

**Relations entre l'ichtyofaune et les marais salés  
macrotidaux :  
l'exemple de la baie du Mont Saint-Michel.**

**Darempredoù etre bed ar pesked hag ar gwernioù sal tre ha lanw  
a-vraz : skouer bae Sant-Mikel.**

**LAFFAILLE Pascal**

**Université de Rennes 1**

**Thèse soutenue le 13 novembre 2000**

N° Ordre de la thèse : 2417

**THESE**

Présentée

DEVANT L'UNIVERSITE DE RENNES 1

Pour obtenir

Le grade de **DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE RENNES 1**

Mention Biologie

Par

**Pascal LAFFAILLE**

Equipe d'accueil : UMR 6553 EcoBio, Université de Rennes 1

Ecole doctorale : Vie – Santé

Composante Universitaire : SVE

**Relations entre l'ichtyofaune et les marais salés macrotidaux :  
L'exemple de la baie du Mont Saint-Michel**

Soutenue le 13 novembre 2000 devant la commission d'examen

Composition du jury :

Mme	Maria José COSTA (Université de Lisbonne)	Rapporteur
Mrs	Christian LEVEQUE (CNRS Meudon)	Rapporteur
	Alain J. CRIVELLI (Tour du Valat)	Examineur
	Yves DESAUNAY (IFREMER Nantes)	Examineur
	Jérôme HUSSENOT (IFREMER Crema L'Houmeau)	Examineur
	Eric FEUNTEUN (Université de Rennes 1)	Codirecteur
	Jean-Claude LEFEUVRE (MNHN Paris, Université de Rennes 1)	Codirecteur

---

# Remerciements

---

Bien qu'une thèse ne soit signée que par un seul auteur, il s'agit avant tout d'un travail d'équipe comme peuvent en attester tous les cosignataires et les personnes remerciées des différentes publications issues de cette thèse. Ne pouvant pas tous les remercier par peur d'en oublier, j'espère qu'ils se reconnaîtront. Le nombre de personnes dont la contribution fut indispensable pour toutes les campagnes d'échantillonnages dépasse aussi de beaucoup les possibilités d'énumération : outre mes collègues, il faut y ajouter un bon nombre d'étudiants et de pêcheurs amateurs.

Toutefois, je ne peux pas oublier de remercier Mme Costa, Mrs Lévêque, Désaunay, Crivelli et Hussenot pour avoir accepté de faire partie du jury.

Un spécial remerciement à Virginie, Isabelle et Olivier qui lors des plus grandes marées ont pris la place des poissons, Jean-Claude et Eric pour m'avoir fait confiance tout au long de ce travail, Alain pour ces très nombreuses traductions en français, et Aurore et mes parents pour avoir supporté sans broncher mes nombreuses absences.

Cette thèse a été financée par :

- L'Union Européenne dans le cadre de 2 contrats de recherches sur le fonctionnement des marais salés de la côte ouest de l'Europe (DG XIII, n° E5V-00098 ; DG XII, ENV4-CT97-0436) ;
- Le syndicat mixte pour le rétablissement du caractère maritime du Mont Saint-Michel et la mission du Mont Saint-Michel dans le cadre d'un contrat d'étude en environnement sur le rétablissement du caractère maritime du Mont Saint-Michel.

Cette thèse a fait l'objet de **9 publications scientifiques acceptées** :

- LAFFAILLE P., BROSSE S., FEUNTEUN E., BAISEZ A., LEFEUVRE J.-C., 1998. Role of fish communities in particulate organic matter fluxes between salt marshes and coastal marine waters in the Mont Saint-Michel Bay. Hydrobiologia, 373/374 : 121-133.
- LAFFAILLE P., FEUNTEUN E., LEFEUVRE J.-C., 1999. Compétition alimentaire entre deux espèces de gobies, *Pomatoschistus lozanoi* (de Buen) et *P. minutus* (Pallas), dans un marais salé macrotidal. Compte Rendu de l'Académie des Sciences III, Sciences de la Vie, 322 : 897-906.
- LAFFAILLE P., FEUNTEUN E., ACOU A., LEFEUVRE J.-C., 2000. Role of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in the transfer of organic matter between marine and freshwater systems. Verh. Internat. Verein. Limnol., 27 : 616-619.
- LAFFAILLE P., LEFEUVRE J.-C., FEUNTEUN E., 2000. Impact of sheep grazing on juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax* L., in tidal salt marshes. Biological Conservation, 96 : 271-277.
- LAFFAILLE P., FEUNTEUN E., LEFEUVRE J.-C., 2001. Composition of fish communities in an European macrotidal salt marshes (the Mont Saint-Michel Bay, France). Estuarine, Coastal and Shelf Science, 51 (4) : 429-438.
- LAFFAILLE P., LEFEUVRE J.-C., SCHRICKE M.T., FEUNTEUN E., 2001. Feeding ecology of 0-group sea bass *Dicentrarchus labrax* in salt marshes of Mont Saint-Michel bay (France). Estuaries, 24 (2) (sous presse).
- LAFFAILLE P., THIEULLE L., FEUNTEUN E., LEFEUVRE J.-C., 2001. Composition du peuplement ichthyologique d'un petit estuaire anthropisé (Le Couesnon, France). Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture, 358 (sous presse).
- LEFEUVRE J.-C., LAFFAILLE P., FEUNTEUN E., 1999. Do fish communities function as biotic vector of organic matter between salt marshes and marine coastal waters ? Aquatic Ecology, 33 : 293-299.
- LEFEUVRE J.-C., BOUCHARD V., FEUNTEUN E., GRARE S., LAFFAILLE P., RADUREAU A., 2000. European salt marshes diversity and functioning: the case study of the Mont Saint-Michel Bay, France. Wetlands Ecology and Management, 8 : 147-161.

De **3 rapports scientifiques** :

- FEUNTEUN E., ROBINET T., LEFEUVRE J.-C., LAFFAILLE P., 2000. Fish communities – salt marsh interactions in the Mont Saint-Michel bay. Task 11. In: European salt marsh modelling, European commission. Contract n° ENV4-CT97-0436.
- LAFFAILLE P., THIEULLE L., FEUNTEUN E., 1999. Etudes de l'ichtyofaune. Rétablissement du caractère maritime du Mont Saint-Michel, études en environnement, volume 2a. Rapport Syndicat mixte pour le rétablissement du caractère maritime du Mont Saint-Michel / Mission du Mont Saint-Michel / Université de Rennes 1, France, 95 p.
- RADUREAU A., JIGOREL A., LAFFAILLE P., LANG F., 1999. Etudes de la grande criche de l'est. Rétablissement du caractère maritime du Mont Saint-Michel, études en environnement, volume 2b. Syndicat mixte pour le rétablissement du caractère maritime du Mont Saint-Michel / Mission du Mont Saint-Michel / Université de Rennes 1, France, 68 p.

Et de **2 publications de vulgarisation** :

- FEUNTEUN E., LAFFAILLE P., 1997. Les peuplements ichthyologiques de la Baie du Mont Saint-Michel. Penn Ar Bed, 164 : 50-56.
- LAFFAILLE P., FEUNTEUN E., 2000. Le peuplement ichthyologique des marais salés de la baie du Mont Saint-Michel. La Manche sauvage. Ouest France : 9-12.

---

# Table des matières

---

<b>INTRODUCTION GENERALE</b>	<b>8</b>
<b>CHAPITRE I : LES PEUPEMENTS ICHTYOLOGIQUES DES MILIEUX SOURCES</b>	<b>15</b>
<b>1. INTRODUCTION</b>	<b>16</b>
<b>2. MATERIELS ET METHODES</b>	<b>18</b>
2.1. SITES D'ETUDES	18
2.1.1. <i>La baie du Mont Saint-Michel</i>	18
2.1.2. <i>Les milieux sources</i>	20
2.2. METHODES D'ECHANTILLONNAGES	22
2.2.1. <i>Dans les vasières tidales</i>	22
2.2.2. <i>Dans l'estuaire du Couesnon</i>	23
2.3. IDENTIFICATION DES ESPECES	25
2.4. GROUPES ECOLOGIQUES	25
2.5. VARIABLES ENVIRONNEMENTALES	26
2.6. METHODES D'ANALYSES STATISTIQUES	26
<b>3. RESULTATS</b>	<b>27</b>
3.1. PEUPEMENT DES VASIERES INTERTIDALES	27
3.1.1. <i>Composition du peuplement</i>	27
3.1.2. <i>Variations temporelles</i>	30
3.2. PEUPEMENT DE L'ESTUAIRE DU COUESNON	33
3.2.1. <i>Composition générale du peuplement</i>	33
3.2.2. <i>Echantillonnages avec le couple senne – maillant</i>	34
3.2.3. <i>Echantillonnages avec le verveux</i>	42
3.2.4. <i>Températures et salinités</i>	48
<b>4. DISCUSSIONS ET CONCLUSION</b>	<b>49</b>
4.1. COMPOSITION	49
4.2. VARIATIONS SPATIALES	50
4.3. VARIATIONS SAISONNIERES	51
4.4. FONCTIONS DE LA BAIE VIS A VIS DES DIFFERENTS GROUPES ECOLOGIQUES	51
4.5. CONCLUSION SUR LES MILIEUX SOURCES	52

<b>1. INTRODUCTION.....</b>	<b>57</b>
<b>2. MATERIELS ET METHODES .....</b>	<b>59</b>
2.1. SITES D'ETUDES.....	59
2.1.1. <i>Description des marais salés macrotidaux.....</i>	59
2.1.2. <i>Sites de capture.....</i>	59
2.2. METHODES D'ECHANTILLONNAGE.....	61
2.2.1. <i>Méthodologie.....</i>	61
2.2.2. <i>Périodes d'échantillonnage.....</i>	62
2.2.3. <i>Estimation des abondances.....</i>	63
2.3. VARIABLES ENVIRONNEMENTALES.....	63
2.4. METHODES D'ANALYSES STATISTIQUES.....	63
<b>3. RESULTATS .....</b>	<b>65</b>
3.1. COMPOSITION GENERALE DU PEUPEMENT .....	65
3.2. VARIATIONS TEMPORELLES.....	67
3.2.1. <i>Variations annuelles, saisonnières et mensuelles.....</i>	67
3.2.2. <i>Variation intra-cycle.....</i>	74
3.2.3. <i>Variations intra-marée.....</i>	77
3.3. VARIATIONS SPATIALES.....	79
3.3.1. <i>Facteurs abiotiques.....</i>	79
3.3.2. <i>Peuplement général.....</i>	80
3.3.3. <i>Classification hiérarchique.....</i>	82
3.4. INFLUENCE DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES.....	84
<b>4. DISCUSSION ET CONCLUSIONS .....</b>	<b>86</b>
4.1. COMPOSITION.....	86
4.1.1. <i>Richesse spécifique.....</i>	86
4.1.2. <i>Structure du peuplement.....</i>	86
4.2. VARIATIONS SPATIO-TEMPORELLES.....	88
4.2.1. <i>Variations annuelles.....</i>	88
4.2.2. <i>Variations saisonnières.....</i>	88
4.2.3. <i>Variations intra-marée.....</i>	89
4.2.4. <i>Autres variations spatio-temporelles.....</i>	90
4.3. FONCTIONS DES MARAIS SALES INTERTIDAUX.....	90
4.4. CONCLUSIONS SUR LES MARAIS SALES.....	91

<b>1. INTRODUCTION.....</b>	<b>94</b>
<b>2. MATERIELS ET METHODES .....</b>	<b>97</b>
2.1. CAPTURE DES POISSONS .....	97
2.2. REGIME ALIMENTAIRE.....	97
2.2.1. Analyses quantitatives .....	97
2.2.2. Analyses qualitatives.....	98
2.3. LE CHEVAUchement DES NICHES.....	99
<b>3. RESULTATS .....</b>	<b>101</b>
3.1. ECOLOGIE ALIMENTAIRE DE <i>LIZA RAMADA</i> .....	101
3.1.1. Ration alimentaire et indice de vacuité.....	101
3.1.2. Régime alimentaire .....	102
3.1.3. Pourcentage de matière organique.....	104
3.2. ECOLOGIE ALIMENTAIRE DES GOBIES.....	105
3.2.1. Alimentation générale.....	105
3.2.2. Variations mensuelles de l'alimentation.....	109
3.2.3. Chevauchement des niches.....	112
3.3. ECOLOGIE ALIMENTAIRE DES BARS DU GROUPE 0.....	114
3.3.1. Alimentation générale.....	114
3.3.2. Variations temporelles.....	116
<b>4. DISCUSSION ET CONCLUSIONS .....</b>	<b>127</b>
4.1. ACTIVITE TROPHIQUE DES LIMNIVORES .....	127
4.1.1. Régime alimentaire.....	127
4.1.2. %POM .....	128
4.1.3. Ration alimentaire.....	128
4.1.4. Conclusions sur les limnivores.....	129
4.2. ACTIVITE TROPHIQUE DES MICROcARNIVORES.....	130
4.2.1. <i>Pomatoschistus spp</i> .....	130
4.2.2. <i>Dicentrarchus labrax</i> .....	132
4.2.3. Conclusions sur les microcarnivores.....	133
4.3. IMPLICATIONS ECOLOGIQUES : FONCTIONS TROPHIQUES DES MARAIS SALES MACROTIDAUX.....	134

**CHAPITRE IV : IMPORTANCE DES MARAIS SALES MACROTIDAUx POUR L'ICHTYOFAUNE:  
LE CAS DE LA CROISSANCE DES JEUNES BARS** **136**

<b>1. INTRODUCTION.....</b>	<b>137</b>
<b>2. MATERIELS ET METHODES .....</b>	<b>139</b>
<b>3. RESULTATS .....</b>	<b>140</b>
3.1. CROISSANCE .....	140
3.2. ALIMENTATION JOURNALIERE .....	140
3.3. IMPORTANCE DES MARAIS SALES .....	141
<b>4. DISCUSSION ET CONCLUSIONS .....</b>	<b>144</b>
4.1. LA CROISSANCE.....	144
4.2. L'ALIMENTATION.....	145
4.3. IMPORTANCE DES MARAIS SALES MACROTIDAUx.....	146

**CHAPITRE V : PARTICIPATION DE L'ICHTYOFAUNE AUX FLUX INTERSYSTEMES DE  
MATIERE ORGANIQUES** **148**

<b>1. INTRODUCTION.....</b>	<b>149</b>
<b>2. MATERIELS ET METHODES .....</b>	<b>153</b>
2.1. QUANTITE DE NUTRIMENT PRELEVEE PAR ESPECE.....	153
2.2. PROPORTION DE MATIERE ORGANIQUE.....	153
2.3. QUANTITE DE MATIERE ORGANIQUE EXPORTEE.....	153
<b>3. RESULTATS .....</b>	<b>154</b>
3.1. QUELLES ESPECES ?.....	154
3.2. QUELLES QUANTITES PRELEVEES ?.....	154
3.3. QUELLES QUANTITES EXPORTEES ?.....	154
<b>4. DISCUSSION ET CONCLUSIONS .....</b>	<b>156</b>

**CHAPITRE VI : INTERACTION ENTRE USAGE ET RESSOURCES: EXEMPLE DE L'IMPACT DU  
PATURAGE DES OVINS SUR LES FONCTIONS DES MARAIS SALES VIS A VIS DE  
L'ICHTYOFAUNE** **159**

---

<b>1. INTRODUCTION.....</b>	<b>160</b>
<b>2. MATERIELS ET METHODES .....</b>	<b>162</b>
2.1. SITES D'ETUDES .....	162
2.2. CAPTURE DES POISSONS.....	162
2.3. ANALYSE DU REGIME ALIMENTAIRE.....	163
<b>3. RESULTATS .....</b>	<b>164</b>
3.1. LES GOBIES .....	164
3.1.1. <i>Pomatoschistus lozanoi</i> .....	164
3.1.2. <i>Pomatoschistus minutus</i> .....	166
3.1.3. <i>Regroupement des régimes alimentaires</i> .....	168
3.2. <i>DICENTRARCHUS LABRAX</i> .....	169
3.2.1. <i>Alimentation en juillet</i> .....	169
3.2.2. <i>Alimentation en octobre</i> .....	170
<b>4. DISCUSSION ET CONCLUSION .....</b>	<b>173</b>
4.1. INFLUENCE DES FACTEURS ABIOTIQUES.....	173
4.2. INFLUENCE DU PATURAGE.....	173
4.2.1. <i>Sur les régimes alimentaires</i> .....	173
4.2.2. <i>Sur les rations alimentaires</i> .....	174
4.3. IMPLICATIONS.....	174
4.3.1. <i>Sur les réseaux trophiques</i> .....	174
4.3.2. <i>Sur la conservation de la biodiversité</i> .....	175
4.4. CONCLUSIONS.....	176

**CONCLUSIONS GENERALES** **177**

---

**REFERENCES** **182**

---

---

## **Introduction générale**

---

# Introduction générale

La dégradation des ressources en eau de la planète et les dysfonctionnements observés tant dans les hydrosystèmes continentaux, estuariens que côtiers (LACAZE, 1996) ont amené à une multitude de recherches sur les échanges entre les environnements terrestres et aquatiques, surtout au niveau des zones de transitions ou écotones comme les zones humides. Des travaux importants ont ainsi été conduits sur les transferts des matériaux produits dans les zones humides vers les hydrosystèmes aquatiques adjacents et plus particulièrement depuis les marais salés. Depuis les années 1920, les limnologues ont joué un rôle majeur dans le développement du concept de 'coupling system' (HASLER, 1974) lorsqu'il a été montré que le statut trophique des lacs dépend essentiellement de la structure et de l'utilisation des matériaux transférés depuis le bassin versant. Dans les années 1970, cette idée a été adoptée par les scientifiques travaillant sur les eaux courantes. Par exemple, FISHER & LIKENS (1972 ; 1973) ont démontré que plus de 99% des nutriments d'un ruisseau de forêt est d'origine allochtone. Il est aujourd'hui accepté que la composition en éléments dissous et particulaires de l'eau des rivières dépend essentiellement de la structure des bassins versants et des activités humaines (DECAMPS *et al.*, 1979). Le concept de 'coupling system' semble alors le mieux adapté pour analyser les relations existantes entre les milieux continentaux et marins et notamment entre les marais salés et les eaux marines côtières (LEFEUVRE & DAME, 1994).

## Qu'est ce qu'un marais salé ?

Les marais salés sont 'des espaces recouverts périodiquement par une eau plus ou moins salée et colonisés par des plantes annuelles, des graminées et/ou des plantes arbustives de petites tailles' (WIEGERT & POMEROY, 1981). Ils se distinguent donc des mangroves dominées par une végétation arborescente. Toutefois, bien que les mangroves se situent généralement entre les tropiques, elles peuvent cohabiter avec les marais salés au niveau de leurs limites d'aire de répartition comme au Banc d'Arguin (Mauritanie) où coexistent mangrove à *Avicenia* et marais à *Spartina* (LEFEUVRE, COM. PERS.). Les marais salés se distinguent aussi des herbiers qui sont continuellement immergés (ADAM, 1990). Enfin, ils se distinguent également des vasières qui sont des zones inondées à toutes les marées et où la végétation est absente ou ouverte (VERGER, 1968). Etant donc situées à l'interface entre les milieux marins et terrestres, les marais salés présentent des caractéristiques physiques et biologiques placées sous l'influence de ces deux milieux (VERNBERG, 1993). Ainsi, la végétation halophyte recouvrant et déterminant les marais salés est d'origine terrestre. Par conséquent, certains auteurs comme ADAM (1990) considèrent les marais salés comme 'des écosystèmes terrestres soumis à de fortes perturbations'.

Les marais salés se situent au fond des baies et des estuaires, et sont placés entre les écosystèmes terrestres et aquatiques (marins et/ou estuariens). De par leurs caractéristiques physiques et biologiques et leur situation géographique, ils constituent de véritables écotones. Les écotones sont des 'zones de transitions entre des systèmes écologiques adjacents, possédant un ensemble de caractéristiques uniquement définies dans une échelle d'espace et de

temps et par la force des interactions avec les systèmes écologiques adjacents' (HOLLAND & RISSER, 1991 ; HANSEN & DI CASTRI, 1992). C'est un lieu privilégié pour les flux d'éléments entre les écosystèmes adjacents (HANSEN *et al.*, 1988 ; FRONTIER & PICHOD-VIALE, 1993). Les écotones 'marais salés' sont périodiquement soumis à une immersion marine ou estuarienne. L'amplitude de la marée détermine la surface des marais inondée et la durée de cette inondation. Dans les hydrosystèmes continentaux, les flux dus aux courants s'effectuent essentiellement dans un seul sens : d'amont en aval. Au contraire, dans les hydrosystèmes marins et estuariens, le courant et par conséquent les flux, sont bidirectionnels selon un rythme journalier : le flot et le jusant (POMEROY & WIEGERT, 1981). On peut alors s'interroger sur la nature des interactions, certainement aussi bidirectionnelles, qui unissent ces zones humides avec les eaux côtières adjacentes.

### **Echanges entre marais salés et les eaux côtières : l'hypothèse d'outwelling**

Dans les zones côtières, le concept de d'outwelling a été l'un des plus dynamiques et controversés depuis les trente dernières années (NIXON, 1980 ; DAME, 1989). Ce type de recherche a été initié par TEAL (1962) qui a étudié le fonctionnement des marais salés Nord américains dominés par une végétation à spartine (*Spartina alterniflora*). Il a conclu (i) que les marées déplacent 45% de la production des marais salés vers les estuaires avant que les consommateurs de ces zones humides aient une chance de pouvoir l'utiliser sur place, et que (ii) ce transfert soutient l'abondante et diversifiée communauté animale des estuaires. Ce point de vue a été conforté par ODUM & DE LA CRUZ (1967) pour les études sur les détritiques organiques particulières et a contribué à l'origine de l'hypothèse d'outwelling (ODUM, 1968A ; 1980). Cette hypothèse est que les marais salés dominés par une végétation à *Spartina alterniflora* produisent beaucoup plus de matériaux qu'ils ne peuvent en dégrader ou stocker à l'intérieur du système. Cet excédent est alors exporté vers les eaux côtières où il soutient une grande partie de la productivité des eaux côtières.

Trois grandes voies d'approfondissement de l'hypothèse d'outwelling peuvent être identifiées (LEFEUVRE & DAME, 1994). A la suite de TEAL (1962) et ODUM (1968A ; 1980), de nombreux auteurs ont aussi montré qu'il y a une exportation de matière organique particulière depuis les marais salés vers les eaux côtières adjacentes. Mais, HAINES (1977) a découvert que la valeur isotopique du carbone des détritiques des chenaux autour de l'île de Sapelo n'était pas similaire à celui de la spartine. Les valeurs observées étaient proches de celles du phytoplancton, des bactéries chimiosynthétiques ou d'un mélange de détritiques de spartine et de matériaux terrestres importés par les rivières. A la même époque, WOODWELL *et al.* (1977) et HACKNEY (1977) ont montré une importation de matière organique particulière vers les marais salés. La troisième voie est un point de vue plus général sur les échanges entre les marais salés et les eaux côtières adjacentes. Elle prend en compte la matière organique particulière, mais aussi la matière organique dissoute, l'azote, la phosphate, la silice, *etc.* De plus, pour DAME (1989), les marais salés à spartines ne doivent pas être étudiés seulement en terme de nutriment mais aussi de métaux lourds.

Considérant ces grandes variabilités dans les résultats, NIXON (1980) conclue que le chaos règne et qu'il ne faut alors plus seulement essayer de montrer si les marais salés sont importateurs ou exportateurs de matériaux. Depuis, de nombreuses études ont essayé d'expliquer cette apparente confusion et ont décrit des processus basés sur le paradigme de l'outwelling (E.G., NIXON, 1980 ; POMEROY & WIEGERT, 1981 ; LONG & MASON, 1983 ; ADAM, 1990 ; VERNBERG, 1993). Il ressort de ces études que l'hypothèse d'outwelling n'est pas valable dans toute la biosphère et que les budgets de matières organiques et de nutriments dépendent de nombreux facteurs tels que la latitude, l'amplitude des marées, les communautés végétales et les caractéristiques morphologiques de chaque système (E.G., NIXON, 1980 ; DAME & GARDNER, 1993 ; LEFEUVRE & DAME, 1994).

### Et en Europe ?

Les marais salés ont intéressé les écologistes dès 1930. Mais c'est surtout depuis 1960 que de nombreuses recherches ont été effectuées aux Etats-Unis afin de comprendre le rôle des marais salés de la côte Atlantique dans le fonctionnement des hydrosystèmes côtiers (cf., ADAM, 1990 ; IEFÉUVRE & DAME, 1994). En Europe, c'est seulement depuis les années 1980 que les scientifiques ont réellement participé à ce débat (WOLFF *et al.*, 1979 ; DANKERS *et al.*, 1984 ; LEFEUVRE *et al.*, 1994 ; 2000). Depuis 1985, ce type de recherche a été développé en Baie du Mont Saint-Michel, par le laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés (Université de Rennes 1 et Muséum National d'Histoire Naturelle) grâce au soutien de l'Union Européenne (contrats IRIEC, IRIEC-IFREMER). A partir de 1990, de nombreuses équipes de recherches des Pays-Bas, de la Grande-Bretagne, du Portugal et de la France se sont jointes au programme de recherche européen de la D.G. XII 'Comparative Studies on Salt Marsh Processes'. Cette approche comparative a montré qu'en Europe, la zone eulittorale est en partie couverte par une végétation plurispécifique pionnière, alors qu'aux Etats-Unis elle est dominée par de grandes surfaces extensives peuplées par une graminée appartenant au genre *Spartina*. En effet, les marais salés européens sont localisés haut dans la zone intertidale. Ainsi, alors qu'aux Etats-Unis la végétation des marais salés est généralement inondée deux fois par jour, en Europe cette végétation n'est inondée qu'occasionnellement en fonction des amplitudes de marée de chaque cycle de marée et par conséquent la plus grande partie des marais salés n'est envahie par la mer que lors des marées de grands coefficients (MORLEY, 1973 ; BEEFTINK, 1977 ; MC KEE & PATRICK, 1988).

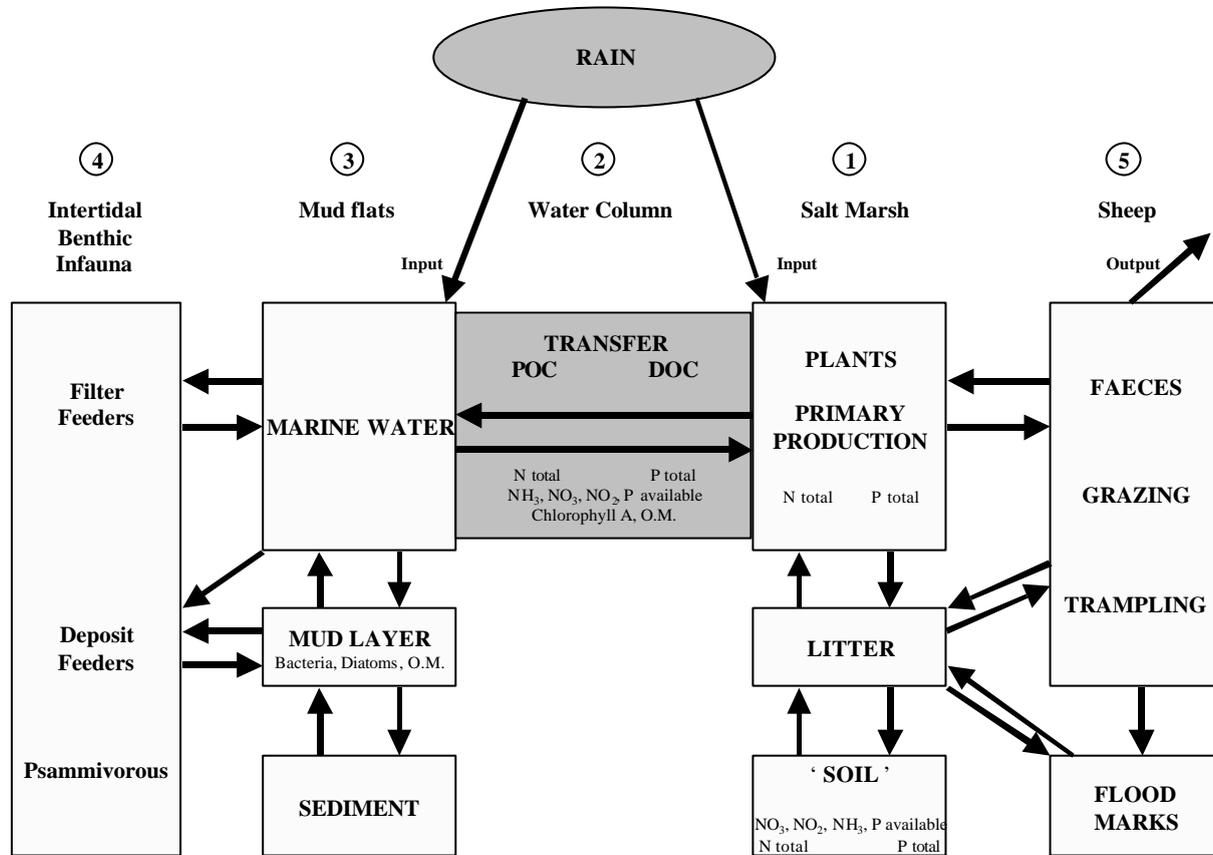
### Bilan des connaissances en baie du Mont Saint-Michel

La baie du Mont Saint-Michel est caractérisée par une richesse biologique importante comme le démontrent les fortes productions de moules (jusqu'à 10 000 tonnes) d'huître (jusqu'à 3 000 tonnes) ou encore les fortes concentrations de jeunes poissons (LEGENDRE, 1984 ; IEFÉUVRE *et al.*, 1994). Toutefois, les données disponibles montrent de faibles abondances de phytoplancton dans les eaux recouvrant les vasières dues certainement à la forte turbidité de la colonne d'eau (NIKODIC, 1981 ; BERTHOME *et al.*, 1987). La forte concentration de chlorophylle a ( $7.8 \text{ mg.m}^{-3}$ ) et l'importante production primaire ( $52 \text{ mg.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ ) (CNEXO, 1982) proviennent probablement du microphytobenthos produit sur le substrat des vasières et non pas du microphytoplancton produit sur la colonne d'eau. Cette hypothèse est par ailleurs confirmée par la présence exclusive de diatomées benthiques dans le régime alimentaire des moules élevées en baie du Mont Saint-Michel (SAVOURE & RADUREAU, 1996). La biomasse et la production du peuplement microphytobenthique de ces vasières sont inconnues mais ce peuplement est complètement dominé par ces diatomées benthiques (LEGENDRE, 1985 ; GUEUNE *et al.*, 1995 ; BROSSE, 1996 ; SAVOURE & RADUREAU, 1996 ; RADUREAU *et al.*, 1999 ; SAGAN *et al.*, 1999). La seconde principale source de matière organique est la production primaire des halophytes des marais salés dont les détritiques rentrent dans l'alimentation de la macrofaune naturelle (CREACH, 1995 ; CREACH *et al.*, 1997 ; MEZIANE, 1997 ; MEZIANE *et al.*, 1997), mais aussi probablement dans l'alimentation des bivalves (RIERA, 1995). Une partie de cette production est dégradée par la chaîne détritique dominée par les bactéries (LUCAS, 1997 ; MEZIANE, 1997 ; MEZIANE *et al.*, 1997) avant d'être assimilée par les compartiments supérieurs. Mais en quelle proportion les marais salés de la baie du Mont Saint-Michel soutiennent-ils cette forte production secondaire ?

