scientific supervision; **Anthony Acou:** Funding acquisition, Project administration, Scientific supervision; **Elodie Reveillac:** Reviewing; **Laurent Beaulaton:** Funding acquisition, Project administration, Scientific supervision.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Data Availability

[Diadromous fish at sea database \(Reference data\)](#) (Seanoë)

Acknowledgments

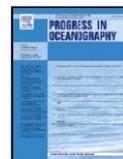
We thank the funders of the project Management of Diadromous Fish in their Environment, OFB, INRAE, Institut Agro, UPPA. We are extremely grateful to all those who were involved in collecting and compiling the fisheries-dependent and -independent data and their funders. We are also grateful to IFREMER and the French marine fisheries and aquaculture administration (DGAMPA) for access to their data.

Supplementary Materials

Supplementary material associated with this article can be found, in the online version, at doi:[10.1016/j.dib.2023.109107](https://doi.org/10.1016/j.dib.2023.109107).

References

- [1] A. Cornou, M. Quinio-scavinner, D. Delaunay, J. Dimeet, N. Goascoz, B. Dube, L. Fauconnet, M. Rochet, Observations à bord des navires de pêche professionnelle, Bilan de l'échantillonnage 2014 (2015), doi:[10.13155/39722](https://doi.org/10.13155/39722).
- [2] A. Régimbar, J. Guitton, O. Le Pape, Zones fonctionnelles pour les ressources halieutiques dans les eaux sous souveraineté française, Deuxième partie : Inventaire. (2018) <https://hal.science/hal-02293032>.
- [3] N.J.B. Isaac, M.A. Jarzyna, P. Keil, L.I. Dambly, P.H. Boersch-Supan, E. Browning, S.N. Freeman, N. Golding, G. Guillera-Arroita, P.A. Henrys, S. Jarvis, J. Lahoz-Monfort, J. Pagel, O.L. Pescott, R. Schmucki, E.G. Simmonds, R.B. O'Hara, Data integration for large-scale models of species distributions, *Trends Ecol. Evol.* 35 (2020) 56–67, doi:[10.1016/j.tree.2019.08.006](https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.08.006).
- [4] S.A.M. Elliott, N. Deleys, E. Rivot, A. Acou, E. Réveillac, L. Beaulaton, Shedding light on the river and sea lamprey within western European marine waters, *Endanger. Species Res.* 44 (2021) 409–419, doi:[10.3354/esr01113](https://doi.org/10.3354/esr01113).
- [5] P. He, F. Chopin, P. Suuronen, R. Ferro, J. Lansley, Classification and illustrated definition of fishing gears, FAO (2021), doi:[10.4060/cb4966en](https://doi.org/10.4060/cb4966en).
- [6] S.A.M. Elliott, A. Acou, L. Beaulaton, J. Guitton, E. Réveillac, E. Rivot, Modelling the distribution of rare and data-poor diadromous fish at sea for protected area management, *Prog. Oceanogr.* 210 (2023) 102924, doi:[10.1016/j.pocean.2022.102924](https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102924).
- [7] P.G. Bianco, The status of the Twaite Shad, *Alosa agone*, in Italy and the Western Balkans, *Mar. Ecol.* 23 (2002) 51–64, doi:[10.1111/j.1439-0485.2002.tb00007.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2002.tb00007.x).
- [8] J.-L. Baglinière, P. Elie, Les aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.) ecobiologie et variabilité des populations, Quae, Institut National de la Recherche Agronomique, Paris. (2000) <https://www.quae.com/produit/438/9782759210763/les-aloses-alosa-alosa-et-alosa-fallax-spp>.
- [9] E.I. Kukuev, A.M. Orlov, New Subspecies of Twaite Shad *Alosa fallax balticus* (Clupeidae), *Inl. Water Biol.* 11 (2018) 407–416, doi:[10.1134/S1995082918040119](https://doi.org/10.1134/S1995082918040119).
- [10] C. Taverny, P. Elie, Répartition spatio-temporelle de la grande alose *Alosa alosa* (Linne, 1766) et de l'Alose feinte *Alosa fallax* (Lacépède, 1803) dans le Golfe de Gascogne, *Bull. Français La Pêche La Piscic.* (2001) 803–821, doi:[10.1051/kmae:2001020](https://doi.org/10.1051/kmae:2001020).
- [11] D. Doherty, T.K. McCarthy, The ecology and conservation of European Smelt (*Osmerus eperlanus* L.) from Waterford Estuary, in Southeastern Ireland, *Biol. Environ. Proc. R. Irish Acad.* 104 (2004) 125–130, doi:[10.3318/BIOE.2004.104.2.125](https://doi.org/10.3318/BIOE.2004.104.2.125).
- [12] M. Power, M. Attrill, Temperature-dependent temporal variation in the size and growth of Thames estuary smelt *Osmerus eperlanus*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 330 (2007) 213–222, doi:[10.3354/meps330213](https://doi.org/10.3354/meps330213).
- [13] D.T.G. Quigley, F. Igoe, W. O'Connor, The European Smelt *Osmerus eperlanus* L. in Ireland: general biology, ecology, distribution and Status with conservation recommendations, *Biol. Environ. Proc. R. Irish Acad.* 104 (2004) 57–66, doi:[10.3318/BIOE.2004.104.3.57](https://doi.org/10.3318/BIOE.2004.104.3.57).



Modelling the distribution of rare and data-poor diadromous fish at sea for protected area management

Sophie A.M. Elliott^{a, d, f, *}, Anthony Acou^{a, b}, Laurent Beaulaton^{a, c}, Jérôme Guitton^d,
Elodie Réveillac^c, Etienne Rivot^{a, d}

^a Management of Diadromous Fish in their Environment OFB-INRAE-Institut Agro-UPPA, 35042 Rennes, France

^b UMS OFB-CNRS-MNHN PatriNat, Station marine du Muséum National d'Histoire Naturelle, 35800 Dinard, France

^c Littoral, Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266, La Rochelle Université-CNRS, 17000 La Rochelle, France

^d DECOD (Ecosystem Dynamics and Sustainability), L'Institut Agro, Ifremer, INRAE, Rennes, France

^e Service Conservation et Gestion Durable des Espèces Exploitées, OFB, DRAS, 35042 Rennes, France

^f Game & Wildlife Conservation Trust, Salmon & Trout Research Centre, East Stoke, Wareham BH20 6BB, UK

ARTICLE INFO

Keywords:

ABSTRACT

Anthropogenic pressures have resulted in declines in diadromous fish. Many diadromous fish which were commercially important are now threatened and protected. Little is known about their marine life history phases, and no observation-based Species Distribution Model exists for this group of species at sea. Yet, fisheries dependent and independent data could provide new insights into the distribution of diadromous fish at sea.

We collated a database of 168 904 hauls from fisheries observer bycatch data and scientific fisheries surveys, from eastern Atlantic and Mediterranean waters. The distribution of eleven rare and data-poor diadromous fish (shads, lampreys, salmonids, the European eel, the thinlip mullet, smelt and the European flounder) were modelled. A Bayesian site occupancy model, that incorporates imperfect detection to account for repeat detections and non-detections, the non-random nature of fishing gear type and spatial autocorrelation was used. From the model outputs, we explored bycatch risk and the role of MPAs, required under the Marine Strategy Framework Directive and Habitat Directive and assessed.

Diadromous fish were observed within relatively shallow coastal areas. Species specific gear bycatch trends were observed. Core distribution areas corresponded to their known water basin presence, indicating connectivity with their freshwater habitats. Numerous Habitat Directive Marine Protected Areas were found to be of relevance.

Given the coastal distribution of these species, they are exposed to higher anthropogenic pressures from both terrestrial and marine environments. Risk of bycatch at sea for most species appears to be low. Nonetheless, for threatened individuals, even a small amount of bycatch may impact their populations, especially since misreporting is likely to be high. Differences in catchability between gears highlight potential benefits of limiting access of certain gears within protected areas to reduce bycatch.

1. Introduction

Diadromous fish undertake long distance migrations between freshwater and marine ecosystems during their varying life history stages (Lassalle et al., 2008; Legrand et al., 2020; Limburg and Waldman, 2009; McDowall, 2009). They are particularly vulnerable since they are subject to both terrestrial and freshwater pressures (e.g., terrestrial runoff, pollution, habitat destruction, barriers to migration, climate change, fishing, etc.) (Costa et al., 2021; Limburg and Waldman, 2009;

Merg et al., 2020; Verhelst et al., 2021). Furthermore, unlike many marine fish that are geographically widespread, numerous anadromous fish (e.g., shad and salmonids) form river-specific populations that are more susceptible to extinction (Limburg and Waldman, 2009; McDowall, 2009). As a result, most diadromous species native to the northern Atlantic Ocean have declined in abundance by at least 90 % since the end of the late 19th century (Drouineau et al., 2018; Limburg and Waldman, 2009; Waldman and Quinn, 2022).

* Corresponding author at: Management of Diadromous Fish in their Environment OFB-INRAE-Institut Agro-UPPA, 35042 Rennes, France.
E-mail address: SElliott@gwet.org.uk (S.A.M. Elliott).

<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102924>
0079-6611/© 20XX

Note: Low-resolution images were used to create this PDF. The original images will be used in the final composition.

To try and halt the loss of diadromous fish populations, various International Agreements (e.g., Bern Convention, Convention of Migratory Species) and legislations (e.g., EU Habitat Directive, EU Marine Strategy Framework Directive (MSFD)) have been enacted (Table 1). Measures implemented focus principally on freshwater or estuarine habitats, such as restoration of river continuity as required by the EU Water Framework Directive (WFD, 2000/60/EC) and freshwater Spatial Areas of Conservation under the Habitat Directive (HD, 92/43/EEC). However, most diadromous species remain threatened at a national level (<https://www.nationalredlist.org>; Table 1), and the improvements have yet to be attained throughout their range (Verhelst et al., 2021; Waldman and Quinn, 2022; Wilson and Veneranta, 2019). The marine life history stages and at-sea distribution of diadromous fish, largely remain a black box (Elliott et al., 2021), causing difficulty in evaluating their conservation status required under the various legislations that protect these species (Table 1; Wilson and Veneranta, 2019). Furthermore, few Marine Protected Areas (MPAs) have been designated to protect them (e.g., <https://mpa.ospar.org>; <https://natura2000.eea.europa.eu>), and at-sea bycatch is not well understood, even if it is suspected that it could contribute to significant mortality (Kappel, 2005; Stratoudakis et al., 2016; Verhelst et al., 2021; Wilson and Veneranta, 2019).

Under the EU data collection framework, Member States are required to collect fisheries bycatch data through an onboard observer program (Comou et al., 2015). Fisheries data is a rich set of information which provides year-round catch information and can be a valuable source of information for data-deficient species (e.g., Baum et al., 2003; Bisch et al., 2022; Elliott et al., 2020b). Bycatch data for protected species can be difficult to access, therefore fisheries observer data could help understand the distribution and bycatch mortality of data-poor species and meet EU Habitat Directive and MSFD (92/43/EEC; 2008/56/EC) requirements. Use of fisheries data does, however, require biases from the different gear types, the targeted nature of fishing, and un-balanced sampling to be taken into consideration (e.g. Alglave et al., 2022; Bourdaud et al., 2017).

Species Distribution Models (SDMs) provide a means to 'fill in the gaps' and provide complete coverage maps on which to base conservation and management decisions (Guisan and Thuiller, 2005; Guisan and Zimmermann, 2000; Leathwick et al., 2005). Modelling the distribution of diadromous fish could help improve protection measures for threatened and data-poor (insufficient biological information to determine

the current exploitation status (Berkson and Thorson, 2015; Prince and Hordyk, 2019)) diadromous fish within existing MPAs. SDMs could also be used to meet Descriptor 1 (Biodiversity – habitat extent) requirements under the MSFD (2008/56/EC). However, building diadromous fish at sea distribution models remains challenging because most of these fish are either IUCN red listed at a national level (<https://www.nationalredlist.org>) or data-poor (Limburg and Waldman, 2009; Merg et al., 2020). Modelling the distribution of data-poor and rare species, can lead to underestimation of their true distribution due to imperfect detection (uncertainty in the presence of a species within a site where the data was recorded) (Guillera-Arroita, 2017; MacKenzie et al., 2002).

To model rare and data-poor species' distribution, specific statistical methods are required to combine several sources of data that may not be initially designed to study the species distribution (Engler et al., 2004; Lomba et al., 2010; Simmonds et al., 2020). Using such data requires correction for detection bias arising from observer error, species rarity and variability in environmental conditions (Guillera-Arroita, 2017; Kellner and Swihart, 2014; MacKenzie et al., 2002) to help determine sites where the probability of presence of species is higher (Belmont et al., 2022). The low detectability of rare species can also result in a high proportion of false absences (Guillera-Arroita, 2017). Spatial and temporal variation in observation effort is another important source of heterogeneity in the observations (Guillera-Arroita, 2017; Kellner and Swihart, 2014; Meyer et al., 2011). Integrated hierarchical statistical model for species distributions have a great potential to combine multiple sources of data to infer a single latent field of abundance or presence/absence, and to enhance rare species distribution models for conservation and management purposes (Engler et al., 2004; Lomba et al., 2010; Simmonds et al., 2020). Another common problem which can arise when modelling species distribution is that data can be auto-correlated (more similar when closer together). Residual spatial autocorrelation can arise from population demographic processes or the influence of unobserved variables. Ignoring spatial autocorrelation can lead to inaccurate parameter estimations (Latimer et al., 2006). Developing models that explicitly account for spatial autocorrelation in the latent field of presence/absence is, therefore, necessary for accurate inferences on the distribution.

Given the lack of knowledge on the distribution of most diadromous fish during their marine life history stages, and the need to ensure they are sufficiently protected, our objective was to model the current distri-

Table 1

Diadromous fish observed within north-eastern Atlantic waters and their IUCN conservation status. A = Anadromous, C = Catadromous, - = not listed, CR = Critical, LC = Least Concern, VU = Vulnerable. Demersal species are found near the seabed, pelagic species occur in the open sea, demerso-pelagic species are species that migrate between these two water column zones, host dependent refers to lampreys that are parasitic species during their marine phase. ✓ = protected under the specific convention or Directive, letters specify the specific appendix the species is protected under.

Latin name	Common name	Type	Water column zone ¹	EU IUCN ²	International conventions and legislation							
					CITES	WFD	HD	MSFD	Bern	Bonn	OSPAR	Barcelona
<i>Acipenser sturio</i>	Atlantic sturgeon	A	Demersal	CR	AI	✓	II, IV	✓	III	I, II	✓	✓
<i>Alosa alosa</i>	Allis shad	A	Pelagic	LC	-	✓	II, V	✓	III	-	✓	-
<i>Alosa fallax</i>	Twaite shad	A	Pelagic	LC	-	✓	II, V	✓	III	-	-	-
<i>Alosa agone</i>	Mediterranean twaite shad	A	Pelagic	LC	-	-	II, V	✓	III	-	-	✓
<i>Anguilla anguilla</i>	European eel	C	Demerso-pelagic	CR	AII	✓	-	✓	-	-	✓	✓
<i>Lampetra fluviatilis</i>	River lamprey	A	Host dependent	LC	NA	✓	II, V	✓	III	-	-	✓
<i>Petromyzon marinus</i>	Sea lamprey	A	Host dependent	LC	-	✓	II	✓	III	-	✓	✓
<i>Chelon ramada</i> [*]	Thinlip mullet	C	Demersal ²	LC	-	✓	-	-	-	-	-	-
<i>Osmerus eperlanus</i>	Smelt	A	Pelagic	LC	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Platichthys flesus</i>	European flounder	C	Demersal	LC	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Salmo salar</i>	Atlantic salmon	A	Pelagic	VU ⁴	-	✓	II, V	✓	III	-	✓	-
<i>Salmo trutta</i>	Sea trout	A	Pelagic	LC	-	✓	-	-	-	-	-	-

¹ Elliott and Dewailly, 1995;

² Almeida, 1996;

³ Freyhof and Brooks, 2011;

⁴ Nieto et al., 2015.

^{*} previously known as *Lisa ramada*.

bution (2003–2019) of diadromous fish at sea. In addition, we wanted to quantify the risk of bycatch from different gear types and assess the value of Habitat Directive MPAs for their conservation. Since at sea targeted surveys do not exist for these species, we collated a database of 168 904 hauls from fisheries dependent (French fisheries bycatch observer data) and independent data (scientific survey data undertaken to assess fish populations) in eastern Atlantic and French Mediterranean waters. A Bayesian site-occupancy model, taking into account spatial autocorrelation in the probability of presence, and imperfect detection through gear type, was used for these data-poor species (Dormann et al., 2007; Latimer et al., 2006; MacKenzie et al., 2002; Moriarty et al., 2020). From the distribution models we wanted to answer the following questions: 1) Is the distribution of diadromous fish at sea connected to existing knowledge on their freshwater habitats? 2) Do different gears have different catchability, and does this provide information on the risk of bycatch of diadromous fishes? 3) Could existing Habitat Directive MPAs protect diadromous fish if specific measures are implemented?

2. Method

2.1. Combining fisheries independent and dependent surveys

Fisheries dependent and independent data from 1965 to 2019 were collated within eastern Atlantic waters (Greater North Sea, Celtic Sea, Bay of Biscay and the Iberian coast) and French Mediterranean waters. Scientific bottom trawl surveys were extracted from the International Council for the Exploration of the Sea (ICES) Database of Trawl Surveys (DATRAS) portal (<https://www.ices.dk/data/data-portals/Pages/DATRAS.aspx>; Refer to Elliott et al., 2021 Table S1; Data in brief Table S1 - S2) and French Metropolitan scientific surveys not submitted to ICES DATRAS were obtained from the Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER) (<https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campagne>). Fisheries-dependent data came from French fisheries observer data (ObsMer data; Comou et al., 2015) that began in 2003. According to the sampling plan, fisheries observers sample fishing vessels and fishing operations when on board (Faucommet et al., 2015). ObsMer data is held by IFREMER and available on request from the French Ministry of Fisheries and Aquaculture (Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture; Refer to Elliott et al., 2021 Table S1; Data in brief Table S1).

From the database, diadromous fish presence and absence, length, gear type, spatial location and year and month of capture were extracted (Fig. 1; Fig. S1). Due to missing data and insufficient information on the length of hauls, size of vessels, mesh size, etc., effort was not possible to calculate. Details of gear types and surveys that were used for the analysis can be found within the supplementary materials of Elliott et al., (2021).

Prior to model analysis significant data cleaning was undertaken to standardise the surveys and extract relevant data to perform statistical analysis (e.g., converting gear types to gear categories, converting alike variables to the same units, etc.; see details within the Data in brief; Appendix A). Data from 2003 were used for spatial analysis, since a large proportion (74 %) of the data came from the ObsMer dataset which started in 2003. In addition, prior to this data few presences were observed.

Since the proportion of zeros to presences was very uneven, which is not ideal for predictive modelling (Fielding and Bell, 1997), all surveys, gear types, target species (the intended catch for a particular fishery - from the ObsMer dataset) and ICES statistical divisions (Fig. 1) without diadromous fish presence, were deleted before modelling (Fig. S2 contains a spatial map of all hauls per gear type). Depths outside the ranges the species were observed were also removed. To avoid targeted fishing bias, all species that were targeted were removed. The latter included 2 European eels, *Anguilla anguilla*, 33 thinlip mullets, *Chelon ramada* and

41 flat fish which may have included European flounders, *Platichthys flesus* presences. All species were modelled other than the European sturgeon, *Acipenser sturio* because of too few presences (11 presences from 2003 to 2019). Note, for *L. fluviatilis*, one individual was caught by Set Longline within the Bay of Biscay. Due to its isolated nature of this capture, this caused problems when modelling (over detection of the line caught individual). Line gear type was therefore removed from the hierarchical modelling process.

2.2. Environmental predictor variables

Six environmental variables were considered as potential predictors of the presence of diadromous fish (seabed depth; distance from coast; sediment type; salinity; net primary production; and sea surface temperature; Table 2; Fig. S3). Depth and distance from the coast are thought to indicate key diadromous fish migratory periods (Taverny et al., 2012; Taverny and Elie, 2001; Trancart et al., 2014). Salinity and temperature are known to have direct physiological effects on diadromous fish, and their changes can indicate migration timing (Arevalo et al., 2020; Trancart et al., 2014). Net primary production is the gross primary production by autotrophs over the rate at which they respire, which is a measure of marine ecosystem functioning (ERSEM, 2020). Sediment type can be considered a proxy for food availability and shelter (Elliott et al., 2016; Trancart et al., 2014). As of result of too few presences and less information on length than the presence of individuals, distribution changes in length at stage, seasonal life history stage migration, and changes in habitat occupancy over the years were not considered.

To select the model of best fit, variables that were not collinear (Pearson's correlation coefficient < 0.5 or > -0.5 and a Variance Inflation Factor < 2) (Dormann et al., 2013) were kept. Depth and distance from coast, and sea surface temperature and net primary production were collinear. Since most species occupied a wide latitudinal range and seasonal or yearly temperature effects were not modelled, net primary production was used instead of sea surface temperature. To identify the model of best fit a backwards stepwise model selection process was undertaken, ensuring distance from coast and depth were not in the same model. The model with the lowest deviance information criterion, which includes a penalty factor for the number of parameters, was selected (Spiegelhalter et al., 2002).

2.3. Statistical analysis

A Bayesian hierarchical site occupancy Gaussian intrinsic Conditional Autoregressive (iCAR) model was built independently for each species. Hierarchical models have the advantages of separating the ecological process (here, the habitat suitability model, that is the spatial distribution of the probability of presence/absence, including spatial autocorrelation) from the observation process (here, the imperfect detection and its variability among gears or other factors) (Dormann et al., 2007; Isaac et al., 2020; Latimer et al., 2006; MacKenzie et al., 2002). The fundamental concept of the model is that the true presence/absence spatial field (including spatial autocorrelation) is modelled on a grid, each grid cell being associated with multiple observation events with imperfect detection, with detectability that may vary depending upon the fishing gear.

The site occupancy model integrates two processes:

i) Latent ecological process (habitat suitability).

The latent field of probability of presence is modelled on a grid as a function of environmental predictors and by explicitly accounting for spatial autocorrelation:

$$\text{logit}(\theta_j) = X_j\beta + P_j \quad (1)$$

with θ_j the latent probability of presence (the habitat suitability) within grid cell cell j , modelled in the logit scale as a function of envi-

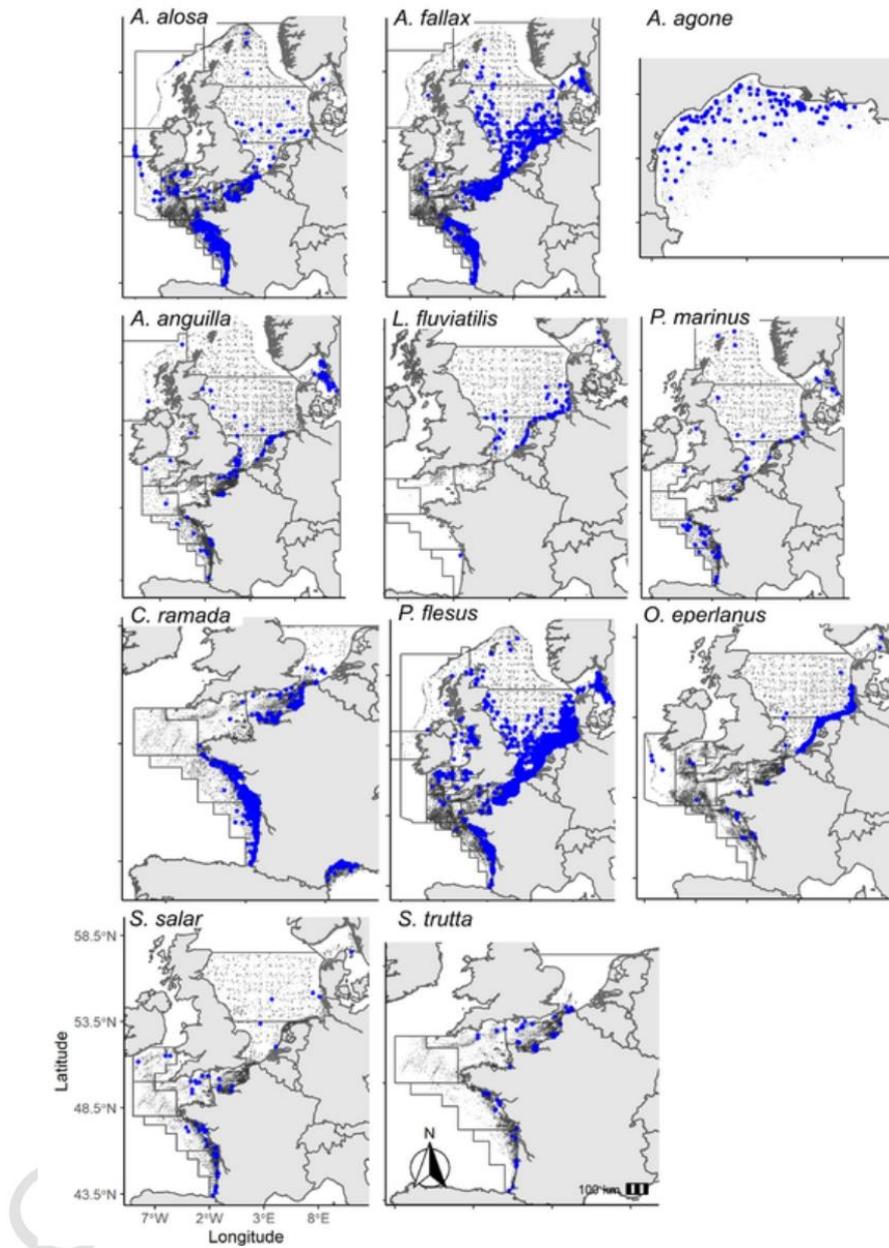


Fig. 1. Diadromous fish presence (blue dots) and absence (light grey dots) data used to model their distribution (2003–2019). Dark grey lines indicate International Council for the Exploration of the Sea statistical divisions. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

ronmental predictors X_j , with β a vector of fixed effect describing how much the environmental predictor contribute to the suitability process. The spatial autocorrelation P_j is modelled at the scale of the grid cell as an iCAR random effect (2):

Table 2

Environmental predictors used to analyse diadromous fish distribution. For all species except *Alosa agone*, variables were extracted at a 0.1×0.1 decimal degree resolution. *A. agone* environmental variables were extracted at a 0.04 decimal degree resolution.