En baie du Mont Saint-Michel, les études sur le fonctionnement des marais salés se sont intensifiées depuis 1990 (LEFEUVRE 1993 ; 1996 ; IEFÉUVRE *et al.*, 1998 ; 2000). Les objectifs de ces recherches sont (i) de comprendre le fonctionnement des marais salés européens et plus particulièrement ceux de la baie du Mont Saint-Michel, (ii) de comprendre le rôle joué par ces zones humides sur l'enrichissement des zones côtières adjacentes en qualifiant et quantifiant

les transferts entre ces deux systèmes adjacents, (iii) d'établir une typologie fonctionnelle et dynamique de ces marais.

Les différentes approches qui ont été développées peuvent être classées en deux groupes (LEFEUVRE *et al.* 1994 ; 2000) (Figure A).



**Figure A.** Présentation schématique des compartiments utilisés dans les études du fonctionnement des marais salés et des échanges avec le système marin côtier en baie du Mont Saint-Michel (LEFEUVRE *et al.*, 1994).

Le premier groupe concerne les approches classiques comme celles développées aux Etats-Unis (NIXON, 1980 ; DAME, 1989) :

- L'analyse du compartiment production - décomposition de la matière organique des halophytes des marais salés (BOUCHARD, 1996 ; TESSIER, 1999) ;
- L'évaluation de la dynamique d'évolution des marais salés (BOUCHARD, 1996 ; DIGAIRE, THESE EN PREPARATION) ;
- L'analyse de la production microphytobenthique (BROSSE, 1996 ; SAVOURE & RADUREAU, 1996 ; RADUREAU *et al.*, 1999 ; SAGAN, THESE EN PREPARATION).
- Les mesures de flux de nutriments au niveau d'un chenal de drainage (TROCCAZ *et al.*, 1994 ; TROCCAZ, 1996) ;
- L'influence du pâturage sur la structure et le fonctionnement des marais salés (VIVIER, 1997) ;
- Les mesures de l'activité bactérienne (CREACH, 1995 ; LUCAS, 1997 ; BESSIERE, 1998) et macrozoobenthique (MEZIANE, 1997 ; MEZIANE *et al.*, 1997) dans le sédiment.
- L'évaluation de la dynamique sédimentaire du système marais salés – vasières (JIGOREL, 1996).

Le second groupe concerne les approches utilisant des marqueurs biologiques et chimiques afin (i) d'identifier les sources de matières organiques et de nutriments, et (ii) d'étudier leurs

transformations dans le sédiment et leurs intégrations dans les réseaux trophiques. Ces marqueurs sont :

- Les isotopes stables (CREACH, 1995 ; CREACH *et al.*, 1997) ;
- Les pesticides (GRARE, 1996) ;
- Les acides gras (MEZIANE, 1997 ; MEZIANE *et al.*, 1997) ;
- Les osmoprotecteurs (BESSIERES, 1998).

### Les objectifs

A côté de toutes ces connaissances accumulées sur les marais salés européens depuis 20 ans, quelques lacunes persistent (LEFEUVRE *et al.*, 2000). Elles sont dues au fait que la plupart des équipes ont considéré que les échanges entre les marais salés et le milieu marin étaient sous la dépendance unique de facteurs physico-chimiques et ont fait l'abstraction dans les systèmes macrotidaux que de nombreux organismes invertébrés et vertébrés peuvent venir se nourrir à marées hautes dans les chenaux des marais salés et repartir avec le jusant exportant ainsi de la matière organique ingérée qui sera restituée, en partie, au milieu marin directement sous forme de fèces ou indirectement sous forme de cadavres. Compte tenu de son importance dans le fonctionnement des milieux littoraux et plus particulièrement d'une baie, l'ichtyofaune est apparue comme un vecteur potentiel de matière organique totalement négligé. Encore fallait-il situer les espèces qui dans un peuplement d'une baie participent réellement à cette exportation. Or, très peu de recherches ont réellement été ciblées sur une telle problématique et de telles espèces.

LABOURG *et al.* (1985) sont une des premières équipes à avoir étudié le peuplement ichthyologique des marais salés européens, en baie d'Arcachon. Cette zone humide est colonisée par des jeunes poissons, essentiellement par des limnivores (les mulots) et des prédateurs (*Dicentrarchus labrax* et *Sparus aurata*). Dans ce marais, de nombreux individus restent dans les trous d'eau lorsque la marée quitte les chenaux. A chaque marée, une partie de ce peuplement est renouvelé. Malgré de fortes densités, ces jeunes poissons grossissent rapidement. LABOURG *et al.* (1985) ont alors supposé (i) que ces poissons exploitent la forte production de ces marais salés qui jouent alors un rôle trophique et plus particulièrement de nourricerie, et (ii) que les déplacements des poissons entre cette zone humide et les eaux marines adjacentes transfèrent de la matière organique. Mais, ils n'ont quantifié aucune de leur hypothèse. Aux Etats-Unis, les marais salés sont connus pour être d'importante zone de nourricerie, mais les flux par ce compartiment n'ont comme en Europe jamais été réellement quantifiés (E.G., BOESCH & TURNER, 1984 ; KNEIB, 1997A).

L'objectif de cette thèse est alors d'étudier et de quantifier les relations entre l'ichtyofaune et les marais salés européens en prenant pour exemple ceux de la baie du Mont Saint-Michel. En d'autres termes, il s'agit d'estimer (i) les fonctions jouées par les marais salés vis à vis de l'ichtyofaune et (ii) le rôle joué par les poissons dans les flux de matières organiques entre les marais salés et le milieu côtier adjacent (contribution de l'ichtyofaune dans l'hypothèse d'outwelling). Afin de répondre à cette double problématique, nous avons partagé cette étude en six chapitres :

#### Chapitre 1 : Les peuplements ichthyologiques des milieux sources

Ce premier chapitre décrit les communautés ichthyologiques des deux principaux habitats adjacents des marais salés que sont les vasières tidales et les estuaires. L'objectif est de déterminer le potentiel de poissons des milieux sources pouvant coloniser les marais salés.

#### Chapitre 2 : Le peuplement ichthyologique des marais salés macrotidaux

Ce second chapitre décrit les communautés ichthyologiques des marais salés macrotidaux de la baie du Mont Saint-Michel. Les objectifs sont (i) de comparer les espèces colonisant les

marais salés par rapport à celles pouvant être échantillonnées dans les deux autres habitats, (ii) de déterminer les espèces pouvant participer aux flux intersystèmes et (iii) de discuter sur les fonctions de ces différents milieux.

### Chapitre 3 : Ecologie alimentaire de l'ichtyofaune dans les marais salés

Ce second chapitre analyse le régime alimentaire les trois principales communautés ichtyologiques colonisant les marais salés. Le principal objectif est alors de quantifier les prélèvements effectués par ce compartiment faunistique.

### Chapitre 4 : Importance des marais salés pour la croissance des bars

Dans ce chapitre nous essayerons d'estimer si les marais salés européens et plus particulièrement de la baie du Mont Saint-Michel sont d'importantes zones trophiques et de nourriceries, vis à vis de l'ichtyofaune les colonisant en étudiant plus particulièrement le cas des bars (*Dicentrarchus labrax*).

### Chapitre 5 : Rôle de l'ichtyofaune dans les flux intersystèmes

Ce quatrième chapitre s'intéresse plus particulièrement aux rôles joués par les communautés ichtyologiques dans les transferts de matière organique entre les marais salés et les espèces côtières, non seulement sous forme de contenu digestif, mais aussi de biomasse corporelle. L'objectif de cette partie est ainsi d'estimer si le compartiment poisson peut fonctionner comme un transporteur de matière entre deux écosystèmes.

### Chapitre 6 : Impact du pâturage sur les relations poissons - marais salés

La majorité des travaux dans les marais salés de la baie du Mont Saint-Michel ont été effectués dans les marais 'naturel', c'est à dire peu influencé par les activités humaines. Or, plus de 70% des marais sont intensivement pâturés par les moutons. L'objectif de ce dernier chapitre est donc d'estimer si ce pâturage influence l'alimentation de l'ichtyofaune dans les marais salés et par conséquent si ce pâturage influence les relations entre l'ichtyofaune et les marais salés.

---

## **CHAPITRE I :**

### **Les peuplements ichtyologiques des milieux sources**

---

# Les peuplements ichthyologiques des milieux sources

## 1. Introduction

---

La baie du Mont Saint-Michel (France) est connue depuis longtemps pour la richesse de son avifaune migratrice et hivernante et pour soutenir une exceptionnelle biodiversité, particulièrement en poissons (LEFEUVRE, 1974 ; LEGENDRE, 1984). Les vasières subtidales et intertidales de cette baie représentent une des principales nourriceries de la Manche pour de nombreuses espèces tels que les bars (*Dicentrarchus labrax*), les raies (*Raja* spp.), les poissons plats (*Solea solea*, *Pleuronectes platessa*) et les clupéidés (*Clupea harengus* et *Sprattus sprattus*) (BEILLOIS *et al.*, 1979 ; LEGENDRE, 1984). De nombreux adultes utilisent aussi cet environnement et constituent une part non négligeable des captures des pêcheries traditionnelles (CHEVEY, 1925 ; LAM HOI, 1967 ; LEGENDRE, 1984). Mais qu'en est-il des marais salés ? Quelles espèces les colonisent ? Suivant quelles modalités spatiales et temporelles ?

En Europe, et plus particulièrement en baie du Mont Saint-Michel, le niveau des marées moyennes borde les bas marais (BEEFTINK, 1977). Par conséquent, les marais salés et leurs chenaux ne sont inondés que lors des marées de grande amplitude et les poissons ne peuvent coloniser cet environnement que durant ces faibles périodes de submersion (CATRIJSSE *et al.*, 1994 ; LEFEUVRE *et al.*, 1999 ; 2000). Vis à vis de l'ichtyofaune, ces zones humides ne peuvent donc être considérées que comme des habitats temporaires susceptibles d'être colonisés par des espèces provenant des milieux adjacents. En baie du Mont Saint-Michel, ces milieux adjacents sont les vasières et les faciès sablo-vaseux tidaux à l'ouest et les estuaires à l'est qui doivent alors être considérés comme des milieux sources à l'échelle de la baie. Ces zones sources sont séparées des marais salés par les vasières intertidales (slikke selon VERGER, 1968). Les vasières intertidales ne peuvent être considérées réellement comme un milieu source car elles sont exondées à marée basse. Elles apparaissent comme des zones de transit obligatoire entre les eaux marines et les marais salés lors de la progression du flot au moment des marées efficaces. C'est lors des marées de coefficient suffisamment important que la mer envahie soit les chenaux, soit les chenaux et la végétation des marais salés.

La colonisation des marais salés dépend *a priori* des conditions écologiques du milieu et de la valence écologique des espèces présentes dans les milieux sources. En effet, les milieux intertidaux côtiers sont définis comme des environnements instables et imprévisibles, caractérisés par des fluctuations rapides et à court terme du niveau marégraphique, des changements de vitesse et de direction de courants et de variations de paramètres abiotiques tels que la salinité et la température (LABOURG *et al.*, 1985). Par conséquent, les peuplements de ces différents milieux doivent être étudiés en terme de groupes écologiques définis principalement par rapport à la tolérance des espèces vis à vis de ces paramètres et essentiellement de la salinité.

Afin de pouvoir étudier les relations entre la faune ichtyologique et les marais salés, il nous faut donc au préalable connaître les espèces présentes en baie, leur abondance relative dans ces milieux sources si particuliers et leur distribution spatiale et temporelle. C'est l'objectif de ce premier chapitre. Les milieux inventoriés (vasières tidales et estuaires) ayant des caractéristiques très différentes, nous avons utilisé des méthodes d'échantillonnage adaptées à chaque site. Ainsi, l'analyse des résultats des captures a été faite séparément pour chaque milieu dans la partie résultats. Dans la discussion, nous comparerons ces peuplements, leurs variations spatio-temporelles et le rôle joué par chaque milieu.

## 2. Matériels et méthodes

### 2.1. Sites d'études

#### 2.1.1. La baie du Mont Saint-Michel

Les 5 500 km de côtes françaises comportent près de 15% (environ 800 km) d'estuaires et de baies et près de 25% (environ 1 400 km) de vasières et de marais salés (LEFEUVRE *et al.*, 1981). La baie du Mont Saint-Michel, faisant partie de ces deux ensembles, est à ce jour le seul site français inscrit sur les listes du patrimoine mondial de l'UNESCO pour des raisons culturelles et naturelles, et des zones d'intérêt international de la convention RAMSAR.

##### 2.1.1.1. Sous unités de l'écosystème baie

La baie du Mont Saint-Michel (Figure I.1) est une vaste zone littorale située au sud du golfe Normano-Breton (latitude : 48°40'N, longitude : 1°40'W). Elle est limitée à l'est par la pointe de Champeaux et à l'ouest par la pointe du Grouin. Le choix de ce site prestigieux apparaît significatif dans le développement des études à long terme sur le fonctionnement des systèmes interdépendants et en particulier concernant les échanges d'énergie entre les écosystèmes marins et terrestres (LEFEUVRE *et al.*, 1994 ; 2000). L'écosystème de la baie du Mont Saint-Michel est complexe et comprend cinq sous unités interdépendantes.

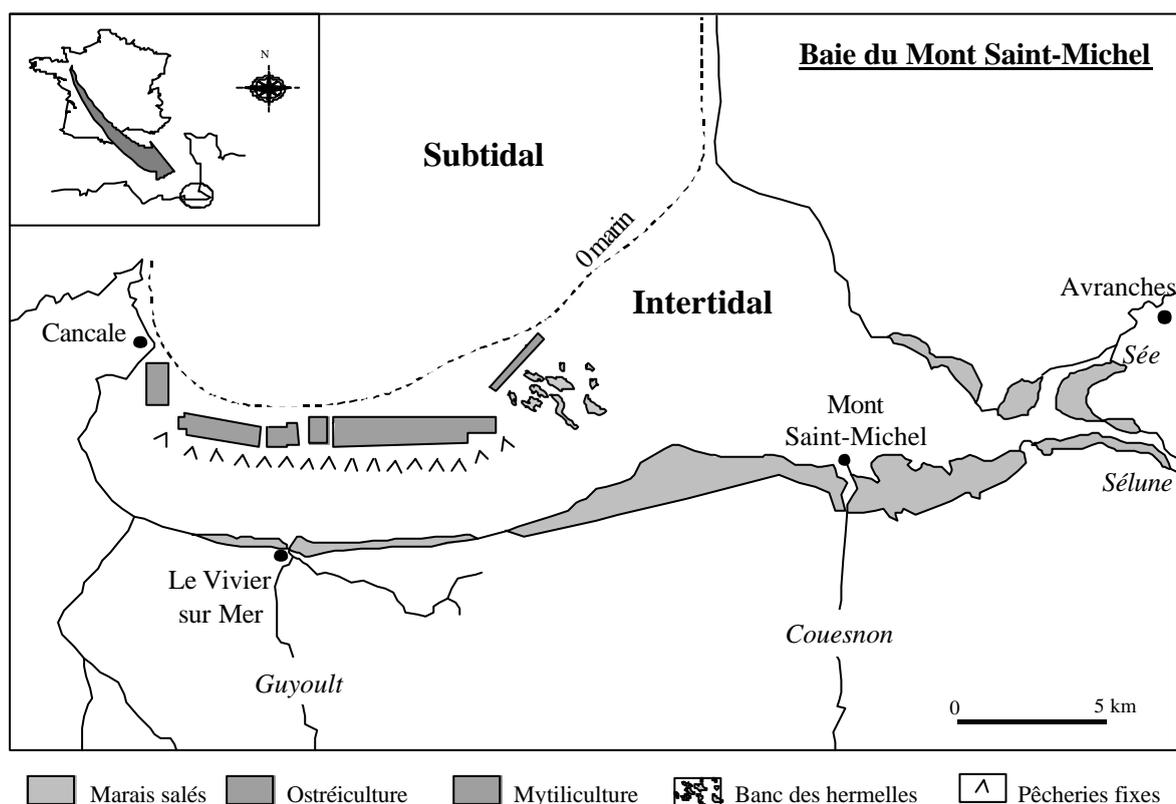


Figure I.1. La baie du Mont Saint-Michel.

Les trois premières sous-unités appartiennent au domaine maritime sur une superficie totale de 500 km<sup>2</sup> : les vasières subtidales (environ 280 km<sup>2</sup>), les vasières intertidales (environ 180 km<sup>2</sup>) et les marais salés intertidaux (environ 40 km<sup>2</sup>).

La quatrième sous-unité est continentale, bien qu'elle ait une origine marine. En effet, depuis plus de 1 000 ans, l'homme a façonné ces rivages et a progressivement extrait par des endiguements successifs près de 140 km<sup>2</sup> de vasières et de marais salés à l'influence directe de la mer. Il s'agit aujourd'hui de deux unités : les marais doux de Dol (110 km<sup>2</sup>) et des polders plus récents (30 km<sup>2</sup>), voués à une agriculture intensive.

La cinquième sous unité est entièrement continentale. Elle est composée d'une dizaine de bassins versants, plus ou moins grands, s'étendant sur près de 3 350 km<sup>2</sup> répartis entre la Normandie et la Bretagne. Dans la partie orientale, trois fleuves côtiers convergent au niveau du Mont Saint-Michel et du rocher de Tombelaine : il s'agit, d'est en ouest, de la Sée (472 km<sup>2</sup> de bassin versant), de la Sélune (1 014 km<sup>2</sup>) et du Couesnon (1 120 km<sup>2</sup>). D'autres petits cours d'eau (Le Thar, le Lerre, la Rousselière, *etc.*) se trouvent aussi dans cette région de la baie mais leurs bassins versants sont de faibles étendues (environ 260 km<sup>2</sup>). Dans la région occidentale, les bassins versants sont composés du Guyoult (70 km<sup>2</sup>) et des canaux d'irrigations et de drainages des marais de Dol qui débouchent au niveau du Vivier sur Mer et de Saint-Benoît des Ondes. Les autres petits bassins versants sont ceux des ruisseaux de la région de Courtils (70 km<sup>2</sup>) (KUZUCUOGLU, 1985A ; 1985B ; COMMISSION INTERBASSINS, 1999).

### **2.1.1.2. Caractéristiques environnementales**

#### **2.1.1.2.1. Climatologie**

La région de la baie du Mont Saint-Michel a un climat océanique tempéré. Les températures moyennes mensuelles varient entre des minima moyens de 5,2°C et des maxima moyens de 20,5°C. La pluviométrie annuelle moyenne est comprise entre 650 et 850 mm. Les vents sont principalement axés nord-sud avec une vitesse moyenne comprise entre 1 et 6 m.s<sup>-1</sup> (CALINE, 1981 ; TROCCAZ, 1996 ; MEZIANE, 1997).

#### **2.1.1.2.2. Courantologie**

Le domaine maritime de la baie du Mont Saint-Michel est un système macrotidal voir gigatidal possédant les secondes plus grandes amplitudes de marée (en moyenne de 10 à 11 m et jusqu'à 16 m) en Europe derrière la rivière Severn en Angleterre et la 5<sup>ème</sup> au rang mondial (RETIERE, 1979 ; IEFUUVRE *et al.*, 1994 ; 2000). Les courants de marées ralentissent avec l'approche des rives. La forme dissymétrique de la baie détermine l'existence de deux régimes de courants : grossièrement nord-sud dans le centre et à l'est de la baie, giratoire dans la partie occidentale (NIKODIC, 1981 ; DOULCIER, 1977 ; SALOMON, 2000). Cette dissymétrie est surtout importante pour le jusant.

#### **2.1.1.2.3. Hydrologie**

La température moyenne de l'eau de mer est homogène sur l'ensemble de la baie en raison du fort brassage des marées. Cette température varie en moyenne entre 7°C en février et 18°C au mois d'août. Cependant, en été, les eaux qui remontent au flot se réchauffent au contact du sédiment, pouvant provoquer de grandes différences de température (jusqu'à 7°C) entre les eaux de la lame de flot et les eaux plus profondes (BERTHOME *et al.*, 1987).

La salinité oscille entre 31 et 35‰ au niveau des vasières (BERTHOME *et al.*, 1987) et entre 10 et 35‰ dans les chenaux des marais salés macrotidaux (TROCCAZ, 1996 ; DONNEES NON PUBLIEES).

La turbidité des eaux de la baie est très forte ; elle peut atteindre des valeurs locales de 1 000 mg.l<sup>-1</sup> (NIKODIC, 1981 ; BERTHOME *et al.*, 1987). Cette turbidité est essentiellement due à la

puissance des vents et des courants de marées qui remettent continuellement le sédiment en suspension.

## 2.1.2. Les milieux sources

En baie du Mont Saint-Michel, les milieux sources, c'est à dire les unités susceptibles de posséder les espèces qui peuvent coloniser les marais salés sont au nombre de deux. Ce sont la mer et les fleuves. Au niveau de la mer, nous avons étudié le peuplement ichtyologique colonisant les vasières intertidales adjacentes aux marais salés (cf., INTRODUCTION DE CE CHAPITRE). Au niveau des fleuves, nous avons choisi l'estuaire le plus proche des marais salés, l'estuaire du Couesnon.

### 2.1.2.1. Les vasières intertidales

Les 180 km<sup>2</sup> de la zone intertidale non végétalisée sont localisées à un niveau altimétrique plus bas que les marais salés (**Figure I.1**). La fréquence des inondations est biquotidienne en bas de l'estran et plus faible en haut, à proximité des marais salés. Les sédiments nus intertidaux (nommé ici 'vasière intertidale') ne sont pas tous vaseux et ne représentent pas tous la slikke (par exemple, présence du banc coquillé des hermelles). Le substrat actuel des vasières est formé par des dépôts d'alluvions marins, la tangué. C'est un sédiment détritique constitué de minéraux et de bioclastes : fragments coquilliers, coccolites, spicules, tests siliceux de diatomées, *etc.* (JIGOREL, 1996). La baie est caractérisée par une zonation du diamètre moyen des particules de sédiments. Les dépôts s'agencent selon deux gradients granulométriques décroissant, de direction mer / terre et de direction est / ouest, parallèlement à la diminution de l'énergie des courants des marées : des sables coquilliers à la tangué, en passant par les sables fin (LARSONNEUR, 1975 ; RETIERE, 1979 ; CALINE, 1982 ; LE RHUN, 1982).

### 2.1.2.2. L'estuaire du Couesnon

#### 2.1.2.2.1. Description

Le Couesnon est un petit fleuve côtier (bassin versant de 1 120 km<sup>2</sup>) situé entre la Bretagne et la Normandie et rejoignant la mer au niveau du Mont Saint-Michel dans la baie du même nom (**Figure I.1**). Un barrage estuarien (40 m de long) constitué de portes à flot passives contrôle les apports des marées dans le Couesnon. Dans cet estuaire les débits mensuels moyens varient entre 2,2 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> lors des étiages et 22,5 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> lors des crues (DANAIS *et al.*, 1987). L'estuaire du Couesnon est un estuaire canalisé sur toute sa longueur comprise entre la ville de Pontorson et l'anse de Moidrey.

#### 2.1.2.2.2. Sites de capture

L'ichtyofaune a été échantillonnée dans 6 stations réparties longitudinalement (**Figure I.2**).

Dans ces stations le substrat est vaseux et les rives souvent canalisées par des blocs rocheux. Les hydrophytes sont inexistantes. La première station, bordée par les marais salés, est située en aval du barrage et soumise à l'influence directe des marées. Les stations 2, 3 et 4, situées en amont du barrage, sont constituées d'un plat vaseux, d'une roselière sur une rive et d'une digue rocheuse sur l'autre. Les stations 5 et 6, les plus en amont, sont situées dans une zone entièrement canalisée ; leurs berges sont abruptes et rocheuses. La station 1 se situe à 1,5 km en aval du barrage et la station 6 à 6,5 km en amont (cf., LAFFAILLE *et al.*, 1999).

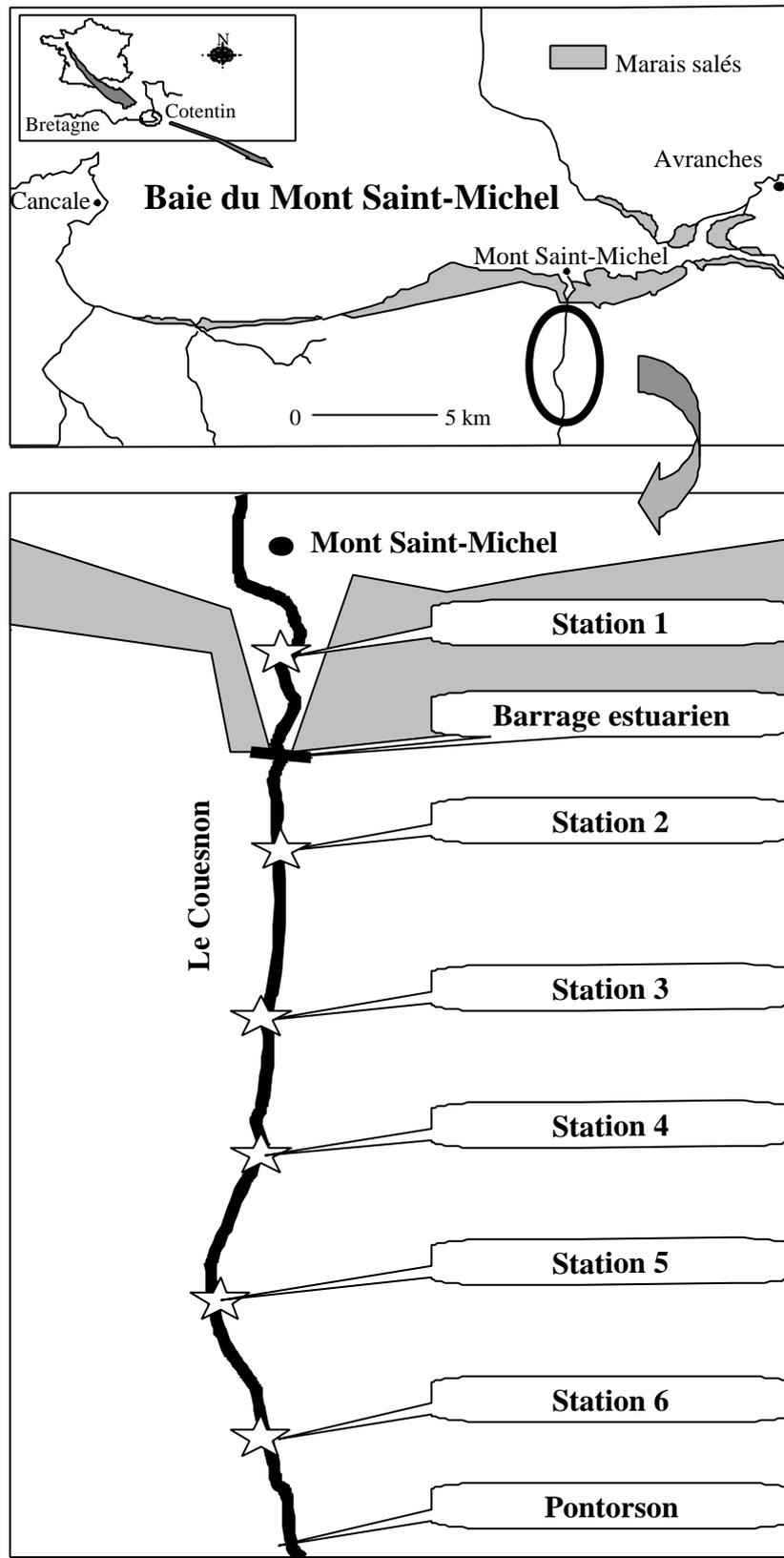


Figure I.2. Stations d'études sur l'estuaire du Couesnon.

## 2.2. Méthodes d'échantillonnages

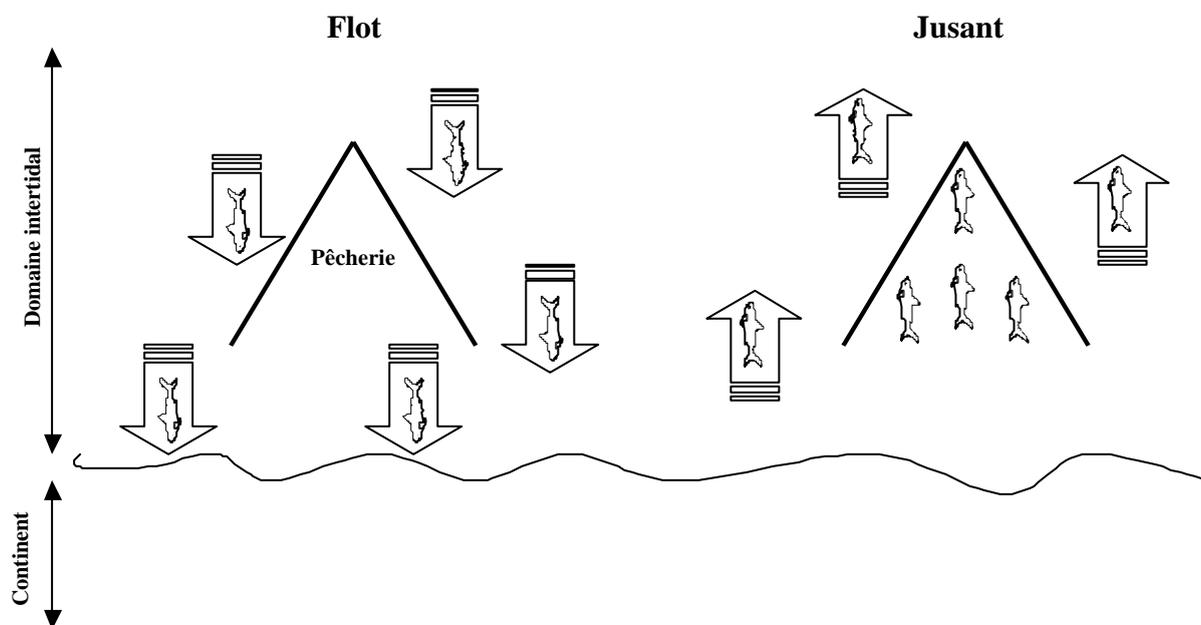
Nous venons de voir que les deux milieux sources qui nous intéressent (vasières et estuaires), comme l'ensemble de la baie du Mont Saint-Michel, sont extrêmement hétérogènes dans leur morphologie et leur courantologie. Certaines parties de cet ensemble sont difficiles d'accès et se prêtent peu à des études de terrain cohérentes et organisées. Or il faut pour des investigations de ce type pouvoir utiliser des procédures standardisées. La méthode que nous avons employée est une méthode composite qui inclut plusieurs approches convergentes par milieu, en utilisant diverses techniques d'échantillonnages adaptées à chacun des sites d'études.

### 2.2.1. Dans les vasières tidales

La connaissance du peuplement des vasières de la baie du Mont Saint-Michel a été obtenue à partir des données des pêcheries fixes.

Toutefois, aucune pêcherie de ce type n'existe aux abords des marais salés. Nous avons alors porté notre analyse sur les pêcheries de l'Ouest, entre Cancale et le banc des Hermelles (**Figure I.1**).

Les pêcheries en bois (ou bouchot) de la partie occidentale de la baie sont des engins de pêche fixes très anciens qui existaient depuis le XI<sup>ème</sup> siècle (BELLEMERE, 1935 ; PELE, 1986 ; SINSOILLIEZ, 1994). Ce sont de grands V (environ 2,7 ha) ouverts en direction de la côte. Chaque aile (ou panne) d'une longueur moyenne de 250 m est constituée de pieux de chêne de 2,5 à 3 m de hauteur entre lesquels s'entrelacent horizontalement des branches de bouleaux (**Figure I.3**). Les deux pannes de chaque pêcherie convergent vers le large pour former un goulet de rétrécissement terminé par une nasse (2,5 m de long, 1 m de hauteur et de largeur, 10 mm de maille de côté).



**Figure I.3.** Schéma de fonctionnement d'une pêcherie fixe sur le domaine intertidal.

Lors du flot, les poissons remontent les vasières avec la marée et passent au-delà des pêcheries. Lors du jusant, les poissons sont guidés par les deux pannes de la pêcherie jusqu'à la nasse terminale où, à marée basse, ils sont prélevés par les exploitants. Ces captures ont été

retranscrites en effort de pêche ou CPUE (nombre d'individus ou grammes de poisson par pêcheurie et par marée).

Nous avons effectué une analyse des captures dans plusieurs de ces pêcheries professionnelles. La situation exacte de ces sites d'échantillonnages restera assez vague afin de garder, sur leur demande, l'anonymat des professionnels ayant accepté de collaborer avec nous. L'échantillonnage a été réalisé une fois par mois entre janvier et décembre 1998. Avec l'accord et en présence des exploitants, nous avons suivi mensuellement l'exploitation de quatre à cinq pêcheries. Toutefois en septembre et en décembre, pour des raisons inhérentes aux exploitants, nous n'avons pu visiter que deux de ces pêcheries. Cette étude correspond donc à 47 visites analysées.

## 2.2.2. Dans l'estuaire du Couesnon

### 2.2.2.1. Engins de pêche

Dans l'estuaire du Couesnon, l'ichtyofaune a été échantillonnée une fois par saison entre mai 1998 et février 1999 dans les six stations précédemment décrites. Plusieurs engins de pêche ont été utilisés simultanément afin de garantir la capture d'un maximum d'espèces et de gammes de taille présentes lors des échantillonnages. Nous avons donc utilisé simultanément (i) un filet verveux (4 mm de maille de côté, 5 m de profondeur, 1,80 m de haut et 20 m de long) pour capturer les petites espèces et les petites gammes de taille, (ii) une senne de plage (10 mm de maille de côté, 25 m de long, 2 m de hauteur) pour capturer les poissons juvéniles et adultes des gammes de taille moyenne et (iii) un filet tramail (30 et 70 mm de maille, 25 m de long, 2 m de hauteur) pour capturer les poissons de grandes tailles tels que les adultes de mulets qui de plus évitent assez facilement les autres engins de capture. Ce type de méthode composite a déjà été utilisé de nombreuses fois avec succès dans le cadre de recherches effectuées par notre équipe (FEUNTEUN, 1994 ; LAFFAILLE, 1996 ; EYBERT *et al.*, 1998 ; FEUNTEUN *et al.*, 1999) et par d'autres équipes (E.G., LE MAO, 1986 ; JELLYMAN *et al.*, 1997 ; MAES *et al.*, 1997). Le couplage de ces trois engins aux caractéristiques complémentaires nous a permis de diversifier l'effort de pêche et de capturer pratiquement toutes les espèces présentes dans l'estuaire.

### 2.2.2.2. Utilisation du couple senne - maillant

Les individus de grande taille tels que les adultes des tanches, brèmes, brochets et mulets peuvent échapper facilement à la senne de plage.

Afin de limiter au maximum ce biais, nous avons adapté la technique qui consiste alors à repousser avec la senne les gros individus vers le filet maillant qui est plus à même de les capturer. La limite amont du trait de senne est donc matérialisée par le filet maillant (**Figure I.4**).

C'est l'ensemble senne – maillant qui constitue alors l'engin de pêche. Pour chaque station, nous avons réalisé un trait de senne par berge et par saison lors de l'année d'étude. Des indices numériques et pondéraux ont ainsi pu être estimés en fonction de la surface prospectée avec la senne de plage. Ils ont été exprimés en nombre de poissons ou en grammes de poisson par hectare. Le couple senne – maillant a ainsi été utilisé 48 fois dans l'estuaire du Couesnon.

### 2.2.2.3. Utilisation du verveux

Le filet verveux est placé près de la berge dans des hauteurs d'eau de 1,80 m maximum, avant l'étale lorsque la marée se fait ressentir. L'ouverture de la poche est dirigée vers l'amont afin de pêcher à marée descendante ou dans le courant fluvial du Couesnon. Chaque verveux a été laissé en pêche durant une marée de nuit.

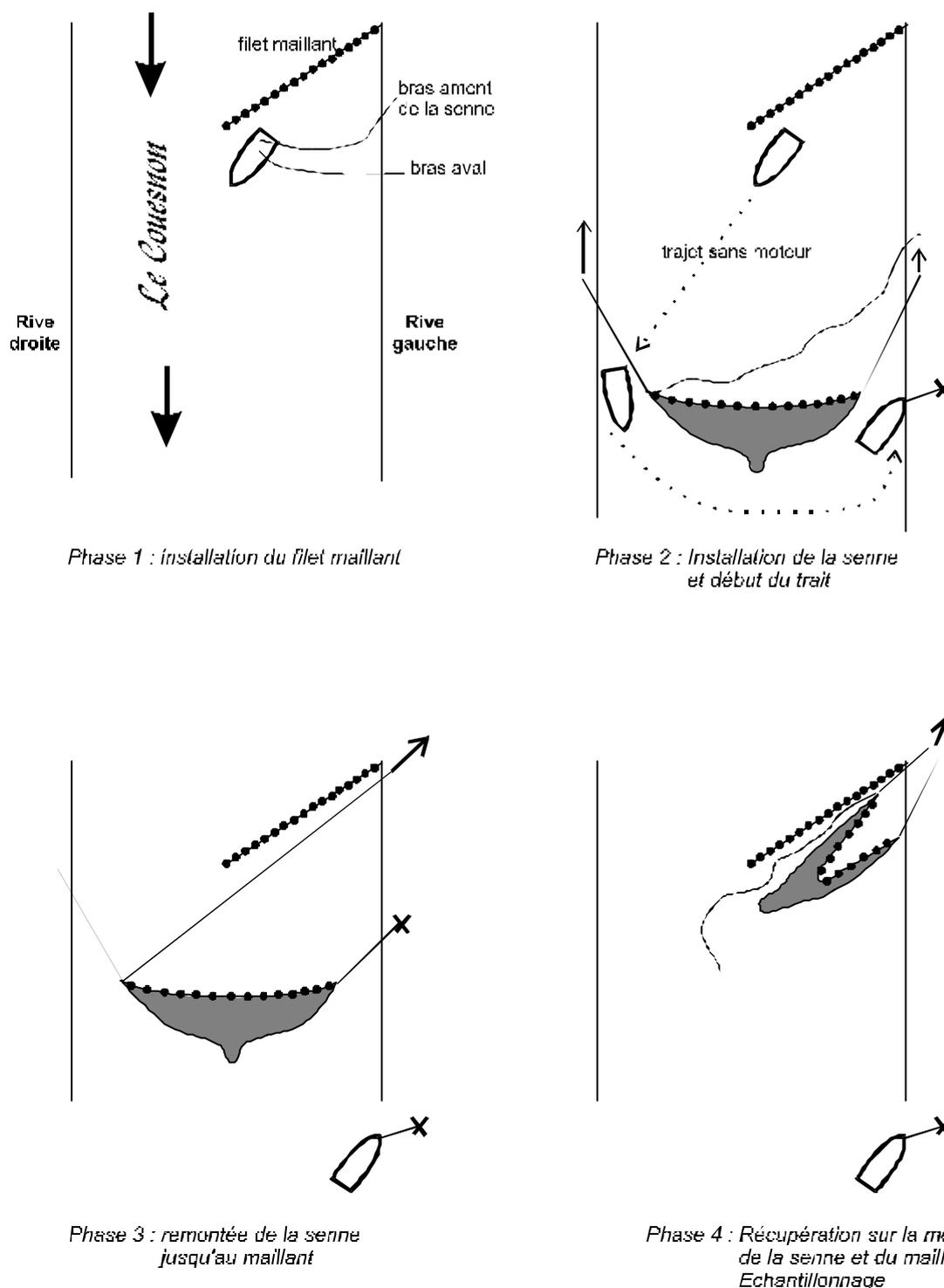


Figure I.4. Schéma de fonctionnement du couple senne / maillant dans l'estuaire du Couesnon.

Pour chaque campagne de pêche saisonnière, nous avons placé un verveux dans trois des stations : les stations 1, 3 et 5. L'utilisation du verveux correspond ainsi à 12 poses. Les

indices d'abondance ont été retranscrits en effort de pêche exprimé en nombre d'individus ou en grammes de poisson par verveux et par heure de pêche).

### 2.3. Identification des espèces

Pour la plus grande majorité des espèces, les juvéniles et les adultes ont été déterminés à l'aide de plusieurs guides (WHEELER, 1969 ; BAUCHOT & PRAS, 1980 ; NELSON, 1994 ; MILLER & LOATES, 1997). Les larves et les plus jeunes individus ont été identifiés grâce au travail de RUSSEL (1976).

Pour les jeunes mulets, nous avons utilisé trois guides (FARRUGIO, 1977 ; REAY & CORNELL, 1988 ; SERVENTI *et al.*, 1996). Mais, l'identification des jeunes mulets (< 100 mm) pose un problème délicat (ZISMANN *et al.*, 1975 ; CAMBRONY, 1983) car ces jeunes stades ne présentent que les ébauches des caractères sur lesquels se base la détermination des adultes (DEMIR, 1971 ; SAURIAU, 1990 ; LAFFAILLE *et al.*, SOUS PRESSE). De plus, selon la clef utilisée, on aboutit pour un même individu à des déterminations contradictoires (FEUNTEUN, 1994 ; LAFFAILLE, 1996 ; MAYOT, 1999 ; DONNEES NON PUBLIEES). Seules des études génétiques, enzymologiques et/ou biochimiques permettraient de déterminer les différentes espèces (E.G., HERZBERG & PASTEUR, 1975 ; THOMSON, 1981), techniques que nous n'avons pas pu utiliser. Actuellement, une nouvelle clef d'identification des jeunes mulets est en cours de réalisation. Les résultats ne sont pas encore tous analysés et validés. Cette clef d'identification n'a donc pas été utilisée dans ce travail, et pour la suite, seuls les mulets déterminés avec certitude porteront le nom de l'espèce. Par contre, une nouvelle clef d'identification des mulets > 100 mm va être très prochainement disponible (CARREL & LAFFAILLE, SOUS PRESSE A). C'est cette clef qui a été utilisée lors de ce travail.

Les gobies du complexe *Pomatoschistus minutus* (Webb, 1980) : *P. minutus* (Pallas, 1770), *P. lozanoi* (de Buen, 1923) et *P. norvegicus* (Collet, 1903) ont été identifiés à partir des travaux de WEBB (1980), MILLER (1986) et HAMERLYNCK (1990). A partir de ces travaux, nous avons établi une nouvelle clef d'identification des gobies des zones saumâtres françaises (CARREL & LAFFAILLE, SOUS PRESSE B). Cette clef n'utilise pas les pores muqueux de la tête, rendant l'identification beaucoup plus simple et pratique sur le terrain. Toutefois, lors de cette étude, ce travail n'a été utilisé qu'en première approche avant validation par les pores muqueux.

### 2.4. Groupes écologiques

Les différentes espèces de poissons peuvent être regroupées en plusieurs catégories écologiques en fonction de leur inféodation à la baie et de leur origine. La détermination de ces groupes s'appuie sur les classifications de POTTER *et al.* (1986), de ELIE *et al.* (1990) et de ELLIOTT & DEWAILLY (1995) modifiée par FEUNTEUN & LAFFAILLE (1997) pour la baie du Mont Saint-Michel :

- **Les espèces Marines Strictes (MS) :**

Ces sont les espèces strictement marines, côtières ou hauturières supportant mal les variations de salinité (espèces sténohalines) et de température (espèces sténothermes). Ces espèces sont abondantes dans le domaine marin et peu fréquentes dans les zones intertidales de la baie du Mont Saint-Michel.

- **Les espèces Marines Euryhalines (ME) :**

Ce sont des espèces marines supportant d'importantes variations de salinité et de température (espèces euryèces) leur permettant de vivre dans le domaine intertidal où ces paramètres varient fortement en fonction des conditions climatiques et temporelles

(saisons, cycle de marées, nyctémères, apports d'eaux douces, *etc.*). Ces espèces marines peuvent donc entrer en grand nombre dans le domaine intertidal de la baie.

- **Les espèces Estuariennes (E) ou Résidentes (R) :**

Ce sont ici des espèces susceptibles d'accomplir l'intégralité de leur cycle biologique (naissance, croissance, résidence, reproduction, mort, *etc.*) dans le domaine sous influence maritime de la baie (vasières intertidales et estuaires) en suivant les courants de marée.

- **Les espèces Catadromes (C) :**

Ces espèces sont des migrateurs amphihalins thalassotoques ; c'est à dire qu'ils doivent obligatoirement migrer du domaine continental au domaine marin. Toute, ou une partie de la phase de croissance et de maturation sexuelle de ces poissons s'effectue en eaux continentales fluviales ou littorales (eaux douces et saumâtres), tandis que la reproduction a lieu en mer. L'amplitude des migrations est plus ou moins importante selon ces espèces.

- **Les espèces Anadromes (A) :**

Ce sont des migrateurs amphihalins potamotoques ; c'est à dire qu'ils doivent obligatoirement migrer des eaux marines correspondant à leur zone de croissance aux eaux dulçaquicoles où ils se reproduisent.

- **Les espèces Dulçaquicoles Strictes (D) :**

Ce sont des espèces typiques des eaux continentales supportant assez mal les variations de salinité (espèces sténohalines) et dont le passage en mer est accidentel ou bref et le plus souvent mortel.

## 2.5. Variables environnementales

En milieu côtier, un des principaux facteurs de répartition spatio-temporelle des espèces est leur tolérance aux variations des facteurs environnementaux et plus particulièrement leur tolérance aux variations de salinité et de température (E.G., POTTER *et al.*, 1986 ; CLARK *et al.*, 1996 ; MAES *et al.*, 1998). Ainsi, dans l'estuaire du Couesnon, les températures de fond et de surface ainsi que les taux de salinité de fond et de surface ont été suivis. Partant de l'hypothèse que les variations de ces facteurs étant soit identique (par exemple, l'amplitude et l'heure de la marée), soit très proche (par exemple, la température et la pluviosité) entre les vasières tidales et les marais salés, nous n'avons pas effectué ce suivi dans les vasières. Cette analyse sera donc effectuée dans le chapitre suivant concernant le peuplement ichtyologique des marais salés.

## 2.6. Méthodes d'analyses statistiques

Au sein de chaque milieu, les variations spatio-temporelles des peuplements ont été analysées par une classification hiérarchique des indices d'abondance numérique et pondérale (méthode de Ward, distance euclidienne), après avoir transformé les données en  $\log(x + 1)$  selon les recommandations de FIELDS *et al.* (1982). Comme proposé par CLARK *et al.* (1996), tous les échantillons mensuels sont combinés.

## 3. Résultats

---

### 3.1. Peuplement des vasières intertidales

#### 3.1.1. Composition du peuplement

L'ensemble des échantillonnages effectués dans les pêcheries fixes de la partie occidentale de la baie du Mont Saint-Michel entre janvier et décembre 1998 nous a permis de capturer, d'identifier et d'analyser plus de 34 000 poissons appartenant à 49 espèces et 31 familles (**Tableau I.1**).

Parmi les six groupes écologiques, seuls cinq ont été répertoriés. En effet, aucune espèce dulçaquicole stricte n'a été échantillonnée alors que 20 espèces marines strictes, 17 espèces marines euryhalines, 7 espèces estuariennes, 3 espèces catadromes et 2 espèces anadromes ont été dénombrées.

Les espèces marines euryhalines constituent le groupe le plus abondant, notamment les clupéidés (hareng et sprat) qui représentent près de 24% des biomasses et surtout plus de 57% des effectifs totaux (**Tableau I.1**). Les petites roussettes (%B = 22%), les bars (%B = 15%) et les maquereaux (%B = 12%) ont été capturés avec des biomasses assez importantes. Toutes les autres espèces représentent individuellement moins de 10% des effectifs et des biomasses. Parmi les 19 espèces qui peuvent être considérées comme des espèces permanentes (%FO ≥ 50%), les bars, les plies, les jeunes mulets et les tacauds, qui sont quatre espèces marines euryhalines, ont été échantillonnés tous les mois (%FO = 100%).

Dans les vasières intertidales, les espèces marines strictes et les espèces marines euryhalines sont essentiellement représentées par les juvéniles (**Tableau I.2**). Quelques espèces font exception comme les roussettes et les maquereaux dont se sont surtout les phases adultes qui colonisent ce milieu. Chez les espèces estuariennes, par définition résidentes de la baie, tous les stades peuvent être observés. Pour les espèces amphihalines, nous avons échantillonné les formes juvéniles et sub-adultes correspondant aux stades de migration, soit vers leur lieu de croissance, soit vers leur lieu de reproduction.

## Chapitre I : Les peuplements ichthyologiques des milieux sources

Groupe	Famille	Espèce	Nom commun	%N	%B	%FO
<b>Espèces marines strictes</b>						
	Agonidae	<i>Agonus cataphractus</i> (L.)	Souris de mer	0,1	0,0	66,7
	Belonidae	<i>Belone belone</i> (L.)	Orphie	0,0	0,0	16,7
	Callionymidae	<i>Callionymus reticulatus</i> (Valenciennes)	Callionyme réticulé	0,1	0,1	8,3
	Carangidae	<i>Trachurus trachurus</i> (L.)	Chinchard commun	0,2	2,7	8,3
	Congridae	<i>Conger conger</i> (L.)	Congre	0,0	0,6	8,3
	Gadidae	<i>Pollachius pollachius</i> (L.)	Lieu jaune	0,4	0,3	41,7
		<i>Pollachius virens</i> (L.)	Lieu noir	0,0	0,0	8,3
	Gobiidae	<i>Aphia minuta</i> (Risso)	Nounat	4,5	0,4	25,0
	Labridae	<i>Symphodus melops</i> (L.)	Crénilabre mélops	0,0	0,0	16,7
	Rajidae	<i>Raja clavata</i> (L.)	Raie bouclée	0,0	0,0	8,3
		<i>Raja montagui</i> (Fowler)	Raie douce	0,0	0,0	8,3
	Scombridae	<i>Scomber scombrus</i> (L.)	Maquereau commun	0,7	11,5	33,3
	Scophthalmidae	<i>Psetta maxima</i> (L.)	Turbot	0,0	0,0	16,7
	Scyliorhinidae	<i>Galeus melastomus</i> (Rafinesque)	Chien de mer	0,0	0,1	8,3
		<i>Scyliorhinus canicula</i> (L.)	Petite roussette	1,1	21,7	50,0
	Sparidae	<i>Spondyliosoma cantharus</i> (L.)	Dorade grise	0,0	0,1	8,3
	Squalidae	<i>Squalus acanthias</i> (L.)	Aiguillat commun	0,0	0,1	8,3
	Torpedinidae	<i>Torpedo marmorata</i> (Risso)	Torpille marbrée	0,0	0,0	8,3
	Triglidae	<i>Eutrigla gurnardus</i> (L.)	Grondin gris	0,1	0,1	8,3
		<i>Trigla lucerna</i> (L.)	Grondin perlon	0,6	0,9	41,7
<b>Espèces marines euryhalines</b>						
	Ammodytidae	<i>Ammodytes tobianus</i> (L.)	Ammodyte	0,1	0,0	8,3
	Atherinidae	<i>Atherina presbyter</i> (Cuvier)	Athérine, prêtre	2,4	1,1	66,7
	Clupeidae	<i>Clupea harengus</i> (L.)	Hareng	18,3	15,8	91,7
		<i>Sardina pilchardus</i> (Walbaum)	Sardine	1,0	0,9	33,3
		<i>Sprattus sprattus</i> (L.)	Sprat	38,7	7,9	83,3
	Engraulidae	<i>Engraulis encrasicolus</i> (L.)	Anchois	0,4	0,2	33,3
	Gadidae	<i>Merlangius merlangus</i> (L.)	Merlan	0,3	0,7	50,0
		<i>Trisopterus luscus</i> (L.)	Tacaud	5,1	1,5	100,0
		<i>Trisopterus minutus</i> (L.)	Capelan	0,0	0,0	25,0
	Liparidae	<i>Liparis liparis</i> (L.)	Grand liparis	0,1	0,1	25,0
		<i>Liparis montagui</i> (Donovan)	Petit liparis	0,1	0,1	16,7
	Mugilidae	<i>Mugil</i> sp.	Jeune mulet	2,3	3,3	100,0
	Pleuronectidae	<i>Pleuronectes platessa</i> (L.)	Plie	8,1	5,7	100,0
	Serranidae	<i>Dicentrarchus labrax</i> (L.)	Bar	5,1	14,8	100,0
	Soleidae	<i>Solea solea</i> (L.)	Sole commune	3,9	2,3	91,7
	Sparidae	<i>Sparus aurata</i> (L.)	Dorade royale	0,0	0,0	8,3
	Trachinidae	<i>Echiichtys vipera</i> (Cuvier)	Petite vive	0,0	0,0	41,7
<b>Espèces estuariennes</b>						
	Blenniidae	<i>Blennius pholis</i> (L.)	Mordocet	0,0	0,0	16,7
	Gadidae	<i>Ciliata mustela</i> (L.)	Motelle à 5 barbillons	2,2	3,0	75,0
	Gasterosteidae	<i>Gasterosteus aculeatus</i> (L.)	Epinoche	0,3	0,0	50,0
	Gobiidae	<i>Pomatoschistus lozanoi</i> (de Buen)	Gobie de Lozanoi	0,7	0,1	83,3
		<i>Pomatoschistus microps</i> (Kroyer)	Gobie tacheté	0,6	0,1	75,0
		<i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas)	Gobie buhotte	2,0	0,2	75,0
	Syngnathidae	<i>Syngnathus rostellatus</i> (Nilson)	Syngnathe de Duméril	0,0	0,0	8,3
<b>Espèces catadromes</b>						
	Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i> (L.)	Anguille européenne	0,1	0,8	58,3
	Mugilidae	<i>Liza ramada</i> (Risso)	Mulet porc	0,1	2,2	50,0
	Pleuronectidae	<i>Platichthys flesus</i> (L.)	Flet	0,3	0,4	58,3
<b>Espèces anadromes</b>						
	Clupeidae	<i>Alosa alosa</i> (L.)	Alose vraie	0,0	0,1	8,3
	Salmonidae	<i>Salmo salar</i> (L.)	Saumon Atlantique	0,0	0,1	16,7

**Tableau I.1.** Liste des espèces répertoriées dans les vasières tidales de la baie du Mont Saint-Michel. %FO : fréquences d'occurrence mensuelles, %N : abondances numériques, %B : abondances pondérales. Classement par ordre alphabétique des familles par groupe écologique.