Variable	Unit	Description / Source
Depth	Meters (m)	Bathymetry data downloaded from National Aeronautics and Space Administration Earth Observations project (https://neo.sci.gsfc.nasa.gov) with a 0.1×0.1 grid cell resolution using the General Bathymetric Chart of the Oceans grid.
Distance to coast	Kilometres (km)	Calculated from a continent shape file
Sediment	Categorical	Broad-scale seabed habitat types (EUSeaMap) downloaded from EMODnet. Four classes were used according to grain size: mud (≤ 2 mm), sand (> 2 and ≤ 4 mm), coarse grain (> 4 mm and 64 mm), and rock (> 64 mm).
Salinity	Practical Salinity Units (PSU%)	Modelled sea surface salinity at 0.1×0.1 decimal degree resolution downloaded from Copernicus (ERSEM, 2020). Modelled at 0.04×0.04 decimal degree resolution from Copernicus using Teruzzi et al., (2021).
Net primary production	Milligrams of carbon per meters squared (mg C/m^2)	Modelled net primary production at 0.1×0.1 decimal degree resolution downloaded from Copernicus (ERSEM, 2020). Modelled at 0.04×0.04 decimal degree resolution from Copernicus using Teruzzi et al., (2021).
Sea surface temperature	degrees centigrade ($^{\circ}\text{C}$)	Modelled Sea surface temperature at 0.1×0.1 decimal degree resolution downloaded from Copernicus (ERSEM, 2020). Modelled at 0.04×0.04 decimal degree resolution from Copernicus using Teruzzi et al., (2021).

$$i\text{CAR} : P_j \text{Normal}(\mu_j, \frac{V_p}{n_j})$$

with μ_j the mean of the random effects calculated over the n_j cells considered in the neighbour of cell j (n_j is the number of the neighbours which is 8 in most cases, and < 8 when the cell is on the boundary of the spatial domain), V_p the variance of the spatial random effect. A site is defined here as the area/volume covered during a given sampling/fishing operation. Any site i within the cell j as the same latent probability of presence θ_j .

ii) Observation process (detection):

Conditionally upon the latent probability of presence/absence in each grid cell j as describe above, the multiple detection events $y_{j,i}$ (data 0/1) associated to the same grid cell j are modelled as mutually independent two steps Bernoulli process with detectability $\delta_{j,i}$:

$$y_{j,i} \text{Bernoulli}(z_{j,i}\delta_{j,i}) \quad (2)$$

with

$$z_{j,i} \text{Bernoulli}(\theta_j) \quad (3)$$

and

$$\text{logit}(\delta_{j,i}) = W_{j,i}\gamma$$

where $\delta_{j,i}$ denotes the probability of detecting the species at site i within cell j , modelled as a fixed effect of the gear type associated with observation i . $W_{j,i}$ is the raw vector of the design matrix, and γ is the vector of the gear effects, so as $W_{j,i}\gamma$ is the gear affect associated with observation at site i .

All SDMs were undertaken using the 'hSDM' package (Vieilledent et al., 2014) using the 'mod.hSDM.siteocc.iCAR' function in R version 3.6.3 (R Code Team 2018). The prior distribution for the variance of the spatial random effect followed weakly informative uniform distribution. The effect of the detectability from gear and from the suitability process was modelled as fixed effects drawn from an weakly informative Gaussian prior centred at zero with a fixed standard deviation of 2 (Gelman et al., 2008; Northrup and Gerber, 2018). Each model was run with 50 000 Gibbs iterations, five Markov chain Monte Carlo simulations and a burn-in phase of 50 000 iterations.

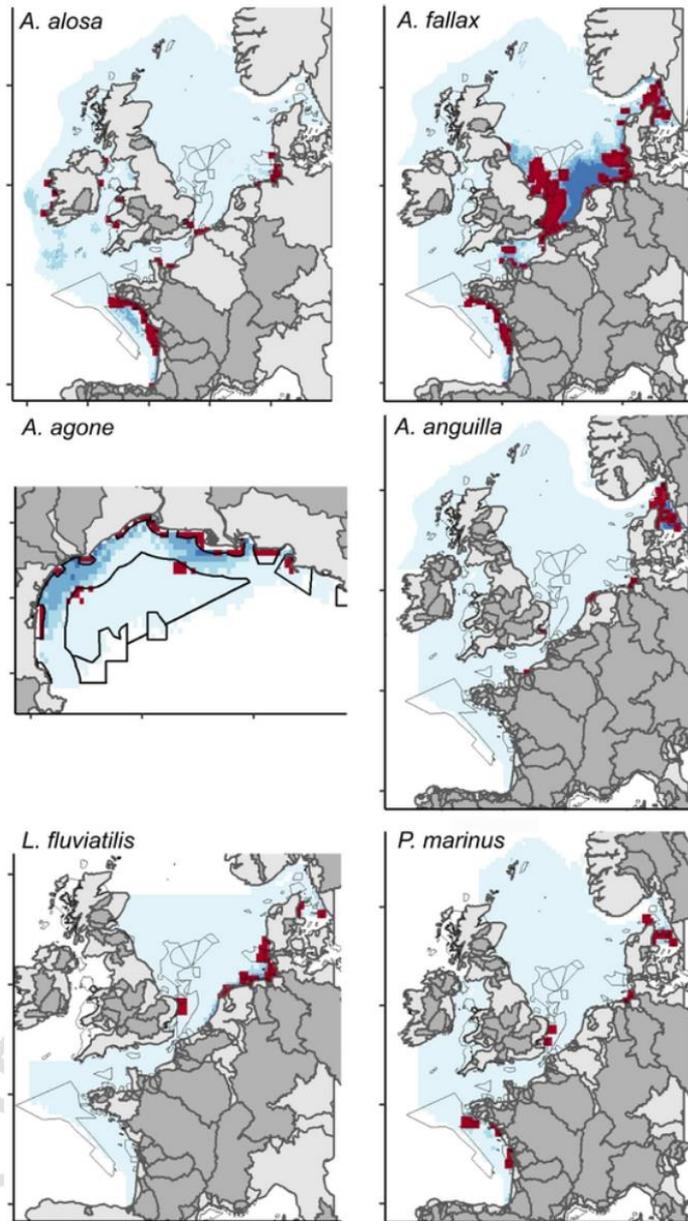
2.4. Grid size and spatial distribution

A critical issue in our modelling framework is the choice of the grid size. Since the latent field of presence/absence is modelled at the scale of the grid cell (eq. (1)), the larger the grid resolution the higher the probability to get at least one presence within a grid cell. A finer grid cell will limit the quantity of available observations falling within each cell, which therefore increases difficulty in model fitting. We selected the finest grid as possible that allow the model to converge. For almost all species modelled within Eastern Atlantic waters, a grid of 0.1×0.1 decimal degrees was used. Because of the scarcity of data for Lampreys, the model did not converge with such a resolution and a coarser resolution of 0.2×0.2 decimal degrees was therefore used for these species. For *A. agone*, that only occurs within the Mediterranean, a grid resolution of 0.04×0.04 decimal degrees was used because of the smaller area encompassed. This spatial resolution (0.04×0.04 decimal degrees) was not used for other species since it was not available at the scale required within Eastern Atlantic waters. All environmental variables were then aggregated and modelled to their relevant spatial resolution. There were insufficient presences within the Mediterranean for *A. anguilla*, *P. marinus*, *C. ramada*, *P. flesus* predictions (issues with model convergence). Predictions within the Mediterranean for these were therefore excluded (Fig. 2).

2.5. Model evaluation

The probability of presence was calculated from the mean of the posterior distribution of the latent field θ_j . A threshold of 0.4 was used to bin estimated probability of presence into binary presence/absence values. A threshold of 0.4 was used as a compromise given the rarity of the species and accuracy following examining various thresholds and plotting positive predicted values. The model performance was then evaluated using sensitivity (proportion of correctly classified presences), specificity (proportion of correctly classified absences) and percent correct classification (proportion of presences and absences correctly using the R package 'PresenceAbsence' (Freeman and Moisen, 2008a; Fielding and Bell, 1997; Table 3). Max sensitivity specificity which is often used for rare species distribution models (Freeman and Moisen, 2008b; Jiménez-Valverde and Lobo, 2007), was not used since false presences was very high when applying this metric. Additionally, our SDM objective was to try and minimise false presences and absences within the distribution models. The threshold independent Area under the receiver operating curve was also used to evaluate the model performance. These four metrics were used to better understand the accuracy of the model since, some metrics can be biased with low prevalence data and where imperfect detection can arise (Allouche et al., 2006; Fourcade et al., 2018; Guillera-Arroita, 2017; Leroy et al., 2018).

So that areas with probabilities of presence above the threshold could be easily identified for management purposes, all predictions below 0.4 were mapped with a uniform light blue colour (Fig. 2). Uncertainty maps for each model were also produced to gage a better idea of areas of prediction with higher uncertainty (Loiselle et al., 2003; Spiegelhalter et al., 2002). The uncertainty maps were calculated by the mean coefficient of variation from the posterior distribution of spatial



(caption on next page)

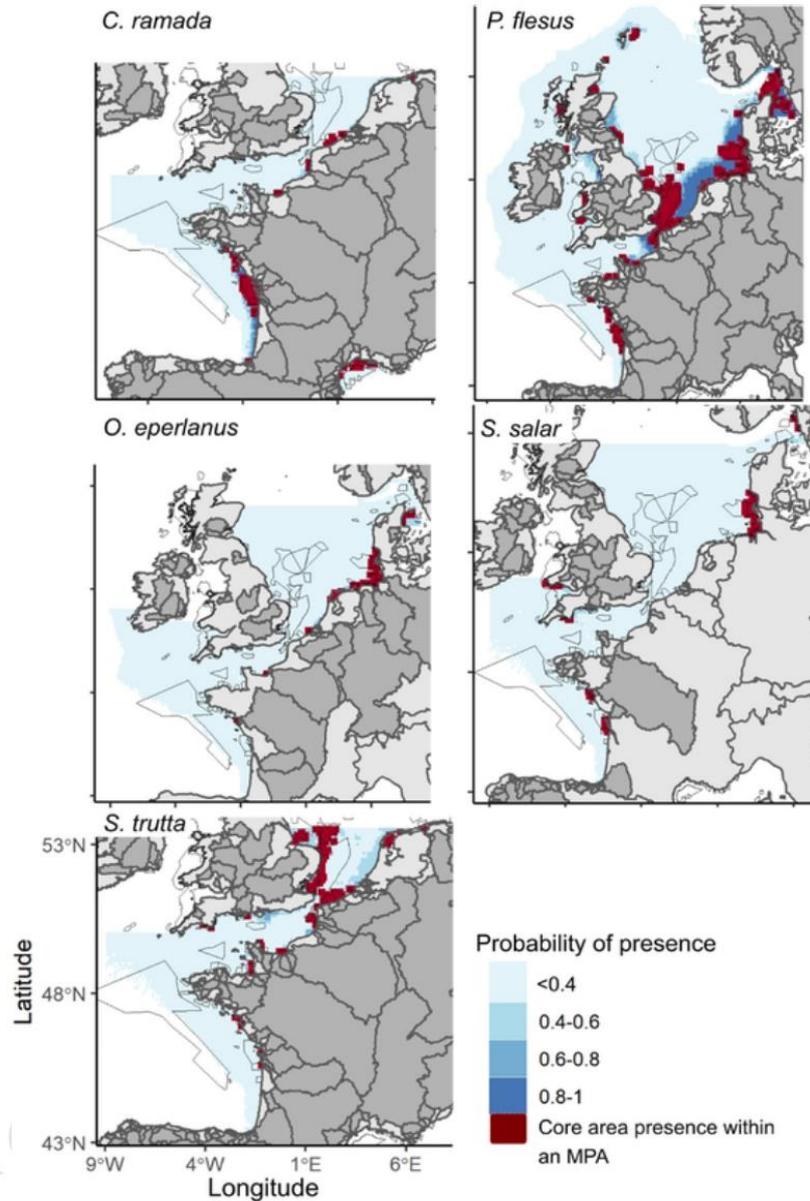


Fig. 2. Diadromous fish hierarchical species distribution model probability of presence. Darker blue shades = SDM probability of presence > 0.4 , light blue shade = SDM probability of presence ≤ 0.4 . Habitat Directive Marine protected Areas (MPAs) outlined in black. MPAs of relevance to core (probability of presence > 0.4) diadromous fish distribution, highlighted in dark red. Dark red cells are larger than the gridded cells to ensure smaller core areas within MPAs are visible. Darker grey terrestrial areas represent river basins which the diadromous fish migratory populations have been observed (EuroDiad V.4). Note, no data were available within the EuroDiad database from Dutch river basins. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

parameters in the model of best fit for each species (Lambert et al., 2020; Latimer et al., 2006). Probabilities of prediction and uncertainty above 0.4 were classified into 0.2 units to highlight areas of higher and lower probability of presence more clearly (Fig. 2; Fig. S4). As a result of the low diadromous fish presence, splitting the data into learning/

Table 3

Hierarchical species distribution model outputs. All models contained gear as part of the observation process. AUC = Area Under the receiver operating Curve score, PCC = Percent Correct Classification, NetPP = Net Primary Production. Max depth is the maximum depth at which the dataset was cut. Note most environmental variables (all except distance and depth) were not available within very coastal areas (e.g., within estuaries and inlets). Numerous presences and absences were therefore lost when extracting the environmental variables for modelling.

Species	Model selected	Hauls	Presence	Absence (%)	Max depth (m)	Sensitivity	Specificity	AUC	PCC	Cell size (decimal degrees)
<i>A. alosa</i>	Depth + Salinity + NetPP + Sediment	86 292	802	99	300	0.79	0.92	0.95	0.95	0.1x0.1
<i>A. fallax</i>	Distance + Salinity + NetPP + Sediment	91 135	1385	98	300	0.88	0.81	0.90	0.82	0.1x0.1
<i>A. agone</i>	Depth + Salinity + Sediment	5086	176	97	200	0.81	0.74	0.86	0.75	0.04x0.04
<i>A. anguilla</i>	Depth + Salinity + NetPP	54 124	176	99	250	0.53	0.99	0.98	0.98	0.1x0.1
<i>L. fluviatilis</i>	Distance + Salinity	16 536	68	99	150	0.71	0.95	0.96	0.94	0.2x0.2
<i>P. marinus</i>	Distance + Salinity	28 582	74	99	300	0.60	0.98	0.94	0.97	0.2x0.2
<i>C. ramada</i>	Distance + Salinity + Netpp + Sediment	53 083	925	98	300	0.84	0.93	0.96	0.92	0.1x0.1
<i>P. flesus</i>	Distance + Salinity + NetPP + Sediment	92 400	5394	94	300	0.90	0.93	0.97	0.93	0.1x0.1
<i>O. eperlanus</i>	Depth + Salinity + NetPP	48 877	1035	98	450	0.81	0.99	0.99	0.99	0.1x0.1
<i>S. salar</i>	Depth + Salinity + NetPP	36 008	68	99	150	0.66	0.98	0.95	0.98	0.1x0.1
<i>S. trutta</i>	Depth + Salinity + NetPP	31 754	63	99	150	0.71	0.94	0.93	0.93	0.1x0.1

validation samples led to insufficient presence in the learning data set. Cross validation was therefore not undertaken.

2.6. Diadromous fish river basin presence

The predicted distributions were visually compared to the distribution of diadromous fish within their freshwater habitats using the EuroDiad database (version 4; <https://data.inrae.fr/dataset.xhtml?persistentId=doi:10.15454/IVVAIC>; Barber-O'Malley et al., 2022; Lassalle, 2021). From EuroDiad database, migrating diadromous fish population presence within the study areas our model encompassed, were extracted using 'recent' literature citing from 1951 to 2020 (see Barber-O'Malley et al., (2022) and Bégue et al., (2007) for more details on the database) and mapped with the hierarchical SDM results (Fig. 2). The EuroDiad4 database was used as opposed to IUCN red list map distribution since it has been peer reviewed and it is more up to date.

2.7. Habitat Directive MPAs of relevance to diadromous fish

'Core areas' with a probability of presence > 0.4 were selected and intersected with European Union Natura 2000 Habitat Directive Sites of Community Importance (<https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/natura-12>). A threshold of > 0.4 probability of presence was selected as a result of the low probability of presence of diadromous fish (particularly Habitat Directive protected species), and to ensure consistency with the model evaluation threshold. Since only one Site of Community Importance was submitted to the European Union from the United Kingdom, Special Areas of Conservation were taken into consideration (<https://jncc.gov.uk/our-work/special-areas-of-conservation-overview/>). For each species, the number of MPAs (Sites of Community Importance and Special Areas of Conservation) and the proportion of MPAs of relevance to diadromous fish (core areas within an MPA) were recorded. The extent of the core area within the MPAs was not calculated as this would be dependent of the model grid used (Table 3). Furthermore, numerous MPAs were smaller than the grid.

3. Results

3.1. Diadromous fish hierarchical SDM

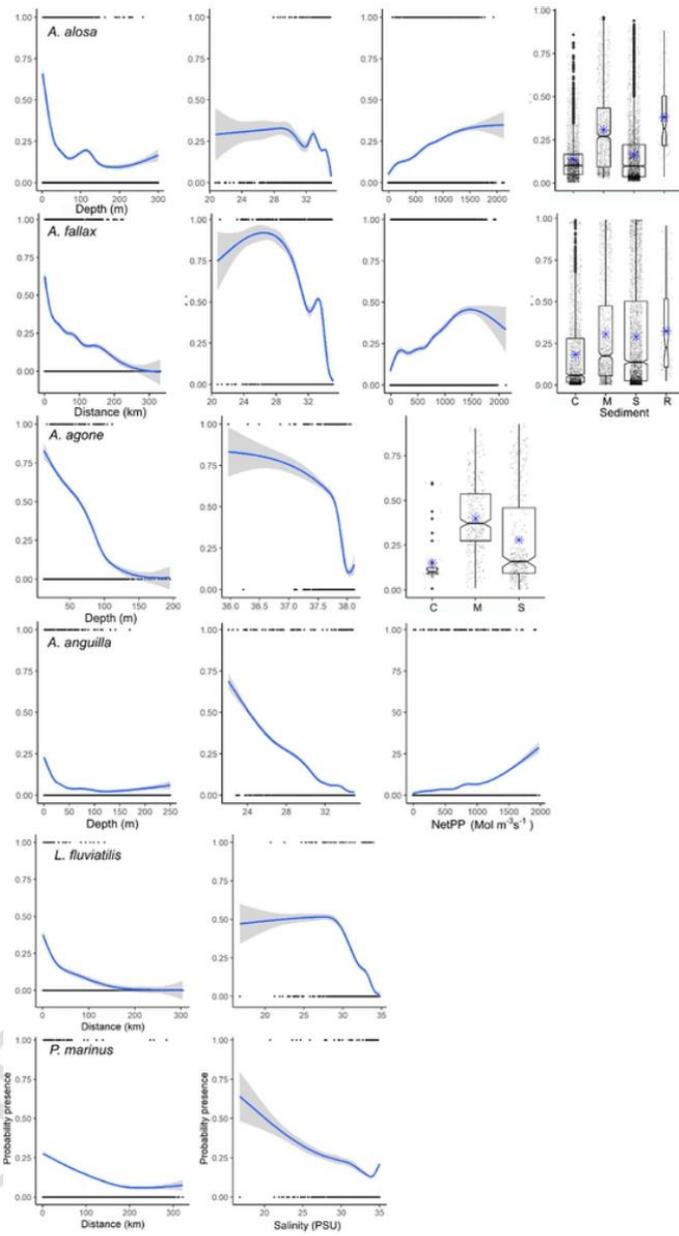
For all species the Area under the receiver operating curve and Percent Correct Classification performed very well ($\geq 75\%$; Table 3). Correct presence classification from the confusion matrices was consistently lower (<15 %) than that of correct absence classification ($\geq 64\%$), and false absences were lower ($\leq 3\%$) than false presences ($\leq 22\%$) because of presence absence imbalance (Table 3; Table S1). The later led to on average better specificity than sensitivity scores (Table 3).

P. flesus was the most prevalent species modelled (5394 presences), whereas salmonids the least (*S. salar* = 68 presences and *S. trutta* 63 presences) (Table 3). SDMs that had lower presences (salmonids and lampreys) did not predict as well (lower sensitivity and higher uncertainty maps) as species with higher presence (shads, *C. ramada*, *P. flesus* and *O. eperlanus*). In addition, species that had a more disperse distribution (e.g., *A. anguilla* and *S. salar*) did not predict as well (sensitivity ≤ 0.66 for both species) as those with a more aggregated distribution (*O. eperlanus* sensitivity = 0.81) (Table 3; Figs. 1 and 2). Uncertainty maps showed that in general, areas of high and low predicted probability of presence had lower uncertainty (Fig. S4).

All species were observed to have a relatively shallow (<300 m depth) coastal distribution ($\sim < 300$ km from the coast; Figs. 2 and 3). The main predictor variables for diadromous fish habitats were depth or distance from coast and salinity (Fig. 3). Since sufficient *C. ramada* were observed within eastern Atlantic and Mediterranean waters to model, two salinity peaks are observed corresponding to the different salinity ranges of the two regions (Fig. 3).

3.2. Diadromous fish river basin connectivity

2717 references contained within the EuroDiad database were used to map the 11 diadromous fish presence within the river basin. Core distributions of diadromous fish at sea largely matched with the freshwater areas of presence (Fig. 2). The spatial extent of diadromous fish at sea was often less than that observed within river basins (e.g., lampreys, *C. ramada*, *O. eperlanus* and *S. trutta*; Fig. 2). It should be noted that



(caption on next page)

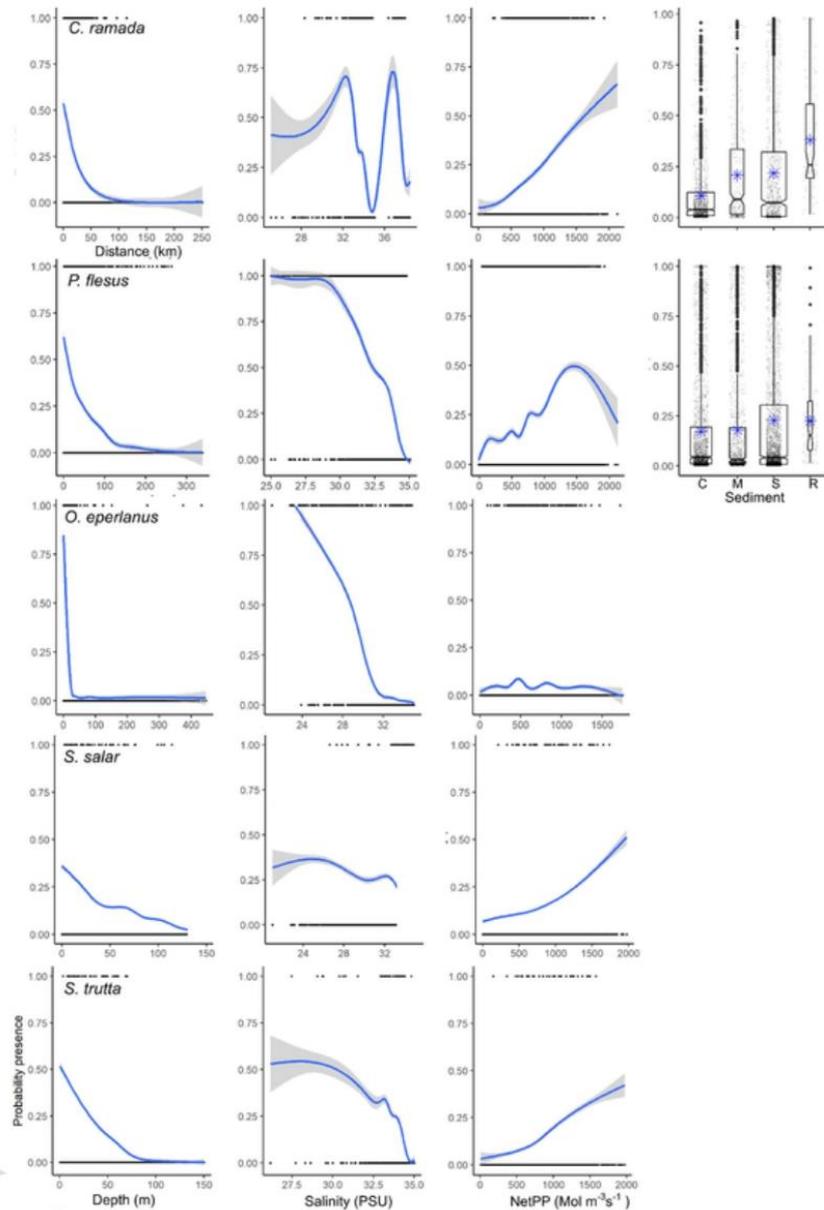


Fig. 3. Diadromous fish hierarchical species distribution model environmental predictor effects. NetPP = Net Primary Production, C = Course grain, M = Mud, S = Sand, R = Rock. The solid line represents the smooth function estimate; the shaded region represents the approximate 95 % credibility interval. Boxplot blue stars represent means and small black dots the predictions. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

there are gaps in the EuroDiad database (refer to Barber-O'Malley et al., (2022)). For example, no diadromous fish presence data were available within Dutch freshwater habitats, and salmon populations are known to exist within Danish waters (de Groot et al., 2012; Maes et al., 2007; Rikardsen et al., 2021). Presences of *A. alosa* and *A. fallax* within the Mediterranean from the EuroDiad database will have been due to historic classification (Bagliniere and Elie, 2000; Keith et al., 2020).