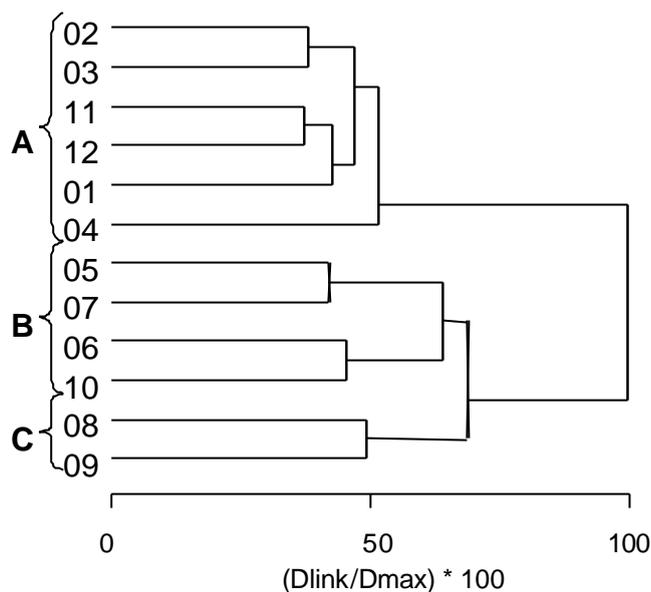
## Chapitre I : Les peuplements ichthyologiques des milieux sources

Groupe	Espèce	Taille (mm)			n
		moyenne	minimale	maximale	
<b>Espèces marines strictes</b>					
	Aiguillat commun	500	500	500	1
	Callionyme réticulé	137	137	137	1
	Chien espagnol	325	325	325	1
	Chinchard commun	303	248	360	34
	Congre	2 100	2 100	2 100	1
	Crénilabre melops	132	117	146	2
	Dorade grise	250	250	250	2
	Grondin gris	111	50	163	12
	Grondin perlon	130	60	350	23
	Lieu jaune	121	66	200	13
	Lieu noir	160	160	160	1
	Maquereau	289	230	360	69
	Nounat	60	35	70	143
	Orphie	491	450	560	5
	Petite Roussette	502	400	600	18
	Raie bouclée	246	150	350	16
	Raie douce	150	150	150	1
	Souris de mer	92	43	120	12
	Torpille marbrée	500	500	500	1
	Turbot	153	150	155	2
<b>Espèces marines euryhalines</b>					
	Ammodyte	66	66	66	1
	Anchois	108	50	160	37
	Athérine	95	50	157	178
	Bar	155	45	600	497
	Capelan	110	50	201	6
	Dorade royale	185	185	185	1
	Grand Liparis	88	81	92	4
	Hareng	126	36	300	466
	Merlan	157	70	302	16
	Mulet doré	113	11	268	200
	Petit Liparis	87	70	125	29
	Plie	104	25	450	596
	Petite vive	76	70	85	5
	Sardine	128	52	250	113
	Sole	104	10	350	347
	Sprat	68	32	150	246
	Tacaud	84	30	200	249
<b>Espèces estuariennes</b>					
	Blennie pholis	60	50	70	2
	Epinoche	55	49	62	39
	Gobie buhotte	62	29	80	60
	Gobie de Lozanoï	54	31	78	35
	Gobie tacheté	50	30	61	43
	Motelle	144	60	226	261
	Syngnathe	77	77	77	1
<b>Espèces catadromes</b>					
	Anguille	287	59	1 000	25
	Flet	139	70	300	13
	Mulet	425	257	568	15
<b>Espèces anadromes</b>					
	Alose vraie	400	400	400	1
	Saumon Atlantique	288	175	400	2

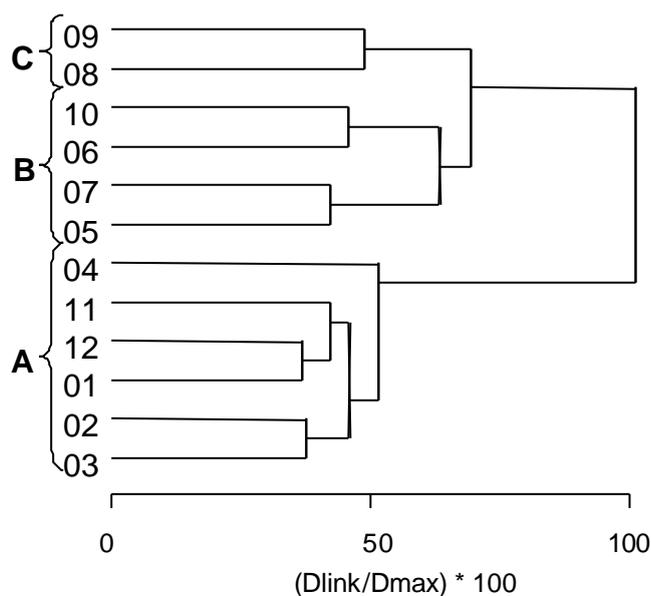
**Tableau I.2.** Tailles moyennes, minimales et maximales (en mm) des espèces répertoriées dans les pêcheries fixes de la baie en 1998. n : nombre d'individus mesurés. Classement par ordre alphabétique des espèces.

### 3.1.2. Variations temporelles

Les analyses hiérarchiques des correspondances sur les densités des populations capturées chaque mois dans les pêcheries permettent d'observer que les abondances totales du peuplement et les abondances spécifiques des différentes populations varient en fonction des saisons (Figures I.5 et I.6). En effet, que ce soit pour les densités numériques ou pondérales, la première division sépare les échantillonnages effectués entre les mois de novembre à avril et les mois de mai à octobre. Une seconde division dans chaque groupe permet de séparer trois saisons à plus de 60% de dissimilarité tant au niveau des biomasses que des effectifs.



**Figure I.5.** Classification hiérarchique (méthode de Ward, distance euclidienne) des mois d'échantillonnages en fonction des abondances numériques moyennes mensuelles des populations ichthyologiques capturées dans les pêcheries fixes en 1998. La distance des liens (Dlink) est représentée comme le pourcentage de la distance maximale des liens (Dmax). 01 à 12 : mois juliens.



**Figure I.6.** Classification hiérarchique (méthode de Ward, distance euclidienne) des mois d'échantillonnages en fonction des abondances pondérales moyennes mensuelles des populations ichthyologiques capturées dans les pêcheries fixes en 1998. La distance des liens (Dlink) est représentée comme le pourcentage de la distance maximale des liens (Dmax). 01 à 12 : mois juliens.

Le premier groupe (groupe A) concerne les mois de novembre à avril. Ce groupe correspond à l'automne, à l'hiver et au début du printemps. La richesse spécifique (en moyenne 18 espèces par marée et par pêcherie) et les abondances totales (en moyenne 361 poissons et 11,5 kg par marée et par pêcherie) sont minimales (Tableaux I.3 et I.4). A l'exception des petites roussettes et des harengs, toutes les autres espèces marines sont peu abondantes. C'est aussi la période préférentielle de présence des motelles à 5 barbillons et des épinoches.

Groupe	Espèce	Groupe A		Groupe B		Groupe C	
		m	sd	m	sd	m	sd
<b>Espèces marines strictes</b>							
	Grondin perlon	0,0	0,1	0,3	0,5	24,9	9,4
	Lieu jaune	0,1	0,2	10,9	18,1	-	-
	Maquereau	0,1	0,2	14,0	24,2	9,0	12,7
	Petite Roussette	15,8	38,2	-	-	0,4	0,5
	Souris de mer	0,5	0,3	1,4	1,8	-	-
<b>Espèces marines euryhalines</b>							
	Anchois	0,1	0,2	9,2	12,8	4,5	6,4
	Athérine, Prêtre	10,9	21,9	49,2	81,7	3,6	5,1
	Bar	30,1	26,0	41,4	29,9	64,3	8,8
	Hareng	169,5	157,3	59,4	86,4	220,0	109,6
	Mulet jeune	23,4	20,9	5,9	1,3	20,5	21,9
	Merlan	0,5	1,2	3,9	5,7	5,5	2,8
	Plie	18,3	13,7	163,7	116,4	72,9	15,7
	Sardine	13,0	31,9	3,8	6,1	3,0	4,2
	Sole commune	2,9	1,9	69,4	38,2	60,8	14,5
	Sprat	24,8	54,4	63,7	68,9	1 613,9	1 213,6
	Tacaud	2,6	3,2	138,7	220,6	15,1	10,1
	Petite vive	0,5	0,4	-	-	-	-
<b>Espèces estuariennes</b>							
	Épinoche	4,1	5,4	-	-	-	-
	Gobie buhotte	8,0	10,6	0,5	0,9	72,0	5,2
	Gobie de Lozanoï	1,6	2,5	10,6	8,7	12,4	8,0
	Gobie tacheté	1,5	1,3	0,1	0,1	22,0	7,1
	Motelle à 5 barbillons	28,3	33,1	3,2	5,2	-	-
<b>Espèces catadromes</b>							
	Anguille	0,1	0,2	1,0	0,6	2,3	0,4
	Flet	1,2	0,9	-	-	8,0	1,4
	Mulet porc	0,3	0,6	0,8	0,4	0,3	0,4
<b>CPUE moyen du peuplement</b>		360,9	191,1	790,2	543,9	2 256,4	1 165,5
<b>Nombre d'espèce moyen</b>		18,2	3,7	18,0	1,7	20,0	2,8

**Tableau I.3.** Variations saisonnières de la richesse spécifique moyenne et des abondances numériques moyennes du peuplement et des populations ichtyologiques répertoriées dans les pêcheries fixes en 1998. Les saisons ont été identifiées par une classification hiérarchique des CPUE mensuelles des populations (cf., Figure I.5). CPUE : nombre de poissons capturés par marée et par pêcherie, m : moyenne, sd : écart type.

Le second groupe (groupe B) réunit les prélèvements effectués entre les mois de mai et juillet accompagnés du mois d'octobre. Ce groupe correspond essentiellement à la fin du printemps et au début de l'été. La richesse spécifique moyenne reste proche de 18 espèces par pêcherie et par marée mais les abondances totales sont supérieures au groupe A (en moyenne 790 poissons et 13 kg par pêcherie et par marée). Cette différence est essentiellement due à quelques espèces marines qui sont, à cette saison, au maximum de leur abondance. C'est le cas des gadidés (lieux et tacauds), des athérines et des poissons plats (spécialement les plies). Il faut toutefois remarquer que pour une biomasse pratiquement équivalente (11,5 kg pour le groupe A vs. 13 kg pour le groupe B), les effectifs moyens sont plus que doubles dans le groupe B (361 individus pour le groupe A vs. 790 individus pour le groupe B). L'explication provient que les individus du groupe B sont plus jeunes et possèdent donc une taille et un poids plus faible.

Groupe	Espèce	Groupe A		Groupe B		Groupe C	
		m	sd	m	sd	m	sd
<b>Espèces marines strictes</b>							
	Grondin perlon	1,0	2,6	8,3	14,4	621,9	234,2
	Lieu jaune	1,3	3,3	174,7	288,7	-	-
	Maquereau	35,0	61,2	4 200,0	7 274,6	2 700,0	3 818,4
	Petite Roussette	5 200,0	12 340,6	-	-	243,8	344,7
	Souris de mer	2,7	1,8	9,0	10,8	-	-
<b>Espèces marines euryhalines</b>							
	Anchois	0,5	1,2	57,8	72,8	40,5	57,3
	Athérine, Prêtre	86,6	175,7	393,3	653,8	29,0	41,0
	Bar	1 528,3	1 281,5	2 055,5	1 471,8	3 212,5	441,9
	Hareng	2 502,3	2 406,7	891,3	1 295,6	3 300,0	1 644,0
	Merlan	18,0	44,1	144,0	204,4	198,0	101,8
	Mulet jeune	593,1	516,5	107,1	32,3	512,5	548,0
	Petite vive	2,5	2,1	-	-	-	-
	Plie	219,4	164,4	1 964,3	1 396,3	874,5	188,8
	Sardine	195,4	478,7	56,3	91,0	45,0	63,6
	Sole commune	29,9	19,7	688,9	387,4	607,5	145,0
	Sprat	86,6	190,5	222,8	241,0	5 648,6	4 247,5
	Tacaud	12,9	15,9	678,3	1 115,4	75,6	50,4
<b>Espèces estuariennes</b>							
	Epinoche	8,0	10,8	-	-	-	-
	Gobie buhotte	4,5	6,1	1,3	2,3	45,0	4,2
	Gobie de Lozanoi	3,2	4,9	21,2	17,3	24,8	15,9
	Gobie tacheté	3,5	5,4	-	-	25,0	2,4
	Motelle à 5 barbillons	681,9	792,8	78,0	124,9	-	-
<b>Espèces catadromes</b>							
	Anguille	8,3	20,3	140,0	91,7	270,0	42,4
	Flet	30,4	22,7	-	-	200,0	35,4
	Mulet porc	125,0	209,2	750,0	250,0	250,0	353,6
<b>CPUE moyen du peuplement</b>		11 658,1	11 440,1	12 983,6	6 886,5	21 472,9	9 493,4
<b>Nombre d'espèce moyen</b>		18,2	3,7	18,0	1,7	20,0	2,8

**Tableau I.4.** Variations saisonnières de la richesse spécifique moyenne et des abondances pondérales moyennes du peuplement et des populations ichtyologiques répertoriées dans les pêcheries fixes en 1998. Les saisons ont été identifiées par une classification hiérarchique des CPUE mensuelles des populations (cf., Figure I.6). CPUE : g de poisson capturé par marée et par pêcherie, m : moyenne, sd : écart type.

Le troisième groupe (groupe C) correspond aux échantillonnages effectués en août et septembre. Ce groupe correspond à la fin de l'été. La richesse spécifique (20 espèces en moyenne par pêcherie et par marée) et les abondances totales (2260 poissons et 21,5 kg par pêcherie et par marée) sont maximales. Cette différence est aussi due aux juvéniles de l'année des espèces marines, plus fréquentes et plus abondantes (spécialement les grondins, les bars, les clupéidés et les mulets). Les gobies du genre *Pomatoschistus* sont aussi très abondants.

## 3.2. Peuplement de l'estuaire du Couesnon

### 3.2.1. Composition générale du peuplement

L'ensemble des pêches réalisées au verveux, à la senne de plage et au maillant sur l'estuaire du Couesnon a permis de capturer près de 30 000 poissons appartenant à 31 espèces et 14 familles (Tableau I.5).

Groupe	Famille	Espèce	Nom commun	Senne	Verveux
<b>Espèces marines euryhalines</b>					
	Atherinidae	<i>Atherina presbyter</i> (Cuvier)	Athérine	*	*
	Clupeidae	<i>Clupea harengus</i> (L.)	Hareng		*
		<i>Sprattus sprattus</i> (L.)	Sprat	*	*
	Mugilidae	<i>Mugil</i> sp.	Alevin de mulot	*	*
	Pleuronectidae	<i>Pleuronectes platessa</i> (L.)	Plie	*	*
	Serranidae	<i>Dicentrarchus labrax</i> (L.)	Bar	*	*
	Soleidae	<i>Solea solea</i> (L.)	Sole	*	
<b>Espèces estuariennes</b>					
	Gasterosteidae	<i>Gasterosteus aculeatus</i> (L.)	Epinoche	*	*
	Gobiidae	<i>Pomatoschistus lozanoi</i> (de Buen)	Gobie de Lozanoi	*	*
		<i>Pomatoschistus microps</i> (Kroyer)	Gobie tacheté	*	
		<i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas)	Gobie buhotte	*	*
	Syngnathidae	<i>Hippocampus ramulosus</i> (Leach)	Hippocampe moucheté	*	
		<i>Syngnathus rostellatus</i> (Nilson)	Syngnathe de Duméril	*	*
<b>Espèces catadromes</b>					
	Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i> (L.)	Anguille européenne	*	*
	Mugilidae	<i>Liza ramada</i> (Risso)	Mulet porc	*	
	Pleuronectidae	<i>Platichthys flesus</i> (L.)	Flet	*	*
<b>Espèces anadromes</b>					
	Salmonidae	<i>Salmo salar</i> (L.)	Saumon Atlantique	*	
<b>Espèces dulçaquicoles</b>					
	Centrarchidae	<i>Lepomis gibbosus</i> (L.)	Perche soleil		*
	Cyprinidae	<i>Abramis brama</i> (L.)	Brème commune	*	*
		<i>Alburnus alburnus</i> (L.)	Ablette	*	*
		<i>Blicca bjoerkna</i> (L.)	Brème bordelière	*	*
		<i>Leuciscus cephalus</i> (L.)	Chevaine	*	*
		<i>Rutilus rutilus</i> (L.)	Gardon	*	*
		<i>Carassius carassius</i> (L.)	Carassin	*	
		<i>Cyprinus carpio</i> (L.)	Carpe commune	*	
		<i>Gobio gobio</i> (L.)	Goujon	*	*
		<i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel)	Able de Heckel	*	
		<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L.)	Rotengle	*	*
		<i>Tinca tinca</i> (L.)	Tanche	*	*
	Esocidae	<i>Esox lucius</i> (L.)	Brochet	*	
	Gasterosteidae	<i>Pygosteus pungitus</i> (L.)	Epinochette		*

**Tableau I.5.** Liste des groupes biologiques, des familles et des espèces capturées dans l'estuaire du Couesnon lors des campagnes de pêches à l'aide du couple senne / maillant et à l'aide du verveux. Classement des espèces par groupes biologiques puis par familles.

Dans cet inventaire, 5 groupes écologiques ont été recensés :

- Aucune espèce n'est strictement marine ;
- 7 espèces sont marines euryhalines ;
- 6 espèces sont estuariennes ;
- 3 espèces sont catadromes ;
- 1 espèce est anadrome ;
- 14 espèces sont dulçaquicoles.

Bien qu'assez comparables (17 espèces communes), ces deux méthodes d'échantillonnages apportent des résultats complémentaires.

### 3.2.2. Echantillonnages avec le couple senne – maillant

#### 3.2.2.1. Composition du peuplement

Avec le couple senne - maillant, 28 espèces appartenant à 4 groupes écologiques ont été identifiées (Tableaux I.5 et I.6). Deux espèces sont des migrateurs amphihalins : l'anguille européenne et le saumon atlantique. Huit espèces sont d'origine marine. Ce sont tous des poissons euryèces supportant les fortes variations de température et de salinité. Six espèces sont des espèces estuariennes. Ce sont les gobies du genre *Pomatoschistus* et les syngnathidés. Le dernier groupe, possédant la plus forte richesse spécifique, est formé par les espèces dulçaquicoles.

Noms communs	Effectif moyen	%N	Biomasse moyenne	%B	%FO
Gardon	138,8	11,1	832,8	12,7	63
Brème commune	110,7	8,9	1 461,2	22,3	56
Plie	189,8	15,2	379,6	5,8	49
Ablette	45,7	3,7	594,1	9,0	46
Gobie buhotte	243,3	19,5	172,2	2,6	44
Chevaine	107,3	8,6	1 212,5	18,5	44
Alevin de mullet	98,7	7,9	345,5	5,3	44
Bar	138,5	11,1	94,2	1,4	32
Flet	61,3	4,9	459,8	7,0	32
Anguille	8,7	0,7	330,6	5,0	32
Gobie de Lozano	26,5	2,1	23,9	0,4	26
Epinoche	12,2	1,0	8,5	0,1	25
Brème bordelière	27,7	2,2	127,4	1,9	19
Sprat	22,2	1,8	5,6	0,1	11
Rotengle	3,7	0,3	54,8	0,8	7
Tanche	1,3	0,1	72,8	1,1	7
Able de Heckel	4,7	0,4	7,1	0,1	5
Brochet	1,0	0,1	40,0	0,6	5
Goujon	0,7	0,1	4,2	0,1	4
Mulet porc	2,7	0,2	48,6	0,7	2
Carassin	1,0	0,1	37,0	0,6	2
Athérine	0,5	0,0	1,4	0,0	2
Carpe commune	0,3	0,0	240,0	3,7	2
Hippocampe	0,3	0,0	1,7	0,0	2
Saumon	0,2	0,0	11,0	0,2	2
Syngnathe	0,2	0,0	0,2	0,0	2
Gobie tacheté	0,2	0,0	0,0	0,0	2
Sole	0,2	0,0	0,0	0,0	2
<b>Densité totale</b>	1 248,3		6 566,5		

**Tableau I.6.** Densité moyenne (en effectif et en g par hectare) des espèces capturées par le couple senne / maillant dans l'estuaire du Couesnon. %FO : fréquence d'occurrence sur l'ensemble des échantillonnages, %N : abondance numérique totale, %B abondance pondérale totale. Classement par ordre décroissant des %FO.

Ce peuplement, ayant un indice d'abondance moyen de 1 250 poissons et 6,6 kg par hectare, est dominé numériquement par 7 espèces (Tableau I.6). Quatre espèces représentent près de 54% des effectifs totaux : le gobie buhotte, la plie, le bar et les juvéniles de mullet, qui sont d'origine marine ou estuarienne. Les 3 autres espèces, le gardon, la brème commune et le chevaine, sont dulçaquicoles et représentent environ 29% des effectifs totaux capturés. Ces trois dernières espèces dominent aussi la structure pondérale du peuplement (%B = 54%). Le gardon (%FO = 63%) et la brème commune (%FO = 56%) sont les deux espèces les plus fréquentes.

L'observation des tailles des différentes espèces capturées (Tableau I.7) indique que les espèces marines sont essentiellement représentées par les stades biologiques les plus jeunes (première et seconde années de vie). Les espèces estuariennes de la baie et les espèces dulçaquicoles sont représentées par des juvéniles et quelques adultes.

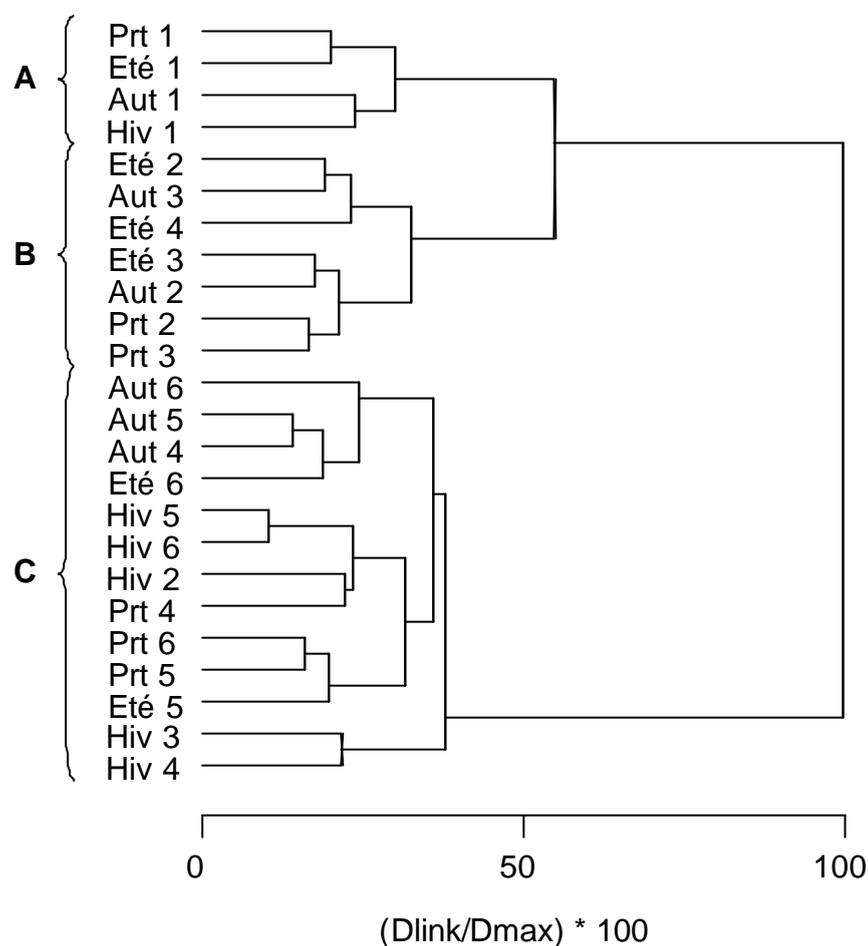
Espèce	Taille (mm)			n
	moyenne	minimale	maximale	
Able de Heckel	61	44	92	14
Ablette	110	25	140	139
Alevins de mullet	65	28	100	338
Anguille	282	66	840	31
Athérine	64	45	83	2
Bar	49	27	176	454
Brème bordelière	77	40	164	90
Brème commune	98	20	440	346
Brochet	169	64	254	3
Carassin	120	115	128	3
Carpe commune	585	585	585	1
Chevaine	91	34	415	333
Epinoche	45	18	70	48
Flet	82	18	336	159
Gardon	78	27	170	438
Gobie buhotte	40	16	69	1 037
Gobie de Lozanoi	50	30	69	121
Gobie tacheté	35	35	35	1
Goujon	71	65	76	2
Hippocampe	100	100	100	1
Mulet porc	131	100	425	85
Plie	57	16	370	616
Rotengle	102	70	149	13
Saumon	160	160	160	1
Sole	8	8	8	1
Sprat	39	28	49	114
Syngnathe	135	135	135	1
Tanche	154	29	490	4

**Tableau I.7.** Tailles moyennes, minimales et maximales (en mm) des espèces répertoriées dans l'estuaire du Couesnon par le couple senne / maillant. n : nombre d'individus mesurés.  
Classement par ordre alphabétique des espèces.

### 3.2.2.2. Variations spatio-temporelles

#### 3.2.2.2.1. Classifications hiérarchiques

Les différentes populations présentes varient en fonction des stations et des saisons. Les analyses hiérarchiques des correspondances sur les densités des populations capturées dans les différentes stations durant les quatre saisons permettent de remarquer que la distribution spatiale est plus discriminante que la distribution temporelle (Figures I.7 et I.8).

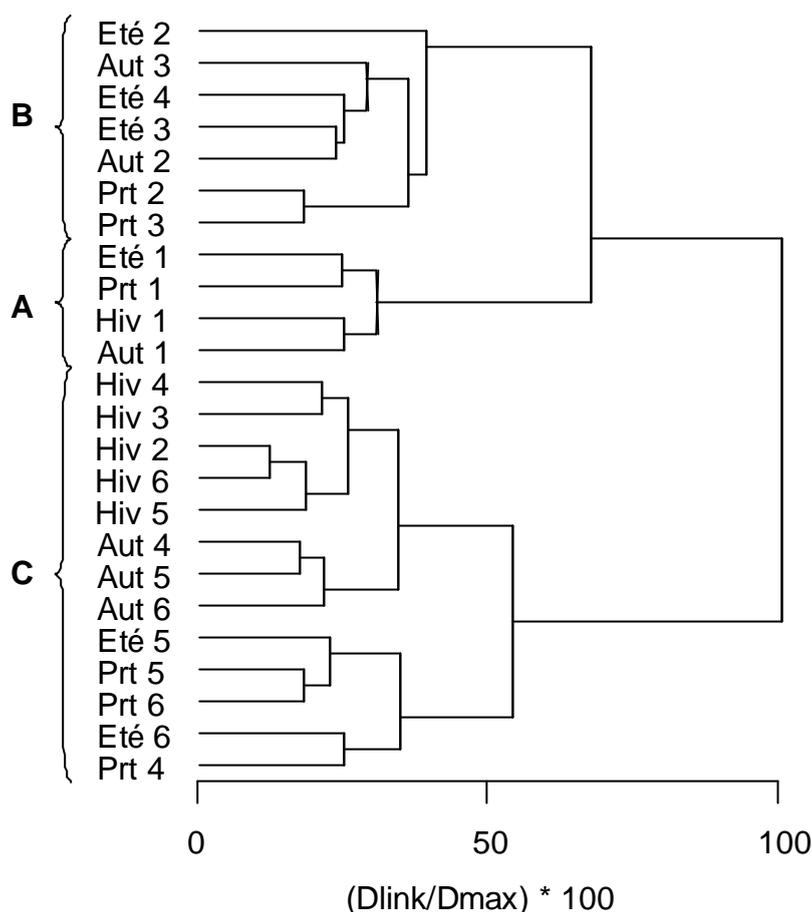


**Figure I.7.** Classification hiérarchique (méthode de Ward, distance euclidienne) des saisons et des stations en fonction sur les indices d'abondances numériques saisonniers des populations ichthyologiques capturées dans l'estuaire du Couesnon à l'aide du couple senne / maillant.

La distance des liens (Dlink) est représentée comme le pourcentage de la distance maximale des liens (Dmax).

1 à 6 : stations (voir Figure I.2 pour la localisation), Prt : printemps, Eté : été, Aut : automne, Hiv : hiver.

En effet que ce soit pour les densités numériques ou pondérales, la première division sépare tous les échantillonnages des stations aval (stations 1 à 3) de ceux des stations amont (stations 4 à 6) en deux groupes. Dans le premier groupe, la seconde division (plus de 50% de dissimilarité pour les effectifs et plus de 60% pour les biomasses) sépare tous les échantillonnages effectués au niveau de la station 1 (groupe A) des autres stations aval (groupe B). Dans le groupe C, à l'exception de la station 1, se trouvent aussi tous les échantillonnages effectués en hiver où, comme pour les stations amont, les indices d'abondance et de richesse spécifique sont minimaux.



**Figure I.8.** Classification hiérarchique (méthode de Ward, distance euclidienne) des saisons et des stations en fonction sur les indices d'abondances pondérales saisonniers des populations ichthyologiques capturées dans l'estuaire du Couesnon à l'aide du couple senne / maillant. La distance des liens (Dlink) est représentée comme le pourcentage de la distance maximale des liens (Dmax).

1 à 6 : stations (voir Figure I.2 pour la localisation), Prt : printemps, Été : été, Aut : automne, Hiv : hiver.

La distribution spatiale s'observe surtout au niveau des biomasses des stations amont (groupe C) où trois saisons peuvent être séparées : (1) les échantillonnages effectués en hiver, (2) en automne, et (3) au printemps et en été.

### 3.2.2.2. Répartition spatiale

La richesse spécifique diminue grossièrement d'aval en amont (de 17 à 11 espèces par station toutes saisons confondues). Dans les stations les plus en aval (stations 1 et 2), on remarque essentiellement (i) des espèces résidentes des vasières tidales de la baie (espèces estuariennes) tels que le gobie buhotte (indices d'abondance compris entre 540 et 758 individus et entre 0,4 et 0,5 kg par hectare) et (ii) des espèces marines tels que la plie (entre 162 et 470 individus et entre 0,3 et 0,9 kg par hectare), le bar (entre 103 et 430 individus et entre 0,1 et 0,5 kg par hectare) et les juvéniles de mullets (entre 96 et 398 individus et entre 0,3 et 1,4 kg par hectare) (Tableaux I.8 et I.9). Ces espèces disparaissent du peuplement à partir de la station 5.

Les espèces dulçaquicoles sont abondantes dès la station 2 avec des indices d'abondance variant entre 78 et 310 individus (représentant 1,0 à 4,1 kg) par hectare pour la brème commune, entre 63 et 282 individus (représentant 0,4 à 1,7 kg) par hectare pour le gardon et entre 38 et 252 individus (représentant 0,4 à 2,8 kg) par hectare pour le chevaïne.

Espèce	Station					
	1	2	3	4	5	6
Sole	1	-	-	-	-	-
Syngnathe	1	-	-	-	-	-
Saumon	1	-	-	-	-	-
Athérine	3	-	-	-	-	-
Gobie tacheté	-	1	-	-	-	-
Hippocampe	-	2	-	-	-	-
Sprat	129	4	-	-	-	-
Gobie de Lozanoï	157	-	-	2	-	-
Bar	103	430	272	26	-	-
Alevin de mulet	398	96	94	-	2	2
Plie	162	470	316	186	-	5
Gobie buhotte	758	540	116	28	-	18
Epinoche	23	6	-	6	28	10
Anguille	16	8	12	6	4	6
Flet	13	178	86	90	-	1
Chevaine	1	210	252	88	38	55
Gardon	2	90	176	220	282	63
Brème bordelière	3	102	10	16	8	27
Brème commune	1	310	102	82	78	91
Able de Heckel	-	22	-	6	-	-
Ablette	-	78	36	54	52	54
Carassin	-	6	-	-	-	-
Goujon	-	-	2	2	-	-
Mulet porc	-	-	16	-	-	-
Carpe commune	-	-	-	2	-	-
Rotengle	-	-	-	-	8	14
Tanche	-	-	-	-	6	2
Brochet	-	-	-	-	4	2
<b>Densité totale</b>	1 773	2 553	1 490	814	510	350
<b>Nombre d'espèces</b>	17	17	13	15	11	14

**Tableau I.8.** Richesse spécifique et densité moyenne (en effectif par hectare) par station des espèces capturées dans l'estuaire du Couesnon par le couple senne / maillant. Classement des espèces en fonction de leur répartition entre l'aval (station 1) et l'amont (station 6).

Par conséquent, les indices d'abondance sont maximaux au niveau de la station 2 (près de 2 500 individus et 13,5 kg par hectare en moyenne sur l'année). Ces indices diminuent vers l'amont pour atteindre leur valeur minimale à la station 6 (350 individus et 3,8 kg par hectare en moyenne sur l'année). Mais c'est au niveau de la station 1 que l'indice d'abondance pondéral est minimal (3,5 kg par hectare) à cause de la dominance presque exclusive de petites espèces (gobies), et des juvéniles d'origine marine (mulets, sprats, bars, plies).

## Chapitre I : Les peuplements ichtyologiques des milieux sources

Espèce	Station					
	1	2	3	4	5	6
Sole	0	-	-	-	-	-
Syngnathe	1	-	-	-	-	-
Saumon	55	-	-	-	-	-
Athérine	8	-	-	-	-	-
Gobie tacheté	-	1	-	-	-	-
Hippocampe	-	11	-	-	-	-
Sprat	32	1	-	-	-	-
Gobie de Lozano	157	-	-	2	-	-
Bar	134	559	354	34	-	-
Alevin de mullet	1 393	336	329	-	7	7
Plie	324	940	632	372	-	10
Gobie buhotte	515	367	79	19	-	12
Epinoche	16	4	-	4	20	7
Anguille	608	304	456	228	152	228
Flet	98	1 335	645	675	-	8
Chevaine	11	2 373	2 848	994	429	622
Gardon	12	540	1 056	1 320	1 692	378
Brème bordelière	120	4 080	400	640	320	1 080
Brème commune	5	1 426	469	377	359	419
Able de Heckel	-	33	-	9	-	-
Ablette	-	1 014	468	702	676	702
Carassin	-	222	-	-	-	-
Goujon	-	-	12	12	-	-
Mulet porc	-	-	288	-	-	-
Carpe commune	-	-	-	1 600	-	-
Rotengle	-	-	-	-	118	207
Tanche	-	-	-	-	336	112
Brochet	-	-	-	-	160	80
<b>Biomasse totale</b>	3 490	13 547	8 035	6 989	4 269	3 871
<b>Nombre d'espèces</b>	17	17	13	15	11	14

**Tableau I.9.** Richesse spécifique et densité moyenne (en g par hectare) par station des espèces capturées dans l'estuaire du Couesnon par le couple senne / maillant. Classement des espèces en fonction de leur répartition entre l'aval (station 1) et l'amont (station 6).



buhottes) alors que ce sont toujours les espèces dulçaquicoles qui sont les plus abondantes pondéralement (%B = 26% pour les chevaines et 19% pour les brèmes communes).

Espèce	Saison			
	Printemps	Été	Automne	Hiver
Chevaine	1 446	2 825	573	8
Brème bordelière	12	383	86	28
Gardon	1 736	1 228	344	112
Ablette	988	919	312	156
Brème commune	1 690	2 121	1 584	449
Flet	-	825	634	80
Plie	916	401	146	56
Alevin de mullet	247	506	516	112
Anguille	355	177	659	127
Carpe commune	-	-	-	1 064
Bar	17	651	50	2
Gobie buhotte	69	237	200	173
Tanche	224	74	-	-
Rotengle	138	79	-	-
Mulet porc	144	48	-	-
Brochet	53	53	53	-
Carassin	-	148	-	-
Gobie de Lozanoï	11	1	89	5
Saumon	46	-	-	-
Epinoche	17	-	1	16
Able de Heckel	2	26	-	-
Sprat	12	11	-	-
Goujon	8	8	-	-
Hippocampe	-	7	-	-
Athérine	-	-	5	-
Gobie tacheté	-	1	-	-
Syngnathe	-	-	1	-
Sole	0	-	-	-
<b>Densité totale</b>	8 131	10 731	5 251	2 387
<b>Nombre d'espèces</b>	21	22	16	14

**Tableau I.11.** Richesse spécifique et densité moyenne par saison (en g par hectare) des espèces capturées dans l'estuaire du Couesnon par le couple senne / maillant. Classement des espèces par ordre décroissant des densités pondérales.

En automne les indices d'abondance totale sont intermédiaires (1 000 individus et 5,0 kg par hectare). Parmi les 16 espèces capturées, trois dominent numériquement le peuplement : les gobies buhottes (%N = 29%), les juvéniles de mullets (%N = 14%) et les brèmes communes (%N = 12%). Pour les biomasses, ce sont les brèmes communes (%B = 31%), les anguilles (%B = 13%) et les flets (%B = 12%) qui sont les plus abondants.

En hiver seulement 14 espèces ont pu être échantillonnées pour des indices d'abondance totale de 450 individus et 2,4 kg par hectare. Les gobies buhottes (%N = 59%) et les carpes communes (%B = 45%) sont les plus abondants.

### 3.2.3. Echantillonnages avec le verveux

Les captures lors de la campagne d'été sur la station 1 n'ont pas été prises en compte en raison de très mauvaises conditions de pêche. Le verveux avait alors particulièrement mal fonctionné : de nombreuses particules flottantes (algues, déchets marins, *etc.*) avaient obstrué le filet et le courant avait arraché le verveux colmaté de ces ancrages.

#### 3.2.3.1. Composition du peuplement

Lors des 4 campagnes de pêche au verveux, 22 espèces de poissons appartenant à 12 familles ont été capturées (Tableaux I.5 et I.12).

A l'exception des espèces anadromes, les mêmes groupes biologiques ont été recensés : 6 espèces marines euryhalines (le hareng remplaçant la sole), 4 espèces estuariennes (l'hippocampe moucheté et le gobie tacheté disparaissant), 2 espèces catadromes (le mullet porc disparaissant) et 10 espèces dulçaquicoles (la perche soleil et l'épinochette remplaçant le carassin, l'able de Heckel et le brochet).

Noms communs	Densité moyenne	%N	Biomasse moyenne	%B	%FO
Anguille européenne	0,6	0,1	17,6	1,0	100
Gobie buhotte	487,5	75,1	1 046,6	60,7	82
Gobie de Lozanoï	110,9	17,1	501,2	29,1	82
Épinoche	31,7	4,9	57,0	3,3	64
Alevin de mullet	9,6	1,5	87,2	5,1	55
Chevaine	0,6	0,1	5,4	0,3	55
Bar	3,4	0,5	2,3	0,1	45
Ablette	0,4	0,1	0,4	0,0	45
Plie	0,4	0,1	0,9	0,1	36
Brème commune	0,3	0,0	0,5	0,0	36
Gardon	0,2	0,0	1,3	0,1	36
Épinochette	0,1	0,0	0,0	0,0	27
Syngnathe de Duméril	1,1	0,2	1,3	0,1	18
Brème bordelière	0,1	0,0	0,1	0,0	18
Flet	0,0	0,0	0,2	0,0	18
Tanche	0,0	0,0	1,1	0,1	18
Sprat	2,2	0,3	0,5	0,0	9
Hareng	0,1	0,0	0,0	0,0	9
Athérine	0,0	0,0	0,1	0,0	9
Goujon	0,0	0,0	0,0	0,0	9
Rotengle	0,0	0,0	0,1	0,0	9
Perche soleil	0,0	0,0	0,0	0,0	9
<b>Densité totale</b>	<b>649,1</b>		<b>1 723,8</b>		

**Tableau I.12.** Indice de densité moyenne (en effectif et en g par heure) des espèces capturées par le verveux dans l'estuaire du Couesnon. %FO : fréquence d'occurrence sur l'ensemble des échantillonnages, %N : abondance numérique totale, %B abondance pondérale totale. Classement par ordre décroissant des %FO.

Ce peuplement, ayant un indice d'abondance moyen de 650 poissons et 1,7 kg par heure et par verveux, est numériquement et pondéralement dominé par les gobies du genre *Pomatoschistus* (Tableau I.12) : le gobie buhotte (%N = 75% et %B = 61%) et le gobie de Lozanoï (%N = 17% et %B = 29%). Ces deux espèces accompagnées de l'anguille, de l'épinoche, des jeunes mullets et du chevaine sont les deux espèces les plus fréquentes (%FO > 50%).

A l'exception de l'anguille, toutes les espèces capturées par le verveux sont représentées par les stades les plus jeunes (Tableau I.13). Les anguilles sont très certainement abondantes sous le stade civelle, mais le verveux de 4mm de maille ne permet pas de les capturer (L100 pour les

anguilles proche de 200 mm ; BAISEZ A., COM. PERS.). Les espèces marines sont même exclusivement représentées par les jeunes (première et seconde années de vie).

Espèce	Taille (mm)			n
	moyenne	minimale	maximale	
Ablette	37	17	80	44
Alevins de mulot	32	17	120	369
Anguille	315	70	680	45
Athérine	62	62	62	1
Bar	68	22	146	127
Brème bordelière	47	22	108	17
Brème commune	100	21	172	16
Chevaine	49	19	192	94
Epinoche	24	20	66	4 649
Epinochette	27	22	34	20
Flet	51	37	65	3
Gardon	38	19	80	34
Gobie buhotte	45	17	71	18 013
Gobie de Lozanoï	36	22	58	3 802
Goujon	28	28	28	1
Hareng	52	50	54	2
Perche soleil	50	50	50	1
Plie	33	13	173	50
Rotengle	147	147	147	1
Sprat	37	33	43	79
Syngnathe	91	67	118	39
Tanche	155	32	395	3

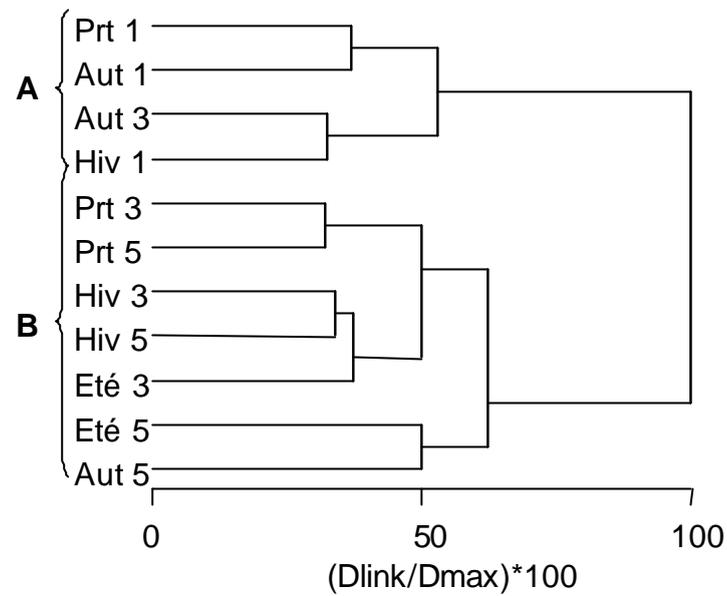
**Tableau I.13.** Tailles moyennes, minimales et maximales (en mm) des espèces répertoriées dans l'estuaire du Couesnon par le verveux. n : nombre d'individus mesurés. Classement par ordre alphabétique des espèces.

### 3.2.3.2. Variations spatio-temporelles

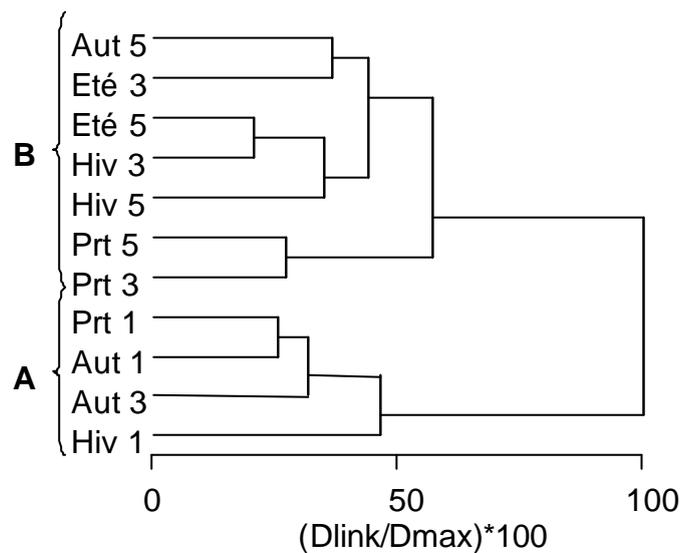
#### 3.2.3.2.1. Classifications hiérarchiques

Les différentes populations présentes varient en fonction des stations et des saisons de capture. Les analyses hiérarchiques des correspondances sur les densités des populations capturées par le verveux dans les différentes stations durant les quatre saisons ne permettent de discriminer les prélèvements qu'en fonction de leur répartition spatiale (**Figures I.9 et I.10**).

En effet, que ce soit pour les densités numériques ou pondérales, la première séparation isole les échantillons des stations les plus en aval, station 1 et station 3 en automne (groupes A) des autres stations (groupes B).



**Figure I.9.** Classification hiérarchique (méthode de Ward, distance euclidienne) des saisons et des stations en fonction des indices d'abondances numériques saisonnières des populations ichthyologiques capturées dans l'estuaire du Couesnon à l'aide du verveux. La distance des liens (Dlink) est représentée comme le pourcentage de la distance maximale des liens (Dmax). 1, 3 et 5 : stations (voir Figure I.2 pour la localisation), Prt : printemps, Eté : été, Aut : automne, Hiv : hiver.



**Figure I.10.** Classification hiérarchique (méthode de Ward, distance euclidienne) des saisons et des stations en fonction des indices d'abondances pondérales saisonnières des populations ichthyologiques capturées dans l'estuaire du Couesnon à l'aide du verveux. La distance des liens (Dlink) est représentée comme le pourcentage de la distance maximale des liens (Dmax). 1, 3 et 5 : stations (voir Figure I.2 pour la localisation), Prt : printemps, Eté : été, Aut : automne, Hiv : hiver.

### 3.2.3.2.2. Répartition spatiale

Dans la station la plus en aval (station 1) ont été échantillonnées essentiellement des espèces marines et estuariennes (Tableaux I.14 et I.15). Ce sont pratiquement les mêmes espèces que lors des échantillonnages avec le couple senne – maillant : les gobies du genre *Pomatoschistus* (CPUE numérique = 2 400 poissons et CPUE pondérale = 1 800 g par heure et par verveux), puis les juvéniles de mullets (respectivement, 38 poissons et 132 g) et les jeunes bars (respectivement, 13 poissons et 9 g).

Espèces	Station		
	1	3	5
Athérine	0	-	-
Hareng	0	-	-
Syngnathe	4	-	-
Sprat	9	-	-
Gobie buhotte	1 931	12	2
Gobie de Lozano	437	4	1
Bar	13	0	0
Alevins de mullet	38	0	0
Brème commune	1	0	0
Anguille	2	0	0
Plie	1	1	0
Ablette	1	0	1
Epinoche	7	83	6
Brème bordelière	-	0	0
Chevaine	-	1	1
Gardon	-	0	1
Epinochette	-	-	0
Flet	-	-	0
Goujon	-	-	0
Perche soleil	-	-	0
Rotengle	-	-	0
Tanche	-	-	0
<b>CPUE totale</b>	2 443	102	12
<b>Nombre d'espèces</b>	13	12	18

**Tableau I.14.** Richesse spécifique et CPUE moyenne (en effectif par heure et par verveux) par station des espèces capturées dans l'estuaire du Couesnon par le verveux. Classement des espèces en fonction de leur répartition entre l'aval (station 1) et l'amont (station 5).

Mais, contrairement aux résultats obtenus avec le couple senne - maillant, ces espèces, accompagnées de la plie et de l'épinoche, peuvent être capturées dans les stations les plus en amont (station 5) avec de très faibles abondances (CPUE numérique totale = 9 poissons et CPUE pondérale totale = 7 g par heure et par verveux). Dans la station intermédiaire (station 3), c'est l'épinoche qui domine le peuplement (respectivement, 83 poissons et 58 g). Elle domine aussi numériquement (6 poissons) dans la station 5, alors que pondéralement ce sont les espèces dulçaquicoles (18 g). Ces espèces dulçaquicoles sont relativement rares dans toutes les stations.

	Espèces	Station		
		1	3	5
	Athérine	0	-	-
	Hareng	0	-	-
	Sprat	2	-	-
	Syngnathe	5	-	-
	Gobie buhotte	1 367	9	1
	Gobie de Lozanoi	392	4	1
	Alevins de mullet	132	1	1
	Brème commune	12	0	1
	Bar	9	0	0
	Anguille	64	17	3
	Ablette	1	0	1
	Plie	1	2	0
	Epinoche	5	58	4
	Chevaine	-	9	9
	Brème bordelière	-	1	0
	Gardon	-	0	3
	Tanche	-	-	3
	Epinochette	-	-	0
	Flet	-	-	0
	Goujon	-	-	0
	Perche soleil	-	-	0
	Rotengle	-	-	0
	<b>CPUE totale</b>	1 990	100	29
	<b>Nombre d'espèces</b>	13	12	18

**Tableau I.15.** Richesse spécifique et CPUE moyenne (en g par heure et par verveux) par station des espèces capturées dans l'estuaire du Couesnon par le verveux. Classement des espèces en fonction de leur répartition entre l'aval (station 1) et l'amont (station 5).

### 3.2.3.2.3. Répartition temporelle

A côté de cette évidente structuration spatiale du peuplement, aucune évolution saisonnière n'apparaît car, à l'exception des gobies, juvéniles de mullets, épinoches et anguilles, les autres espèces ont des abondances trop faibles (Tableaux I.16 et I.17).

A la lecture de ces deux tableaux, nous pourrions supposer que c'est en été que la plupart des espèces sont rares et peu abondantes, mais cette hypothèse est totalement biaisée par l'absence d'échantillonnage en été au niveau de la station 1, station où la plupart des densités sont maximales (Tableaux I.14 et I.15).

## Chapitre I : Les peuplements ichthyologiques des milieux sources

	Espèces	Saison			
		Printemps	Été	Automne	Hiver
	Gobie buhotte	11	2	1 553	384
	Gobie de Lozanoi	28	1	349	66
	Epinoche	125	0	0	2
	Alevins de mullet	33	1	3	2
	Bar	0	0	13	-
	Sprat	9	-	-	-
	Syngnathe	4	-	1	-
	Anguille	0	0	1	1
	Chevaine	0	1	1	1
	Plie	1	-	0	-
	Ablette	0	-	1	1
	Brème commune	0	-	0	1
	Gardon	0	0	1	0
	Epinochette	0	0	0	-
	Brème bordelière	-	-	0	0
	Hareng	-	-	0	-
	Athérine	-	-	0	-
	Flet	-	0	0	-
	Tanche	-	0	0	-
	Goujon	-	0	-	-
	Rotengle	-	0	-	-
	Perche soleil	-	-	0	-
	<b>CPUE totale</b>	212	5	1 923	456
	<b>Nombre d'espèces</b>	14	13	19	10

**Tableau I.16.** Richesse spécifique et CPUE moyennes saisonnières (en effectif par heure et par verveux) des espèces capturées dans l'estuaire du Couesnon par le verveux. Classement des espèces par ordre décroissant des indices d'abondances numériques.

	Espèces	Saison			
		Printemps	Été	Automne	Hiver
	Gobie buhotte	8	2	1 099	3 078
	Gobie de Lozanoi	25	1	313	1 666
	Alevins de mullet	114	2	12	221
	Epinoche	88	0	0	140
	Anguille	11	16	33	10
	Chevaine	0	10	11	0
	Bar	0	0	9	-
	Syngnathe	5	-	1	-
	Gardon	0	1	4	0
	Tanche	-	2	3	-
	Plie	3	-	1	-
	Sprat	2	-	-	-
	Brème commune	0	-	1	0
	Ablette	0	-	1	0
	Flet	-	0	0	-
	Rotengle	-	0	-	-
	Brème bordelière	-	-	0	-
	Athérine	-	-	0	-
	Goujon	-	0	-	-
	Perche soleil	-	-	0	-
	Epinochette	0	0	0	-
	Hareng	-	-	0	-
	<b>CPUE totale</b>	258	34	1 489	5 115
	<b>Nombre d'espèces</b>	14	13	19	10

**Tableau I.17.** Richesse spécifique et CPUE moyennes saisonnières (en g par heure et par verveux) des espèces capturées dans l'estuaire du Couesnon par le verveux. Classement des espèces par ordre décroissant des indices d'abondances pondérales.

### 3.2.4. Températures et salinités

A côté de toutes ces variations spatio-temporelles du peuplement du Couesnon, il apparaît aussi d'importantes variations des principaux facteurs environnementaux que sont la température et la salinité.

Station	Température (°C)						Salinité (‰)						
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	
<b>Saison</b>													
<b>Surface</b>	Printemps	18	18	17	17	15	15	23	0	0	0	0	0
	Été	20	24	26	26	22	23	30	3	3	3	0	0
	Automne	13	13	13	13	13	13	28	0	0	0	0	0
	Hiver	7	4	4	4	4	4	15	0	0	0	0	0
<b>Fond</b>	Printemps	18	16	16	16	14	14	23	21	22	12	0	0
	Été	21	22	24	23	21	22	30	21	26	23	21	15
	Automne	13	12	12	12	12	12	28	0	0	0	0	0
	Hiver	7	4	4	4	4	4	15	0	0	0	0	0

**Tableau I.18.** Température (°C) et salinité (‰) moyennes de fond et de surface des différentes stations étudiées lors des campagnes de pêches dans l'estuaire du Couesnon.

Du point de vue des températures (minimum : 4°C, maximum : 24°C) les quatre saisons peuvent être clairement identifiées : de 14 à 18°C au printemps, de 20 à 26°C en été, de 12 à 13°C en automne et de 4 à 7°C en hiver (**Tableau I.18**). Au contraire, aucun gradient entre l'amont et l'aval n'est observé.

Pour les taux de salinité, les observations sont inverses. C'est durant les campagnes d'été (30‰ pour la station 1 et 15‰ pour la station 6) et de printemps (23‰ pour la station 1, 12‰ pour la station 4 et 0‰ pour la station 6) que l'influence de la marée est la plus importante. En automne et en hiver, les salinités sont nulles en amont des portes à flot (stations 3 et 5) et respectivement de 28‰ et de 15‰ pour la station 1. Avant la construction du barrage estuarien, l'influence des marées pouvait se faire ressentir jusqu'à Pontorson (10 km environ en amont du barrage).

## 4. Discussions et conclusion

En baie du Mont Saint-Michel, les milieux sources sont les vasières tidales et les estuaires adjacents aux marais salés. Dans ce rapport nous ne parlerons que de l'estuaire du Couesnon et des vasières intertidales.

### 4.1. Composition

Dans les vasières tidales, les échantillonnages effectués dans les pêcheries fixes nous ont permis d'identifier 49 espèces parmi les 112 espèces recensées lors des études antérieures (CHEVEY, 1925 ; LAM HOI, 1967 ; BEILLOIS *et al.*, 1979 ; GULLY, 1981 ; 1982 ; DESAUNAY, 1983 ; DOREL, 1983 ; LEGENDRE, 1984 ; FEUNTEUN & LAFFAILLE, 1997 ; LAFFAILLE *et al.*, 1999).

Dans l'estuaire du Couesnon, 31 espèces ont été recensées (28 espèces par le couple senne - maillant et 22 espèces par le verveux). Même si la richesse spécifique, est en partie, dépendante de l'effort de pêche (ALLEN *et al.*, 1992), le nombre d'espèces échantillonnées est faible comparativement aux vasières de la baie et aux autres estuaires européens. En effet, dans 17 estuaires européens, la richesse spécifique varie entre 22 et 94 espèces (ELLIOT & DEWAILLY, 1995). Cette relative faible richesse spécifique est probablement liée à la petite taille de l'estuaire du Couesnon.

Le peuplement des milieux sources de la baie est dominé par 13 (11 + 2) espèces : 1 d'origine estuarienne (le gobie buhotte), 7 d'origine marine (le sprat, le hareng, la plie, le bar, la sole, le tacaud et les juvéniles de mullet) et 3 d'origine dulçaquicole (le gardon, la brème commune et le chevaine). Les espèces marines strictes et amphihalines ont été rares dans nos captures, à la fois dans les vasières et dans l'estuaire du Couesnon. Toutefois, les formes les plus nombreuses sont certainement les gobies du genre *Pomatoschistus* qui ont été très sous estimés, surtout par les captures des pêcheries des vasières en raison de la taille des mailles (10 mm). De même, nous avons observé de grands bancs de *Liza ramada* dans l'estuaire du Couesnon. Mais leur efficacité dans l'évitement de nos engins de captures ne nous a pas permis de les échantillonner correctement. Enfin, il ne faut pas oublier les juvéniles d'anguilles sous le stade civelle qui, bien que rare dans nos échantillonnages, ont été capturés en de très grandes quantités par des pêches expérimentales au bongo (LAFFAILLE *et al.*, 1999). Ainsi, bien que rare dans nos échantillonnages, cette espèce est parmi les plus abondantes en baie et doit faire partie de la liste des espèces sus citées.

Située entre le milieu marin et le milieu continental, la baie du Mont Saint-Michel accueille donc un peuplement typique des autres baies et systèmes côtiers des côtes de l'Atlantique et de la Manche (E.G., QUINIOU, 1978 ; BEILLOIS *et al.*, 1979 ; DENIEL, 1979 ; CLARIDGE *et al.*, 1986 ; LE MAO, 1986 ; POTTER *et al.*, 1986 ; ELIE *et al.*, 1990 ; ELLIOT & DEWAILLY, 1995 ; MAES *et al.*, 1998 ; BEYST *et al.*, 1999 ; COSTA & CABRAL, 1999). D'autres travaux confirment la position dominante d'un petit nombre d'espèce dans les communautés côtières et plus particulièrement des gobies du genre *Pomatoschistus*, accompagnés des espèces marines sus citées (E.G., CLARIDGE *et al.*, 1986 ; LE MAO, 1986 ; POTTER *et al.*, 1986 ; ELLIOT & TAYLOR, 1989 ; HENDERSON, 1989 ; ELIE *et al.*, 1990 ; MAES *et al.*, 1997 ; 1998 ; BEYST *et al.*, 1999 ; COSTA & CABRAL, 1999).