3.3. Gear type detectability

All species were caught by a range of gear categories ranging from benthic, demersal and pelagic mobile trawls, seine nets, line gear types (Fig. 4; Table S2). Some general patterns were, however, evident. Line gear types caught the least diadromous fish (2 % (weighted), 17 pres-

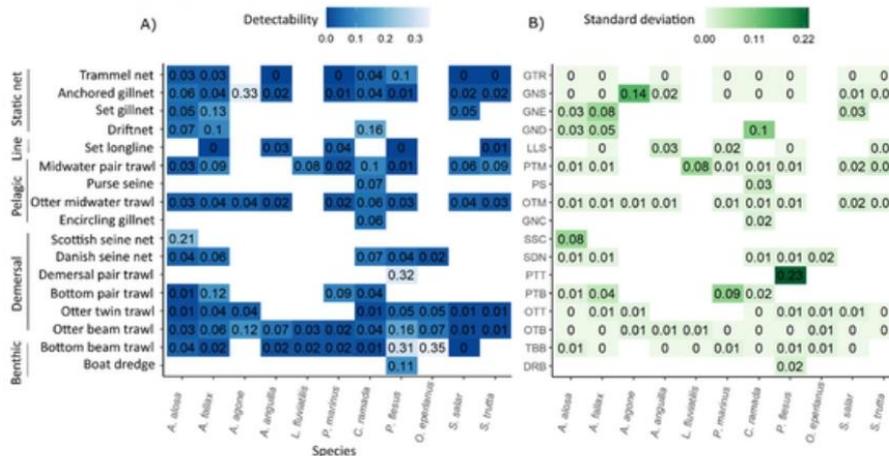


Fig. 4. Matrix of the posterior mean (marginal posterior distribution) for gear A) detectability (inverse logit of γ ; the probability to detect the presence of fish when they are present) and B) its standard deviation. Lighter blue shades represent higher detectability (A) and darker green shades higher detectability standard deviation (B). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

ences over ~ 2887 hauls), whereas demersal mobile trawl gear types (otter beam trawl and otter twin trawl) caught the most (67 %, 7409 presences over ~ 82 531 hauls; Fig. 4; Table S2). Shad had a higher detectability with static and demersal mobile gears. *A. anguilla* were detected by a wide range of gear types. Lamprey were mainly detected by mobile trawl gears. *P. flesus* and *O. eperlanus* had a higher detectability with demersal and benthic mobile gear, and salmonid had a higher detectability with static nets and pelagic gears. Rarer species and species that were caught by a wider range of gear types had lower detectability than more abundance species caught by fewer gear types (Fig. 4). On average static nets (e.g., trammel net and set gillnets) and pelagic mobile gears (e.g., Otter midwater trawls) caught larger diadromous fish than mobile demersal and benthic gear types (Fig. S1). Although the modelled species were not target species of the fisheries within the observer database, some species were landed (Table 4).

3.4. Habitat Directive MPAs relevance

A total of 482 Habitat Directive MPAs have been designated within the area in which the species were modelled (Fig. 2). Despite the small area of core habitats relative to the model prediction area, for most Habitat Directive listed species, numerous MPAs overlap with species core habitats, indicating their potential for the protection of diadromous fish at sea (Table 5; Fig. 2).

Table 4

Landed and discarded diadromous fish from the ObsMer data. Excluding targeted catches. Proportion landed = total landed / landed + discards.

Species	Landed	Discard	Hauls	Proportion landed
<i>A. alosa</i>	182	515	70 378	0.26
<i>A. fallax</i>	152	608	64 300	0.20
<i>A. agone</i>	28	69	7373	0.29
<i>A. anguilla</i>	10	8	28 194	0.56
<i>L. fluviatilis</i>	0	2	828	0.00
<i>P. marinus</i>	2	18	10 030	0.10
<i>C. ramada</i>	643	101	45 699	0.86
<i>P. flesus</i>	856	648	66 196	0.57
<i>O. eperlanus</i>	6	45	31 311	0.12
<i>S. salar</i>	29	27	26 009	0.52
<i>S. trutta</i>	43	18	31 666	0.70

Table 5

Habitat Directive Marine Protected Areas of relevance to core diadromous fish distribution (probability of presence > 0.4). Diadromous fish listed under the Habitat Directive in bold.

Species	Number MPAs of relevance	Proportion of MPAs of relevance
<i>A. alosa</i>	35	0.08
<i>A. fallax</i>	60	0.13
<i>A. agone</i>	10	0.27
<i>A. anguilla</i>	19	0.04
<i>L. fluviatilis</i>	11	0.02
<i>P. marinus</i>	14	0.03
<i>C. ramada</i>	23	0.05
<i>P. flesus</i>	65	0.15
<i>O. eperlanus</i>	13	0.03
<i>S. salar</i>	17	0.04
<i>S. trutta</i>	28	0.06

4. Discussion

To our knowledge this is the first comprehensive study to model the distribution of diadromous fish at sea across eastern Atlantic and French Mediterranean waters. Using a hierarchical model allowed us to integrate an extensive database that we collated, containing both fisheries dependent and independent data to model the distribution of eleven rare diadromous fish over a wide spatial area. The model also enabled us to evaluate the probability to detect the presence of fish by the different gear types, and thus provide key information to evaluate the risk of bycatch of diadromous fish by commercial fisheries at sea.

Diadromous fish are bound to coastal areas because of their migratory behaviour. They are known to be fragile species because of the physiological and osmoregulatory changes required to undertake migrations between fresh water and marine environments (McDowall, 2009). Yet, coastal ecosystems, particularly within eastern Atlantic and Mediterranean waters, are subject to some of the highest anthropogenic impacts (Halpern et al., 2015; Korpinen et al., 2021; Lotze et al., 2006). Even though more data were collected within coastal areas, and the species are known to migrate from freshwater habitats, our study confirms that the investigated species were found to mainly concentrate in coastal and relatively shallow waters. The strong dependency of diadromous fish species to coastal areas, as evidenced in this study, reinforces

the importance of investigating the vulnerability of diadromous fish to coastal anthropogenic pressures (Halpern et al., 2015; Limburg and Waldman, 2009; Lotze et al., 2006; Worm et al., 2006).

4.1. Hierarchical Bayesian SDM

On average, the eleven SDMs performed well. All the models had lower sensitivity and positive prediction values scores, because of low presence. Areas of both high probability and very low probability of presence had lower uncertainty, giving a more accurate picture of confidence in the distributions (e.g., higher certainty that most species are absent within waters further from the coast). In addition to problems with very low occurrence, the areas of higher uncertainty for certain species (e.g., *S. salar* and *S. trutta*, *A. alosa* and *A. fallax*), may be partially because of misidentification between these groups of diadromous fish. The core areas of probability of presence, in combination with the confidence maps provide a better understanding of confidence of these predictions. To improve problems of false presence predictions which might occur with species that are difficult to identify, Bayesian models incorporating false positive errors could be undertaken (e.g. Diana et al., 2021; Guillera-Aroita, 2017; Royle and Link, 2006).

Separating out the spatial random field of presence absence from the observations enabled us to explicitly consider the imperfect detection of the observation process. Since our database contained non-diadromous fish specific survey and catch data which sampled the same grid cell numerous times, the use of the site occupancy model enabled imperfect detection parameters to be estimated. Disregarding false absences would have led to biased inferences and over-stated parameter precision (Guillera-Aroita, 2017). The spatial random field of the probability of presence explicitly integrates spatial autocorrelation in the probability of presence, which limits the bias in inferences due to the non-random spatial repartition of observations.

Since there were few presences for most species, our results were sensitive to the choice of prior on the variance of the spatial random effect. We tested both the inverse-gamma or a uniform distribution (the two prior forms that are available using the hSDM package; Vieilledent et al., 2014) and found that the uniform distribution provided better result. Some alternative prior choice such as the half-Cauchy are advocated in the literature (Gelman, 2006), and future work should explore if other prior choice could provide more accurate inferences. Equally, for increased confidence in predictions of rare species, several different distribution models could be compared or an ensemble model (that uses the means of several models) implemented to stabilise inferences (Araújo and New, 2007; Latimer et al., 2006; Loiselle et al., 2003).

For conservation purposes low thresholds are advised for low occurring species such as diadromous fish (Freeman and Moisen, 2008a,b; Jiménez-Valverde and Lobo, 2007). However, when lowering the threshold an increase in false positives can occur (Freeman and Moisen, 2008b). Our objective for the distribution models was to minimise false presence and absences where possible, to provide more accurate predictions whilst trying to meet conservation needs and minimise potential impacts on sea-users any spatial protection measure that might be implemented (Domisch et al., 2018; Loiselle et al., 2003; Maxwell and Jennings, 2005). Lack of understanding in species distribution can lead to inefficient spatial protection measures (Wauchope et al., 2022) and resource conflict (Probst et al., 2021).

4.2. Diadromous fish river basin connectivity

The EuroDiad database is a large database that incorporates information on diadromous fish presence and abundance during their freshwater stage (Barber-O'Malley et al., 2022; Béguyer et al., 2007). Using the Eurodiad database to provide large scale understanding of river basin presence of diadromous fish, we provide a first attempt at qualitatively linking diadromous fish freshwater and marine distributions

within north-eastern Atlantic waters. Although the probabilities of presence for most species were low, and gaps within the EuroDiad database evident (e.g., gaps in diadromous fish presence from Denmark and Netherlands), connectivity with their freshwater habitats appears to be visible, indicating migration pathways.

It is thought *A. alosa* no longer exists within the Greater North Sea (Baglinière et al., 2003; Wilson and Veneranta, 2019). Presences observed may have been from misidentified *A. fallax*. The high probability of presence of *A. fallax* along the east coast of the UK may be because of suitable conditions for this species as few spawning rivers have been recorded along the east coast (Arahamian et al., 1998). For *A. agone* probabilities of presence clearly match that of their watersheds. Predicted *A. anguilla* presences closely match tagged river presences from Righton et al., (2016) despite the gaps found in the EuroDiad database. Predicted presence of *L. fluviatilis* was higher along the north-west coast of Germany and Holland. Presences have been observed here, albeit in low numbers (Admiraal et al., 1993; Pavlov et al., 2017; Thiel and Salewski, 2003). *P. marinus* predicted presence was slightly more scattered which fits with its wide distribution including into deeper waters (Elliott et al., 2021; Lança et al., 2014). The very low occurrences of *A. anguilla*, and the lamprey species is also likely to be due to inadequate sampling methods used to study these species.

Probabilities of presence of *C. ramada*, *P. flesus* and *O. eperlanus* matched relatively well their known presence from the EuroDiad database. From the EuroDiad database, there are few *S. salar* river basin presences within the North Sea. However, *S. salar* are known to occur within the North Sea and migrate Northwards to their feeding grounds (Mork et al., 2012; Rikardsen et al., 2021). Occurrences observed were most likely 1 sea winter and 2 sea winters individuals returning to their natal rivers given their size ranges. From the rivers that are monitored, *S. trutta* distribution matched well their freshwater river occupancy (ICES, 2020). The few salmonids observed may be as a result of the relatively few pelagic trawls, in addition to misreporting (ICES, 2005).

Given the coastal habitat occupancy for most of these diadromous fish and declines observed (Limburg and Waldman, 2009; Merg et al., 2020), detailed analysis of the connectivity between both habitats is essential (Flitcroft et al., 2019; Lin et al., 2017; McDowall, 2009). Unfortunately, such a model was not possible here, because it would require more detailed knowledge on their freshwater habitat occupancy (i.e., numerous outlets diadromous fish were observed within proximity to, were not contained within the EuroDiad database) and their river fidelity. Furthermore, seasonal and stage specific SDMs, which would provide more information on their ontogenetic migration movements, were not possible because of the low prevalence of the data and dispersion. Developing future research to model the connectivity between both habitats is key to improving our understanding of the pressures faced during their migrations (Flitcroft et al., 2019; Lin et al., 2017; McDowall, 2009).

4.3. Gear type detectability

Even though little bycatch was observed, given a number of the diadromous fish studied here are threatened, even a small amount of bycatch may impact their populations (Dulvy et al., 2003). Furthermore, misreporting and illegal fishing is likely to remain (Elliott et al., 2020a; ICES, 2005; Stratoudakis et al., 2020; Worm et al., 2013). Bycatch detectability results from our models could help provide management advice so that gear types and areas with higher bycatch rate be avoided. Such advice can provide direct information for the MSFD and the Habitat Directive that requires the identification of gear types which may threaten protected species (1992/43/EEC; 2008/56/EC).

All species were caught by a wide range of gear types (e.g., benthic, demersal and pelagic trawls, and seine nets), despite the different gear categories being deployed at different depths. The species were probably caught by a range of gear categories because of their diel vertical

migratory behaviour whilst at sea (Kristensen et al., 2018; Lança et al., 2014; Righton et al., 2016). In addition, certain gear types (e.g., trawls and static nets), can catch fish within both the demersal and pelagic water zones (He et al., 2021; Borges et al., 2008). Higher detectability from certain gear types were, however, observed. For example, shad were mainly caught by demersal mobile gear and static gear, salmonids static and pelagic mobile gear types, and *P. flesus* and *O. eperlanus* were largely captured by demersal and benthic mobile gear. These results broadly match the water column habitat occupancy these species are known to occupy and existing literature (ICES, 2005; Wilson and Veneranta, 2019). As it is thought that lampreys detach from their host upon capture (Elliott et al., 2021; Halliday, 1991), bycatch is likely to be minimal for these species.

To improve understanding of bycatch risk on a spatial level, fishing intensity by gear type should be mapped, ideally using Vessel Monitoring System data and overlaying it with the predicted distributions (Elliott et al., 2018; Quemmerais-Amice et al., 2020). Unfortunately, this information was not available to us. Additionally, since the fisheries observer data we had access to is only a small sample of the existing French fishing activity (Comou et al., 2015), and it does not include other countries fishing effort, results would be biased.

4.4. MPA relevance

To improve protection of diadromous fish at sea, numerous mechanisms could be implemented. For example, identifying areas of high bycatch risk with measures to limit bycatch within these areas, improving diadromous fish migratory pathways, and spatial protection measures (Verhelst et al., 2021; Wilson and Veneranta, 2019). Few MPAs within European waters protect marine fish and instead focus on protecting seabird features with a few exceptions (e.g., protected seabirds and marine mammals). Therefore the only protection measure that exist for vulnerable marine fish is through the removal of targeted fishing (Dureuil et al., 2018; Probst et al., 2021; Stratoudakis et al., 2016). There is, however, increasing evidence that MPAs may have positive impacts on fish populations if appropriate management measures are implemented (Davies et al., 2021; Moland et al., 2013; Probst et al., 2021; Worm et al., 2006). The value of protected areas for highly migratory species has been questioned, but there is evidence that MPAs may have positive impacts on migratory species (Pendoley et al., 2014; Takashina and Moug, 2014).

Our results show relatively high core area presence of protected diadromous fish within Habitat Directive MPAs. Most marine Sites of Community Importance have not been designated to protect Habitat Directive listed diadromous fish. Nonetheless, our results highlight the value of these MPAs for diadromous fish protection. Specific management measures limiting threats (e.g., limiting access to gear types with higher probability of capture) to diadromous fish within these areas, would be of benefit to their protection (Domisch et al., 2019; Stratoudakis et al., 2016). Detailed analysis of Sites of Community Importance and other categories of designated MPAs should be undertaken to evaluate their potential to protect diadromous fish.

4.5. Conclusion

Understanding the spatial distribution of species and their habitats is essential for effective management and conservation (Halpern et al., 2015; Worm et al., 2009, 2005). Much research has been carried out on the conservation of freshwater diadromous fish (Drouineau et al., 2018; Merg et al., 2020; Verhelst et al., 2021). Very little research has been dedicated to the value of marine and estuary habitats for the conservation of these species and their risk of bycatch (Feunteun, 2002; Flitcroft et al., 2019; Lin et al., 2017). Here we provide an insight into the distribution and bycatch of diadromous fish at sea.

Despite diadromous fish vulnerability, targeted fishing within estuaries for numerous species remains (Aprahamian and Walker, 2008; Castelnaud, 2000; Feunteun, 2002; Kappel, 2005; Stratoudakis et al., 2020). Given the very coastal distribution of these species, more detailed analysis into such catch data (small fishing vessels targeting diadromous fish) is required. Smaller vessels and artisanal fisheries are still largely overlooked, regardless of their potential threat to diadromous fish (Beaulaton et al., 2008; Castelnaud, 2000; Stratoudakis et al., 2016). Having a better understanding of fishing pressure, combined with the outputs of the distributions and gear capture from these models, could help improve understanding of fishing impacts on diadromous fish.

Finally, it has been well acknowledged that although a large impetus for the designation of MPAs has been undertaken in the last two decades (Probst et al., 2021; Worm et al., 2006). The implementation of management measures has been slow to put in place (Dureuil et al., 2018; Probst et al., 2021; Stratoudakis et al., 2016). Furthermore, little has been undertaken to protect diadromous fish within marine ecosystems (Dureuil et al., 2018; Probst et al., 2021; Stratoudakis et al., 2016). We highlight the value of Habitat Directive MPAs that have the jurisdiction to protect diadromous fish. Limiting access of fisheries with a higher probability of capture to such areas could provide additional protection for diadromous fish and their habitats.

Uncited references

Almeida, 1996; Elliott and Dewailly, 1995; Worm et al., 2005; Aprahamian et al., 1998; Freyhof and Brooks, 2011; Lassalle, 2021; Legrand et al., 2020; Nieto et al., 2015.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Data availability

The data will be made available as part of the data in brief

Acknowledgements

We thank the funders of the project Management of Diadromous Fish in their Environment, OFB-INRAE-Institute Agro-UPPA. We are extremely grateful to all those who were involved in collecting and compiling the fisheries-dependent and fisheries-independent data and their funders. We are also grateful to IFREMER and the French marine fisheries and aquaculture administration (DPMA) for access to their data. Finally, thanks the reviewers for their valuable contribution.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102924>.

References

- Admiraal, W., van der Velde, G., Smit, H., Cazemier, W.G., 1993. The rivers Rhine and Meuse in The Netherlands: present state and signs of ecological recovery. *Hydrobiologia* 265, 97–128. <https://doi.org/10.1007/BF00007264>.
- Aiglave, B., Rivot, E., Etienne, M.-P., Woillez, M., Thorson, J.T., Vermard, Y., 2022. Combining scientific survey and commercial catch data to map fish distribution. *ICES J. Mar. Sci.* 79, 1133–1149. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac032>.
- Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R., 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *J. Appl. Ecol.* 43, 1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>.
- Almeida, P.R., 1996. Estuarine movement patterns of adult thin-lipped grey mullet, *Liza ramada* (Risso) (Pisces, Mugilidae), observed by ultrasonic tracking. *J. Exp. Mar. Bio.*

- Ecol. 202, 137–150. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(95\)00162-X](https://doi.org/10.1016/0022-0981(95)00162-X).
- Aprahamian, M., Walker, A., 2008. Status of eel fisheries, stocks and their management in England and Wales. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 1–7. <https://doi.org/10.1051/kmae/2009007>.
- Aprahamian, M.W., Lester, S.M., Aprahamian, S.D., 1998. Shad conservation in England and Wales. R&D Technical report W110. Environment Agency: <https://www.gov.uk/government/publications/shad-conservation-in-england-and-wales> (last accessed 22/09/2022).
- Araújo, M.B., New, M., 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends Ecol. Evol.* 22, 42–47. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.010>.
- Azevalo, E., Lassalle, G., Tétard, S., Maire, A., Sauquet, E., Lambert, P., Paumier, A., Villeneuve, B., Drouineau, H., 2020. An innovative bivariate approach to detect joint temporal trends in environmental conditions: Application to large French rivers and diadromous fish. *Sci. Total Environ.* 748, 141260. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141260>.
- Bagliniere, J.L., Elie, P., 2000. Les aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.) Ecobiologie et variabilité des populations. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris. ISBN 2-7380-0906-9-ISBN :0763-1707.
- Barber-O'Malley, B., Lassalle, G., Lambert, P., Quinton, E., 2022. Dataset on European diadromous species distributions from 1750 to present time in Europe, North Africa and the Middle East. *Data Br.* 40, 107821. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2022.107821>.
- Baum, J.K., Myers, R.A., Kehler, D.G., Worm, B., Harley, S.J., Doherty, P.A., 2003. Collapse and Conservation of Shark Populations in the Northwest Atlantic. *Science*. 299, 389–392. <https://doi.org/10.1126/science.1079777>.
- Beaulaton, L., Taverny, C., Castelnaud, G., 2008. Fishing, abundance and life history traits of the anadromous sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in Europe. *Fish. Res.* 92, 90–101. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.01.001>.
- Béguet, M., Beaulaton, L., Rochard, E., 2007. Distribution and richness of diadromous fish assemblages in Western Europe: large-scale explanatory factors. *Ecol. Freshw. Fish* 16, 221–237. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00214.x>.
- Belmont, J., Miller, C., Scott, M., Wilkie, C., 2022. A new statistical approach for identifying rare species under imperfect detection. *Divers. Distrib.* 28, 882–893. <https://doi.org/10.1111/ddi.13495>.
- Berkson, J., Thorson, J.T., 2015. The determination of data-poor catch limits in the United States: is there a better way? *ICES J. Mar. Sci.* 72, 237–242. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu085>.
- Bisch, A., Elliott, S.A.M., Carpentier, A., Acou, A., 2022. Modelling the distribution of vulnerable skate from fisheries dependent data using imperfect detection. *Prog. Oceanogr.* 206, 102859. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102859>.
- Bourdaud, P., Travers-Trolet, M., Vermard, Y., Cormon, X., Marchal, P., 2017. Inferring the annual, seasonal, and spatial distributions of marine species from complementary research and commercial vessels' catch rates. *ICES J. Mar. Sci.* 74, 2415–2426. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fts092>.
- Castelnaud, G., 2000. Fishing location, fishermen and production of migratory species fisheries in the French rivers. *BFPF - Bull. Fr. la Pech. la Prot. des Milieux Aquat.* 439–458. <https://doi.org/10.1051/kmae/2001060>.
- Cornou, A.S., Quinio-Scavinner, M., Delunay, D., Dimeet, J. et al., 2015. Observations à bord des navires de pêche professionnelle. Bilan de l'échantillonnage 2014. Ifremer, Nantes.
- Costa, M.J., Duarte, G., Segurado, P., Branco, P., 2021. Major threats to European freshwater fish species. *Sci. Total Environ.* 797, 149105. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149105>.
- Davies, B.F.R., Holmes, L., Rees, A., Attrill, M.J., Cartwright, A.Y., Sheehan, E.V., 2021. Ecosystem Approach to Fisheries Management works—How switching from mobile to static fishing gear improves populations of fished and non-fished species inside a marine-protected area. *J. Appl. Ecol.* 1–16. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13986>.
- de Groot, R., Brander, L., van der Ploeg, S., Costanza, R., Bernard, F., Braat, L., Christie, M., Crossman, N., Ghermandi, A., Hein, L., Hussain, S., Kumar, P., McVittie, A., Portela, R., Rodriguez, L.C., ten Brink, P., van Beukering, P., 2012. Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosyst. Serv.* 1, 50–61. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2012.07.005>.
- Diana, A., Matechou, E., Griffin, J.E., Buxton, A.S., Griffiths, R.A., 2021. An RShiny app for modelling environmental DNA data: accounting for false positive and false negative observation error. *Ecography (Cop.)* 44, 1838–1844. <https://doi.org/10.1111/ecog.05718>.
- Domisch, S., Friedrichs, M., Hein, T., Borgwardt, F., Wetzig, A., Jähnig, S.C., Langhans, S.D., 2018. Spatially explicit species distribution models: A missed opportunity in conservation planning? *Divers. Distrib.* 25, 758–769. <https://doi.org/10.1111/ddi.12891>.
- Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araújo, M.B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R.G., Hirzel, A., Jetz, W., Daniel Kissling, W., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P.R., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F.M., Wilson, R., 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography (Cop.)* 30, 609–628. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05171.x>.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Laforcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography (Cop.)* 36, 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>.
- Drouineau, H., Carter, C., Rambonilaza, M., Beaufarou, G., Bouleau, G., Gassiat, A., Lambert, P., le Floch, S., Tétard, S., de Oliveira, E., 2018. River Continuity Restoration and Diadromous Fishes: Much More than an Ecological Issue. *Environ. Manage.* 61, 671–686. <https://doi.org/10.1007/s00267-017-0992-3>.
- Dulvy, N.K., Sadovy, Y., Reynolds, J.D., 2003. Extinction vulnerability in marine populations. *Fish. Fish.* 4, 25–64. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00105.x>.
- Dureuil, M., Boerder, K., Burnett, K.A., Froese, R., Worm, B., 2018. Elevated trawling inside protected areas undermines conservation outcomes in a global fishing hot spot. *Science*. 362, 1403–1407. <https://doi.org/10.1126/science.aau0561>.
- Elliott, S.A.M., Bearup, D., Carpentier, A., Larivain, A., Trancart, T., Feunteun, E., 2020a. Evaluating the effectiveness of management measures on skates in a changing world. *Biol. Conserv.* 248, 108684. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108684>.
- Elliott, S.A.M., Carpentier, A., Feunteun, E., Trancart, T., 2020b. Distribution and life history trait models indicate vulnerability of skates. *Prog. Oceanogr.* 181, 102256. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102256>.
- Elliott, S.A.M., Deleys, N., Rivot, E., Acou, A., Réveillac, E., Beaulaton, L., 2021. Shedding light on the river and sea lamprey within western European marine waters. *Environ. Species Res.* 44, 409–419. <https://doi.org/10.3354/esr01113>.
- Elliott, M., Dewailly, F., 1995. The structure and components of European estuarine fish assemblages. *Netherlands J. Aquat. Ecol.* 29, 397–417.
- Elliott, S.A.M., Milligan, R.J., Heath, M.R., Turrell, W.R., Bailey, D.M., 2016. Disentangling habitat concepts for demersal marine fish management. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 54, 173–191. <https://doi.org/10.1201/9781315368597>.
- Elliott, S.A.M., Guérin, L., Pesch, R., Schmitt, P., Meakins, B., Vina-Herbon, C., González-Irujo, J.M., de la Torre, A., Serrano, A., 2018. Integrating benthic habitat indicators: Working towards an ecosystem approach. *Mar. Policy* 90, 88–94. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2018.01.003>.
- Engler, R., Guisan, A., Rechsteiner, L., 2004. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *J. Appl. Ecol.* 41, 263–274. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00881.x>.
- ERSEM., 2020. NEMO-ERSEM and POLCOMS-ERSEM. Licence to use Copernicus Products. Reading, UK. DOI.org/10.24381/cds.ccc9295c <https://cds.climate.copernicus.eu/cdsapp#!/dataset/10.24381/cds.ccc9295c?tab=overview>.
- Fauconnet, L., Trenkel, V.M., Morandeau, G., Caill-Milly, N., Rochet, M.-J., 2015. Characterizing catches taken by different gears as a step towards evaluating fishing pressure on fish communities. *Fish. Res.* 164, 238–248. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.11.019>.
- Feunteun, E., 2002. Management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*): An impossible bargain. *Ecol. Eng.* 18, 575–591. [https://doi.org/10.1016/S0925-8574\(02\)00021-6](https://doi.org/10.1016/S0925-8574(02)00021-6).
- Fielding, A.H., Bell, J.F., 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence / absence models. *Environmental Conserv.* 24, 38–49.
- Flitcroft, R.L., Arismendi, I., Santelmann, M.V., 2019. A Review of Habitat Connectivity Research for Pacific Salmon in Marine, Estuary, and Freshwater Environments. *JAWRA J. Am. Water Resour. Assoc.* 55, 430–441. <https://doi.org/10.1111/1752-1688.12708>.
- Fourcade, Y., Bernard, A.G., Secondi, J., 2018. Paintings predict the distribution of species, or the challenge of selecting environmental predictors and evaluation statistics. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 245–256. <https://doi.org/10.1111/geb.12684>.
- Freyhof, J., Brooks, E., 2011. European Red List of freshwater fishes. Publications Office of the European Union, Luxembourg. https://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/redlist/downloads/European_freshwater_fishes.pdf (last accessed 01/07/2020).
- Freeman, A., E. Moisen, G., 2008. PresenceAbsence: An R Package for Presence-Absence Model Analysis. *Journal of Statistical Software* 23 (11), 1–31. <http://www.jstatsoft.org/v23/i11>.
- Freeman, A., E. Moisen, G., 2008. A comparison of the performance of threshold criteria for binary classification in terms of predicted prevalence and kappa. *Ecological Modelling* 217, 48–58. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.05.015>.
- Gelman, A., 2006. Prior distributions for variance parameters in hierarchical models (comment on article by Browne and Draper). *Bayesian Anal.* 515–534. <https://doi.org/10.1214/06-BA117A>.
- Gelman, A., Jakulin, A., Pittau, M.G., Su, Y.-S., 2008. A weakly informative default prior distribution for logistic and other regression models. *Ann. Appl. Stat.* 2, 1360–1383. <https://doi.org/10.1214/08-AOAS191>.
- Guillera-Arroita, G., 2017. Modelling of species distributions, range dynamics and communities under imperfect detection: advances, challenges and opportunities. *Ecography (Cop.)* 40, 281–295. <https://doi.org/10.1111/ecog.02445>.
- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol. Lett.* 8, 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>.
- Guisan, A., Zimmernann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Modell.* 135, 147–186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9).
- Halliday, R.G., 1991. Marine distribution of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in the northwest Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48, 832–842. <https://doi.org/10.1139/f91-099>.
- Halpern, B.S., Frazier, M., Potapenko, J., Casey, K.S., Koenig, K., Longo, C., Lowndes, J.S., Rockwood, R.C., Selig, E.R., Selkoe, K.A., Walbridge, S., 2015. Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean. *Nat. Commun.* 6, 1–7. <https://doi.org/10.1038/ncomms9615>.
- He, P., Chopin, F., Suuronen, P., Ferro, R.S.T. and Lansley, J. 2021. Classification and illustrated definition of fishing gears. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper No. 672*. Rome, FAO. <https://doi.org/10.4060/cb4966en> (last accessed 22/09/2020).
- ICES. 2005. Report of the Study Group on the Bycatch of Salmon in Pelagic Trawl Fisheries (SGBYSAL), 8–11 February 2004, Bergen, Norway. *ICES CM 2005/ACFM: 13*. 41 pp.

- ICES. 2020. Working Group with the Aim to Develop Assessment Models and Establish Biological Reference Points for Sea Trout (*Anadromus Salmo trutta*) Populations (WGTRUTTA); outputs from 2019 meeting. ICES Scientific Reports. 2:59. 59 pp. <http://doi.org/10.17895/ices.pub.7431>.
- Isaac, N.J.B., Jarzyna, M.A., Keil, P., Dambly, L.J., Boersch-Supan, P.H., Browning, E., Freeman, S.N., Golding, N., Guillera-Aroita, G., Henrys, P.A., Jarvis, S., Lahoz-Monfort, J., Pagel, J., Pescott, O.L., Schmucki, R., Simmonds, E.G., O'Hara, R.B., 2020. Data Integration for Large-Scale Models of Species Distributions. *Trends Ecol. Evol.* 35, 56–67. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.08.006>.
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J.M., 2007. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta Oecologica* 31, 361–369. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2007.02.001>.
- Kappel, C.V., 2005. Losing pieces of the puzzle: Threats to marine, estuarine, and diadromous species. *Front. Ecol. Environ.* 3, 275–282. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0275:LPOPTP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0275:LPOPTP]2.0.CO;2).
- Keith, P., Poulet, N., Denys, G., Changeux, T., Feunteun, E., et persat, H., 2020. Les poissons d'eau douce de France. Biotope, Publications scientifiques du MNHN. 703 p.
- Kellner, K.F., Swihart, R.K., 2014. Accounting for Imperfect Detection in Ecology: A Quantitative Review. *PLoS One* 9, e11436.
- Korpinen, S., Laamanen, L., Bergström, L., Nurmi, M., Andersen, J.H., Haapaniemi, J., Harvey, E.T., Murray, C.J., Peterlin, M., Kallenbach, E., Klantnik, K., Stein, U., Tunesi, L., Vaughan, D., Reker, J., 2021. Combined effects of human pressures on Europe's marine ecosystems. *Ambio* 50, 1325–1336. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01482-x>.
- Kristensen, M., Righton, D., del Villar-Guerra, D., Baktoft, H., Aarestrup, K., 2018. Temperature and depth preferences of adult sea trout *Salmo trutta* during the marine migration phase. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 599, 209–224. <https://doi.org/10.3354/meps12618>.
- Lambert, C., Authier, M., Dorémus, G., Laran, S., Panigada, S., Spitz, J., Van Canneyt, O., Ridoux, V., 2020. Setting the scene for Mediterranean litterscape management: The first basin-scale quantification and mapping of floating marine debris. *Environ. Pollut.* 263, 114430. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114430>.
- Lança, M.J., Machado, M., Mateus, C.S., Lourenço, M., Ferreira, A.F., Quintella, B.R., Almeida, P.R., 2014. Investigating Population Structure of Sea Lamprey (*Petromyzon marinus*, L.) in Western Iberian Peninsula Using Morphological Characters and Heart Fatty Acid Signature Analyses. *PLoS One* 9, e108110.
- Lassalle, G., Béguer, M., Beaulaton, L., Rochard, E., 2008. Diadromous fish conservation plans need to consider global warming issues: An approach using biogeographical models. *Biol. Conserv.* 141, 1105–1118. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.02.010>.
- Lassalle, G., 2021. EuroDiad version 4.0. <https://doi.org/10.15454/IVVAIC>, Portal Data INRAE, V2, UNF:6:X15FgpfOWssoJvGsgOwyoA = = [fileUNF].
- Latimer, A.M., Wu, S., Gelfand, A.E., Silander, Jr, J.A., 2006. Building Statistical Models To Analyze Species Distributions. *Ecol. Appl.* 16, 33–50. <https://doi.org/10.1890/04-0609>.
- Leathwick, J.R., Rowe, D., Richardson, J., Elith, J., Hastie, T., 2005. Using multivariate adaptive regression splines to predict the distributions of New Zealand's freshwater diadromous fish. *Freshw. Biol.* 50, 2034–2052. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01448.x>.
- Legrand, M., Briand, C., Buisson, L., Artur, G., Azam, D., Baisez, A., Barracou, D., Bourré, N., Carry, L., Caudal, A.-L., Charrier, F., Corre, J., Croguennec, E., Der Mikaelian, S., Josset, Q., Le Gurrin, L., Schaeffer, F., Laffaille, P., 2020. Contrasting trends between species and catchments in diadromous fish counts over the last 30 years in France. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 2020-Janua, 7. <https://doi.org/10.1051/kmae/2019046>.
- Leroy, B., Delso, R., Hugué, B., Meynard, C.N., Barhoumi, C., Barbet-Massin, M., Bellard, C., 2018. Without quality presence-absence data, discrimination metrics such as TSS can be misleading measures of model performance. *J. Biogeogr.* 45, 1994–2002. <https://doi.org/10.1111/jbi.13402>.
- Limburg, K.E., Waldman, J.R., 2009. Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. *Bioscience* 59, 955–965. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.11.7>.
- Lin, H., Bush, A., Linke, S., Postingham, H.P., Brown, C.J., 2017. Climate change decouples marine and freshwater habitats of a threatened migratory fish. *Divers. Distrib.* 23, 751–760. <https://doi.org/10.1111/ddi.12570>.
- Loiselle, B.A., Howell, C.A., Graham, C.H., Goerck, J.M., Brooks, T., Smith, K.G., Williams, P.H., 2003. Avoiding Pitfalls of Using Species Distribution Models in Conservation Planning. *Conserv. Biol.* 17, 1591–1600. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2003.00233.x>.
- Lomba, A., Pellissier, L., Randin, C., Vicente, J., Moreira, F., Honrado, J., Guisan, A., 2010. Overcoming the rare species modelling paradox: A novel hierarchical framework applied to an Iberian endemic plant. *Biol. Conserv.* 143, 2647–2657. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.007>.
- Lotze, H.K., Lenihan, H.S., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R.G., Kay, M.C., Kidwell, S.M., Kirby, M.X., Peterson, C.H., Jackson, J.B.C., 2006. Depletion, Degradation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal Seas. *Science* 312, 1806–1809. <https://doi.org/10.1126/science.1128035>.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, A.A., Langtimm, C.A., 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83, 2248–2255. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2248:ESORWD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2248:ESORWD]2.0.CO;2).
- Maes, J., Stevens, M., Breine, J., 2007. Modelling the migration opportunities of diadromous fish species along a gradient of dissolved oxygen concentration in a European tidal watershed. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 75, 151–162. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.03.036>.
- Maxwell, D., Jennings, S., 2005. Power of monitoring programmes to detect decline and recovery of rare and vulnerable fish. *J. Appl. Ecol.* 42, 25–37. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01000.x>.
- McDowall, R.M., 2009. Making the Best of Two Worlds : Diadromy in the Evolution, Ecology, and Conservation of Aquatic Organisms. *Am. Fish. Soc. Symp.* 69, 1–22.
- Merg, M.-L., Dézerald, O., Kreutzenberger, K., Demski, S., Reyjol, Y., Usseglio-Polatera, P., Belliard, J., 2020. Modeling diadromous fish loss from historical data: Identification of anthropogenic drivers and testing of mitigation scenarios. *PLoS One* 15, e0236575.
- Meyer, C.F.J., Aguiar, L.M.S., Aguirre, L.F., Baumgarten, J., Clarke, F.M., Cosson, J.F., Villegas, S.E., Fahr, J., Faria, D., Furey, N., Henry, M., Hodgkinson, R., Jenkins, R.K.B., Jung, K.G., Kingston, T., Kunz, T.H., Cristina Macoswiney Gonzalez, M., Moya, I., Patterson, B.D., Pons, J.M., Racey, P.A., Rex, K., Sampaio, E.M., Solari, S., Stoner, K.E., Voigt, C.C., von Staden, D., Weise, C.D., Kalko, E.K.V., 2011. Accounting for detectability improves estimates of species richness in tropical bat surveys. *J. Appl. Ecol.* 48, 777–787. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.01976.x>.
- Moland, E., Olsen, E.M., Knutsen, H., Garrigou, P., Espeland, S.H., Kleiven, A.R., Andre, C., Knutsen, J.A., 2013. Lobster and cod benefit from small-scale northern marine protected areas: inference from an empirical before-after control-impact study. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 1–10. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2679>.
- Moriarty, M., Sethi, S.A., Pedreschi, D., Smeltz, T.S., McGonigle, C., Harris, B.P., Wolf, N., Greenstreet, S.P.R., 2020. Combining fisheries surveys to inform marine species distribution modelling. *ICES J. Mar. Sci.* 77, 539–552. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz254>.
- Mork, K.A., Gilbey, J., Hansen, L.P., Jensen, A.J., Jacobsen, J.A., Holm, M., Holst, J.C., Ó Maoiléidigh, N., Vikebo, F., McGinnity, P., Melle, W., Thomas, K., Verspoor, E., Wennevik, V., 2012. Modelling the migration of post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 69, 1616–1624. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss108>.
- Nieto, A., Ralph, G.M., Comeros-Raynal, M.T., Kemp, J., Garcia Criado, M., Allen, D.J., Dulvy, N.K., Walls, R.H.L., Russell, B., Pollard, D., et al., 2015. European Red List of marine fishes. Luxembourg: Publications Office of the European Union. https://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/redlist/downloads/European_marine_fishes.pdf (last accessed 01/07/2020).
- Northrup, J.M., Gerber, B.D., 2018. A comment on priors for Bayesian occupancy models. *PLoS One* 13, e0192819.
- Pavlov, D.S., Zvezdin, A.O., Kostin, V.V., Tsimbalov, I.A., Kucheryavyy, A.V., 2017. Temporal characteristics of downstream migration of smolts of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* in the Chernaya River. *Biol. Bull.* 44, 290–295. <https://doi.org/10.1134/S1062359017030062>.
- Pendoley, K.L., Schofield, G., Whittock, P.A., Ierodiakonou, D., Hays, G.C., 2014. Protected species use of a coastal marine migratory corridor connecting marine protected areas. *Mar. Biol.* 161, 1455–1466. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2433-7>.
- Prince, J., Hordyk, A., 2019. What to do when you have almost nothing: A simple quantitative prescription for managing extremely data-poor fisheries. *Fish. Fish.* 20, 224–238. <https://doi.org/10.1111/faf.12335>.
- Probst, W.N., Stelzenmüller, V., Rambo, H., Moriarty, M., Greenstreet, S.P.R., 2021. Identifying core areas for mobile species in space and time: A case study of the demersal fish community in the North Sea. *Biol. Conserv.* 254, 108946. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108946>.
- Quenmerals-Amice, F., Barrere, J., La Rivière, M., Contin, G., Bailly, D., 2020. A Methodology and Tool for Mapping the Risk of Cumulative Effects on Benthic Habitats. *Front. Mar. Sci.* 7. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.569205>.
- Righton, D., Westerberg, H., Feunteun, E., Økland, F., Gargan, P., Amilhat, E., Metcalfe, J., Lobon-Cervia, J., Sjøberg, N., Simon, J., Acou, A., Vedor, M., Walker, A., Trancart, T., Brämick, U., Aarestrup, K., 2016. Empirical observations of the spawning migration of European eels: The long and dangerous road to the Sargasso Sea. *Sci. Adv.* 2, e1501694.
- Rikardsen, A.H., Righton, D., Strom, J.F., Thorstad, E.B., Gargan, P., Sheehan, T., Økland, F., Chittenden, C.M., Hedger, R.D., Næsjø, T.F., Renkawitz, M., Sturlaugsson, J., Caballero, P., Baktoft, H., Davidsen, J.G., Hultunen, E., Wright, S., Finstad, B., Aarestrup, K., 2021. Redefining the oceanic distribution of Atlantic salmon. *Sci. Rep.* 11, 12266. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-91137-y>.
- Royle, J.A., Link, W.A., 2006. Generalized site occupancy models allowing for false positive and false negative errors. *Ecology* 87, 835–841. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[835:GSOMAF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[835:GSOMAF]2.0.CO;2).
- Simmonds, E.G., Jarvis, S.G., Henrys, P.A., Isaac, N.J.B., O'Hara, R.B., 2020. Is more data always better? A simulation study of benefits and limitations of integrated distribution models. *Ecography (Cop.)* 43, 1413–1422. <https://doi.org/10.1111/ecog.05146>.
- Spiegelhalter, D.J., Best, N.G., Carlin, B.P., van der Linde, A., 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *J. R. Stat. Soc. Ser. B (Statistical Methodol.)* 64, 583–639. <https://doi.org/10.1111/1467-9868.00353>.
- Stratoudakis, Y., Mateus, C.S., Quintella, B.R., Antunes, C., Raposo de Almeida, P., 2016. Exploited anadromous fish in Portugal: Suggested direction for conservation and management. *Mar. Policy* 73, 92–99. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2016.07.031>.
- Stratoudakis, Y., Correia, C., Belo, A.F., de Almeida, P.R., 2020. Improving participatory management under poor fishers' organization: Anadromous fishing in the estuary of Mondego River. *Portugal. Mar. Policy* 119, 104049. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2020.104049>.
- Takashina, N., Mougil, A., 2014. Effects of marine protected areas on overfished fishing stocks with multiple stable states. *J. Theor. Biol.* 341, 64–70. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2013.09.027>.
- Taverny, C., Elie, P., 2001. Répartition spatio-temporelle de la grande alose *Alosa alosa* (Linne, 1766) et de l'Alose feinte *Alosa fallax* (Lacépède, 1803) dans le Golfe de Gascogne. *Bull. Français la Pêche la Piscic.* 803–821. <https://doi.org/10.1051/kmae:2001020>.
- Taverny, C., Lassalle, G., Ortusi, I., Roqueplo, C., Lepage, M., Lambert, P., 2012. From

- shallow to deep waters: habitats used by larval lampreys (genus *Petromyzon* and *Lampetra*) over a western European basin. *Ecol. Freshw. Fish* 21, 87–99. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2011.00526.x>.
- Teruzzi, A., Di Biagio, V., Feudale, L., Bolzon, G., Lazzari, P., Salon, S., Di Biagio, V., Coidessa, G., and Cossarini, G., 2021. Mediterranean Sea Biogeochemical Reanalysis (CMEMS MED-Biogeochemistry, MedBFM3 system) (Version 1). Copernicus Monitoring Environment Marine Service (CMEMS). https://doi.org/10.25423/CMCC/MESEA_MULTYEAR_BGC_006_008_MEDBFM3.
- Thiel, R., Salewski, V., 2003. Verteilung und Wanderung von Neunaugen im Elbeästuar (Deutschland). *Limnologica* 33, 214–226. [https://doi.org/10.1016/S0075-9511\(03\)80015-4](https://doi.org/10.1016/S0075-9511(03)80015-4).
- Trancart, T., Rochette, S., Acou, A., Lasne, E., Feunteun, E., 2014. Modeling marine shad distribution using data from French bycatch fishery surveys. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 511, 181–192. <https://doi.org/10.3354/meps10907>.
- Verhelst, P., Reubens, J., Buysse, D., Goethals, P., Van Wichelen, J., Moens, T., 2021. Toward a roadmap for diadromous fish conservation: the Big Five considerations. *Front. Ecol. Environ.* fee. 2361. <https://doi.org/10.1002/fee.2361>.
- Vielliedent, G., Merow, C., Guelat, J., Latimer, A.M., Kery, M., Gelfand, A.E., Wilson, A.M., Mortier, F., Silander Jr., J.A., 2014. hSDM: Hierarchical Bayesian Species Distribution Models. R package version 1.4. <https://CRAN.R-project.org/package=hSDM>.
- Waldman, J.R., Quinn, T.P., 2022. North American diadromous fishes: Drivers of decline and potential for recovery in the Anthropocene. *Sci. Adv.* 8. <https://doi.org/10.1126/sciadv.ab15486>.
- Wauchope, H.S., Jones, J.P.G., Geldmann, J., Simmons, B.I., Amano, T., Blanco, D.E., Fuller, R.A., Johnston, A., Langendoen, T., Mundkur, T., Nagy, S., Sutherland, W.J., 2022. Protected areas have a mixed impact on waterbirds, but management helps. *Nature* 605, 103–107. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04617-0>.
- Wilson, K., and Veneranta, L. (Eds). 2019. Data-limited diadromous species – review of European status. ICES Cooperative Research Report No. 348. 273 pp. <http://doi.org/10.17895/ices.pub.5253>.
- Worm, B., Sandow, M., Oschlies, A., Lotze, H., Myers, R., 2005. Global patterns of predator diversity in the open oceans. *Science*. 309, 1365–1369. <https://doi.org/10.1126/science.1113399>.
- Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A., Stachowicz, J.J., Watson, R., 2006. Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science* (80-) 314, 787–790. <https://doi.org/10.1126/science.1132294>.
- Worm, B., Hilborn, R., Baum, J.K., Branch, T.A., Collie, J.S., Costello, C., Fogarty, M.J., Fulton, E.A., Hutchings, J.A., Jennings, S., Jensen, O.P., Lotze, H.K., Mace, P.M., McClanahan, T.R., Minto, C., Palumbi, S.R., Parma, A.M., Ricard, D., Rosenberg, A.A., Watson, R., Zeller, D., 2009. Rebuilding global fisheries. *Science*. 325, 578–585. <https://doi.org/10.1126/science.1173146>.
- Worm, B., Davis, B., Kettner, L., Ward-Paige, C.A., Chapman, D., Heithaus, M.R., Kessel, S.T., Gruber, S.H., 2013. Global catches, exploitation rates, and rebuilding options for sharks. *Mar. Policy* 40, 194–204. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2012.12.034>.



**Accurately predicting rare and poorly detectable species
habitat for spatial protection**

Journal:	<i>Journal of Applied Ecology</i>
Manuscript ID:	JAPPL-2023-00091.R2
Manuscript Type:	Research Article
Key-words:	conservation planning, diadromous fish, poorly detectable species, protected areas, rare species, spatial protection, Species distribution models
Note: The following files were submitted by the author for peer review, but cannot be converted to PDF. You must view these files (e.g. movies) online.	
CMAP_Afallax_006_230929.Rmd	

SCHOLARONE™
Manuscripts

Confidential Review copy

1 **ABSTRACT**

21. With the loss of biodiversity worldwide, understanding species distribution is
3 essential for species management, but modelling the distribution of rare and poorly
4 detectable species can be challenging because of data gaps and observer biases.

5 Over- or under-predictions are frequent, leading to uncertainty in spatial
6 management measures, particularly for highly mobile and data-poor species.

7

82. Here we developed a ‘Combined Model for Accurate Prediction’ to accurately
9 predict the distribution of data-poor and rare species. This modelling framework
10 aims to improve the accuracy of both predicted ‘core’ and ‘unsuitable’ habitats, to
11 help support managers with spatial protection measures. We tested the combined
12 modelling approach on 11 data-poor and rare diadromous fish during their at-sea
13 life history phase and used the combined model to analyse the adequacy of existing
14 Marine Protected Areas (MPAs) for these fish.

15

163. The combined modelling approach modelled both ‘core’ and ‘unsuitable’ habitats
17 with high accuracy. Of the seven diadromous species modelled, most MPAs
18 designated to protect diadromous fish are outside their core habitats. Furthermore,
19 when their core habitat was within an MPA, only 50% of this area was designated to
20 protect them. These results highlight inadequate protection of the existing
21 networks of MPAs for protected and threatened species.

22

234. *Synthesis and applications.* Being able to accurately model species distribution is
24 critical to reliable and transparent biodiversity and conservation assessments. By
25 modelling accurate ‘core’ and ‘unsuitable’ habitats with models that minimise

1

Confidential Review copy

26 omission and commission rates respectively, conservation measures could be
27 targeted in specific spatial areas that maximise the protection of rare and poorly
28 detected species. This method therefore helps minimise impacts on stakeholders,
29 whilst providing managers with increased confidence in the model predictions.

30

31 Keywords: conservation planning, diadromous fish, poorly detectable species,
32 protected areas, rare species, spatial protection, Species distribution models.

33

341. Introduction

35 Worldwide, the loss of biodiversity has become a global concern. Protected areas
36 and harvest control measures have become the primary methods to conserve
37 species (Guillera-Arroita, 2017; Robinson et al., 2011; Sofaer et al., 2019). To
38 adequately protect species, an accurate understanding of their distribution is
39 imperative (Breiner et al., 2015; Robinson et al., 2011). Yet frequently this
40 information is missing for rare species whose population and distribution have been
41 reduced (Rabinowitz et al, 1981; IUCN, 2012), and data-poor species with too little
42 information to determine their exploitation status (Bean et al., 2012; Berkson &
43 Thorson, 2015; Breiner et al., 2015; Lomba et al., 2010). Adding to the problem,
44 with increasing demands on our resources, species management can often be
45 inadequate because of resource conflict (Halpern & Warner, 2003; Higginson, 2017;
46 Hilborn, 2007; Wauchope et al., 2022). Minimising displacement of anthropogenic
47 activities can reduce potential spatial conflicts and costs related to species
48 management (Guisan & Zimmermann, 2000; Halpern & Warner, 2003; Hilborn,
49 2007; Lopes et al., 2019). To identify potential conflict areas, determining the
50 distribution of the species is critical. For example, Species Distribution Models

51 (SDMs) can help understand key migratory corridors, outline protected areas to
52 balance endangered species protection and commercial harvest needs, or other
53 anthropogenic activity (e.g., Guisan et al., 2013; Halpern et al., 2008; Vicente et
54 al., 2011; White et al., 2012).

55

56 To be able to understand the habitat, distribution, or ecological niche of species,
57 an array of models exists (Guisan & Zimmermann, 2000; Jeliaskov et al., 2022;
58 Norberg et al., 2019). Certain models may be more suitable for certain data types
59 and analyses (Araújo et al., 2019; Guillera-Arroita et al., 2015; Sofaer et al., 2019).

60 The different types of models include regression models, regression trees,
61 discriminate analyses, and presence-only models, etc. (Elith et al., 2006; Guisan &
62 Thuiller, 2005; Guisan & Zimmermann, 2000; Liu et al., 2019). Hierarchical models
63 are increasingly used to integrate several sources of heterogeneous data, account
64 for imperfect detection and spatial autocorrelation into the models, or for
65 multispecies distribution modelling (Domisch et al., 2018; Guillera-Arroita, 2017;
66 Isaac et al., 2020; Jeliaskov et al., 2022).

67

68 Despite the importance of understanding rare and data-poor species distribution,
69 modelling their distributions is not easy (Belmont et al., 2022; Liu et al., 2011;
70 Lomba et al., 2010). Firstly, data on the presence of rare species is often sparse in
71 space and time, or incomplete, often because of low detectability due to
72 unsuitable surveys or catch methods (Jeliaskov et al., 2022; Lomba et al., 2010;
73 Sofaer et al., 2019). Secondly, such data are often collected by different surveys
74 and are therefore difficult to synthesize (Araújo & Guisan, 2006; Isaac et al., 2020;
75 Jeliaskov et al., 2022; Robinson et al., 2011). Finally, assessment of the accuracy

76 of data-poor models can be challenging due to over-dispersion, zero-inflation and
77 model overfitting (Breiner et al., 2015; Jeliaskov et al., 2022; Sofaer et al., 2019).
78 Presence only models have been used to deal with unbalanced data, but
79 disregarding absence points can lead to loss of information, including where the
80 species has not been observed and sampling effort (Crisfield et al., 2024; Guillera-
81 Arroita, 2017). Few models are therefore adapted to model rare species
82 distribution (Belmont et al., 2022; Lomba et al., 2010; Robinson et al., 2011).
83 Adding to the problem of modelling rare species, is that most metrics used to
84 evaluate the model will vary according to the sample size, and the ratio of
85 presences (e.g., Area Under the Curve (AUC), Kappa, True Skill Statistic (TSS),
86 specificity and specificity) (Allouche et al., 2006; Bean et al., 2012; Freeman &
87 Moisen, 2008; Liu et al., 2005).