En baie du Mont Saint-Michel trois espèces appartiennent au genre *Pomatoschistus*: *P. microps*, *P. lozanoi* et *P. minutus*. La première espèce est rare et les deux autres se rencontrent toute l'année. FONDS (1973) suggère qu'en comparaison avec l'espèce sympatrique *P. minutus*, *P. lozanoi* est plus néritique et évite les zones présentant de fortes variations de température et de salinité. Or cette espèce a été capturée dans l'estuaire de la Severn en Angleterre (CLARIDGE *et al.*, 1985), dans l'estuaire de la Schelde en Belgique (MAES *et al.*, 1997 ; 1998) et en baie du Mont

Saint-Michel où ces variations sont importantes. Ainsi, comme le fait remarquer HAMERLYNCK (1990), il semble que *P. lozanoi* soit adapté aux habitats estuariens, lui permettant de coloniser les marais salés.

Les trois cyprinidés sont typiques des zones aval des cours d'eau français ou zones à brèmes (HUET, 1949 ; 1959 ; VERNEAUX, 1977).

## 4.2. Variations spatiales

Spatialement, les communautés ichthyologiques des baies et des estuaires européens sont fortement organisées et largement structurées par la salinité et la nature du substrat (E.G., KEUP & BAYLESS, 1964 ; MILLS 1975 ; HENDERSON, 1989 ; HAMERLYNCK *et al.*, 1993B ; MAES *et al.*, 1998). Secondairement, la composition spécifique peut être influencée par les caractéristiques géomorphologiques (surface, proportion d'eau courante et calme plus particulièrement pour les estuaires, *etc.*), hydrodynamiques (courants, amplitudes des marées, *etc.*), des paramètres abiotiques (température, oxygène, *etc.*) et des statuts trophiques (nutriment, densité en plancton, *etc.*) (E.G., COPELAND & BECHTEL, 1974 ; NEILL & CULLEN, 1974 ; WEINSTEIN & WALTERS, 1981 ; WEINSTEIN, 1982 ; RAKOCINSKI *et al.*, 1992 ; THIEL *et al.*, 1995). La présence de poissons et leur répartition spatiale en baie du Mont Saint-Michel peut donc dépendre de nombreux facteurs biotiques et abiotiques qui agissent souvent en synergie. De même, la tolérance aux variations de ces paramètres est différente non seulement selon les espèces mais aussi selon les stades biologiques d'une même espèce. Pour la baie du Mont Saint-Michel, la salinité est très certainement le facteur principal dans la répartition longitudinale des populations ichthyologiques. REMANE & SCHLIEPER (1971) définissent une relation positive entre la salinité et le nombre d'espèces. Cette relation peut être observée en baie du Mont Saint-Michel où les vasières intertidales possèdent les indices de richesse et les indices d'abondance de poissons les plus élevés devant les stations les plus en aval (stations 1 et 2) de l'estuaire du Couesnon puis des stations les plus en amont (stations 3 à 6). Un résultat similaire a été trouvé dans l'estuaire du Tage (Portugal) par COSTA (1989). Les importants taux de salinité dans les vasières et les stations 1 et 2 de l'estuaire du Couesnon, proches des valeurs du domaine maritime, permettent ainsi la présence de nombreuses espèces marines côtières.

Dans l'estuaire du Couesnon, ce gradient est accentué par le barrage estuarien et la banalisation des berges. L'effet barrage le plus évident est de faire obstacle aux déplacements génésiques et/ou trophiques des migrants et en particulier pour les espèces amphihalines. Cet obstacle a un effet important sur la structure des peuplements : il concentre en amont ou en aval (en fonction du sens des migrations) les populations migrantes (E.G., ELIE *et al.*, 1990 ; ROUX & COPP, 1993 ; FEUNTEUN *et al.*, 1998 ; LAFFAILLE & FEUNTEUN, 1998). Le barrage estuarien limite les migrations trophiques et génésiques de la plupart des espèces diadromes et d'origine marine. De plus, ce barrage modifie, et lors de certaines saisons, interrompt le gradient de salinité. Cet effet sur le paramètre abiotique primordial de la structuration spatiale des peuplements ichthyologiques explique certainement la faible richesse spécifique relative de cet estuaire par rapport aux autres estuaires européens. Ainsi, le barrage modifie l'échelle temporelle de variation de la salinité. Les variations de salinité sont saisonnières alors que sans le barrage elles seraient gérées par la marée. De plus, le gradient de salinité se déplace entre l'amont et l'aval en fonction du débit, ce qui explique la remontée des espèces euryhalines marines vers l'amont en été en suivant le front salin et le déplacement des espèces euryhalines dulçaquicoles vers l'aval en hiver avec l'augmentation du débit. La banalisation et la canalisation des berges réduisent la diversité et la quantité des habitats disponibles. Or celles ci peuvent procurer à l'état naturel des zones de frayères et de croissance (E.G., SCHEINER & SPINDLER, 1989 ; ROUX & COPP, 1993 ; NICOLAS & PONT, 1995 ; 1997). PONT & PERSAT (1990) ont trouvé une relation positive hautement significative entre le rapport - longueur totale des rives /

longueur linéaire du cours d'eau - et l'abondance moyenne en poissons. Cette augmentation d'abondance et très souvent due à la présence d'un grand nombre de jeunes de l'année.

### 4.3. Variations saisonnières

De nombreux auteurs ont identifié des variations saisonnières de la structure, des indices d'abondance et de la richesse des poissons et des crustacés des baies et des estuaires (E.G., DAHLBERG & ODUM, 1970; LIVINGTON 1976; QUINN 1980; WHARFE *et al.*, 1984; CLARIDGE *et al.*, 1986; HENDERSON & HOLMES, 1987). Dans notre étude, cette saisonnalité du peuplement a été observé pour les vasières. A l'opposé, nous n'avons pas pu observer clairement de variabilité saisonnière dans l'estuaire du Couesnon, comme lors de l'étude de MAES *et al.* (1997). Une des causes à cette absence apparente de saisonnalité est certainement l'absence d'échantillonnages mensuels sur le Couesnon contrairement aux vasières tidales. En effet, pour pouvoir observer des variations temporelles il est préconisé d'effectuer des réplicats (cf., VARNELL *et al.*, 1995). Pour toutes ces raisons, ces variations saisonnières seront développées plus précisément dans la partie sur les variations saisonnières du peuplement des marais salés. La seconde cause est l'effet du barrage estuarien qui bloque ou au moins ralentit une partie des migrations saisonnières des espèces amphihalines et des déplacements saisonniers et journaliers des espèces marines et estuariennes.

Nous pouvons toutefois noter que dans la baie du Mont Saint-Michel, le recrutement des espèces marines débute typiquement entre avril et juin. Après un maximum des richesses spécifiques et des indices d'abondance durant l'été, les effectifs déclinent à cause de la mortalité naturelle due essentiellement à la prédation ou au départ du système et ceci jusqu'en automne où les survivants migrent vers les eaux plus profondes. Les espèces estuariennes, capables d'accomplir l'ensemble de leur cycle biologique dans les vasières et les estuaires en suivant les courants de marée, sont présentes toute l'année. Les espèces amphihalines colonisent la baie essentiellement lors de leur période préférentielle de migration anadrome et catadrome, à l'exception d'une certaine fraction de la population de mulot porc qui reste dans les vasières tout au long de l'année. Les espèces d'eau douce sont présentes toute l'année dans la zone la plus dulçaquicole. Mais la nature migratrice, au sens large, de nombreuses espèces est une des caractéristiques de ce peuplement et influence donc directement les indices de richesse et les indices d'abondance saisonniers tel que suggéré par CAIN & DEAN (1976).

### 4.4. Fonctions de la baie vis à vis des différents groupes écologiques

Les structures de taille montrent, pour la plus grande majorité des espèces marines, une nette dominance des individus des premières années de vie, comme cela a déjà été observé dans de nombreuses autres régions tempérées (E.G., DAHLBERG & ODUM, 1970; CAIN & DEAN, 1976; MARCHAND, 1980; BECKLEY, 1984; QUIGNARD *et al.*, 1984; POTTER *et al.*, 1986; BEYST *et al.*, 1999). Mais les structures de ces communautés sont certainement affectées par l'absence présumée de grands individus par rapport aux juvéniles (DAY *et al.*, 1989). En effet, au printemps et en été, de grands bancs d'adultes de bars et de maquereaux suivent les clupéidés pour s'en nourrir jusque dans le haut de l'estran. Il n'est pas rare de les rencontrer dans les bouchots à moules, au large des pêcheries fixes.

Les espèces marines qui entrent dans ces zones littorales durant leur première année de vie, utilisent généralement ces milieux uniquement comme des nourriceries (par exemple le bar, la plie et la sole). Elles sont alors dénommées dépendant des estuaires (CLARIDGE *et al.*, 1986; POTTER *et al.*, 1986; LEMANTON & POTTER, 1987). Pour coloniser ces zones, les juvéniles des ces

espèces utilisent passivement les courants et/ou sélectionnent le transport tidal (E.G., ARNOLD, 1981 ; FORTIER & LEGGETT 1982 ; NORCROSS & SHAW 1984 ; APRAHAMIAN & BARR 1985 ; DAME & ALLEN, 1996). Les vasières intertidales et les estuaires sont des milieux peu profonds et instables. De telles conditions excluent un grand nombre d'espèces dont les grands prédateurs. Ce sont alors des zones de protection relative pour les plus jeunes poissons, stades critiques où opèrent un grand nombre de facteurs affectant par la suite les stocks de poissons exploités (E.G., CUSHING, 1975 ; SMITH, 1985 ; ARRHENIUS, 1996). Toutefois, quelques espèces marines peuvent aussi exploiter périodiquement les baies et les estuaires au stade adulte (par exemple les roussettes et les maquereaux) qui ont alors un rôle trophique. Ce groupe d'espèces marines peut constituer plus de 70% du necton (WEINSTEIN 1979 ; 1981).

Les véritables espèces estuariennes peuvent effectuer leur cycle biologique complet dans ces milieux (DAY *et al.*, 1981 ; DANDO, 1984) qui représentent alors un habitat permanent pour tous les stades. Parmi ces espèces, certaines comme les gobies du genre *Pomatoschistus* constituent des espèces fourrage de première importance tant pour les prédateurs ichthyologiques, que pour les oiseaux et mammifères côtiers. Ces espèces jouent donc un rôle important dans la dynamique trophique des systèmes côtiers (MOREIRA *et al.*, 1992 ; HAMERLYNCK *et al.*, 1993A ; HAMERLYNCK & CATTRISSE, 1994).

Des espèces d'eau douce les plus euryhalines (tels que les brèmes, les chevaines et les gardons) peuvent aussi habiter ces milieux mais elles se cantonnent dans les zones les plus dulçaquicoles, comme un petit nombre d'espèces marines qui restent surtout dans les zones saumâtres (POTTER *et al.*, 1986 ; 1990).

Enfin, pour les espèces diadromes ou amphihalines, telles que l'anguille ou les salmonidés, les baies et les estuaires sont le seul passage entre les milieux dulçaquicoles et marins (MC DOWALL, 1988 ; FONTAINE, 1996). Ces milieux, par leur rôle de transit obligatoire, permettent aussi à ces espèces de s'accommoder physiologiquement aux changements de salinité par modification du système osmorégulateur (E.G., LASSERRE & GALLIS, 1975 ; FONTAINE, 1976 ; 1996). Une partie de population d'anguille peut aussi s'établir dans les baies et les estuaires.

### 4.5. Conclusion sur les milieux sources

Notre étude a donc permis d'observer une variation spatio-temporelle des différentes populations dans les vasières intertidales de la baie du Mont Saint-Michel et dans l'estuaire du Couesnon. Cette variation est essentiellement basée sur les caractéristiques écologiques des différentes espèces.

Parmi les 112 espèces recensées depuis 1925, les plus fréquentes et les plus abondantes sont les poissons marins les plus euryhalins (sprats, harengs, plies, bars, soles, tacauds et juvéniles de mullet), les poissons estuariens (spécialement les gobies du genre *Pomatoschistus*) et les adultes de *Liza ramada*. L'abondance et la présence de ces espèces sont maximum en été et en automne car ces deux paramètres sont reliés aux phases de recrutement, d'immigration, de mortalité et d'émigration vers d'autres zones de la baie et plus particulièrement vers les eaux marines plus profondes. Ces trois communautés représentent la quasi-totalité des espèces de poissons des milieux sources pouvant coloniser les marais salés intertidaux adjacents.

Nous avons pu aussi établir une répartition spatiale des communautés ichthyologiques de la baie du Mont Saint-Michel en quatre grandes zones longitudinales d'aval en amont (**Tableau I.19**).

La première zone ou zone marine, correspondant aux vasières intertidales, est composée d'espèces marines et estuariennes. La richesse spécifique et les densités des espèces présentes sont importantes. La seconde zone (station 1 de l'estuaire du Couesnon) correspond à la zone estuarienne marine. Le peuplement, proche de la zone marine, est caractérisé par une richesse et une abondance plus faible et une absence des espèces marines strictes. La troisième zone (stations 2 à 3 de l'estuaire du Couesnon) correspond à une zone estuarienne intermédiaire. Elle est constituée d'espèces marines euryhalines, d'espèces estuariennes et d'espèces dulçaquicoles durant le printemps et l'été. En automne et en hiver, l'influence de la salinité en amont du barrage estuarien est faible, permettant aux espèces dulçaquicoles de dominer le peuplement ichthyologique de cette zone. La quatrième zone est une zone estuarienne dulçaquicole (stations 4 à 6 de l'estuaire du Couesnon) où le peuplement est constitué presque exclusivement d'espèces dulçaquicoles caractéristiques des zones à brèmes, avec des densités relativement faibles.

Enfin, nous avons confirmé les différentes fonctions vis à vis de ces populations décrites par les études antérieures en baie du Mont Saint-Michel et dans d'autres milieux similaires. La plupart des espèces fréquentent la baie à des stades juvéniles. Ce vaste hydrosystème constitue par conséquent l'une des principales nourriceries du littoral français de la Manche. L'abondance de nombreuses espèces d'intérêt commercial majeur comme le bar et la sole est conditionnée par leur passage dans cet environnement extrêmement productif. Pour d'autres espèces comme les mullets et les raies, la baie joue également un rôle trophique de premier ordre et apporte une contribution qui reste encore à définir à l'enrichissement des espaces côtiers voisins. De plus, quelques espèces comme les gobies naissent, se reproduisent et meurent dans ces milieux qui forme alors un habitat permanent. Enfin ce milieu constitue pour les migrateurs une zone de transit obligatoire entre les hydrosystèmes marins et fluviaux.

### **En Résumé**

Dans ce premier chapitre sur l'étude des peuplements ichthyologiques des milieux sources (vasières et estuaires), nous avons montré que les 49 populations échantillonnées se répartissent selon un gradient eau marine – eau douce essentiellement en fonction de leurs caractéristiques écologiques. Les sprats, harengs, plies, soles, bars, tacauds et juvéniles de mullets (espèces marines euryhalines), les gobies du genre *Pomatoschistus* (espèces estuariennes) et le mullet porc (espèce amphihaline) sont les espèces les plus fréquentes et abondantes de la baie du Mont Saint-Michel, et par conséquent les plus à même de coloniser les marais salés intertidaux.

## Chapitre I : Les peuplements ichthyologiques des milieux sources

Groupe	Familles	Espèces	1	2	3	4
<b>Espèces marines sténohalines</b>						
	<b>Agonidae</b>	<i>Agonus cataphractus</i> (L.)	■			
	<b>Ammodytidae</b>	<i>Gymnammodytes semisquamatus</i> (Jourdain)	■			
		<i>Hyperoplus immaculatus</i> (Corbin)	■			
	<b>Balistidae</b>	<i>Balistes carolinensis</i> (Gmelin)	■			
	<b>Belonidae</b>	<i>Belone belone</i> (L.)	■			
	<b>Blenniidae</b>	<i>Blennius ocellaris</i> (L.)	■			
	<b>Bothidae</b>	<i>Arnoglossus latera</i> (Walbaun)	■			
		<i>Arnoglossus thori</i> (Kyle)	■			
	<b>Callionymidae</b>	<i>Callionymus lyra</i> (L.)	■			
		<i>Callionymus reticulatus</i> (Valenciennes)	■			
	<b>Carangidae</b>	<i>Trachurus trachurus</i> (L.)	■			
	<b>Congridae</b>	<i>Conger conger</i> (L.)	■			
	<b>Cyclopteridae</b>	<i>Cyclopterus lumpus</i> (L.)	■			
	<b>Dasyatidae</b>	<i>Dasyatis pastinaca</i> (L.)	■			
	<b>Gadidae</b>	<i>Gadus morhua</i> (L.)	■			
		<i>Gaidropsarus vulgaris</i> (Cloquet)	■			
		<i>Pollachius pollachius</i> (L.)	■			
	<b>Gobiesocidae</b>	<i>Pollachius virens</i> (L.)	■			
		<i>Lepadogaster lepadogaster</i> (L.)	■			
	<b>Gobiidae</b>	<i>Aphia minuta</i> (Risso)	■			
		<i>Crystallogobius linearis</i> (Von Düben)	■			
		<i>Gobius niger</i> (L.)	■			
	<b>Labridae</b>	<i>Gobius paganellus</i> (L.)	■			
		<i>Labrus bergylla</i> (Ascanius)	■			
		<i>Symphodus bailloni</i> (Valenciennes)	■			
	<b>Labridae</b>	<i>Symphodus melops</i> (L.)	■			
	<b>Lophiidae</b>	<i>Lophius piscatorius</i> (L.)	■			
	<b>Mullidae</b>	<i>Mullus surmuletus</i> (L.)	■			
	<b>Myliobatidae</b>	<i>Myliobatis aquila</i> (L.)	■			
	<b>Rajidae</b>	<i>Raja brachyura</i> (Lafont)	■			
		<i>Raja clavata</i> (L.)	■			
		<i>Raja microocellata</i> (L.)	■			
		<i>Raja montagui</i> (Fowler)	■			
		<i>Raja undulata</i> (Lacepède)	■			
	<b>Scombridae</b>	<i>Scomber scombrus</i> (L.)	■			
	<b>Scophthalmidae</b>	<i>Psetta maxima</i> (L.)	■			
		<i>Scophthalmus rhombus</i> (L.)	■			
	<b>Scyliorhinidae</b>	<i>Galeus melastomus</i> (Rafinesque)	■			
		<i>Scyliorhinus canicula</i> (L.)	■			
		<i>Scyliorhinus stellaris</i> (L.)	■			
	<b>Soleidae</b>	<i>Buglossidium luteum</i> (L.)	■			
		<i>Solea lascaris</i> (Risso)	■			
	<b>Sparidae</b>	<i>Spondyliosoma cantharus</i> (L.)	■			
	<b>Squalidae</b>	<i>Squalius acanthias</i> (L.)	■			
	<b>Torpedinidae</b>	<i>Torpeda marmorata</i> (Risso)	■			
	<b>Triakidae</b>	<i>Mustelus mustelus</i> (L.)	■			
	<b>Triglidae</b>	<i>Aspitrigla cuculus</i> (L.)	■			
		<i>Eutrigla gurnardus</i> (L.)	■			
		<i>Trigloporus lastoviza</i> (Brünnich)	■			
	<b>Zeidae</b>	<i>Trigla lucerna</i> (L.)	■			
		<i>Zeus faber</i> (L.)	■			
<b>Espèces marines euryhalines</b>						
	<b>Ammodytidae</b>	<i>Ammodytes tobianus</i> (L.)	■			
		<i>Hyperoplus lanceolatus</i> (Le Sauvage)	■			
	<b>Atherinidae</b>	<i>Atherina presbyter</i> (Cuvier)	■			
	<b>Clupeidae</b>	<i>Clupea harengus</i> (L.)	■	■		
		<i>Sardina pilchardus</i> (Walbaum)	■	■		
		<i>Sprattus sprattus</i> (L.)	■	■	■	
	<b>Engraulidae</b>	<i>Engraulis encrasicolus</i> (L.)	■			
	<b>Gadidae</b>	<i>Merlangius merlangus</i> (L.)	■			
		<i>Trisopterus luscus</i> (L.)	■			
		<i>Trisopterus minutus</i> (L.)	■			
	<b>Liparidae</b>	<i>Liparis liparis</i> (L.)	■			
		<i>Liparis montagui</i> (Donovan)	■			
	<b>Mugilidae</b>	<i>Chelon labrosus</i> (Risso)	■			
		<i>Liza aurata</i> (Risso)	■			
		<i>Mugil</i> sp.	■			
	<b>Pleuronectidae</b>	<i>Limanda limanda</i> (L.)	■			
		<i>Pleuronectes platessa</i> (L.)	■			
	<b>Serranidae</b>	<i>Dicentrarchus labrax</i> (L.)	■			
	<b>Soleidae</b>	<i>Solea solea</i> (Quensel)	■			
	<b>Sparidae</b>	<i>Sparus aurata</i> (L.)	■			
	<b>Trachinidae</b>	<i>Echiichtys vipera</i> (Cuvier)	■			

Tableau I.19. cf. suite et légende page suivante.

## Chapitre I : Les peuplements ichthyologiques des milieux sources

Groupe	Familles	Espèces	1	2	3	4
<b>Espèces estuariennes</b>						
	<b>Blenniidae</b>	<i>Blennius pholis</i> (L.)				
	<b>Cottidae</b>	<i>Enophrys bubalis</i> (Euphrasen)				
	<b>Gadidae</b>	<i>Ciliata mustela</i> (L.)				
	<b>Gasterosteidae</b>	<i>Gasterosteus aculeatus</i> (L.)				
		<i>Spinachia spinachia</i> (L.)				
	<b>Gobiidae</b>	<i>Pomatoschistus lozanoi</i> (de Buen)				
		<i>Pomatoschistus microps</i> (Kroyer)				
		<i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas)				
		<i>Hippocampus hippocampus</i> (L.)				
	<b>Syngnathidae</b>	<i>Hippocampus ramulosus</i> (Leach)				
		<i>Syngnathus abaster</i> (Risso)				
		<i>Syngnathus acus</i> (L.)				
		<i>Syngnathus rostellatus</i> (Nilson)				
		<i>Syngnathus typhle</i> (L.)				
<b>Espèces catadromes</b>						
	<b>Anguillidae</b>	<i>Anguilla anguilla</i> (L.)				
	<b>Mugilidae</b>	<i>Liza ramada</i> (Risso)				
	<b>Pleuronectidae</b>	<i>Platichthys flesus</i> (L.)				
<b>Espèces anadromes</b>						
	<b>Clupeidae</b>	<i>Alosa alosa</i> (L.)				
		<i>Alosa fallax</i> (Lacépède)				
	<b>Petromyzonidae</b>	<i>Lampetra fluviatilis</i> (L.)				
		<i>Petromyzon marinus</i> (L.)				
	<b>Salmonidae</b>	<i>Salmo salar</i> (L.)				
		<i>Salmo trutta trutta</i> (L.)				
<b>Espèces dulçaquicoles</b>						
	<b>Centrarchidae</b>	<i>Lepomis gibbosus</i> (L.)				
		<i>Micropterus salmoides</i> (Lacépède)				
	<b>Cobitidae</b>	<i>Noemacheilus barbatulus</i> (L.)				
	<b>Cyprinidae</b>	<i>Abramis brama</i> (L.)				
		<i>Alburnus alburnus</i> (L.)				
		<i>Blicca bjoerkna</i> (L.)				
		<i>Leuciscus cephalus</i> (L.)				
		<i>Rutilus rutilus</i> (L.)				
		<i>Carassius carassius</i> (L.)				
		<i>Cyprinus carpio</i> (L.)				
		<i>Gobio gobio</i> (L.)				
		<i>Leucaspius delineatus</i> (Heckel)				
		<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L.)				
		<i>Tinca tinca</i> (L.)				
	<b>Esocidae</b>	<i>Esox lucius</i> (L.)				
	<b>Gasterosteidae</b>	<i>Pygosteus pungitius</i> (L.)				
	<b>Percidae</b>	<i>Gymnocephalus cernua</i> (L.)				
		<i>Perca fluviatilis</i> (L.)				

**Tableau I.19.** Composition du peuplement ichthyologique capturé dans les quatre zones citées dans le texte.

En noir, espèces recensées par le suivi des pêcheries fixes des vasières en 1998 et à l'aide du couple senne / tramail dans l'estuaire du Couesnon. En gris, espèces recensées par CHEVEY (1925), LAM HOI (1967), BEILLOIS *et al.* (1979), GULLY (1981 ; 1982), DESAUNAY (1983), DOREL (1983) et LEGENDRE (1984) dans les vasières et par d'autres campagnes de pêche dans l'estuaire du Couesnon (LAFFAILLE *et al.*, 1999). Classement des espèces par groupe écologique puis par ordre alphabétique des familles et des espèces. Les zones vont du domaine maritime (1) au domaine estuarien dulçaquicole (4).

---

**Chapitre II :**  
**Le peuplement ichtyologique des marais salés**

---

# Le peuplement ichthyologique des marais salés

## 1. Introduction

---

Une importante bibliographie concernant les populations ichthyologiques des marais salés américains est disponible (cf., KNEIB, 1997A). En effet, les marais salés Nord américains sont connus pour avoir un rôle essentiel dans le maintien des espèces aquatiques littorales et marines, y compris dans le maintien d'espèces d'importance halieutique. Ce rôle des marais salés dépend de leurs fonctions trophiques (c'est à dire d'alimentation) et plus particulièrement de nourricerie (c'est à dire d'alimentation pour les jeunes) (E.G., SHENKER & DEAN, 1979 ; MINELLO & ZIMMERMAN, 1983 ; BOESCH & TURNER, 1984 ; KNEIB, 1997A). Une grande partie de ces espèces dépend, pour une plus ou moins longue période de leur cycle biologique, de l'intense productivité primaire de ces zones humides. MC HUGH (1966) estime que près des 2/3 des espèces marines d'importance commerciale dépendent des zones côtières et des zones humides adjacentes. Toutefois, les fonctions et les valeurs relatives des marais salés pour l'ichtyofaune restent difficiles à mesurer précisément (MINELLO & WEBB, 1997). En effet, le rôle des marais salés varie tant en fonction des espèces que des régions côtières (MINELLO & ZIMMERMAN, 1991 ; KNEIB & WAGNER, 1994 ; MC IVOR & ROZAS, 1996 ; MINELLO & WEBB, 1997). Comparativement, les populations ichthyologiques des marais salés européens ont rarement été étudiées (LABOURG *et al.*, 1985 ; FRID, 1988 ; FRID & JAMES, 1989 ; DRAKE & ARIAS, 1991 ; CATTRUISSE *et al.*, 1994 ; BEYST *et al.*, 1999). La principale cause du faible nombre d'études est certainement la difficulté d'échantillonnage et de quantification des densités de poissons dans les habitats intertidaux (KNEIB, 1997A ; 1997B).

En Europe, les rôles trophiques et de nourriceries sont essentiellement décrits comme restreintes aux vasières subtidales et intertidales des eaux marines côtières du domaine côtier : par exemple, les baies (BEILLOIS *et al.*, 1979 ; LEGENDRE, 1984 ; ELIE *et al.*, 1990 ; GIBSON *et al.*, 1998 ; cf., CHAPITRE I), les lagunes (ROBLIN & BRUSLE, 1984 ; QUIGNARD *et al.*, 1984 ; GIBERT *et al.*, 1996) ou les estuaires (MARCHAND, 1980 ; POTTER *et al.*, 1986 ; COSTA, 1988 ; COSTA & CABRAL, 1999 ; cf., CHAPITRE I). COSTA *et al.* (1994) ont toutefois noté que la zone de nourricerie la plus importante de l'estuaire du Mira (Portugal) se situe dans les vasières adjacentes des marais salés. Si ces fonctions ont très souvent été attribuées à la forte productivité de ces milieux (E.G., MC LUSKY, 1981 ; BOESCH & TURNER, 1984), d'autres facteurs tels la réduction des taux de salinité et de la prédation aquatique jouent aussi un rôle non négligeable (E.G., BLABER & BLABER, 1980 ; WHITFIELD, 1983 ; CLARIDGE & POTTER, 1984 ; DENDRINOS & THORPE, 1985).

Dans une mer tidale, les poissons voient leurs habitats s'étendre ou se restreindre en fonction du cycle des marées et ce dans des proportions variables selon les coefficients. Le domaine intertidal est donc un espace à géométrie variable. Par exemple en baie du Mont Saint-Michel, à marées de vives eaux, pendant la basse mer, les espèces marines et côtières fréquentent les faciès sablo-vaseux des vasières localisées dans une zone bordant le zéro des cartes marines. A haute mer, ils peuvent envahir les 180 km<sup>2</sup> de vasières intertidales et les 40 km<sup>2</sup> de marais

salés (correspondant dans cette étude à l'ensemble chenaux des marais salés et zones végétalisées). Ceux ci peuvent alors être considérés comme faisant partie de l'habitat d'une espèce si cette espèce est trouvée en nombre pendant au moins une partie de l'année.