88

89 Since the use of different models can lead to different outcomes (Elith et al., 2006;
90 Guisan & Thuiller, 2005; Loiselle et al., 2003), Ensemble models (averaging of
91 several models) or Ensemble of small models (fitting a larger number of small
92 bivariate models) are increasingly used to stabilise the inference of the predictions
93 (Araújo & New, 2007; Breiner et al., 2018; Lomba et al., 2010). Nonetheless,
94 Ensemble models use the mean or weighted mean outputs of the different models
95 (Araújo & New, 2007; Breiner et al., 2015; Lomba et al., 2010), rather than
96 reducing their ‘uncertainty’ (false absences and false presences). Ensemble of
97 small models are slightly better suited since they fit several small models and
98 therefore reduce variance arising from sparse data (Erickson & Smith, 2023). They
99 do not, however, overcome the biases which occur with very small sample sizes
100 (increased variance) and can lead to overfitting (Erickson & Smith, 2023; Jeliaskov

4

Confidential Review copy

101 et al., 2022). Furthermore, for increased ensemble model accuracy, it is
102 recommended that a large number of models are used (>10) (Liu et al., 2019),
103 which can be computationally demanding when using hierarchical models (Breiner
104 et al., 2018).

105

106 Committee Averaging transforms Ensemble predictions into binary predictions (1
107 for presence and 0 for absence) using a threshold before averaging them. This
108 method can help improve understanding of both predicted presence ('core'
109 habitats) and absence ('unsuitable' habitats) (Amirkhiz et al., 2021; Araújo & New,
110 2007; Hao et al., 2019). Nonetheless, this method does not simultaneously optimise
111 the accurate predictions of 'core' and 'unsuitable' habitats. We therefore
112 developed a 'Combined Model for Accurate Predictions' (CMAP) methodological
113 framework, designed to address these challenges. The approach first consists of
114 selecting two sets of optimised models to predict 'core' and 'unsuitable' habitats
115 separately. Then in a second step, combine them to produce a single synthetic map
116 of species distribution containing both 'core' and 'unsuitable' habitats, but also a
117 'grey zone' where the probability of presence is more uncertain. Optimising
118 predictions of both core and unsuitable habitats is especially important when
119 implementing measures to protect species of concern whilst minimising impacts on
120 stakeholders (Cochrane et al., 2011; Loiselle et al., 2003; Villero et al., 2017).

121

122 We tested out our framework on 11 rare and data-poor diadromous fish (the allis
123 shad (*Alosa alosa*), twait shad (*Alosa fallax*), Mediterranean twait shad (*Alosa*
124 *agone*), the European eel (*Anguilla anguilla*), the European flounder (*Platichthys*
125 *flesus*), the river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) and sea lamprey (*Petromyzon marinus*),

126 Atlantic salmon (*Salmo salar*), sea trout (*Salmo trutta*), the thinlip mullet (*Chelon*
127 *ramada*) and smelt (*Osmerus eperlanus*), during their at-sea migration within the
128 southern North Sea, the English Channel and the Bay of Biscay and French
129 Mediterranean waters. The CMAP outputs were then compared to an Ensemble
130 model.

131

132 Diadromous fish are a group of highly threatened species which migrate long
133 distances between their freshwater and marine environments and are therefore
134 subject to terrestrial, freshwater and marine pressures (Lassalle et al., 2008;
135 Legrand et al., 2020; Limburg & Waldman, 2009; Verhelst et al., 2021). Very little
136 is known about their at-sea life history stages. They are particularly vulnerable
137 because of their obligatory coastal habitat occupancy (Elliott, et al., 2023a;
138 Kappel, 2005) which is subject to high anthropogenic pressures (Halpern et al.,
139 2015; Korpinen et al., 2021; Lotze et al., 2006). We hypothesised that because of
140 the lack of information on diadromous fish at-sea, and no present model on their
141 distribution at the time of designation, many Marine Protected Areas (MPAs)
142 designated to protect these species would not sufficiently protect them. To test
143 this hypothesis, we used the CMAP approach to 1) evaluate the relevance of
144 existing MPAs for diadromous fish, and 2) explore the overlap between those MPAs
145 which are specifically designated to protect diadromous fish, and their predicted
146 'core' habitats.

147

1482. Method

1492.1. *The CMAP method*

150 The CMAP framework has six main steps summarised within Fig. 1. Steps 1-2 are
151 general to all SDMs. Steps 3-6 are specific to the CMAP framework.

152 *Step 1: Identification, implementation, and selection of candidate SDMs*

153 As is required before any SDM methodology, a review and trial of the most
154 adequate model needs to be explored (Fig. 1.1.a). For CMAPs only presence
155 absence models can be used. An abundance of literature exists that discusses and
156 compares the performance of different model types which depend on the
157 objectives (Guisan et al., 2013; Robinson et al., 2011), and the data itself (e.g.,
158 spatial distribution, structure (patchiness), the number of sources of data,
159 observation bias, the number of presences and ratio of presence to absence,
160 imperfect detection, environmental biases, etc.). Hence, as highlighted by
161 Dormann et al., (2008), Soley-Guardia et al., (2024) and Zurell et al., (2020), care
162 should be taken in the selection and tuning of robust models (Fig 1.1.a-b.),
163 considering the underlying principles, and the evaluation of performance metrics
164 and uncertainty (Fig. 1.2). Jeliaskov et al., (2022) provide a comprehensive review
165 of methods to assess rare species and the types of models that can best fit them.
166 Since rare SDMs frequently need to be appropriate to incorporate potential data
167 gaps, errors, and biases (Araújo et al., 2019; Erickson & Smith, 2023; Norberg et
168 al., 2019; Simmonds et al., 2020; Fig. 1.1.b and 1.4), we advocate models that can
169 consider spatial autocorrelation (Commander et al., 2022; Dormann et al., 2007;
170 Norberg et al., 2019).

171

172 The selected models to be used in the CMAP approach must have the same spatial
173 extent and resolution for comparability (Fig. 3.a-b). The spatial scale at which to
174 predict the species distribution depends on the objectives of the study, the spatial
175 scale of the study and the data itself (Commander et al., 2022; Elith & Leathwick,
176 2009; Soley-Guardia et al., 2024). For example, for conservation planning purposes
177 smaller scales are generally required whereas global change studies tend to be
178 larger scale (Elith & Leathwick, 2009; Engler et al., 2004). The resolution should,
179 however, not be smaller than the sampling unit (Commander et al., 2022). The
180 grain should be consistent with predictor variables, but this is not always possible
181 (Elith & Leathwick, 2009; Robinson et al., 2011). When undertaking SDM for rare
182 species, where there is presence and absence in the same grid, presence is usually
183 defined for that grid. Larger grids can therefore enable models to be undertaken
184 for rare species where there are few presences, albeit at a coarse scale (e.g.,
185 Engler et al., 2004; Elliott et al., 2023a).

186

187 For the objectives of identifying core and unsuitable areas for protection, we
188 advocate focusing on minimising false presences and absences and maximising true
189 presence and absence predictions (Fig 1.4-1.5). Overfitting should be avoided by
190 reducing unnecessary predictor variables (Fielding & Bell, 1997; Guisan & Thuiller,
191 2005; Soley-Guardia et al., 2024), limiting model complexity, and cross-validation
192 where possible (Kohavi, 1995).

193

194 For habitat variable selection, backwards stepwise selection of non-collinear
195 variables (Dormann et al., 2008, 2013) is often the chosen method. For example,
196 using the sample size corrected Akaike's Information Criterion (AICc) for regular

197 statistical models, or Bayesian Information Criterion (BICc) which are adapted for
198 data which has heterogeneity (Brewer et al., 2016; Dormann et al., 2013;
199 Soley-Guardia et al., 2024). Correcting for sample size is important to avoid
200 problems of overfitting which can occur with rarer species (Breiner et al., 2015).
201 For hierarchical models, the Deviance Information Criterion (DIC) or Widely
202 Applicable AIC which penalises the model for overfitting is often used (Brewer et
203 al., 2016; Spiegelhalter et al., 2002; Watanabe, 2010). A general rule is that the
204 number of presences should be ten times larger than the number of predictors used
205 for the model. However, this will depend upon the objectives of the study, the
206 spatial distribution of the species (e.g., generalist versus specialist), the proportion
207 of zeros in the dataset, and the type of data (Guillera-Arroita et al., 2015;
208 Jeliaskov et al., 2022). For distribution model comparison purposes, the different
209 modelling techniques need to have the same environmental variables much like
210 Ensemble modelling requires.

211

212 *Step 2: Select a common model threshold for predictions and evaluation*

213 Following the implementation and selection of the models, a threshold needs to be
214 identified to evaluate the models. The equivalent and same threshold should be
215 used to decide what probability of presence equates to the presence and absence
216 of core and unsuitable habitats for the different models, as is undertaken in
217 Committee Averaging (Fig. 1.2 and Fig. 1.5.a-c; Amirkhiz et al., 2021; Araújo &
218 New, 2007; Jiménez-Valverde & Lobo, 2007). The selected threshold will depend
219 on the prevalence of the data, the objectives of the study, and a decision requiring
220 the trade-off between omission (false absences) and commission errors (false
221 presences) given their negative correlation (Freeman & Moisen, 2008; Guillera-

222 Arroita et al., 2015; Liu et al., 2005; Robinson et al., 2011). Receiver Operating
223 Curves (ROC) can be used to select thresholds (Freeman & Moisen, 2008). For rarer
224 species literature has recommended that maximum sensitivity and specificity
225 (MaxSens+Spec), or ReqSpec (a threshold to give the highest possible sensitivity) is
226 used (Freeman & Moisen, 2008). These metrics can, however, overestimate the
227 prevalence of rare species, for this reason, these metrics were not used to set
228 thresholds (Freeman & Moisen, 2008).

229

~~230~~ Step 3: Ensure models meet initial evaluation selection criteria

231 We initially used two metrics (AUC and Percent Correctly Classified, PCC), in
232 addition to the overall percent of predicted true presences ($TP/(TP+TA+FP+FA)$) to
233 assess the models. The AUC score was used as a threshold-independent metric,
234 whilst the PCC was used as a threshold-dependent metric which maximises the
235 accuracy of the model (Allouche et al., 2006; Bean et al., 2012). The additional
236 metric of $\geq 1\%$ true presences was added since most metrics are biased with very
237 low sample sizes (Allouche et al., 2006; Liu et al., 2005; Table S2-S3). If the model
238 has an AUC and a PCC (Fig. 2) of < 0.7 or predicts with $\leq 1\%$ true presences, we
239 deemed the model too weak for prediction and discarded it (Fig. 1.3.b). The metric
240 cut-off value of 0.7 was used to maximise the informative character of results
241 (Hosmer et al., 2013; Lomba et al., 2010; Manel et al., 2001).

242

243 If the model does not converge, or has a lower AUC and PCC of 0.7, either a larger
244 grid or a reduction in zeros can be trialled for all models (Fig. 1.3.b). A finer grid
245 cell limits the number of available observations within each cell and with low
246 occurring species, this therefore increases the difficulty in model fitting by

10

Confidential Review copy

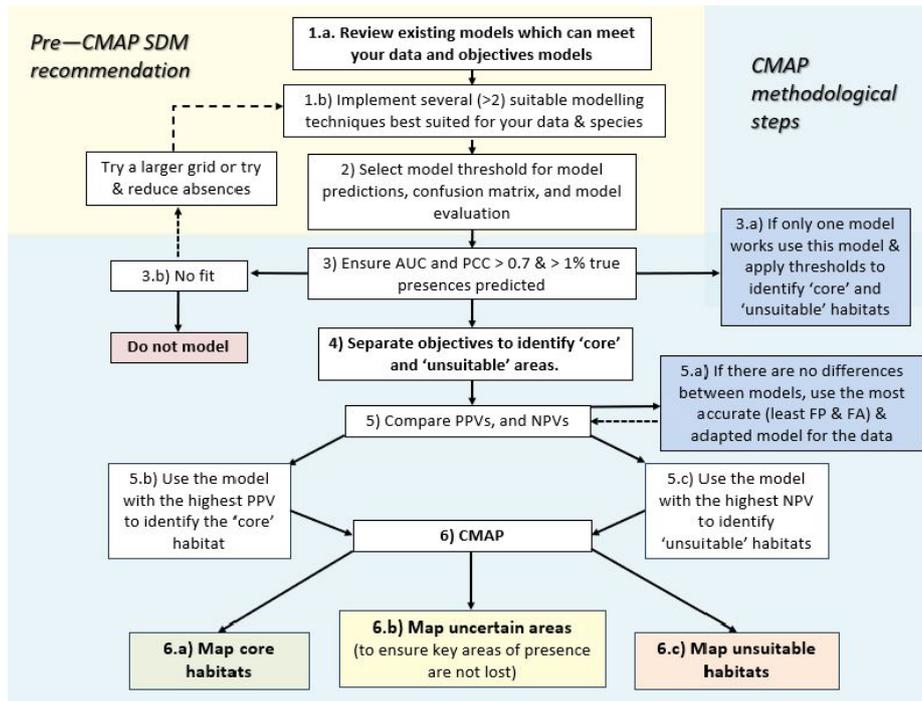
247 increasing the proportion of zeros (Elliott, et al., 2023a; Keil et al., 2013; Pointin
 248 et al., 2018). Zeros should only be removed where it is known that the species does
 249 not exist and/or never occurs (Aarts et al., 2012). Subsequently, if only one model
 250 successfully predicts the species' presence and absence, this model should be used,
 251 and the threshold for this model used to determine core and uncertain areas (Fig.
 252 1.3.a).

253

254 *Step 4: Identify the most accurate models to predict 'core' and 'unsuitable'*
 255 *habitats*

256 Once the models were selected and converged, we used the Positive Prediction
 257 Value (PPV) and Negative Prediction Value (NPV) to indicate 'core' and 'unsuitable'
 258 model prediction accuracy (Fig. 1.4-5).

259



260

261 **Fig. 1.** Model selection criteria to implement CMAP for ‘core’, ‘uncertain’ and
262 ‘unsuitable’ species habitat.

263

264 These two metrics control the proportion of predicted presences and absences
265 (respectively) that are observed (Fig. 2; Fielding and Bell, 1997). If there are no
266 differences between the model PPV or NPV, the most accurate model or the model
267 which meets potential data biases and error issues should be used (Fig. 1.5.a;
268 Simmonds, et al., 2020; Jeliaskov et al., 2022). For example, the model with the
269 least false presences or absences, or if there is no difference, the model which
270 incorporates more detail (e.g., models which account for over-dispersion, spatial-
271 autocorrelation, imperfect detection, etc.). If differences in PPV and NPVs are
272 observed, the model with the highest PPV should be selected to predict the ‘core’
273 habitats (at the selected threshold; Fig. 1.5.b), and the model with the highest
274 NPV should be used to predict the ‘unsuitable’ habitats (at the selected threshold;
275 Fig. 1.5.c).

276

277 Sensitivity and Specificity can be checked to observe the proportion of observed
278 presences and absences that are correctly predicted (Fig. 2; Fielding and Bell,
279 1997). Furthermore, this metric can quickly indicate when data is insufficiently
280 balanced for the model (refer to Table S3). This separate analysis of presence and
281 absence predictions ensures that the selected models have sufficiently high
282 predictive performance despite the low proportion of presences in the dataset.
283 Care should, however, be taken since, when the modelled data has few presences,
284 the model may show a high metric predictive value, but under-predicts presences

285 since it does not consider false presences and false absences (respectively) and can
286 lead to under- or over-prediction (Fig. 2).

287

288 *Step 6: Map the CMAP.*

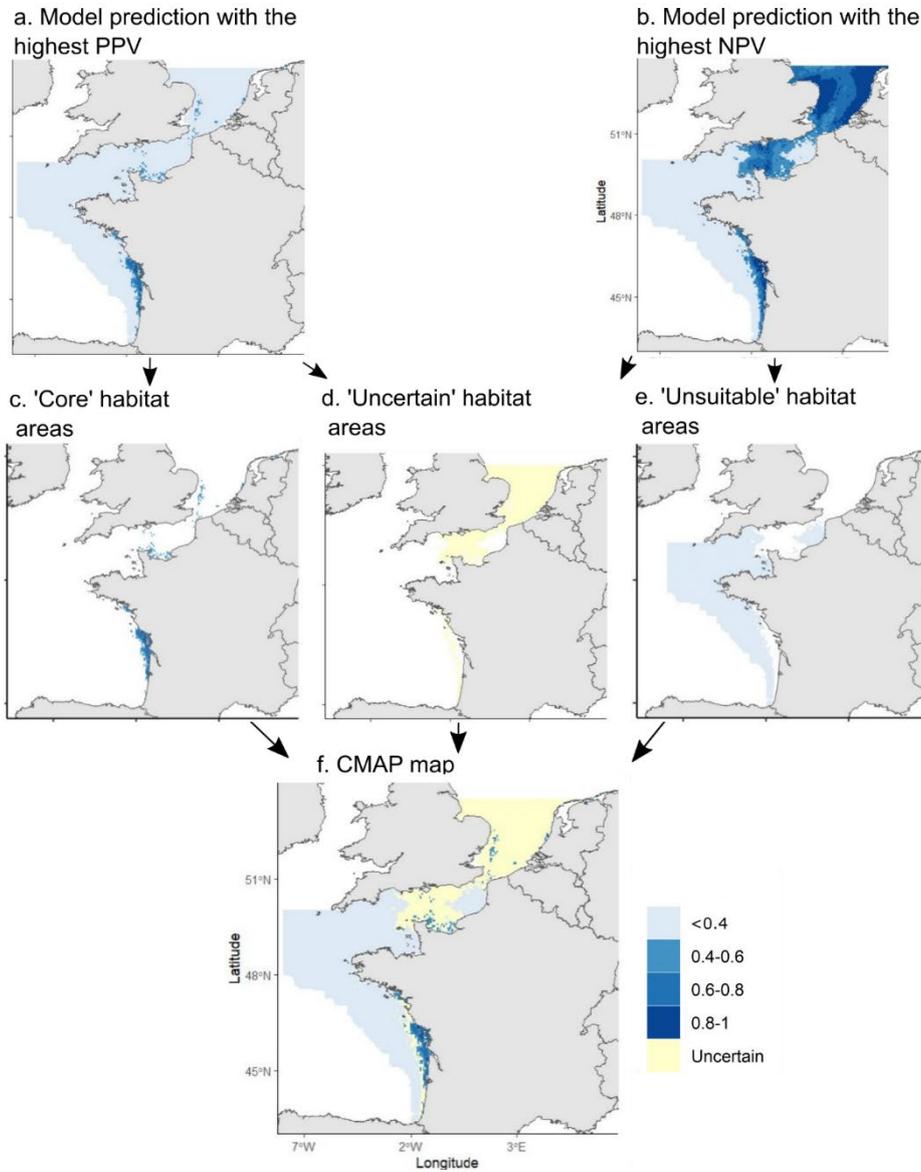
289 To map 'core' habitats, the model with the highest PPV should be used (Fig. 1.5.b),
290 selecting cells with prediction values greater than the given threshold value (Fig.
291 1.5.a-1.6.a; Fig. 3.c). For 'unsuitable' habitats, the model with the highest NPV
292 should be used selecting cells with prediction values less than or equal to (\leq) the
293 given threshold value (Fig. 1.5.c-1.6.c; Fig. 3.e). Cells with conflicting predictions
294 from both models (selected by both or neither model) should be classified as
295 'uncertain' habitats (Fig. 1.6.b; Fig. 3.d).

296

		Observed		
		1 (P)	0 (N)	
Predicted	1 (PP)	TP	FP	PPV = TP / (TP+FP)
	0 (PA)	FA	TA	NPV = TA / (TA +FA)
		Sensitivity = TP / (TP+FA)	Specificity = TA / (TA+FP)	PCC = (TP+TA) / (TP+TA+FP+FA)

297 **Fig. 2.** Confusion matrix used to evaluate the predictive accuracy of presence-
 298 absence models and metrics used to measure predictive accuracy at a set
 299 threshold. TP = True Presences, FP = False Presence, FA = False Absence, TA = True
 300 Absence, PPV = Positive Predicted Value, NPV = Negative Predictive Value, PCC =
 301 Percent Correctly Classified (modified from Fielding and Bell, 1997).
 302

303



304

305 Fig. 3. Combined Model for Accurate Prediction mapping process using *Alosa fallax*

306 as an example species and a threshold value of 0.4 to distinguish core habitats.

307

15

Confidential Review copy

3082.2. *CMAP implementation on diadromous fish*

309 To test the CMAP framework on diadromous fish at-sea, fisheries-dependent and -
310 independent data were collated within eastern Atlantic and Mediterranean waters.
311 Scientific bottom trawl surveys which are undertaken in the same location on a
312 yearly to biannual basis were extracted from International Council for the
313 Exploration of the Sea (ICES) Database of Trawl Surveys (DATRAS) portal
314 (<https://www.ices.dk/data/data-portals/Pages/DATRAS.aspx>) and French
315 Metropolitan surveys not submitted to ICES DATRAS were obtained from the Institut
316 Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER) national scientific
317 surveys (<https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campaign>). Fisheries-
318 dependent data came from French fisheries observer data (ObsMer data; Cornou et
319 al., 2015; Elliott et al., 2023b). Each species had varying quantities of presences,
320 absences, and spatial distribution, but the same spatial area was chosen for CMAP
321 comparative purposes (Fig S1; Table S3). As a result of presence-absence imbalance
322 and uneven sampling in space and time, only data from 2003 when the ObsMer
323 program began were used (74% of the data came from the ObsMer dataset). For a
324 full list of surveys locations and dates see Elliott et al., (2023b) Table S1.
325
326 Prior to model analysis data cleaning was undertaken to standardise the surveys
327 and extract relevant data to perform statistical analysis (refer to Elliott et al.,
328 2023a). Much of this data cleaning included errors in species identification which
329 were verified by experts in the field and through peer-reviewed scientific literature
330 (Elliott et al., 2023a; Soley-Guardia et al., 2024). To improve presence absence
331 imbalance all surveys, and gear types, without diadromous fish presence were
332 deleted before modelling (Figure S1; Allouche et al., 2006; Fielding & Bell, 1997).

333 Depths outside the ranges the species are observed within, were removed. To avoid
334 targeted fishing bias, all species that were targeted were removed: 1 *A. anguilla*; 8
335 *C. ramada*; and 57 *P. flesus*. It should also be noted that the habitat of these three
336 species are not predictors of the habitat of the other diadromous fish modelled.
337 Only survey data within ICES division 4.c (southern North Sea), 7.d-e (the Channel),
338 7.h (Celtic Sea) and 8.a-c (Bay of Biscay) and the Mediterranean waters bordering
339 France) were considered, to be able to undertake models at a fine enough
340 resolution (0.06x0.06 decimal degrees) for MPA analysis.

341

342.3. *Environmental predictor variables*

343 Depth (m), distance from the coast (km), sediment type (categorical), salinity
344 (PSU‰) and Net Primary Production (NetPP; Mol m⁻³s⁻¹) were considered as potential
345 predictors of the presence of diadromous fish (Table S1; and details of the methods
346 and variable selection in Elliott et al., 2023a). For temporal variables (NetPP and
347 salinity), mean monthly and yearly (2003-2019) data were extracted and averaged
348 (Table S1). To select the model of best fit, variables which were not collinear
349 (Pearson's correlation coefficient < 0.5 or > -0.5 and a Variance Inflation Factor <
350 2; Dormann et al., 2013) were kept. The model with the lowest DIC was selected
351 (Elliott et al., 2023a). Since the environmental variables from the same source
352 were not available at the same resolution within the Atlantic and the
353 Mediterranean, *C. ramada* distribution in the Mediterranean was modelled
354 separately from the Atlantic, but at the same resolution (Table S1).

355

3562.4. *Species distribution models used for CMAP*

357 Three spatially explicit hierarchical models were run independently for each
 358 species: 1) a Binomial (BN) Intrinsic Conditional Autoregressive (iCAR) model, 2) a
 359 Zero-Inflated Binomial (ZIB) iCAR model; and 3) a Site Occupancy (SO) iCAR model.
 360 The hierarchical structure of these models has the advantage of separating the
 361 ecological process (here, the habitat suitability model, that is the spatial
 362 distribution of the probability of presence/absence) from the observation process
 363 (see more details in Elliott et al., 2023b). The fundamental concept is that the
 364 presence/absence spatial field is considered as unobserved (latent) and modelled
 365 on a spatial grid including spatial autocorrelation. The latent field of probability of
 366 presence is modelled on a grid as a function of environmental predictors and by
 367 explicitly accounting for spatial autocorrelation. The spatial autocorrelation P_j is
 368 modelled at the scale of the grid cell as an iCAR random effect:

$$369 \quad (1) \quad P_j \sim \text{Normal} \left(\mu_j, \frac{V_p}{n_j} \right)$$

370 with μ_j the mean of the random effects calculated over the n_j cells considered in
 371 the neighbour of cell j (n_j is the number of the neighbours which is 8 in most cases,
 372 and <8 when the cell is on the boundary of the spatial domain), V_p the variance of
 373 the spatial random effect.

374

375 In the BNiCAR model, the multiple detection events $y_{j,i}$ (data 0/1) associated to the
 376 same grid cell j are modelled as mutually independent Bernoulli process
 377 (conditionally upon the latent probability of presence/absence in each grid cell j as
 378 describe above):

$$379 \quad (2) \quad y_{j,i} \sim \text{Bernoulli} (\theta_j)$$

380 with θ_j the probability of presence (the habitat suitability) within grid cell cell j
 381 that is considered as a latent (unobserved) variable. The latent field of θ_j is
 382 modelled in the logit scale as a function of environmental predictors X_j , with β a
 383 vector of fixed effect describing how much the environmental predictor contributes
 384 to the suitability process and the spatial random effect P_j .

$$385 \quad (3) \quad \text{logit}(\theta_j) = X_j\beta + P_j$$

386 It is worth noting that in this model, all the multiple detection events $y_{j,i}$
 387 associated with the same grid cell j are associated with the same latent probability
 388 of presence and then with the same environmental variable defined at the scale of
 389 the grid cell j . Also, the detectability is not explicitly modelled.