L'objectif de ce chapitre est ainsi de connaître les modalités spatiales et temporelles de colonisation des marais salés par l'ichtyofaune provenant des deux milieux sources (cf., CHAPITRE I). Au final, nous définirons les espèces et/ou les communautés ichthyologiques les plus caractéristiques des marais salés qui seront analysées plus spécifiquement dans les relations entre l'ichtyofaune et cette zone humide tidale dans les chapitres suivants. Ce second chapitre est donc un premier pas dans la connaissance de ces écosystèmes complexes et la compréhension du rôle qu'ils peuvent jouer dans le maintien des populations côtières de poissons.

## 2. Matériels et méthodes

---

### 2.1. Sites d'études

#### 2.1.1. Description des marais salés macrotidaux

Les 40 km<sup>2</sup> de marais salés (ou schorres) sont localisés sur la partie haute de la zone intertidale de la baie du Mont Saint-Michel (**Figure I.1**). Ces marais salés sont les plus vastes des côtes françaises (VERGER, 1968 ; GUILLOIN, 1984 ; GEHU & GEHU-FRANCK, 1982). Les marais salés de la baie sont typiques des marais côtiers créés dans les baies et le long des estuaires lors de la transgression flandrienne (DELIBRIAS & MORZADEC-KERFOURN, 1975 ; MORZADEC-KERFOURN, 1985 ; LEFEUVRE, 1990). Ils ont été gagnés sur la mer par les accrétions naturelles et les activités humaines de drainage et d'endiguement (CALINE, 1982 ; LARSONNEUR, 1982 ; CALINE *et al.*, 1985). Ils se sont étendus autour du Mont Saint-Michel depuis la chenalisation du Couesnon en 1863 (DORST & L'HOMER, 1989) et les derniers endiguements de 1934 (LE RHUN *et al.*, 1989).

Le relief des marais salés est relativement plat à l'exception des zones les plus proches des vasières. Le sol des marais salés est formé par l'accrétion sédimentaire marine comprise entre 7 et 14 mm.an<sup>-1</sup> (JIGOREL, 1996). La quantité des particules fines (0 à 2 µm) diminue des zones les plus hautes aux zones les plus basses des marais en relation avec l'augmentation de l'énergie hydraulique des marées (VIVIER, 1997). Les marais salés sont le siège d'une importante productivité primaire due à la végétation phanérogame halophile (BOUCHARD, 1996 ; BOUCHARD & LEFEUVRE, 1996 ; BOUCHARD *et al.*, 1998) et à un dense peuplement de microalgues benthiques dominé par les diatomées (BROSSE, 1996 ; RADUREAU *et al.*, 1999 ; SAGAN *et al.*, 1999).

Ces marais sont drainés par de très nombreux chenaux (ou criches) où la mer ne pénètre que lors des marées atteignant une hauteur de 11,25 m au-dessus du 0 de référence maritime à Saint-Malo, soit environ 43% des marées tout au long de l'année (toutes les hauteurs de marées référencées dans la suite de ce rapport correspondent à cette référence du 0 maritime à Saint-Malo). Au niveau des sites d'échantillonnage de l'ichtyofaune, la végétation des marais salés est inondée seulement pour des marées minimales de 12,40 m, soit environ 10% des marées. L'inondation reste en moyenne dans les chenaux de 1 à 2 heures par marée. Le reste du temps, les chenaux et la végétation des marais salés restent émergés. Ainsi, les marais salés, comprenant les chenaux et la végétation halophyte, ne peuvent être colonisés par l'ichtyofaune que lors des marées de grandes amplitudes et pour un temps très court lors de chaque marée (LEFEUVRE *et al.*, 1994 ; TROCCAZ *et al.*, 1994 ; LEFEUVRE *et al.*, 1999 ; 2000). Cette caractéristique est la principale différence entre les marais salés des côtes Atlantiques de l'Amérique et de l'Europe (MORLEY, 1973 ; BEEFTING, 1977 ; MC KEE & PATRICK, 1988).

#### 2.1.2. Sites de capture

Les différents sites de capture de l'ichtyofaune sont localisés dans les chenaux incisant la végétation halophyte des marais salés (**Figure II.1**). Ils sont distribués entre le Mont Saint-Michel et le Polder 'Bertrand' à 15 km de distance à l'ouest du Mont. La distance vers le 0 marin augmente d'ouest en est. Quatre chenaux (un par site) ont été choisis car ils présentent : (i) de grandes similarités (entre 10 et 15 m de largeur, 1,5 de profondeur, proche de la frontière entre la zone des marais salés et celle des vasières) et (ii) différentes caractéristiques de communauté végétale, dues aux pressions de pâturage.

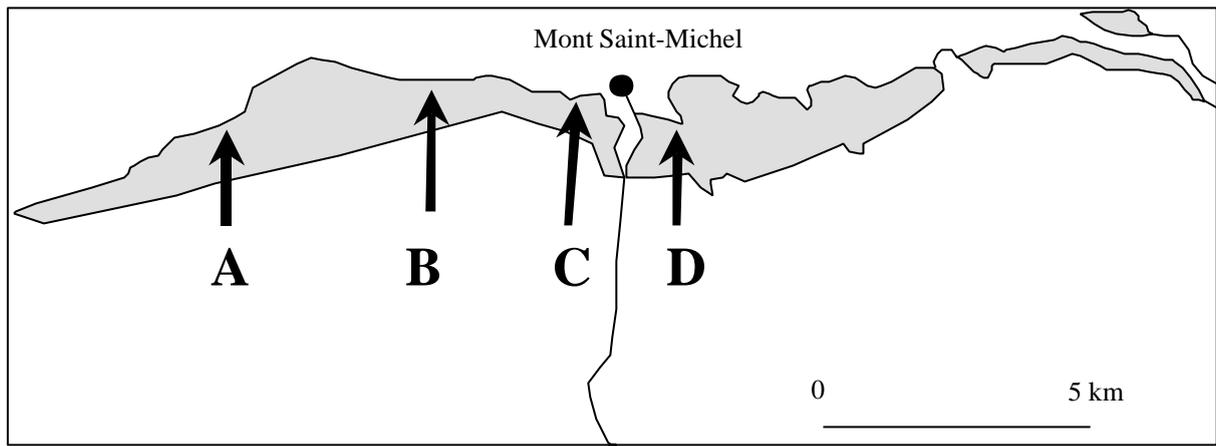


Figure II.1. Les sites de capture (A, B, C et D) dans les marais salés de la baie du Mont Saint-Michel.

### 2.1.2.1. Marais salés dits 'naturels'

Une réserve de chasse de 7 km<sup>2</sup> a été créée en 1973 dans les marais salés où le pâturage des ovins a été abandonné. Cette réserve correspond aux marais salés dits 'naturels' c'est à dire peu influencés par les activités humaines. Dans ce secteur, la communauté végétale est essentiellement structurée en fonction de facteurs abiotiques tels que le gradient de submersion (GUILLON, 1984 ; BOUCHARD *et al.*, 1995 ; BOUCHARD, 1996). Trois communautés végétales peuvent alors être distinguées (BOUCHARD *et al.*, 1995 ; BOUCHARD, 1996 ; BOUCHARD & LEFEUVRE, 1996 ; LEFEUVRE *et al.*, 2000) :

- La zone pionnière (environ 10% de la surface totale des marais salés) caractérisée par une végétation très courte (< 5 cm) dominée par *Salicornia* spp., *Suaeda maritima*, *Aster tripolium* et la Puccinellie (*Puccinellia maritima*). La production primaire est faible, entre 2 et 5 tonnes.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup> de matière organique sèche aérienne.
- La zone moyenne (environ 50% de la surface totale) est dominée par l'obione (*Atriplex portulacoides*). Cette communauté végétale d'une hauteur moyenne (entre 50 et 70 cm) a la plus grande production primaire (entre 20 et 25 tonnes.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup> de matière organique sèche aérienne).
- La zone mature (ou haut marais, représentant près de 40% de la surface totale) dominée par *Elymus pungens* et *Festuca rubra* a une production primaire intermédiaire mais tout de même élevée (entre 15 et 20 tonnes.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup> de matière organique sèche aérienne).

Selon le gradient d'élévation, la fréquence d'inondation de la végétation halophyte diminue de 25% (pour la zone pionnière) à moins de 0,2% (pour la zone mature) des marées annuelles.

Deux sites de capture ont été sélectionnés dans ces marais 'naturels' : le site B situé en face du polder 'Foucault' et le site C situé en face du polder 'Tesnière' (Figure II.1). C'est dans le site B que la majeure partie des échantillonnages a été effectuée. Le chenal étudié couvre un pseudo-bassin versant de 12 ha. Ce site est situé à plus de 7 km du 0 marin et 2 km de la digue. Le site C, proche de l'embouchure de l'estuaire du Couesnon se situe en face du Mont Saint-Michel. Ce site n'a été échantillonné que pour les analyses de variations spatiales du peuplement ichthyologique des marais salés. Ces marais 'naturels' ont fait l'objet de nombreuses recherches depuis 1985, qui se sont intensifiées à partir de 1990 avec les premiers

travaux financés par la CEE sur le fonctionnement des marais salés (cf., INTRODUCTION GENERALE).

### 2.1.2.2. Marais salés pâturés

Dans les marais salés pâturés (Figure II.1), la zonation végétale disparaît et laisse place à une communauté végétale pratiquement mono-spécifique et totalement dominée de Puccinellie. C'est une des conséquences du pâturage des ovins dans de nombreux marais salés européens (GUILLON, 1984 ; BAKKER, 1989 ; KIEHL, 1996 ; VIVIER, 1997). Cette zone est moins productive que les marais salés non pâturés (production primaire de 3 à 6 tonnes.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup> de matière organique sèche aérienne ; BOUCHARD, 1996 ; VIVIER, 1997). Deux sites ont été sélectionnés dans ces marais : le site A situé en face du polder 'Bertrand' et le site D situé en face du polder 'Morand'. Ces sites n'ont été échantillonnés que pour analyser les variations spatiales du peuplement ichthyologique des marais salés.

## 2.2. Méthodes d'échantillonnage

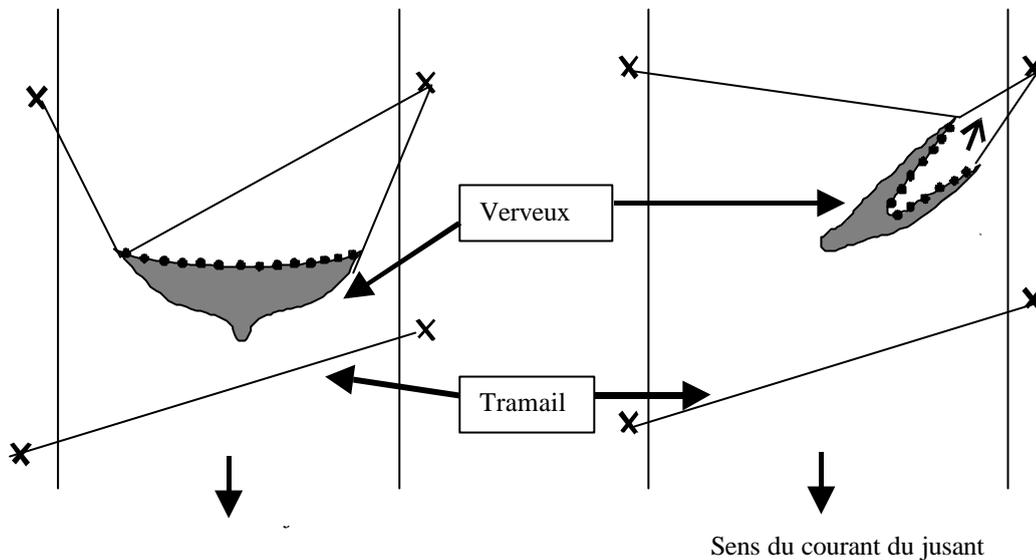
### 2.2.1. Méthodologie

De nombreux engins d'échantillonnage de l'ichtyofaune des marais salés existent. Toutefois, la plus grande majorité a été développée dans les marais américains (cf., MC IVOR & ODUM, 1986 ; KNEIB, 1997A). Or ces engins et la méthodologie associée ne sont pas adaptés aux marais salés européens et particulièrement à ceux de la baie du Mont Saint-Michel. De plus, nous voulions utiliser des engins de pêches proches de ceux utilisés dans les vasières et l'estuaire du Couesnon.

Ainsi, dans les chenaux des marais salés, l'ichtyofaune a été échantillonnée à l'aide de deux types de filets afin de réduire la sélectivité des captures : (i) un verveux (4 mm de maille, 5 m de profondeur, 1,80 m de hauteur, 20 m de long) pour capturer les petites classes de tailles et espèces et (ii) plusieurs filets tramails (30 et 70 mm de mailles, 2 m de hauteur, 30 m de long) pour capturer les grandes gammes de tailles et les grandes espèces tels que les mulets capables d'échapper au verveux. Dans ce système à immersion temporaire, les poissons pénètrent dans les chenaux avec le flot et repartent en mer avec le jusant. Ainsi, ces filets sont placés en travers des chenaux afin de capturer tous les poissons qui accèdent au marais salé durant le flot ou tous les poissons qui le quittent lors du jusant. Ce système est surtout efficace lors des pêches au jusant. En effet, les poissons sont obligés de repartir en mer avant que les chenaux ne se vident totalement de leur eau à la fin du jusant. Ainsi, la plus grande partie des échantillonnages a été effectuée lors du jusant (voir au-dessous). Lors des pêches durant le jusant, les tramails et le verveux sont mis en place à travers le chenal à la fin de l'étale (Figure II.2, étape 1). Toutes les dix minutes, le filet verveux est retiré du système de pêche pendant 10 minutes (Figure II.2, étape 2). Les échantillonnages se terminent lorsqu'il n'y a plus d'eau dans le chenal. Lors des pêches pendant le flot, la technique est identique mais les filets sont mis en place avant l'arrivée du flot et l'échantillonnage se termine à la fin de l'étale. Tous les poissons capturés sont prélevés et conservés à - 18°C avant les analyses en laboratoire.

**Étape 1 :** Les filets tramail et verveux sont en place à travers le chenal.

**Étape 2 :** Le filet tramail reste en place toute la pêche ; le filet verveux est retiré toutes les 10 minutes.



**Figure II.2.** Schéma de capture de l'ichtyofaune dans les chenaux des marais salés du Mont Saint-Michel.

## 2.2.2. Périodes d'échantillonnage

Les échantillonnages ont été conduits pour permettre la quantification des poissons colonisant les chenaux des marais salés et pour permettre d'analyser leurs variations temporelles et spatiales à différentes échelles de la structure des populations et des communautés.

### 2.2.2.1. Variations spatiales

L'ichtyofaune a été capturée entre mars 1996 et avril 1999 durant un total de 108 marées dans le site B. Cet échantillonnage a aussi été effectué entre mars 1998 et avril 1999 dans les trois autres sites afin d'évaluer les variations spatiales entre les différents sites durant un total de 13 marées (entre 4 et 5 marées par site). Pour analyser au mieux ces variations spatiales, ces échantillonnages ont été effectués dans des conditions aussi voisines que possibles afin limiter l'effet des facteurs hydro-climatiques sur le peuplement :

- Coefficients de marées compris entre 80 et 90 ;
- Échantillonnages toujours en fin de journée ;
- Météorologie aussi identique que possible, *etc.*

### 2.2.2.2. Variations temporelles

Les échelles temporelles d'analyses vont de l'année à la marée :

- Les variations saisonnières et mensuelles ont été observées par au moins deux échantillonnages par mois.
- Les variations intra-cycle (séries de 13 marées consécutives inondant les chenaux des marais) ont été observées par un suivi de 3 cycles en entier en mai, juillet et novembre 1997.
- Les variations nyctémérales ont été observées par un suivi de 29 marées le matin et 79 marées le soir.

- Les variations intra-marées ont été observées par la comparaison des captures effectuées au début, au milieu et à la fin lors du flot (26 marées) et lors du jusant (82 marées).

### 2.2.3. Estimation des abondances

Au laboratoire, les individus capturés sont identifiés au niveau spécifique, et phase de développement, dénombrés, mesurés à 1 mm près et pesés à 10 mg près afin d'établir la composition numérique et pondérale des populations et communautés durant chaque échantillonnage.

En effet, la méthode d'échantillonnage a été établie afin d'estimer la quantité numérique et pondérale de poissons colonisant les chenaux des marais salés à chaque marée. L'abondance totale a été établie en utilisant les moyennes mobiles des échantillonnages :

$$N_j = \frac{\left(\frac{N_i}{t_i}\right) + \left(\frac{N_{i+1}}{t_{i+1}}\right)}{2} \times t_j$$

$$CPUE = \frac{\sum N_j + \sum N_i}{\sum t_j + \sum t_i}$$

Avec :

- CPUE = nombre ou biomasse de poisson par espèce colonisant les marais salés par minute,
- $t_i$  = temps de chaque échantillonnage en minute,
- $t_j$  = temps en minute entre les échantillons  $i$  et  $i+1$ ,
- $N_i$  = quantité de poissons capturée par espèce (en nombre ou en biomasse) lors de l'échantillon  $i$ ,
- $N_j$  = estimation de la quantité de poissons par espèce (en nombre ou en biomasse) ayant colonisé les marais salés entre les échantillonnages  $i$  et  $i+1$ .

Toutefois, pour des raisons techniques, aucune donnée provenant d'avril et décembre 1998 et de février 1999 n'a été analysée car tous ces échantillons ont été perdus lors de l'arrêt du fonctionnement d'un congélateur.

## 2.3. Variables environnementales

Dans les marais salés, sept variables environnementales (température et salinité de l'eau, amplitude et heure de la marée, force du vent, pluviosité et cycle lunaire) ont été mesurées durant chaque marée échantillonnée entre mars 1996 et février 1998.

## 2.4. Méthodes d'analyses statistiques

Au sein de chaque milieu, les variations spatio-temporelles des peuplements ont été analysées par une classification hiérarchique des indices d'abondance numérique et pondérale (méthode de Ward, distance euclidienne), après avoir transformé les données en  $\log(x + 1)$  selon les recommandations de FIELDS *et al.* (1982). Comme proposé par CLARK *et al.* (1996), tous les échantillons mensuels sont combinés.

Les variations spatio-temporelles des populations et des richesses spécifiques ont été analysées par les tests non paramétriques de rang de Kruskal-Wallis (Test KW), de Mann-Whitney (test U) et de Wilcoxon (test W). Les variations spatiales et temporelles des tailles ont été analysées par le test non paramétrique de rang de Kolmogorov-Smirnoff (test KS). Pour étudier l'influence des amplitudes de marées sur les richesses spécifiques et sur les indices d'abondances des populations nous avons utilisé le coefficient de corrélation de Spearman (coef Sp). Toutes ces analyses ont été effectuées selon les procédures de SOKAL & RHOLF (1981).

Dans les marais salés, l'influence des ces variables environnementales a été analysée par des régressions multiples pas à pas en utilisant les rangs des observations selon la méthode de IMAN & CONOVER (1979). Les rangs des variables dépendantes, c'est à dire les densités des différentes populations sont prédites par les rangs des variables indépendantes, ici les variables environnementales (CONOVER & IMAN, 1981). Le but n'est pas de modéliser les variations des principales populations en fonction de ces paramètres environnementaux, mais d'estimer si ces différentes variables mesurées ont une quelconque influence sur la présence et l'abondance des populations. Avant cette analyse, toutes les variables ont été corrélées entre elles afin d'estimer si elles sont redondantes et/ou dépendantes entre elles.

### 3. Résultats

#### 3.1. Composition générale du peuplement

Un total de 300 000 poissons (plus de 25 000 analysés) appartenant à 31 espèces et 19 familles a été capturé dans le site B durant les trois années d'étude (Tableau II.1). Parmi ces espèces, 7 sont des espèces marines strictes, 13 des espèces marines euryhalines, 8 des espèces estuariennes et 3 des espèces catadromes. Aucune espèce anadrome et dulçaquicole n'a été recensée.

Groupe	Famille	Espèce	Nom commun	Densité moyenne	%N	Biomasse moyenne	%B	%FO
<b>Espèces marines strictes</b>								
	Agonidae	<i>Aqonus cataphractus</i> (L.)	Souris de mer	0,00	0,00	0,00	0,00	2,86
	Belonidae	<i>Belone belone</i> (L.)	Orphie	0,01	0,01	0,00	0,00	14,29
	Carangidae	<i>Trachurus trachurus</i> (L.)	Chinchard commun	0,00	0,00	0,00	0,00	2,86
	Gobiesocidae	<i>Lepadoqaster lepadogaster</i> (L.)	Lepadogaster	0,00	0,00	0,00	0,00	5,71
	Gobiidae	<i>Aphia minuta</i> (Risso)	Noumat	0,01	0,01	0,00	0,00	20,00
		<i>Crystalloqobius linearis</i> (Von Düben)	Gobie de cristal	0,01	0,01	0,00	0,00	5,71
	Scophthalmidae	<i>Scophthalmus rhombus</i> (L.)	Barbue	0,00	0,00	0,00	0,00	2,86
<b>Espèces marines euryhalines</b>								
	Ammodytidae	<i>Ammodytes tobianus</i> (L.)	Ammodyte	0,08	0,10	0,01	0,00	20,00
	Atherinidae	<i>Atherina presbyter</i> (Cuvier)	Athérine	0,03	0,04	0,10	0,03	20,00
	Clupeidae	<i>Clupea harengus</i> (L.)	Hareng	0,25	0,33	0,07	0,02	48,57
		<i>Sprattus sprattus</i> (L.)	Sprat	0,97	1,32	0,25	0,07	65,71
	Gadidae	<i>Trisopterus luscus</i> (L.)	Tacaud	0,00	0,00	0,00	0,00	2,86
	Liparidae	<i>Liparis montaqui</i> (Donovan)	Petit liparis	0,00	0,00	0,00	0,00	2,86
	Mugilidae	<i>Liza aurata</i> (Risso)	Mulet doré	1,47	2,00	21,52	5,80	74,29
		<i>Mugil</i> sp.	Jeune mulet	1,16	1,57	2,37	0,64	91,43
	Pleuronectidae	<i>Limanda limanda</i> (L.)	Limande	0,08	0,10	0,00	0,00	8,57
		<i>Pleuronectes platessa</i> (L.)	Plie	0,32	0,43	0,19	0,05	37,14
	Serranidae	<i>Dicentrarchus labrax</i> (L.)	Bar	8,20	11,14	3,67	0,99	77,14
	Soleidae	<i>Solea solea</i> (Quensel)	Sole commune	0,03	0,04	0,00	0,00	14,29
	Trachinidae	<i>Echiichthys vipera</i> (Cuvier)	Petite vive	0,00	0,00	0,00	0,00	2,86
<b>Espèces estuariennes</b>								
	Gasterosteidae	<i>Gasterosteus aculeatus</i> (L.)	Epinoche	0,24	0,33	0,29	0,08	74,29
	Gobiidae	<i>Pomatoschistus lozanoi</i> (de Buen)	Gobie de Lozanoi	8,47	11,50	4,00	1,08	94,29
		<i>Pomatoschistus microps</i> (Kroyer)	Gobie tâcheté	0,10	0,13	0,04	0,01	40,00
		<i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas)	Gobie buhotte	51,49	69,95	15,59	4,20	100,00
	Syngnathidae	<i>Hippocampus hippocampus</i> (L.)	Hippocampe	0,00	0,00	0,00	0,00	5,71
		<i>Syngnathus abaster</i> (Risso)	Syngnathe d'Abaster	0,00	0,00	0,00	0,00	8,57
		<i>Syngnathus rostellatus</i> (Nilson)	Syngnathe de Duméril	0,08	0,11	0,02	0,00	57,14
		<i>Syngnathus typhle</i> (L.)	Siphonostome	0,00	0,00	0,00	0,00	5,71
<b>Espèces catadromes</b>								
	Anguillidae	<i>Anquilla anquilla</i> (L.)	Anquille	0,10	0,13	0,03	0,01	42,86
	Mugilidae	<i>Liza ramada</i> (Risso)	Mulet porc	0,43	0,58	322,93	87,01	68,57
	Pleuronectidae	<i>Platichthys flesus</i> (L.)	Flet	0,11	0,14	0,06	0,02	17,14

**Tableau II.1.** Composition du peuplement ichthyologique capturé par le couple verveux / maillant dans le site B des marais salés entre mars 1996 et avril 1999. Densité moyenne (en effectif et en g par minute et par marée) des espèces. %FO : fréquence d'occurrence mensuelle, %N : abondance numérique totale, %B abondance pondérale totale. Classement des espèces par groupe écologique puis par famille.

Toutes ces espèces n'ont pas la même importance dans le peuplement. 9 espèces sont présentes fréquemment (%FO mensuel > 50%) : se sont 4 espèces marines euryhalines (les jeunes mulets, les bars, les mulets dorés et les sprats), 4 espèces estuariennes (les gobies buhottes, les gobies de Lozanoi, les épinoches et les syngnathes de Duméril) et 1 espèce catadrome (les mulets porcs).

Le peuplement est largement dominé numériquement par les gobies du genre *Pomatoschistus* (%N = 70% pour *P. minutus* et %N = 12% pour *P. lozanoi*) et secondairement par les bars (%N = 11%). Les mulets porcs représentent 87% de la biomasse totale du peuplement. Les espèces marines strictes sont peu fréquentes (%FO individuel ≤ 20%) et peu abondantes (%N et %B total < 1%). Toutefois, il faut noter que les civelles et les larves de poissons plats sont

sous estimées par la méthode de capture utilisée car ces tous petits poissons passent aux travers des mailles du verveux.

Groupe	Espèce	Taille (mm)			n	
		moyenne	sd	min max		
<b>Espèces marines strictes</b>						
	<i>Agonus cataphractus</i> (L.)	25,0	-	25	25	1
	<i>Aphia minuta</i> (Risso)	35,5	11,9	16	55	37
	<i>Belone belone</i> (L.)	60,7	15,7	37	85	9
	<i>Crystallogobius linearis</i> (Von Düben)	32,1	6,1	19	52	34
	<i>Lepadogaster lepadogaster</i> (L.)	19,0	2,5	14	21	6
	<i>Scophthalmus rhombus</i> (L.)	25,0	2,8	23	27	2
	<i>Trachurus trachurus</i> (L.)	53,0	-	53	53	1
<b>Espèces marines euryhalines</b>						
	<i>Ammodytes tobianus</i> (L.)	34,8	8,0	20	60	107
	<i>Atherina presbyter</i> (Cuvier)	74,6	7,3	45	100	423
	<i>Clupea harengus</i> (L.)	38,0	15,4	20	135	302
	<i>Dicentrarchus labrax</i> (L.)	43,5	25,1	12	275	2 822
	<i>Echiichtys vipera</i> (Cuvier)	11,0	-	11	11	1
	<i>Limanda limanda</i> (L.)	12,3	1,2	9	15	150
	<i>Liparis montagui</i> (Donovan)	21,0	1,4	20	22	2
	<i>Liza aurata</i> (Risso)	136,9	20,6	100	395	560
	<i>Mugil</i> sp.	34,1	9,8	14	100	5 034
	<i>Pleuronectes platessa</i> (L.)	35,5	12,7	9	232	135
	<i>Solea solea</i> (Quensel)	12,8	3,0	8	56	46
	<i>Sprattus sprattus</i> (L.)	35,7	7,0	19	86	1 951
	<i>Trisopterus luscus</i> (L.)	61,1	25,3	13	76	10
<b>Espèces estuariennes</b>						
	<i>Gasterosteus aculeatus</i> (L.)	44,4	16,0	15	68	907
	<i>Hippocampus hippocampus</i> (L.)	75,5	68,6	23	120	2
	<i>Pomatoschistus lozanoi</i> (de Buen)	31,1	7,3	9	74	3 372
	<i>Pomatoschistus microps</i> (Kroyer)	45,9	8,5	18	70	75
	<i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas)	35,7	10,1	7	75	6 453
	<i>Syngnathus abaster</i> (Risso)	71,6	16,6	36	82	7
	<i>Syngnathus rostellatus</i> (Nilson)	81,4	18,3	34	140	302
	<i>Syngnathus typhle</i> (L.)	95,8	7,6	83	103	5
<b>Espèces catadromes</b>						
	<i>Anguilla anguilla</i> (L.)	69,7	4,9	54	145	196
	<i>Liza ramada</i> (Risso)	393,1	61,9	136	525	1 452
	<i>Platichthys flesus</i> (L.)	46,2	45,6	10	210	35

**Tableau II.2.** Tailles moyennes, minimales et maximales (en mm) des espèces répertoriées dans le site B des marais salés par le couple verveux / maillant. n : nombre d'individus mesurés. sd : écart type. Classement par ordre alphabétique des espèces.

Concernant les structures de taille (**Tableau II.2**), nous pouvons observer que les espèces estuariennes sont représentées par tous les stades biologiques (larves, juvéniles et adultes). Excepté *L. ramada*, toutes les autres espèces marines et catadromes ont été échantillonnées essentiellement aux stades les plus jeunes. Les jeunes de l'année (groupe 0) dominent plus particulièrement.