390

391 The ZIBiCAR and the SOiCAR use an additional random variable to separate the
 392 habitat suitability model from the observation process (Dormann et al., 2007;
 393 Elliott et al., 2023a; Latimer et al., 2006; MacKenzie et al., 2002). In both models,
 394 conditionally upon the latent probability of presence/absence in each grid cell j ,
 395 the multiple detection events $y_{j,i}$ in the grid cell j are modelled as mutually
 396 independent two steps Bernoulli process with detectability $\delta_{j,i}$ associated with the
 397 detection event i :

$$398 \quad (4) \quad y_{j,i} \sim \text{Bernoulli}(z_{j,i} \delta_{j,i})$$

399 with

$$400 \quad (5) \quad z_{j,i} \sim \text{Bernoulli}(\theta_{j,i})$$

401 and

402 (6) $\text{logit}(\delta_{j,i}) = W_{j,i}\gamma$

403 where $\delta_{j,i}$ denotes the probability of detecting the species at site i within cell j . By
404 contrast with the BNiCAR model, in SOiCAR and ZIBiCAR models the habitat
405 suitability model considers the effect of environmental covariate at the scale of
406 the event i within the grid cell j :

407 (7) $\text{logit}(\theta_{j,i}) = X_{j,i}\beta + P_j$

408 In the SOiCAR model, the detectability associated with the fishing operation i is
409 modelled by considering an effect of the gear type associated with observation i .
410 $W_{j,i}$ is the raw vector of the design matrix, and γ is the vector of the gear effects
411 (modelled as fixed effects). The ZIBiCAR is a simplified version of the SOiCAR
412 where the detectability is considered homogeneous across space and fishing
413 operations with no effect of the gear type (so $\text{logit}(\delta_{j,i})$ in eq. (6) is a constant
414 fixed effect).

415

416 All SDMs were undertaken using the 'hSDM' package (Vieilledent et al. 2014) in R
417 version 3.6.3 (R Code Team 2018). The prior distribution for the variance of the
418 spatial random effect followed a uniform distribution with an upper boundary of
419 variance of 8 which corresponds to the number of neighbours of the cell in most
420 cases. The effect of the detectability from gear (Eq. 6) was modelled as fixed
421 effects drawn from a weekly informative Gaussian prior centred at zero with a
422 fixed standard deviation of 2 (Gelman et al., 2008; Northrup & Gerber, 2018). Each
423 model was run with 50 000 Markov chain Monte Carlo (MCMC) iterations, five MCMC
424 simulations and a burn-in phase of 50 000 iterations.

425

426 For comparative purposes, two separate types of Ensemble models were
427 implemented. One, using the mean probability of the presence of the three hSDM
428 models, and the second by using a bounding box to highlight consensus between
429 models (Araújo & New, 2007). For both Ensemble models, Committee Averaging
430 was implemented using the same thresholds used to determine the confusion
431 matrices and the threshold-dependent metrics. An Ensemble of small models was
432 not tested because of computational time. The confusion matrices and model
433 metrics of all five predictions were compared.

434

435 **5. Model Evaluation**

436 For the case of this dataset, a threshold of 0.4 was used for all models and species
437 as a compromise between the rarity of the species and ensuring the accuracy of
438 the predictions (minimising both false positives and false negatives) (Elliott et al.,
439 2023a; Liu et al., 2005). This threshold was selected following examination of
440 various thresholds and plotting PPV against the thresholds (Liu et al., 2005). Our
441 objective was to have one threshold for all species and 0.4 appeared to be the best
442 compromise between predicted presence and absence (Manel et al., 2001).
443 Furthermore, the same thresholds are required for both the 'core' and 'unsuitable'
444 habitats to be able to combine the model and ensure predicted areas are not lost
445 or duplicated with differing results. MaxSens+Spec or RecSpec were not used
446 because we found these thresholds tended to over-predict the species, leading to
447 higher false presences. Unfortunately, because of the low diadromous fish
448 presence, cross-validation was not possible since splitting the data into
449 learning/validation samples led to insufficient presence in the learning dataset.

21

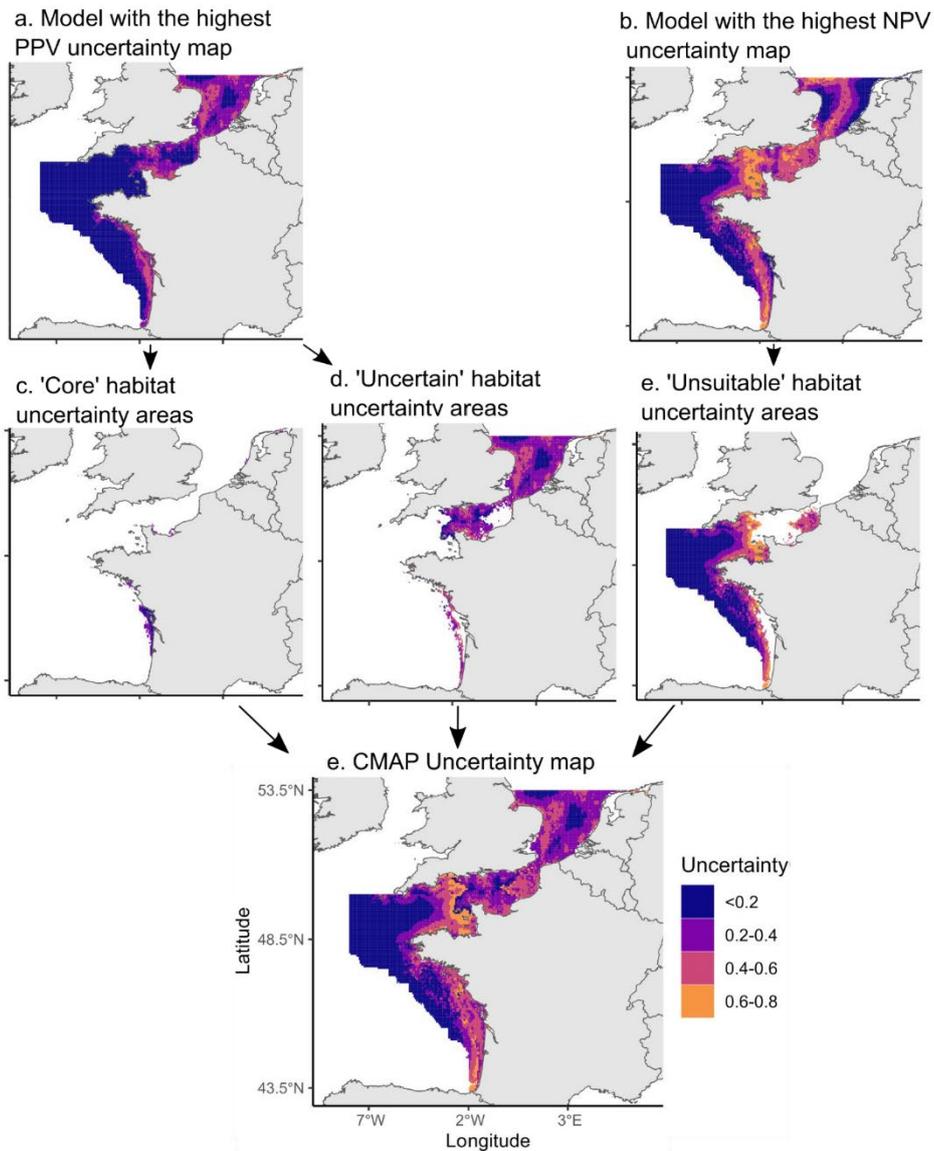
Confidential Review copy

450

451 To map uncertainty in the probability of the presence of each species, we used the
452 mean coefficient of variation from the posterior distribution of spatial predictions
453 of habitat suitability (variable θ in the model) (Lambert et al., 2020; Latimer et
454 al., 2006; Winship et al., 2020). Since the CMAP combines the outputs from two
455 separate models, the uncertainty values for the 'core' habitat (Fig. 4.c) and
456 'unsuitable' values (Fig. 4.c and 4.e) were used respectively. Because the objective
457 of this study was to maximise protection of diadromous fish, where the two models
458 used had conflicting predictions of presence (Uncertain habitats; Fig. 1.6.b; Fig.
459 3.d), Uncertain values from the 'core' habitat (Fig. 3.c; Fig. 4.a) were used to map
460 uncertainty for 'uncertain' habitats (Fig. 4.d).

22

Confidential Review copy



461

462 Fig 4. The uncertainty mapping process for the CMAP using *Alosa fallax* as an
 463 example species.

464

465.6. *The role of MPAs for diadromous fish*

466 Information on MPAs and whether the MPA-listed diadromous fish to be protected
467 were obtained from the OSPAR conventions website on MPAs
468 (<https://mpa.ospar.org/home-ospar/mpa-datasheets/>) and the EU Natura 2000
469 website (<https://natura2000.eea.europa.eu/>) when the MPA was designated under
470 the Habitat Directive (92/43/EEC). Four French Marine Nature Parks had not been
471 submitted to the OSPAR MPA database at the time of analysis (2022) and were
472 therefore analysed separately (Bassin d’Arcachon, Estuaires Picards et de la mer
473 d’Opale, Iroise et Golfe du Lion). For MPAs that overlapped each other, data from
474 the larger MPA were considered. In all cases, this did not decrease the area of
475 MPAs designated to protect the diadromous fish.

476

477 From the CMAP, ‘core’ habitats were selected and intersected with MPAs. For each
478 species modelled, the percent of diadromous fish core habitats within MPAs, the
479 core habitats within MPAs which specifically protect diadromous, and the areas
480 which protect diadromous fish out with their core habitats were calculated (Table
481 1).

482

483.3. Results

484.1. *CMAP assessment*

485 Using the selected grid resolution, seven of the eleven species were modelled. Too
486 few salmonids (*S. salar* = 55, *S. trutta* = 63), and lampreys (*L. fluviatilis* = 38, *P.*
487 *marinus* = 49) were present to model their distribution at the scale of this study
488 (refer to Elliott et al., 2023a).

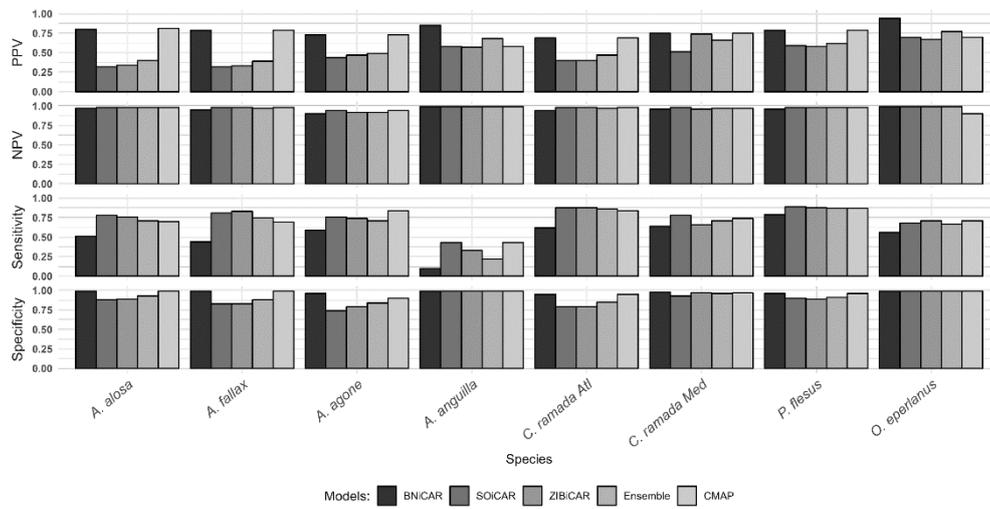
489

490 For the CMAP, the models with the highest prediction accuracy for both PPV and
491 NPV were used respectively, giving an overall higher accuracy than would have
492 been obtained from using the models separately, or from an Ensemble averaging
493 approach (Table S2-S3; Fig. 5). The BNiCAR model was used to predict 'core'
494 habitats (prediction >0.4) since it consistently had the highest PPV scores of the
495 three models, with the lowest false presences for all species given their varying
496 number of presence and absences. On average the SO and the ZIBiCAR model had
497 the same level of NPVs and the lowest false absences. For *O. eperlanus* and *A.*
498 *anguilla*, there were too few presences relative to absences for the BNiCAR model
499 to predict sufficiently well (Table S2). For these species, the SOiCAR and the
500 ZIBiCAR model were therefore used. For core and unsuitable habitats, spatial
501 uncertainty was low (Fig. S2). However, within the 'uncertain' habitats, prediction
502 uncertainty was higher. Sensitivity and specificity metrics results were more
503 variable between the results since these metrics consider TP and FA, and FP and TA
504 respectively (Fig. 2).

505

506 The Ensemble models' PPV was consistently lower than that of the BNiCAR and
507 CMAP but higher than the SO or ZIBiCAR. Equally, the Ensemble models' NPV was
508 on average marginally less than the CMAP, SO or ZIBiCAR but more than the BNiCAR
509 (Fig. 5; Table S3). For *A. anguilla* and *O. eperlanus*, the PPVs for the CMAP were
510 not higher than the Ensemble model since the CMAP did not use the BNiCAR due to
511 low true predicted presence ($\leq 1\%$; Table S1). From the predicted distributions,
512 larger areas of core habitats were predicted using the Ensemble model relative to
513 the CMAP due to the averaging of the three SDMs being used (Fig. 6 and Fig. S3).
514 When using Araujo & New (2007) bounding box approach, areas where all three

515 models agreed in probability of presence, were less than the other models,
516 including the CMAP and the averaging Ensemble approach (Fig. 6 and Fig. S4). It is
517 therefore likely that this method under-predicts the species' actual distribution.
518 When selecting just one of the three SDMs predicting presence in the bounding box
519 approach, there appears to be a slight over-prediction relative to the CMAP
520 approach (Fig. 6 and Fig. S4).
521



522

523 **Fig 5.** Bar graph for the binomial (BN), site occupancy (SO), zero-inflated binomial (ZIB) iCAR models, Ensemble model, and the
 524 CMAP Positive Predicted Values (PPVs), Negative Predictive Value (NPVs), sensitivity, and specificity, highlighting the choice of
 525 models and difference between commission and omission rates.

526.2. *The role of MPAs for diadromous fish*

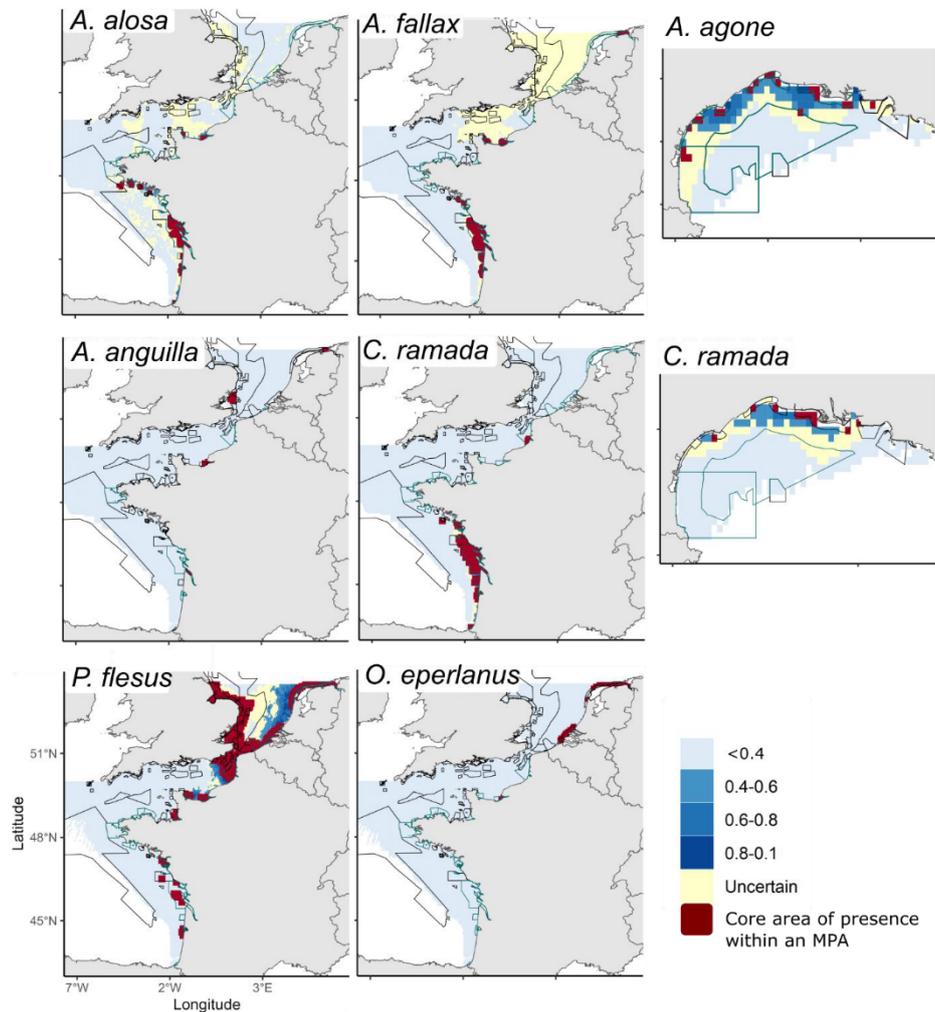
527 89 MPAs were within the modelled area. On average 55% of diadromous fish core
528 habitat was within MPAs. However, of these core habitats within MPAs, only 51%
529 were designated with specific measures to protect the species. Furthermore, 62%
530 of MPAs which specifically protect diadromous fish, are out with their modelled
531 core habitats (Fig. 5; Table 1).

532

533 For Habitat Directive and OSPAR-listed species (the three shads and *A. anguilla*),
534 the MPA network provides relatively good coverage. For example, for *A. alosa* and
535 *A. fallax*, 61% and 72% of the core habitats are within MPAs. *A. agone*, however,
536 has low coverage (<30%). Although *A. anguilla* has 69% of its core habitats within
537 MPAs, only 9% of these core habitats have specific measures to protect them. For
538 all the listed species, a large proportion of the MPAs which have been designated to
539 protect these species is located outside their core habitats (>50%; Fig. 5; Table 1).

540

541 For species which are not listed, the results are more mixed. For example, most of
542 *O. eperlanus* core habitats are within MPAs (71%), but none of these MPAs are
543 currently designated to protect this species. *C. ramada* is relatively well protected
544 (97%) in Atlantic waters, but little protection for this species currently exists within
545 the Mediterranean (Fig. 5; Table 1).



546
 547 **Fig. 6.** Diadromous fish CMAP probability of presence within (dark red) and outside
 548 (dark blue tones) Marine Protected Areas (MPAs). Dark red cells are larger than the
 549 gridded cells to ensure smaller core habitats within MPAs are visible. The yellow
 550 shaded area represents 'uncertain' habitats, where the models do not agree
 551 (BNiCAR <0.4 and SOiCAR >0.4). Turquoise lines represent MPAs designated to
 552 protect the diadromous fish, black lines represent MPAs not specifically designated
 553 to protect them.

554 **Table 1.** The proportion of Marine Protected Areas (MPAs) of relevance to 'core' diadromous fish (DF) habitats and whether they
 555 were designated to protect them. Grey-shaded cells highlight diadromous fish with Habitat Directive or OSPAR measures of
 556 protection.

Species	Number of MPAs with specific protection measures	% core habitat area that are within the MPAs	% core habitat area within MPAs which are designated to protect DF	% of non-core habitat area within MPAs which are designated to protect DF
<i>A. alosa</i>	24	61	94	56
<i>A. fallax</i>	29	72	100	60
<i>A. agone</i>	8	27	90	94
<i>A. anguilla</i>	5	69	9	51
<i>C. ramada</i> Atlantic	4	72	97	48
<i>C. ramada</i> Mediterranean	2	24	0	90
<i>P. flesus</i>	4	40	15	50
<i>O. eperlanus</i>	4	71	0	48

30

Confidential Review copy

5584. Discussion

559 Our results show that the CMAP framework was able to predict at a fine scale and
560 with high accuracy the ‘core’ and ‘unsuitable’ habitats of a range of rare species
561 with contrasted levels of information and different types of spatial distributions.
562 The CMAP enabled us to minimise Type I errors (predicting a presence when there
563 is no presence - commission) and Type II errors (failure to predict the presence of a
564 species when it is present - omission) (Loiselle et al., 2003), whilst providing
565 information on the confidence of the assessment. Minimising Type I and II errors
566 and providing confidence in assessment can support managers’ confidence in using
567 models for rare species protection and minimise erroneous conservation measures
568 being implemented (Araújo et al., 2019; Domisch et al., 2018; Loiselle et al., 2003;
569 Maxwell & Jennings, 2005). Ensuring the accuracy of predictions and avoiding over-
570 or under-predictions, may also help ensure stakeholders respect proposed
571 protection measures (Orofino et al., 2023; Sofaer et al., 2019).

572

573 Unfortunately, due to a lack of data on rare species, spatial protective measures
574 are often put in place with little understanding of the species distribution and
575 habitat (“the rare species paradox”) (Araújo et al., 2019; Lomba et al., 2010). The
576 latter can lead to inefficient spatial protection measures (Araújo et al., 2019;
577 Vicente et al., 2011; Wauchope et al., 2022) and resource conflict (Probst et al.,
578 2021). Here we developed a method whereby such problems can be reduced, and
579 the protection of the species can be maximised.

580

5814.1. CMAP assessment

582 Of the seven species which were modelled using the CMAP approach, the accuracy
583 of the models (PPV and NPV) was overall higher than the individual or Ensemble
584 models as a result of using the model with the highest PPV for predicted presences
585 and using the model with the highest NPV for absences (albeit marginal). Given the
586 CMAP process selects models with the least false presence and false absences to
587 predict core and unsuitable habitats, over-prediction of core areas is minimised.

588

589 For all case studies, the BNiCAR model was the best model for predicting 'core'
590 habitats (highest PPV) since the model grids the data beforehand. The latter, thus,
591 reduces the number of absences (i.e., where there was a presence and an absence
592 in a grid the grid only uses the presences). Care should be taken with this model
593 because it does not explicitly consider imperfect detection from the different gear
594 types and may therefore underestimate the probability of presence, which could
595 lead to missing key areas as highlighted by the 'uncertain' habitats and lower NPV
596 (Guillera-Arroita, 2017; MacKenzie et al., 2002). By contrast, the SOiCAR and the
597 ZIBiCAR models slightly over-predicted presences (higher false presence), because
598 of their ability to incorporate detectability. Both the SOiCAR and the ZIBiCAR had
599 relatively similar NPV results and slightly better NPV scores than the BNiCAR. The
600 SOiCAR model was, used to predict 'unsuitable' habitats since it is more
601 informative than the ZIBiCAR, given its ability to consider imperfect gear detection
602 (Simmonds et al., 2020). In the case of our data, three separate models that
603 incorporate imperfect detection should have been undertaken with this dataset
604 because it provides a more transparent representation of uncertainty, taking into

605 account false absences, and the differing abilities of the different gear to detect
606 the species (Guillera-Arroita, 2017).

607

608 The PPV metric reflects the proportion of actual presences that are in the core
609 habitat, which can therefore give managers an increased confidence that this core
610 habitat is the correct area to protect. To provide managers with confidence in
611 ensuring the protection of species, two elements are needed, first that we are sure
612 that the species are present within the core habitat (the PPV). Second, that outside
613 this core habitat, the species is rarely present (the NPV), and therefore they are
614 not 'missing' key areas to protect. The CMAP framework enables us to achieve
615 these objectives. The CMAP, also indicates uncertain habitats where the species
616 might be present, but the area is not a top priority habitat to protect because of
617 the lower probability of presence with actual few presences. Since there are more
618 presences in the uncertain habitats relative to unsuitable habitats, if the
619 management measures in the core habitat are not sufficient, then measures could
620 be put in place to start protecting uncertain habitats.

621

622 The framework was tested on seven species with contrasted level of available
623 information and different types of spatial distributions. We were therefore able to
624 assess how the CMAP behaves through a range of case studies and extract some
625 generic results about the sensitivity of our modelling framework to the data input.
626 Specifically, our results show how when there are sufficient presences and
627 inversely absences in an area, the CMAP can accurately predict the presence and
628 absence of a species respectively. However, when presences are more dispersed
629 with absences in the same area, then uncertain areas are mapped. When

630 comparing these areas with the Ensemble model, these areas are predicted as the
631 species being present or absent, highlighting how the CMAP framework reduces
632 over- or under-predictions.

633

634 Since the ensemble model averages the three models, the 'core' and 'unsuitable'
635 habitats were predicted with less accuracy than that of the CMAP. Norberg et al.,
636 (2019) also compared a variety of models, including hierarchical models, to
637 ensemble models using the five best-performing models, and found that spatially
638 explicit hierarchical models outperformed ensemble models. Another method used
639 to improve the certainty of ensemble models is through employing bounding boxes.
640 These are useful methods to show consensus between models, especially when
641 numerous models are used. However, when fewer models are tested, as was the
642 case here, this can lead to under-prediction as observed when only selecting areas
643 where all three models agreed. For larger ensemble models, a consensus method
644 can be implemented where half the models can be used to predict the presence of
645 a species (Araújo & New, 2007). With a smaller dataset, an ensemble of small
646 species should be trialled and compared to this approach. Given the computational
647 intensity of this approach, it was not possible to test here (Breiner et al., 2018).

648

649 Using the CMAP, numerous SDMs can be trialled and applied. As discussed within
650 section 2.1 Step 1 of the methods, the choice of the SDMs and thresholds used will
651 depend upon the dataset, its biases and the objectives of the study (Crisfield et
652 al., 2024; Guisan et al., 2013; Jeliaskov et al., 2022; Robinson et al., 2011). A
653 trade-off between omission and commission rate does need to be made in
654 conservation and management plans (Jeliaskov et al., 2022; Liu et al., 2005;

655 Loisel et al., 2003). By using the uncertainty maps in line with the CMAP maps,
656 areas of higher and lower confidence in species predicted presence and absence
657 can be understood and taken into consideration when implementing species
658 management measures.

659

660 Due to the very low prevalence of these species, cross-validation was not possible
661 in this study, cross-validation should be considered to test for overfitting. A
662 multispecies model was not implemented here since it was deemed that the
663 species do not belong to the same community (Belmont et al., 2022). Further, we
664 wanted to test the efficiency of the method to model species with varying ratios of
665 presence and biases. Ideally, life history trait variations and seasonal-specific SDMs
666 should be undertaken (Belmont et al., 2022; Elliott et al., 2020; Frans et al., 2018).
667 It should also be noted that factors affecting species distribution can occur at
668 different spatial and temporal scales. Multi-scale and -occupancy status
669 distribution models may capture different dimensions of a species distribution and
670 reduce uncertainty (Guillera-Arroita, 2017; Jeliaskov et al., 2022; Vicente et al.,
671 2011). Within the present study, the presence data was too sparse to undertake
672 such analyses.

673

674.2. *The role of MPAs for diadromous fish*

675 Results show that numerous MPAs have not been designated to protect diadromous
676 fish, despite diadromous fish declines in recent years and IUCN national red-list
677 evaluations (Lassalle et al., 2008; Limburg and Waldman, 2009; Freyhof & Brooks,
678 2011; IUCN, 2022). When using the model outputs to evaluate MPAs, most of them
679 are relatively well located (close to the coast) given diadromous fish fresh-water

680 requirements, but not all MPAs effectively cover the habitat continuum toward
681 transitional water (Elliott, et al., 2023a). Furthermore, numerous MPAs that have
682 been specifically designated to protect these species fall out of the predicted core
683 habitats. This is concerning since it demonstrates the inadequacy and shortfall of
684 MPAs (Araújo et al., 2019; Sundblad et al., 2011; Thomas et al., 2014) for these
685 species. Given the rarity of diadromous fish and the sparse knowledge of their
686 distribution at sea, the outputs from these SDMs provide a guide for subsequent
687 field surveys (Sofaer et al., 2019).

688

689 Protected areas are recognised as not being the ‘panacea’ for species protection,
690 but rather a component of species protection measures (Claudet, 2018; Game et
691 al., 2009). For MPAs to be effective, prior knowledge of the species and their
692 habitat, is essential, in addition to the implementation of effective management
693 and control measures (Birkmanis et al., 2020; Guisan et al., 2013; Halpern &
694 Warner, 2003; Takashina & Mougj, 2014). Under-protection of a species habitat
695 may lead to difficulties in preserving a viable population (Guillera-Arroita et al.,
696 2015; Guisan et al., 2013). Here we highlight how the existing MPA network could
697 protect key functional habitats of protected and threatened diadromous fish during
698 their at-sea life-history stages, should managers implement measures to protect
699 these species. With more presence data, future studies should investigate applying
700 this method to temporal data for multistate modelling, with uncertainty, and
701 forecast modelling to investigate the impact of climate change (Guillera-Arroita,
702 2017; Guisan et al., 2013; Sofaer et al., 2019). Due to the low presence of the
703 species modelled here over the course of the year and across years, this was not
704 possible to investigate here. To help managers with the challenging priorities of

36

Confidential Review copy

705 setting trade-off management measures to protect species, whilst still ensuring
706 economic activities can persist, pressures can be overlaid onto the predictions to
707 help prioritise areas of protection and conservation efforts (e.g., Halpern et al.,
708 2008; Vicente et al., 2011; Villero et al., 2017).

709

710 **3. Conclusion**

711 The CMAP methodology presented here applies to a wide range of species and
712 circumstances in wildlife conservation management. The method not only enables
713 ‘core’ and ‘unsuitable’ habitats for rare and data-poor species to be modelled with
714 high accuracy and confidence for managers but also demonstrates how this
715 methodology can improve the adequacy of an MPA network, should measures to
716 protect the species be considered (Guisan et al., 2013). Overestimating prevalence
717 could lead to missing conservation targets, whereas underestimation of prevalence
718 to protect the species of concern may lead to more costly targets (Commander et
719 al., 2022; Guillera-Arroita et al., 2015; Guisan et al., 2013; Sofaer et al., 2019).
720 Being able to accurately model species distribution is critical to reliable and
721 transparent biodiversity and conservation assessments (Araújo et al., 2019; Guisan
722 et al., 2013; Sofaer et al., 2019), and may be able to contribute to population
723 viability (Guillera-Arroita et al., 2015; Vicente et al., 2011). Finally, our study
724 highlights how existing MPAs could potentially protect data-deficient, and rare
725 species which are currently lacking in protection.

726

727 **References**

728 Aarts, G., Fieberg, J., & Matthiopoulos, J. (2012). Comparative interpretation of
729 count, presence-absence and point methods for species distribution models.

- 730 Methods in Ecology and Evolution, 3, 177-187.
731 <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00141.x>
- 732 Allouche, O., Tsoar, A., & Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species
733 distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS).
734 Journal of Applied Ecology, 43(6), 1223-1232.
735 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>
- 736 Amirkhiz, R. G., Dixon, M. D., Palmer, J. S., & Swanson, D. L. (2021). Investigating
737 niches and distribution of a rare species in a hierarchical framework:
738 Virginia's Warbler (*Leiothlypis virginiae*) at its northeastern range limit.
739 Landscape Ecology, 36, 1039-1054. [https://doi.org/10.1007/s10980-021-](https://doi.org/10.1007/s10980-021-01217-7)
740 01217-7
- 741 Araújo, M. B., Anderson, R. P., Márcia Barbosa, A., Beale, C. M., Dormann, C. F.,
742 Early, R., Garcia, R. A., Guisan, A., Maiorano, L., Naimi, B., O'Hara, R. B.,
743 Zimmermann, N. E., & Rahbek, C. (2019). Standards for distribution models
744 in biodiversity assessments. Science Advances, 5(1), 1-12.
745 <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat4858>
- 746 Araújo, M. B., & Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution
747 modelling. Journal of Biogeography, 33, 1677-1688.
748 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x>
- 749 Araújo, M., & New, M. (2007). Ensemble forecasting of species distributions. Trends
750 in Ecology & Evolution, 22, 42-47.
751 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.010>
- 752 Bean, W. T., Stafford, R., & Brashares, J. S. (2012). The effects of small sample
753 size and sample bias on threshold selection and accuracy assessment of

- 754 species distribution models. *Ecography*, 35, 250-258.
755 <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06545.x>
- 756 Belmont, J., Miller, C., Scott, M., & Wilkie, C. (2022). A new statistical approach
757 for identifying rare species under imperfect detection. *Diversity and*
758 *Distributions*, 28(5), 882-893. <https://doi.org/10.1111/ddi.13495>
- 759 Berkson, J., & Thorson, J. T. (2015). The determination of data-poor catch limits in
760 the United States: is there a better way? *ICES Journal of Marine Science*,
761 72(1), 237-242. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu085>
- 762 Birkmanis, C. A., Partridge, J. C., Simmons, L. W., Heupel, M. R., & Sequeira, A.
763 M. M. (2020). Shark conservation hindered by lack of habitat protection.
764 *Global Ecology and Conservation*, 21, e00862.
765 <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00862>
- 766 Breiner, F. T., Guisan, A., Bergamini, A., & Nobis, M. P. (2015). Overcoming
767 limitations of modelling rare species by using ensembles of small models.
768 *Methods in Ecology and Evolution*, 6(10), 1210-1218.
769 <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12403>
- 770 Breiner, F. T., Nobis, M. P., Bergamini, A., & Guisan, A. (2018). Optimizing
771 ensembles of small models for predicting the distribution of species with few
772 occurrences. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 802-808.
773 <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12957>
- 774 Brewer, M. J., Butler, A., & Cooksley, S. L. (2016). The relative performance of
775 AIC, AIC C and BIC in the presence of unobserved heterogeneity. *Methods in*
776 *Ecology and Evolution*, 7(6), 679-692. [https://doi.org/10.1111/2041-](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12541)
777 [210X.12541](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12541)

- 778 Claudet, J. (2018). Six conditions under which MPAs might not appear effective
779 (when they are). *ICES Journal of Marine Science*, 75(3), 1172-1174.
780 <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx074>
- 781 Cochrane, K. L., Andrew, N. L., & Parma, A. M. (2011). Primary fisheries
782 management: A minimum requirement for provision of sustainable human
783 benefits in small-scale fisheries. *Fish and Fisheries*, 12(3), 275-288.
784 <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2010.00392.x>
- 785 Commander, C. J. C., Barnett, L. A. K., Ward, E. J., Anderson, S. C., & Essington,
786 T. E. (2022). The shadow model: how and why small choices in spatially
787 explicit species distribution models affect predictions. *PeerJ*, 10, e12783.
788 <https://doi.org/10.7717/peerj.12783>
- 789 Cornou, A., Quinio-scavinner, M., Delaunay, D., Dimeet, J., Goascoz, N., Dube, B.,
790 Fauconnet, L., & Rochet, M. (2015). Observations à bord des navires de
791 pêche professionnelle. Bilan de l'échantillonnage 2014.
792 <https://doi.org/10.13155/39722>
- 793 Crisfield, V. E., Guillaume Blanchet, F., Raudsepp-Hearne, C., & Gravel, D. (2024).
794 How and why species are rare: towards an understanding of the ecological
795 causes of rarity. *Ecography*, 2, e07037. <https://doi.org/10.1111/ecog.07037>
- 796 Domisch, S., Friedrichs, M., Hein, T., Borgwardt, F., Wetzig, A., Jähnig, S. C., &
797 Langhans, S. D. (2018). Spatially explicit species distribution models: A
798 missed opportunity in conservation planning? *Diversity and Distributions*,
799 25(5), 758-769. <https://doi.org/10.1111/ddi.12891>
- 800 Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz,
801 J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T.,
802 McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K.,

- 803 Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013). Collinearity: a review of methods to
804 deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*,
805 36, 27-46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- 806 Dormann, C. F., McPherson, J. M., Araújo, M. B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G.,
807 Davies, R. G., Hirzel, A., Jetz, W., Daniel Kissling, W., Kühn, I., Ohlemüller,
808 R., Peres-Neto, P. R., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F. M., & Wilson,
809 R. (2007). Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of
810 species distributional data: a review. *Ecography*, 30, 609-628.
811 <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05171.x>
- 812 Dormann, C. F., Purschke, O., Márquez, J. R. G., Lautenbach, S., & Schröder, B.
813 (2008). Components of uncertainty in species distribution analysis: A case
814 study of the great grey shrike. *Ecology*, 89(12), 3371-3386.
815 <https://doi.org/10.1890/07-1772>.
- 816 Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A.,
817 Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J.,
818 Lohmann, L. G., Loiselle, B. a., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M.,
819 Nakazawa, Y., Overton, J. M. C., Peterson, A. T., Zimmermann, N. E.
820 (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from
821 occurrence data. *Ecography*, 29, 129-151.
- 822 Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species Distribution Models: Ecological
823 Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of*
824 *Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 677-697.
825 <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- 826 Elliott, S. A. M., Acou, A., Beaulaton, L., Guitton, J., Réveillac, E., & Rivot, E.
827 (2023a). Modelling the distribution of rare and data-poor diadromous fish at

- 828 sea for protected area management. *Progress in Oceanography*, 210, 102924.
829 <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102924>
- 830 Elliott, S. A. M., Carpentier, A., Feunteun, E., & Trancart, T. (2020). Distribution
831 and life history trait models indicate vulnerability of skates. *Progress in*
832 *Oceanography*, 181, 102256. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102256>
- 833 Elliott, S. A. M., Deleys, N., Beaulaton, L., Rivot, E., Réveillac, E., & Acou, A.
834 (2023b). Fisheries-dependent and -Independent data used to model the
835 distribution of diadromous fish at-sea. *Data in Brief*, 48, 109107.
836 <https://doi.org/10.1016/j.dib.2023.109107>
- 837 Engler, R., Guisan, A., & Rechsteiner, L. (2004). An improved approach for
838 predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence
839 and pseudo-absence data. *Journal of Applied Ecology*, 41, 263-274.
840 <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00881.x>
- 841 Erickson, K. D., & Smith, A. B. (2023). Modeling the rarest of the rare: a
842 comparison between multi-species distribution models, ensembles of small
843 models, and single-species models at extremely low sample sizes.
844 *Ecography*, 6, 1-12. <https://doi.org/10.1111/ecog.06500>
- 845 ERSEM. (2020). NEMO-ERSEM and POLCOMS-ERSEM. Licence to use Copernicus
846 Products. Reading, UK. DOI.org/10.24381/cds.dcc9295c
847 [https://cds.climate.copernicus.eu/cdsapp#!dataset/10.24381/cds.dcc9295](https://cds.climate.copernicus.eu/cdsapp#!dataset/10.24381/cds.dcc9295c?tab=overview)
848 [c?tab=overview](https://cds.climate.copernicus.eu/cdsapp#!dataset/10.24381/cds.dcc9295c?tab=overview)
- 849 Fielding, A. H., & Bell, J. F. (1997). A review of methods for the assessment of
850 prediction errors in conservation presence / absence models. *Environmental*
851 *Conservation*, 24(1), 38-49.

- 852 Frans, V. F., Augé, A. A., Edelhoff, H., Erasmi, S., Balkenhol, N., & Engler, J. O.
853 (2018). Quantifying apart what belongs together: A multi-state species
854 distribution modelling framework for species using distinct habitats. *Methods*
855 in *Ecology and Evolution*, 9, 98-108. [https://doi.org/10.1111/2041-](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12847)
856 [210X.12847](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12847)
- 857 Freeman, E. A., & Moisen, G. G. (2008). A comparison of the performance of
858 threshold criteria for binary classification in terms of predicted prevalence
859 and kappa. *Ecological Modelling*, 217, 48-58.
860 <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.05.015>
- 861 Freyhof, J. and Brooks, E. (2011). European Red List of Freshwater Fishes.
862 Luxembourg: Publications Office of the European Union.
863 [https://ec.europa.eu/environment/nature/](https://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/redlist/downloads/European_freshwater_fishes.pdf)
864 [conservation/species/redlist/downloads/European_freshwater_fishes.pdf](https://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/redlist/downloads/European_freshwater_fishes.pdf)
865 (last accessed 30/05/2022).
- 866 Game, E. T., Grantham, H. S., Hobday, A. J., Pressey, R. L., Lombard, A. T.,
867 Beckley, L. E., Gjerde, K., Bustamante, R., Possingham, H. P., & Richardson,
868 A. J. (2009). Pelagic protected areas: the missing dimension in ocean
869 conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 360-369.
870 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.01.011>
- 871 Gelman, A., Jakulin, A., Pittau, M. G., & Su, Y.-S. (2008). A weakly informative
872 default prior distribution for logistic and other regression models. *The Annals*
873 *of Applied Statistics*, 2(4), 1360-1383. <https://doi.org/10.1214/08-AOAS191>
- 874 Guillera-Aroita, G. (2017). Modelling of species distributions, range dynamics and
875 communities under imperfect detection: advances, challenges and

- 876 opportunities. *Ecography*, 40(2), 281-295.
877 <https://doi.org/10.1111/ecog.02445>
- 878 Guillera-Arroita, G., Lahoz-Monfort, J. J., Elith, J., Gordon, A., Kujala, H., Lentini,
879 P. E., McCarthy, M. A., Tingley, R., & Wintle, B. A. (2015). Is my species
880 distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications.
881 *Global Ecology and Biogeography*, 24, 276-292.
882 <https://doi.org/10.1111/geb.12268>
- 883 Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more
884 than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8(9), 993-1009.
885 <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- 886 Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J. B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P. R.,
887 Tulloch, A. I. T., Regan, T. J., Brotons, L., McDonald-Madden, E.,
888 Mantyka-Pringle, C., Martin, T. G., Rhodes, J. R., Maggini, R., Setterfield, S.
889 A., Elith, J., Schwartz, M. W., Wintle, B. A., Broennimann, O., Austin, M., ...
890 Buckley, Y. M. (2013). Predicting species distributions for conservation
891 decisions. *Ecology Letters*, 16, 1424-1435.
892 <https://doi.org/10.1111/ele.12189>
- 893 Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in
894 ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147-186. [https://doi.org/10.1016/S0304-](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
895 [3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- 896 Halpern, B. S., Frazier, M., Potapenko, J., Casey, K. S., Koenig, K., Longo, C.,
897 Lowndes, J. S., Rockwood, R. C., Selig, E. R., Selkoe, K. A., & Walbridge, S.
898 (2015). Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the
899 world's ocean. *Nature Communications*, 6, 1-7.
900 <https://doi.org/10.1038/ncomms8615>

- 901 Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa,
902 C., Bruno, J. F., Casey, K. S., Ebert, C., Fox, H. E., Fujita, R., Heinemann,
903 D., Lenihan, H. S., Madin, E. M. P., Perry, M. T., Selig, E. R., Spalding, M.,
904 Steneck, R., & Watson, R. (2008). A Global Map of Human Impact on Marine
905 Ecosystems. *Science*, 319(5865), 948-952.
906 <https://doi.org/10.1126/science.1149345>
- 907 Halpern, B. S., & Warner, R. R. (2003). Matching marine reserve design to reserve
908 objectives. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 270, 1871-
909 1878. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2405>
- 910 Hao, T., Elith, J., Guillera-Arroita, G., & Lahoz-Monfort, J. J. (2019). A review of
911 evidence about use and performance of species distribution modelling
912 ensembles like BIOMOD. *Diversity and Distributions*, 25(5), 839-852.
913 <https://doi.org/10.1111/ddi.12892>
- 914 Higginson, A. D. (2017). Conflict over non-partitioned resources may explain
915 between-species differences in declines: the anthropogenic competition
916 hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71(7), 99.
917 <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2327-z>
- 918 Hilborn, R. (2007). Moving to sustainability by learning from successful fisheries.
919 *Ambio: A Journal of the Human Environment*, 36(4), 296-303.
920 [https://doi.org/10.1579/0044-7447\(2007\)36](https://doi.org/10.1579/0044-7447(2007)36)
- 921 Hosmer, D., Lemeshow, S., & Sturdivant, R. X. (2013). Logistic Regression Models
922 for Multinomial and Ordinal Outcomes. In *Applied Logistic Regression (Third,*
923 *pp. 269-311). John Wiley & Sons, Inc.*
924 <https://doi.org/10.1002/9781118548387.ch8>

- 925 Isaac, N. J. B., Jarzyna, M. A., Keil, P., Dambly, L. I., Boersch-Supan, P. H.,
926 Browning, E., Freeman, S. N., Golding, N., Guillera-Aroita, G., Henrys, P.
927 A., Jarvis, S., Lahoz-Monfort, J., Pagel, J., Pescott, O. L., Schmucki, R.,
928 Simmonds, E. G., & O'Hara, R. B. (2020). Data Integration for Large-Scale
929 Models of Species Distributions. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(1), 56-67.
930 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.08.006>
- 931 IUCN. (2022). National red list. [https://www.nationalredlist.org/search2/species-](https://www.nationalredlist.org/search2/species-search/)
932 [search/](https://www.nationalredlist.org/search2/species-search/) (last accessed 30/05/2022)
- 933 IUCN. (2012). IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second edition.
934 Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN. iv + 32pp
- 935 Jeliaskov, A., Gavish, Y., Marsh, C. J., Geschke, J., Brummitt, N., Rocchini, D.,
936 Haase, P., Kunin, W. E., & Henle, K. (2022). Sampling and modelling rare
937 species: Conceptual guidelines for the neglected majority. *Global Change*
938 *Biology*, 28, 3754-3777. <https://doi.org/10.1111/gcb.16114>
- 939 Jiménez-Valverde, A., & Lobo, J. M. (2007). Threshold criteria for conversion of
940 probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta*
941 *Oecologica*, 31(3), 361-369. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2007.02.001>
- 942 Kappel, C. V. (2005). Losing pieces of the puzzle: Threats to marine, estuarine, and
943 diadromous species. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(5), 275-
944 282. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0275:LPOTPT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0275:LPOTPT]2.0.CO;2)
- 945 Keil, P., Belmaker, J., Wilson, A. M., Unitt, P., & Jetz, W. (2013). Downscaling of
946 species distribution models: a hierarchical approach. *Methods in Ecology and*
947 *Evolution*, 4, 82-94. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00264.x>
- 948 Kohavi, R. (1995). A study of cross-validation and bootstrap for accuracy estimation
949 and model selection. In *Ijcai*, 14, 1137-1145.

- 950 Korpinen, S., Laamanen, L., Bergström, L., Nurmi, M., Andersen, J. H.,
951 Haapaniemi, J., Harvey, E. T., Murray, C. J., Peterlin, M., Kallenbach, E.,
952 Klančnik, K., Stein, U., Tunesi, L., Vaughan, D., & Reker, J. (2021).
953 Combined effects of human pressures on Europe's marine ecosystems.
954 *Ambio*, 50, 1325-1336. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01482-x>
- 955 Lambert, C., Authier, M., Dorémus, G., Laran, S., Panigada, S., Spitz, J., Van
956 Canneyt, O., & Ridoux, V. (2020). Setting the scene for Mediterranean
957 litterscape management: The first basin-scale quantification and mapping of
958 floating marine debris. *Environmental Pollution*, 263, 114430.
959 <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114430>
- 960 Lassalle, G., Béguet, M., Beaulaton, L., & Rochard, E. (2008). Diadromous fish
961 conservation plans need to consider global warming issues: An approach
962 using biogeographical models. *Biological Conservation*, 141, 1105-1118.
963 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.02.010>
- 964 Latimer, A. M., Wu, S., Gelfand, A. E., & Silander Jr., J. A. (2006). Building
965 Statistical Models To Analyze Species Distributions. *Ecological Applications*,
966 16(1), 33-50. <https://doi.org/10.1890/04-0609>
- 967 Legrand, M., Briand, C., Buisson, L., Artur, G., Azam, D., Baisez, A., Barracou, D.,
968 Bourré, N., Carry, L., Caudal, A.-L., Charrier, F., Corre, J., Croguennec, E.,
969 Der Mikaélian, S., Josset, Q., Le Gurun, L., Schaeffer, F., & Laffaille, P.
970 (2020). Contrasting trends between species and catchments in diadromous
971 fish counts over the last 30 years in France. *Knowledge & Management of*
972 *Aquatic Ecosystems*, 421(7), 1-23. <https://doi.org/10.1051/kmae/2019046>

- 973 Limburg, K. E., & Waldman, J. R. (2009). Dramatic Declines in North Atlantic
974 Diadromous Fishes. *BioScience*, 59(11), 955-965.
975 <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.11.7>
- 976 Liu, C., Berry, P. M., Dawson, T. P., & Pearson, R. G. (2005). Selecting thresholds
977 of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, 28, 385-
978 393. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.03957.x>
- 979 Liu, C., Newell, G., & White, M. (2019). The effect of sample size on the accuracy
980 of species distribution models: considering both presences and pseudo-
981 absences or background sites. *Ecography*, 42, 535-548.
982 <https://doi.org/10.1111/ecog.03188>
- 983 Liu, C., White, M., & Newell, G. (2011). Measuring and comparing the accuracy of
984 species distribution models with presence-absence data. *Ecography*, 34(2),
985 232-243. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06354.x>
- 986 Loiselle, B. A., Howell, C. A., Graham, C. H., Goerck, J. M., Brooks, T., Smith, K.
987 G., & Williams, P. H. (2003). Avoiding Pitfalls of Using Species Distribution
988 Models in Conservation Planning. *Conservation Biology*, 17(6), 1591-1600.
989 <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2003.00233.x>
- 990 Lomba, A., Pellissier, L., Randin, C., Vicente, J., Moreira, F., Honrado, J., &
991 Guisan, A. (2010). Overcoming the rare species modelling paradox: A novel
992 hierarchical framework applied to an Iberian endemic plant. *Biological
993 Conservation*, 143(11), 2647-2657.
994 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.007>
- 995 Lopes, P. F. M., Verba, J. T., Begossi, A., & Pennino, M. G. (2019). Predicting
996 species distribution from fishers' local ecological knowledge: a new
997 alternative for data-poor management. *Canadian Journal of Fisheries and*

- 998 Aquatic Sciences, 76(8), 1423-1431. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2018->
999 0148
- 1000 Lotze, H. K., Lenihan, H. S., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R. G., Kay, M.
1001 C., Kidwell, S. M., Kirby, M. X., Peterson, C. H., & Jackson, J. B. C. (2006).
1002 Depletion, Degradation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal
1003 Seas. *Science*, 312, 1806-1809. <https://doi.org/10.1126/science.1128035>
- 1004 MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Royle, A. A., &
1005 Langtimm, C. A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection
1006 probabilities are less than one. *Ecology*, 83(8), 2248-2255.
1007 [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2248:ESORWD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2248:ESORWD]2.0.CO;2)
- 1008 Manel, S., Ceri Williams, H., & Ormerod, S. J. (2001). Evaluating presence -
1009 absence models in ecology : the need to account for prevalence. *Journal of*
1010 *Applied Ecology*, 38, 921-931.
1011 <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00647.x>
- 1012 Maxwell, D., & Jennings, S. (2005). Power of monitoring programmes to detect
1013 decline and recovery of rare and vulnerable fish. *Journal of Applied Ecology*,
1014 42, 25-37. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01000.x>
- 1015 Norberg, A., Abrego, N., Blanchet, F. G., Adler, F. R., Anderson, B. J., Anttila, J.,
1016 Araújo, M. B., Dallas, T., Dunson, D., Elith, J., Foster, S. D., Fox, R.,
1017 Franklin, J., Godsoe, W., Guisan, A., O'Hara, B., Hill, N. A., Holt, R. D., Hui,
1018 F. K. C., ... Ovaskainen, O. (2019). A comprehensive evaluation of predictive
1019 performance of 33 species distribution models at species and community
1020 levels. *Ecological Monographs*, 89(3), e01374.
1021 <https://doi.org/10.1002/ecm.1370>

- 1022 Northrup, J. M., & Gerber, B. D. (2018). A comment on priors for Bayesian
1023 occupancy models. *PLOS ONE*, 13(2), e0192819.
1024 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192819>
- 1025 Orofino, S., McDonald, G., Mayorga, J., Costello, C., & Bradley, D. (2023).
1026 Opportunities and challenges for improving fisheries management through
1027 greater transparency in vessel tracking. *ICES Journal of Marine Science*, 80,
1028 675-689. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsad008>
- 1029 Pointin, F., Cornou, A. S., Prod'homme, R., Taupin, N., & Rochet, M. J. (2018). A
1030 method to address the non-random spatial distribution of on-board observer
1031 data to map landings and discards. *Fisheries Research*, 199(August 2017),
1032 242-251. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.10.023>
- 1033 Probst, W. N., Stelzenmüller, V., Rambo, H., Moriarty, M., & Greenstreet, S. P. R.
1034 (2021). Identifying core areas for mobile species in space and time: A case
1035 study of the demersal fish community in the North Sea. *Biological
1036 Conservation*, 254, 108946. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108946>
- 1037 Robinson, L. M., Elith, J., Hobday, a. J., Pearson, R. G., Kendall, B. E.,
1038 Possingham, H. P., & Richardson, a. J. (2011). Pushing the limits in marine
1039 species distribution modelling: lessons from the land present challenges and
1040 opportunities. *Global Ecology and Biogeography*, 20(6), 789-802.
1041 <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00636.x>
- 1042 Simmonds, E. G., Jarvis, S. G., Henrys, P. A., Isaac, N. J. B., & O'Hara, R. B.
1043 (2020). Is more data always better? A simulation study of benefits and
1044 limitations of integrated distribution models. *Ecography*, 43, 1413-1422.
1045 <https://doi.org/10.1111/ecog.05146>

- 1046 Sofaer, H. R., Jarnevich, C. S., Pearse, I. S., Smyth, R. L., Auer, S., Cook, G. L.,
1047 Edwards, T. C., Guala, G. F., Howard, T. G., Morissette, J. T., & Hamilton,
1048 H. (2019). Development and Delivery of Species Distribution Models to
1049 Inform Decision-Making. *BioScience*, 69, 544-557.
1050 <https://doi.org/10.1093/biosci/biz045>
- 1051 Soley-Guardia, M., Alvarado-Serrano, D. F., & Anderson, R. P. (2024). Top ten
1052 hazards to avoid when modeling species distributions: a didactic guide of
1053 assumptions, problems, and recommendations. *Ecography*, e06852.
1054 <https://doi.org/10.1111/ecog.06852>
- 1055 Spiegelhalter, D. J., Best, N. G., Carlin, B. P., & van der Linde, A. (2002). Bayesian
1056 measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical*
1057 *Society: Series B (Statistical Methodology)*, 64(4), 583-639.
1058 <https://doi.org/10.1111/1467-9868.00353>
- 1059 Sundblad, G., Bergström, U., & Sandström, A. (2011). Ecological coherence of
1060 marine protected area networks: a spatial assessment using species
1061 distribution models. *Journal of Applied Ecology*, 48(1), 112-120.
1062 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01892.x>
- 1063 Takashina, N., & Mougé, A. (2014). Effects of marine protected areas on overfished
1064 fishing stocks with multiple stable states. *Journal of Theoretical Biology*,
1065 341, 64-70. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2013.09.027>
- 1066 Teruzzi, A., Di Biagio, V., Feudale, L., Bolzon, G., Lazzari, P., Salon, S., Di Biagio,
1067 V., Coidessa, G., & Cossarini, G. (2021). Mediterranean Sea Biogeochemical
1068 Reanalysis (CMEMS MED-Biogeochemistry, MedBFM3 system) (Version 1) [Data
1069 set]. Copernicus Monitoring Environment Marine Service (CMEMS).

- 1070 Thomas, H. L., Macsharry, B., Morgan, L., Kingston, N., Moffitt, R., Stanwell-Smith,
1071 D., & Wood, L. (2014). Evaluating official marine protected area coverage
1072 for Aichi Target 11: appraising the data and methods that define our
1073 progress. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 24(S2),
1074 8-23. <https://doi.org/10.1002/aqc.2511>
- 1075 Verhelst, P., Reubens, J., Buysse, D., Goethals, P., Van Wichelen, J., & Moens, T.
1076 (2021). Toward a roadmap for diadromous fish conservation: the Big Five
1077 considerations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, fee.2361.
1078 <https://doi.org/10.1002/fee.2361>
- 1079 Vicente, J., Randin, C. F., Gonçalves, J., Metzger, M. J., Lomba, Â., Honrado, J.,
1080 & Guisan, A. (2011). Where will conflicts between alien and rare species
1081 occur after climate and land-use change? A test with a novel combined
1082 modelling approach. *Biological Invasions*, 13, 1209-1227.
1083 <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9952-7>
- 1084 Vieilledent, G., Merow, C., Guelat, J., Latimer, A.M., Kery, M., Gelfand, A.E.,
1085 Wilson, A.M., Mortier, F., Silander Jr., J.A. (2014). hSDM: Hierarchical
1086 Bayesian Species Distribution Models. R package version 1.4.
1087 <https://CRAN.R-project.org/package=hSDM>
- 1088 Villero, D., Pla, M., Camps, D., Ruiz-Olmo, J., & Brotons, L. (2017). Integrating
1089 species distribution modelling into decision-making to inform conservation
1090 actions. *Biodiversity and Conservation*, 26, 251-271.
1091 <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1243-2>
- 1092 Watanabe, S. (2010). Asymptotic Equivalence of Bayes Cross Validation and Widely
1093 Applicable Information Criterion in Singular Learning Theory. *Journal of*
1094 *Machine Learning Research*, 11, 3571-3594. <http://arxiv.org/abs/1004.2316>

- 1095 Wauchope, H. S., Jones, J. P. G., Geldmann, J., Simmons, B. I., Amano, T.,
1096 Blanco, D. E., Fuller, R. A., Johnston, A., Langendoen, T., Mundkur, T.,
1097 Nagy, S., & Sutherland, W. J. (2022). Protected areas have a mixed impact
1098 on waterbirds, but management helps. *Nature*, 605(7908), 103-107.
1099 <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04617-0>
- 1100 White, C., Halpern, B. S., & Kappel, C. V. (2012). Ecosystem service tradeoff
1101 analysis reveals the value of marine spatial planning for multiple ocean uses.
1102 *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(12), 4696-4701.
1103 <https://doi.org/10.1073/pnas>
- 1104 Winship, A. J., Thorson, J. T., Clarke, M. E., Coleman, H. M., Costa, B., Georgian,
1105 S. E., Gillett, D., Grüss, A., Henderson, M. J., Hourigan, T. F., Huff, D. D.,
1106 Kreidler, N., Pirtle, J. L., Olson, J. V., Poti, M., Rooper, C. N., Sigler, M. F.,
1107 Viehman, S., & Whitmire, C. E. (2020). Good Practices for Species
1108 Distribution Modeling of Deep-Sea Corals and Sponges for Resource
1109 Management: Data Collection, Analysis, Validation, and Communication.
1110 *Frontiers in Marine Science*, 7(303), 1-15.
1111 <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00303>
- 1112 Zurell, D., Franklin, J., König, C., Bouchet, P. J., Dormann, C. F., Elith, J., Fandos,
1113 G., Feng, X., Guillera-Arroita, G., Guisan, A., Lahoz-Monfort, J. J., Leitão,
1114 P. J., Park, D. S., Peterson, A. T., Rapacciuolo, G., Schmatz, D. R.,
1115 Schröder, B., Serra-Diaz, J. M., Thuiller, W., ... Merow, C. (2020). A standard
1116 protocol for reporting species distribution models. *Ecography*, 43, 1261-
1117 1277. <https://doi.org/10.1111/ecog.04960>
- 1118

Supporting information

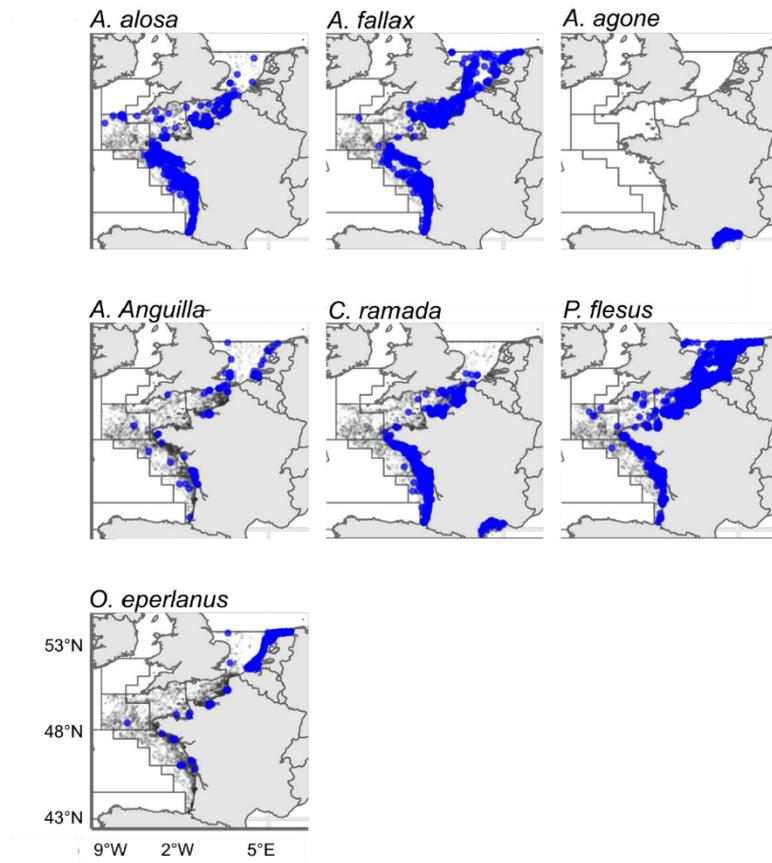


Fig. S1. Diadromous fish presence (blue dots) and absence (light grey dots) data used to model their distribution (2003-2019). Dark grey lines indicate the International Council for the Exploration of the Sea (ICES) statistical divisions.

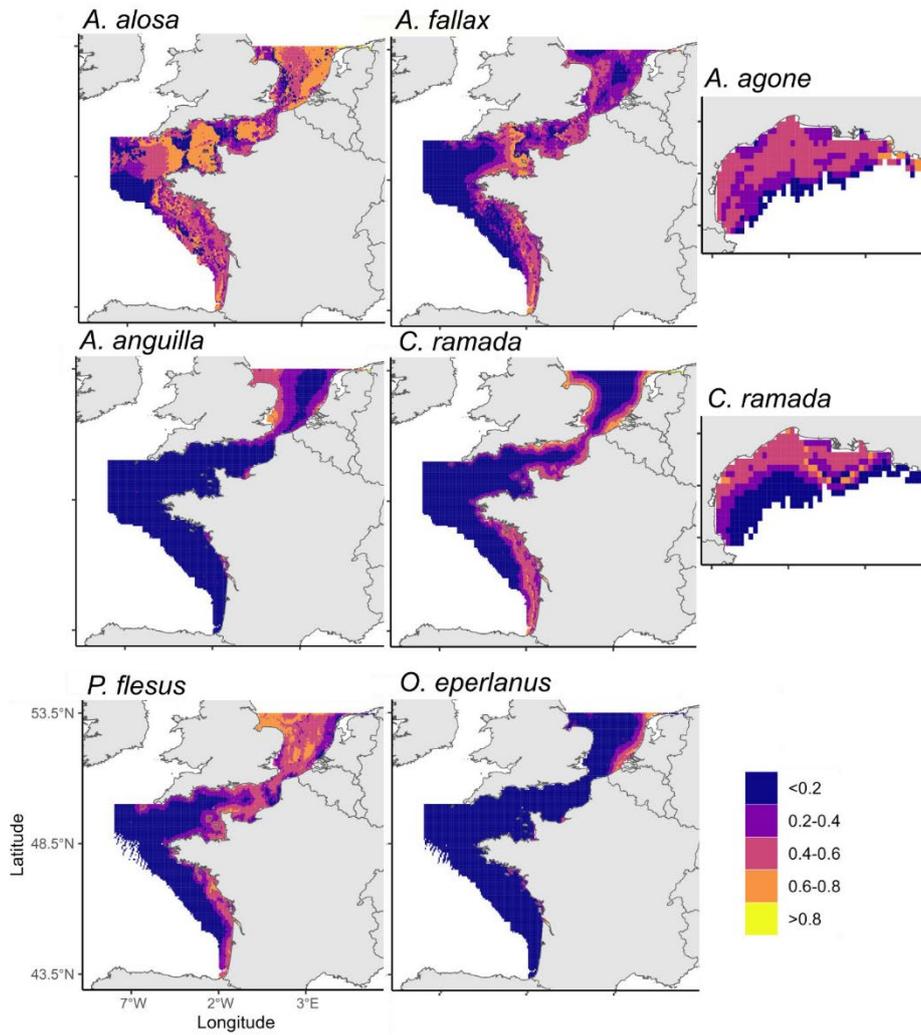


Fig. S2. Diadromous fish Combined Model for Accurate Prediction (CMAP) uncertainty maps.

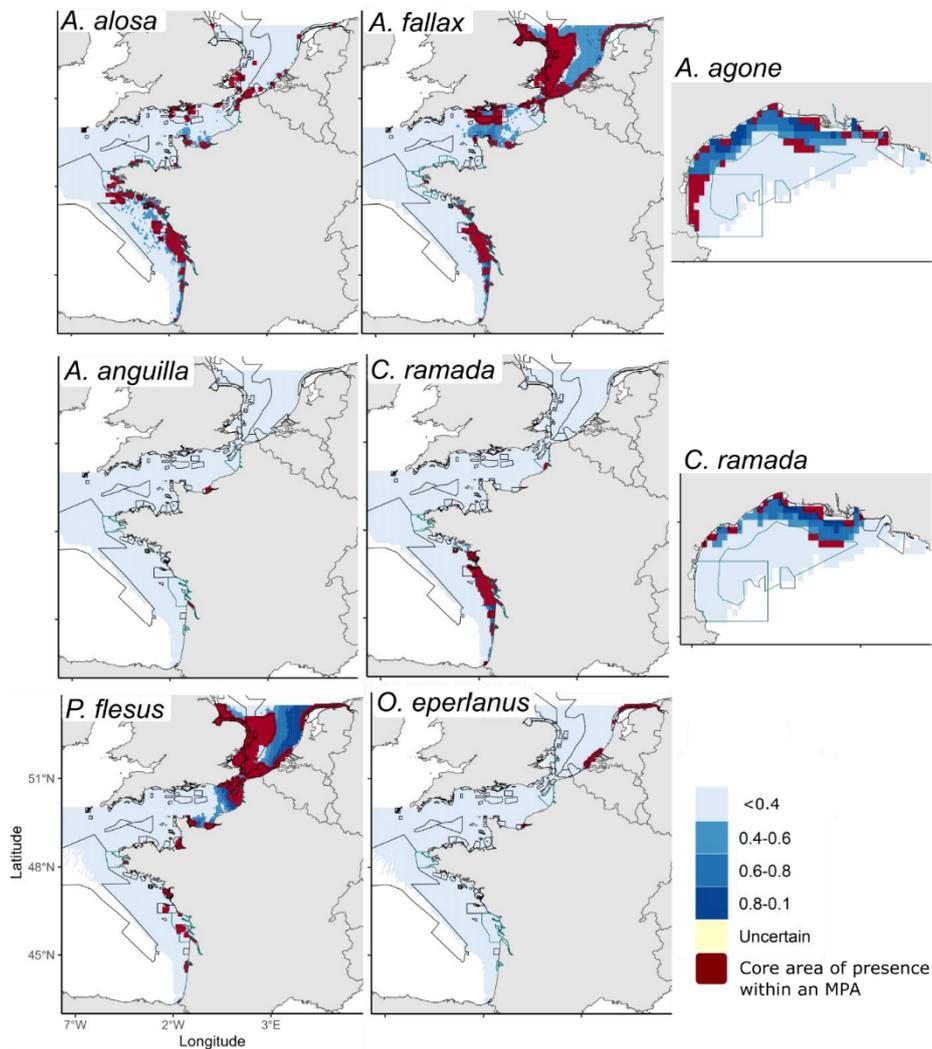


Fig. S3. Diadromous fish ensemble model probability of presence within (dark red) and out with (dark blue tones) Marine Protected Areas (MPAs). Dark red cells are larger than the gridded cells to ensure smaller core areas within MPAs are visible. Black lines represent MPAs without specific management measures, turquoise lines represent MPAs with specific management measures to protect diadromous fish.

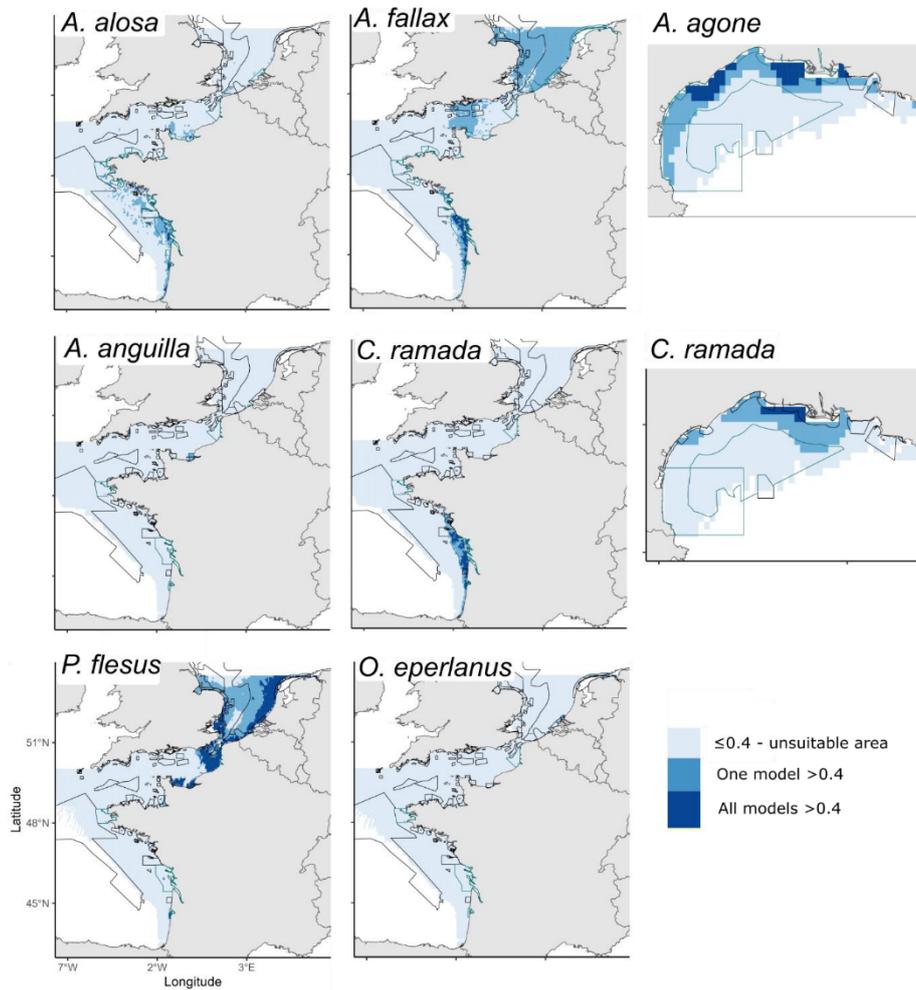


Fig. S4. Diadromous fish ensemble model employing bounding boxes from the three models (Araújo & New, 2007). Dark blue = where all three models are in consensus, medium blue where only one model predicted the presence of the species, and light blue = “unsuitable areas”. Black lines represent MPAs without specific management measures, turquoise lines represent MPAs with specific management measures to protect diadromous fish.

Table S1. Environmental predictors used to analyse diadromous fish distribution.

Variable	Unit	Description / Source
Depth	Meters (m)	Bathymetry data downloaded from National Aeronautics and Space Administration (NASA) Earth Observations project (http://neo.sci.gsfc.nasa.gov) with a 0.04 × 0.04 grid cell resolution by using the General Bathymetric Chart of the Oceans (GEBCO) grid.
Distance to coast	Kilometers (km)	Calculated from a continent shape file
Sediment	Categorical	Broad-scale seabed habitat types (EUSeaMap) downloaded from EMODnet. Four classes were used according to grain size: mud (≤ 2 mm), sand (> 2 and ≤ 4 mm), coarse grain (> 4 mm and 64 mm), and rock (> 64 mm).
Salinity	Practical salinity unit (PSU%)	The salt content of sea water as measured on the practical salinity scale. The mean monthly and yearly (2003-2019) salinity data was modelled at 0.04 × 0.04 decimal degree resolution from Copernicus (ERSEM, 2020). Modelled at 0.04 × 0.04 decimal degree resolution from Teruzzi et al., (2021) for the Mediterranean Sea.
Net primary production	Mole concentration of per meters cubed per second ($\text{mol m}^{-3} \text{s}^{-1}$)	The excess of gross primary production by autotrophs, over the rate at which the autotrophs themselves respire. The mean monthly and yearly (2003-2019) NetPP data was modelled at 0.04 × 0.04 decimal degree resolution from Copernicus (ECMWF, 2020). Modelled at 0.04 × 0.04 decimal degree resolution modelled from Teruzzi et al., (2021) for the Mediterranean Sea.

Table S2. Diadromous fish Binomial (BN), Zero Inflated Binomial (ZIB), Site Occupancy (SO) Intrinsic Conditional Autoregressive Model (iCAR), Ensemble and Combined Model for Accurate Predictions (CMAP) CMAP confusion matrices.

Species	Observed										
	BN iCAR		ZIB iCAR		SO iCAR		Ensemble		CMAP		
	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	
<i>A. alosa</i>	1	212	51	316	619	325	699	296	419	212	51
Uncertain	0	203	5691	99	5123	90	5043	119	5323	90	5043
<i>A. fallax</i>	1	253	68	476	980	463	1004	354	402	253	68
Uncertain	0	321	5858	98	4946	111	4922	220	5524	111	4922
<i>A. agone</i>	1	57	21	69	79	76	95	68	70	57	21
Uncertain	0	30	259	18	201	11	185	19	210	11	185
<i>A. anguilla</i>	1	6	1	20	15	26	19	13	6	26	19
Uncertain	0	54	4451	40	4437	34	4433	47	4446	34	4433
<i>C. ramada (Atlantic)</i>	1	260	85	269	96	317	306	288	146	260	85
Uncertain	0	147	3526	138	3515	90	4268	119	3465	90	3305
<i>C. ramada (Mediterranean)</i>	1	31	14	44	65	44	65	43	48	31	14
Uncertain	0	19	298	6	247	6	247	7	264	6	247
<i>P. flesus</i>	1	674	180	747	540	755	518	741	454	674	180
Uncertain	0	178	4926	105	4566	97	4591	111	4652	97	4591
<i>O. eperlanus</i>	1	44	3	56	27	54	23	53	16	44	3
Uncertain	0	35	5322	23	5298	25	5302	26	5309	22	5297

6

Confidential Review copy

Table S3. Species distribution model metric results. BNiCAR = Binomial Intrinsic Conditional Autoregressive Model, ZIB = Zero inflated binomial, SO = Site Occupancy, AUC = Area Under the Receiver Operating Curve Score, PCC = Percent Correctly Classified, PPV = Positive Predictive Value, NPV = Negative Predictive Value, CMAP = Combined Model for Accurate Predictions.

Model	Metric	<i>A. alosa</i>	<i>A. fallax</i>	<i>A. agone</i>	<i>A. anguilla</i>	<i>C. ramada Med</i>	<i>C. ramada Atlantic</i>	<i>P. flesus</i>	<i>O. eperlanus</i>
BNiCAR	Hauls	6157	6500	367	4512	362	4018	5958	5404
	Presence	415	574	87	60	50	407	852	79
	PCC	0.96	0.94	0.86	0.99	0.91	0.94	0.94	0.99
	AUC	0.96	0.96	0.91	0.96	0.95	0.96	0.97	0.98
	Sensitivity	0.51	0.44	0.59	0.1	0.62	0.64	0.79	0.56
	Specificity	0.99	0.99	0.96	0.99	0.95	0.98	0.96	0.99
	PPV	0.8	0.79	0.73	0.85	0.69	0.75	0.79	0.94
	NPV	0.97	0.95	0.9	0.99	0.94	0.96	0.96	0.99
	SOiCAR	Hauls	60107	62932	5089	37353	4640	46067	58110
Presence		750	1056	176	101	88	891	2930	237
PCC		0.87	0.83	0.71	0.99	0.8	0.92	0.9	0.99
AUC		0.93	0.89	0.85	0.97	0.89	0.96	0.96	0.98
Sensitivity		0.78	0.81	0.76	0.43	0.88	0.78	0.89	0.68
Specificity		0.88	0.83	0.74	0.99	0.79	0.93	0.9	0.99
PPV		0.32	0.32	0.44	0.58	0.4	0.51	0.59	0.7
NPV		0.98	0.98	0.94	0.99	0.98	0.98	0.98	0.99
ZIBiCAR		Hauls	6157	6500	367	4512	362	4018	5958
	Presence	750	1056	176	101	88	891	2930	237
	PCC	0.88	0.83	0.74	0.98	0.8	0.94	0.89	0.99
	AUC	0.94	0.92	0.86	0.97	0.89	0.96	0.95	0.98
	Sensitivity	0.78	0.71	0.74	0.33	0.88	0.66	0.88	0.71
	Specificity	0.88	0.89	0.79	0.99	0.79	0.97	0.89	0.99
	PPV	0.34	0.33	0.47	0.57	0.4	0.74	0.58	0.67
	NPV	0.98	0.98	0.92	0.99	0.98	0.96	0.98	0.99
	Ensemble	Hauls	6157	6500	367	4512	362	4018	5958
Presence		750	1056	176	101	88	891	2930	237

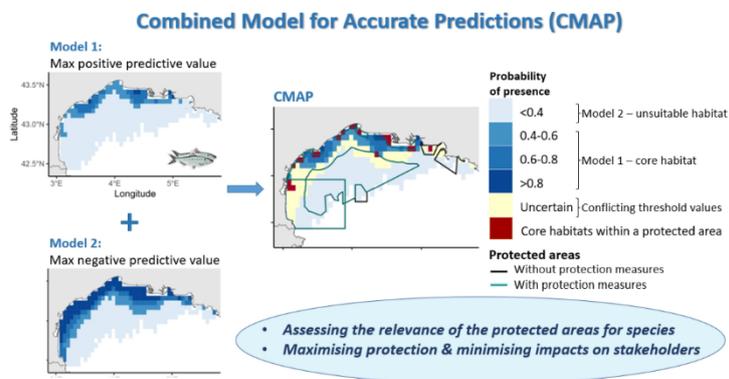
7

Confidential Review copy

	PCC	0.91	0.87	0.76	0.98	0.85	0.93	0.91	0.99
	AUC	0.94	0.93	0.88	0.97	0.91	0.96	0.96	0.98
	Sensitivity	0.71	0.75	0.71	0.22	0.86	0.71	0.87	0.67
	Specificity	0.93	0.88	0.84	0.99	0.85	0.96	0.91	0.99
	PPV	0.4	0.39	0.49	0.68	0.47	0.66	0.62	0.77
	NPV	0.98	0.97	0.92	0.99	0.97	0.97	0.98	0.99
CMAP	PCC	0.97	0.97	0.88	0.99	0.93	0.95	0.95	0.99
	Sensitivity	0.7	0.69	0.84	0.43	0.84	0.74	0.87	0.71
	Specificity	0.99	0.99	0.9	0.99	0.95	0.97	0.96	0.99
	PPV	0.81	0.79	0.73	0.58	0.69	0.75	0.79	0.7
	NPV	0.98	0.98	0.94	0.99	0.98	0.97	0.98	0.99

Confidential Review copy

8



685x361mm (47 x 47 DPI)

Confidential Review copy

Avec le soutien financier de :



**MINISTÈRE
DE LA TRANSITION
ÉCOLOGIQUE
ET DE LA COHÉSION
DES TERRITOIRES**

*Liberté
Égalité
Fraternité*

Ce travail a bénéficié du financement du Ministère de la Transition écologique et de la Cohésion des territoires.

<https://www.ecologie.gouv.fr/>



www.afbiodiversite.fr



<http://www.inrae.fr/>



<https://www.institut-agro-rennes-angers.fr/>



www.univ-pau.fr