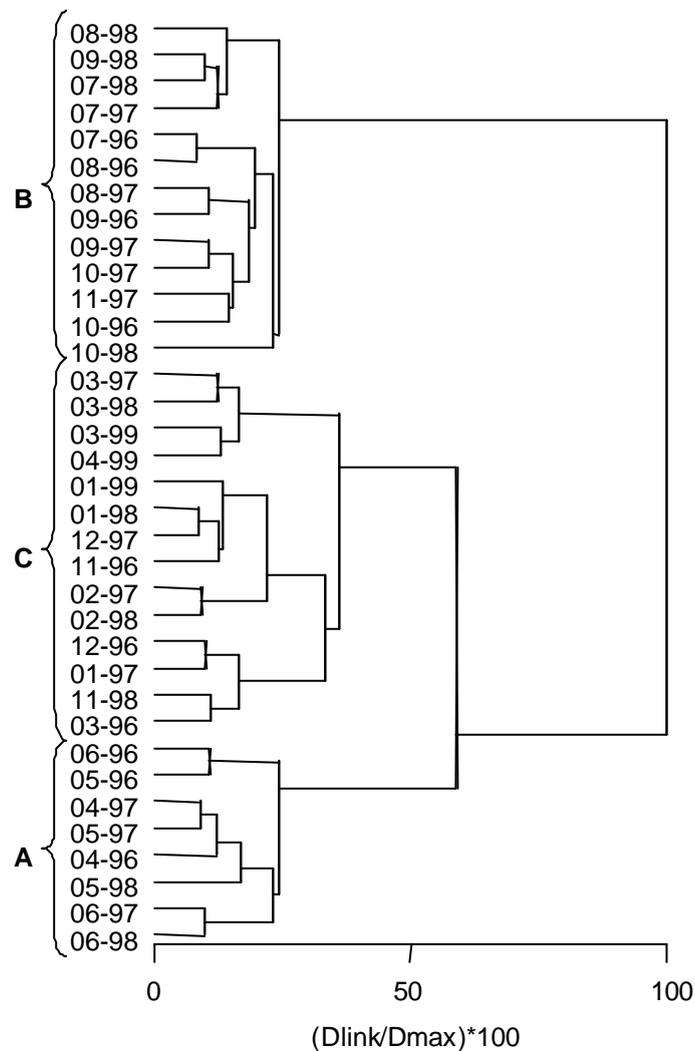
## 3.2. Variations temporelles

Les marais salés sont colonisés par l'ichtyofaune à chaque fois que la marée pénètre dans les chenaux. Toutefois, de nombreuses variations temporelles peuvent être observées.

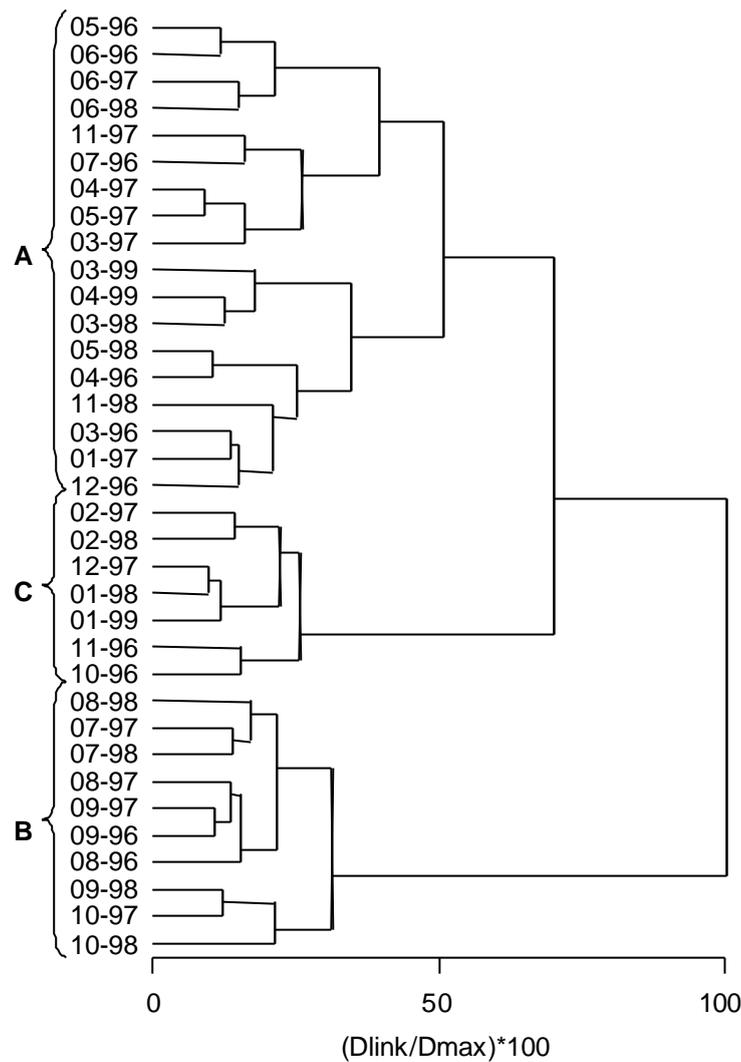
### 3.2.1. Variations annuelles, saisonnières et mensuelles

#### 3.2.1.1. Classifications hiérarchiques

La première séparation des analyses de classifications hiérarchiques des densités moyennes mensuelles des populations regroupe d'un côté les mois de novembre à juin et de l'autre les mois de juillet à octobre, que se soit pour les effectifs ou les biomasses (Figures II.3 et II.4). Une seconde séparation (à moins de 60% de dissimilarité pour les effectifs et à moins de 75% de dissimilarité pour les biomasses) permet d'obtenir 3 groupes de mois en fonction de la structure et de l'abondance de leurs communautés ichthyologiques correspondant à trois saisons dans l'évolution de ces communautés.



**Figure II.3.** Classification hiérarchique (méthode de Ward, distance euclidienne) des mois et des années en fonction sur les indices d'abondances numériques mensuelles des populations ichthyologiques capturées dans le site B des marais salés entre mars 1996 et avril 1999. La distance des liens (Dlink) est représentée comme le pourcentage de la distance maximale des liens (Dmax).



**Figure II.4.** Classification hiérarchique (méthode de Ward, distance euclidienne) des mois et des années en fonction sur les indices d'abondances pondérales mensuelles des populations ichthyologiques capturées dans le site B des marais salés entre mars 1996 et avril 1999. La distance des liens (Dlink) est représentée comme le pourcentage de la distance maximale des liens (Dmax).

Le groupe A réunit les prélèvements d'avril à juin pour les effectifs et grossièrement de mars à juin pour les biomasses. Ce groupe correspond au printemps. La richesse spécifique est au maximum (entre 10 et 11 espèces en moyenne selon les regroupements numériques ou pondéraux) alors que les densités numériques totales (en moyenne 11 poissons par minute) et pondérale totale (en moyenne 6 g par minute en ne prenant pas en compte les mulets porcs) sont minimales (Tableaux II.3 et II.4).

Le groupe B, composé des mois de juillet à octobre pour les effectifs et les biomasses, correspond à l'été et à l'automne (regroupés ici pour plus de simplicité sous le terme d'été). Lors de cette saison, la richesse spécifique (11 espèces en moyenne) est aussi élevée qu'au printemps. Mais, à l'inverse, les densités numériques totales (en moyenne 134 poissons par minute) et pondérale totale (en moyenne 871 g par minute) sont maximales.

Le groupe C est composé des mois de novembre à mars pour les effectifs et plus grossièrement des mois de novembre à février pour les biomasses. Ce groupe correspond à l'hiver où la richesse spécifique est minimale (en moyenne entre 7 et 8 espèces) ainsi que l'abondance pondérale totale (en moyenne moins de 50 g par minute). L'abondance

numérique totale est intermédiaire (en moyenne 46 poissons par minute) par rapport aux deux autres saisons.

Espèce	Printemps		Été		Hiver		KW
	m	sd	m	sd	m	sd	
A. anguilla	0,0	0,1	0,0	0,0	0,2	0,4	ns
C. harengus	<b>0,4</b>	<b>1,2</b>	<b>0,4</b>	<b>0,5</b>	0,0	0,8	**
D. labrax	0,3	0,7	<b>3,5</b>	<b>2,6</b>	0,2	0,6	***
G. aculeatus	0,2	0,2	0,1	0,3	0,3	0,4	ns
L. aurata	0,3	0,6	<b>3,7</b>	<b>4,4</b>	0,4	0,7	**
L. ramada	0,2	0,2	<b>1,1</b>	<b>1,5</b>	0,0	0,2	***
Mugil sp.	<b>2,0</b>	<b>2,0</b>	0,6	1,6	<b>1,1</b>	<b>1,7</b>	**
P. lozanoï	1,1	1,3	<b>14,7</b>	<b>19,8</b>	<b>7,9</b>	<b>8,7</b>	*
P. microps	0,0	0,0	0,1	0,2	0,2	0,3	ns
P. minutus	3,0	3,1	<b>108,0</b>	<b>71,1</b>	<b>34,9</b>	<b>54,7</b>	***
P. platessa	<b>1,2</b>	<b>1,6</b>	0,0	0,0	0,0	1,2	**
S. rostellatus	<b>0,2</b>	<b>0,1</b>	<b>0,1</b>	<b>0,0</b>	0,0	0,2	**
S. sprattus	<b>1,2</b>	<b>2,0</b>	<b>1,9</b>	<b>1,7</b>	0,0	1,3	***
<b>Effectif total</b>	11,0	4,3	<b>134,2</b>	<b>77,9</b>	45,5	62,1	***
<b>Nombre espèce</b>	<b>11,1</b>	<b>5,3</b>	<b>10,8</b>	<b>3,3</b>	7,5	4,5	*

**Tableau II.3.** Variation saisonnière de la richesse spécifique et CPUE moyennes (en effectif par minute et par marée) saisonnières des principales populations capturées dans le site B des marais salés par le couple verveux / maillant. Les saisons ont été identifiées par une classification hiérarchique des CPUE mensuelles des populations (cf., Figure I.13). m : moyenne, sd : écart type, KW : test de Kruskal-Wallis, ns : différence non significative, \* :  $p < 0,05$ , \*\* :  $p < 0,01$ , \*\*\* :  $p < 0,001$ . En gras sont représentées les valeurs saisonnières significativement supérieures par le test de Mann-Whitney. Classement des espèces par ordre alphabétique.

Espèce	Printemps		Été		Hiver		KW
	m	sd	m	sd	m	sd	
A. anguilla	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1	ns
C. harengus	0,1	0,3	<b>0,1</b>	<b>0,2</b>	0,0	0,1	*
D. labrax	0,7	1,8	<b>8,6</b>	<b>6,9</b>	1,6	3,0	***
G. aculeatus	0,0	0,0	0,1	0,5	<b>0,8</b>	<b>0,7</b>	***
L. aurata	0,8	1,2	<b>57,4</b>	<b>66,4</b>	5,4	12,1	***
L. ramada	<b>153,7</b>	<b>218,7</b>	<b>773,0</b>	<b>1 183,1</b>	2,8	7,8	***
Mugil sp.	0,9	1,6	<b>2,7</b>	<b>9,2</b>	<b>3,8</b>	<b>11,3</b>	**
P. lozanoï	1,2	1,5	<b>4,0</b>	<b>4,6</b>	<b>7,6</b>	<b>8,3</b>	*
P. microps	0,0	0,1	0,0	0,1	0,1	0,1	ns
P. minutus	1,4	2,0	<b>23,8</b>	<b>20,0</b>	<b>24,1</b>	<b>39,0</b>	***
P. platessa	<b>0,4</b>	<b>0,9</b>	0,0	0,0	0,1	0,3	*
S. rostellatus	<b>0,0</b>	<b>0,0</b>	<b>0,0</b>	<b>0,0</b>	0,0	0,0	**
S. sprattus	0,2	0,3	<b>0,5</b>	<b>0,6</b>	0,0	0,0	**
<b>Biomasse totale</b>	159,7	219,9	<b>870,5</b>	<b>1 244,6</b>	46,7	50,3	***
<b>Nombre espèce</b>	<b>10,3</b>	<b>4,9</b>	<b>10,8</b>	<b>3,3</b>	7,4	3,4	*

**Tableau II.4.** Variation saisonnière de la richesse spécifique et CPUE moyennes (en g par minute et par marée) saisonnières des principales populations capturées dans le site B des marais salés par le couple verveux / maillant. Les saisons ont été identifiées par une classification hiérarchique des CPUE mensuelles des populations (cf., Figure I.14). m : moyenne, sd : écart type, KW : test de Kruskal-Wallis, ns : différence non significative, \* :  $p < 0,05$ , \*\* :  $p < 0,01$ , \*\*\* :  $p < 0,001$ . En gras sont représentées les valeurs saisonnières significativement supérieures par le test de Mann-Whitney. Classement des espèces par ordre alphabétique.

Les variations saisonnières de la composition numérique du peuplement sont très limitées en fonction des trois années d'études car une seule exception ressort de la classification hiérarchique (Figure II.3). Pour les biomasses, de nombreuses exceptions peuvent être observées (Figure II.4). Ainsi, les variations inter-annuelles sont faibles pour les effectifs et moyenne pour les biomasses.

### 3.2.1.2. Evolution des principales populations

Exceptées pour trois espèces au niveau numérique (*P. microps*, *G. aculeatus* et *A. anguilla*) et deux populations au niveau pondéral (*P. microps* et *A. anguilla*), les densités des principales populations ainsi que la richesse spécifique sont significativement variables (Test KW, tous les  $p < 0,05$ ) en fonction des saisons obtenues par les analyses hiérarchiques précédentes (Tableaux II.3 et II.4). Ces différences entre les groupes écologiques peuvent être expliquées en fonction de leur dynamique de recrutement et de colonisation des marais salés.

#### 3.2.1.2.1. Les espèces marines strictes

Les espèces marines strictes sont trop peu fréquentes et nombreuses (cf., Tableau II.1) pour nous permettre une analyse d'une quelconque évolution annuelle, saisonnière ou mensuelle.

#### 3.2.1.2.2. Les espèces marines euryhalines

Le printemps est la période de recrutement des espèces marines euryhalines dans la baie et plus particulièrement dans les marais salés. A l'exception des poissons plats (Figure II.5), qui colonisent les marais jusqu'en juin, les densités de ces espèces sont maximales en été (par exemple, les jeunes mullets [Figure II.6], les clupéidés [Figure II.7] et les bars [Figure II.8]). Ces espèces quittent définitivement les marais salés entre octobre et novembre, certainement en relation avec les températures de l'eau qui diminuent fortement à cette époque (TROCCAZ, 1996 ; LAFFAILLE, DONNEES NON PUBLIEES). En hiver, la plus grande partie de ces espèces sont absentes.

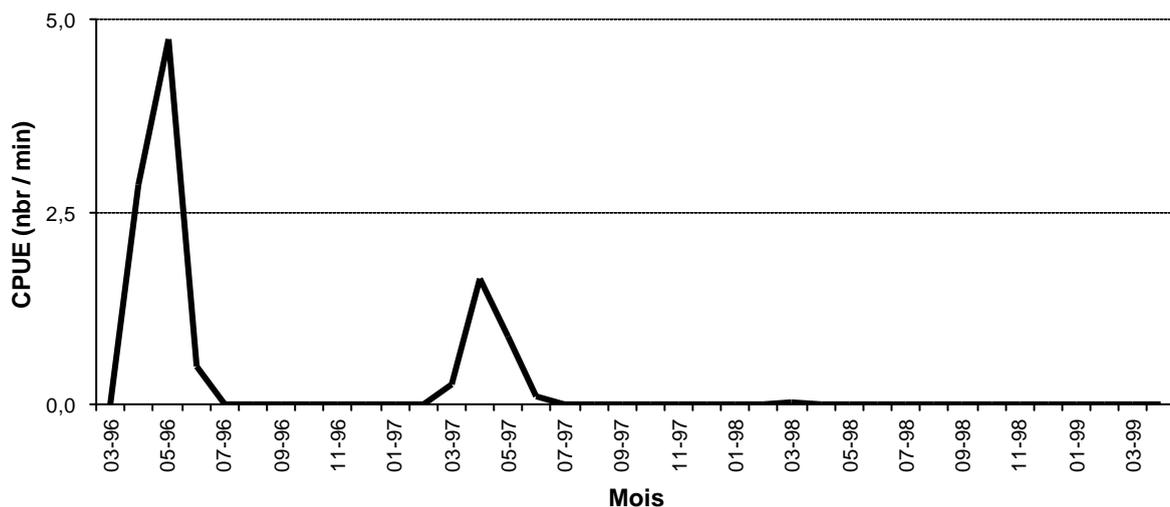


Figure II.5. Evolution mensuelle des CPUE (effectif par minute et par marée) de l'ensemble des pleuronectiformes marins euryhalins (la plie, la limande et la sole) dans le site B des marais salés entre mars 1996 et avril 1999.

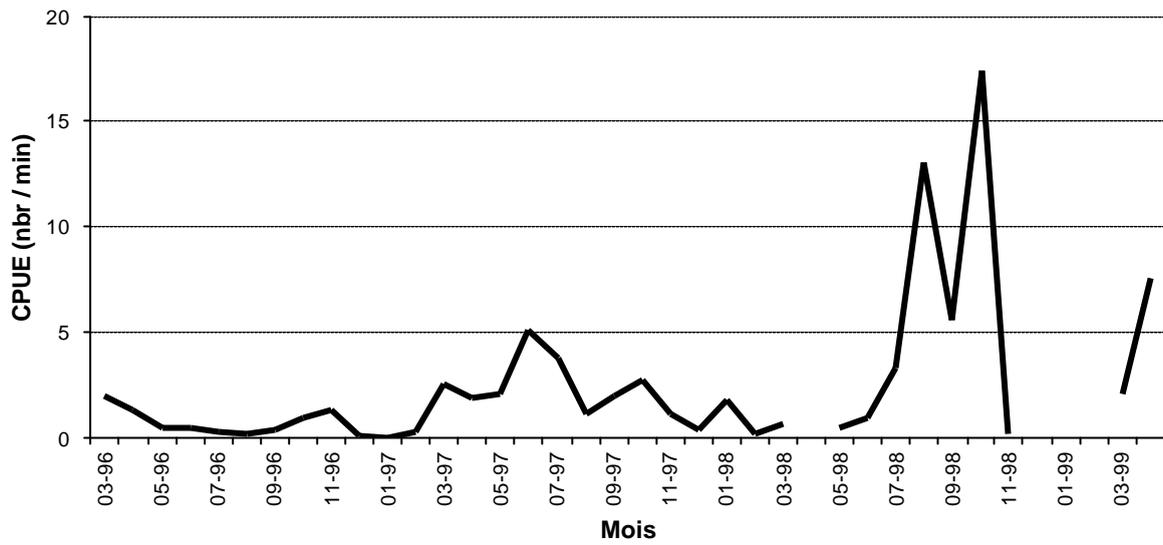


Figure II.6. Evolution mensuelle des CPUE (effectif par minute et par marée) de l'ensemble des jeunes mulets < 100 mm (*Mugil* sp. et *Liza aurata*) dans le site B des marais salés entre mars 1996 et avril 1999.

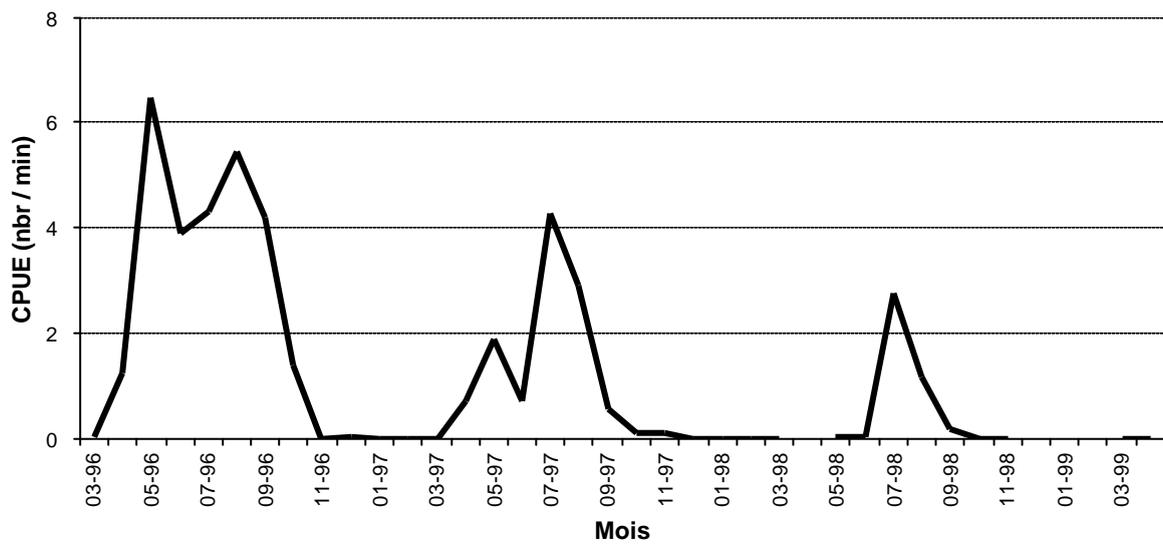
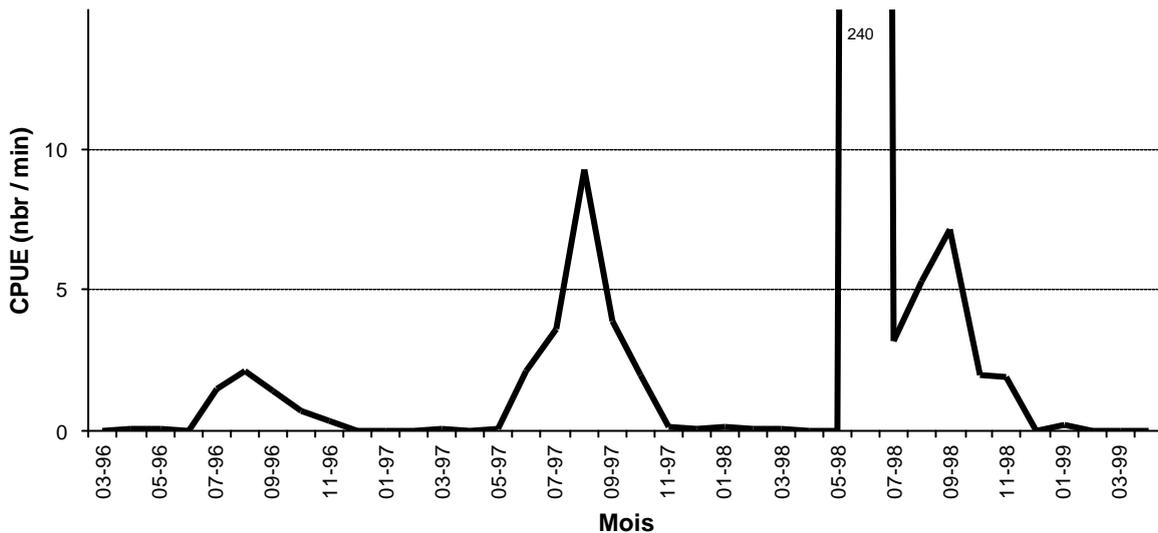


Figure II.7. Evolution mensuelle des CPUE (effectif par minute et par marée) de l'ensemble des clupéidés (sprats et harengs) dans le site B des marais salés entre mars 1996 et avril 1999.

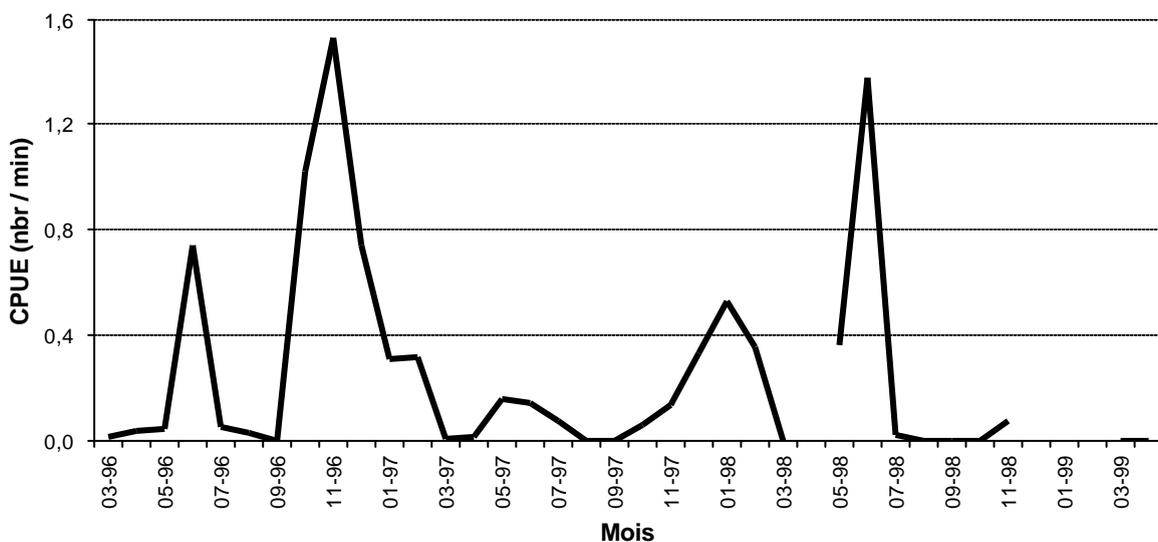


**Figure II.8.** Evolution mensuelle des CPUE (effectif par minute et par marée) des bars dans le site B des marais salés entre mars 1996 et avril 1999.

### 3.2.1.2.3. Les espèces estuariennes

Les espèces estuariennes, bien que très fréquentes dans les marais salés, sont plus rares et peu abondantes numériquement et/ou pondéralement au printemps (**Figures II.9 et II.10**). En effet, cette saison correspond souvent à leur période de reproduction. Les gobies et les épinoches sont des gardiennes de nids (BALON, 1975 ; ELLIOTT & DEWAILLY, 1995) et leur reproduction n'a pas lieu dans les marais mais plus certainement dans les vasières et les zones saumâtres des estuaires.

Les gobies buhottes, de Lozanoi et les épinoches sont les seules à être fréquentes et abondantes dans les chenaux en hiver. Ce sont des espèces annuelles à bisannuelles grandissant rapidement avant de se reproduire au printemps. Ces trois espèces sont alors au maximum de leur abondance pondérale car nous n'échantillons plus que des individus de grandes tailles.



**Figure II.9.** Evolution mensuelle des CPUE (effectif par minute et par marée) des épinoches dans le site B des marais salés entre mars 1996 et avril 1999.

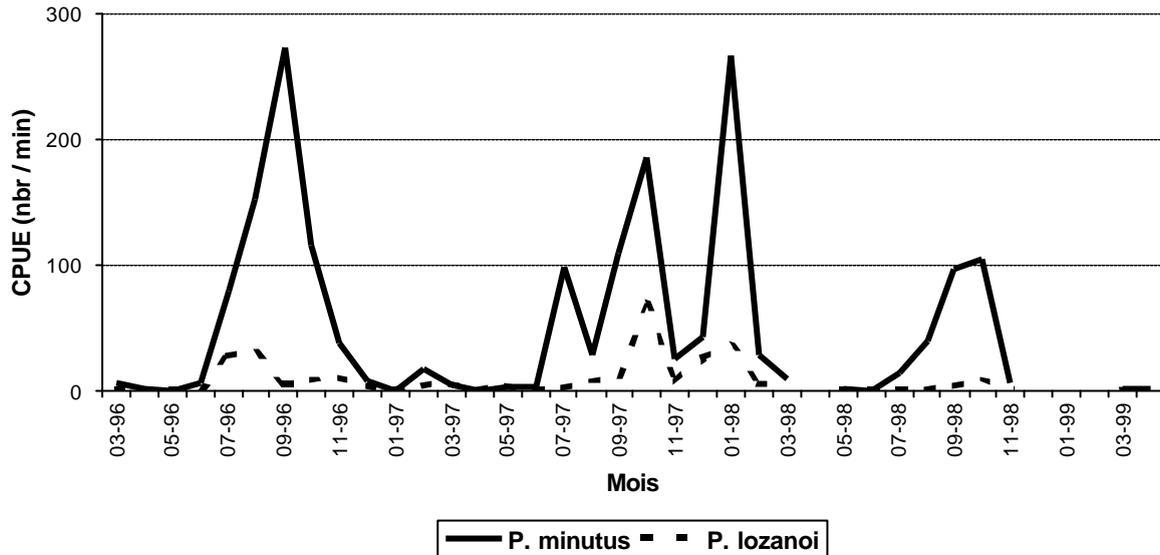


Figure II.10. Evolution mensuelle des CPUE (effectif par minute et par marée) des gobies buhottes et de Lozanoi dans le site B des marais salés entre mars 1996 et avril 1999.

### 3.2.1.2.4. Les espèces catadromes

Les espèces catadromes ne colonisent les marais salés que lors de leur migration trophique et/ou génésique (Figure II.11). En effet, les flets et les anguilles ne sont capturés que lors de leur période préférentielle de montaison (au printemps pour les premiers et en hiver pour les seconds).

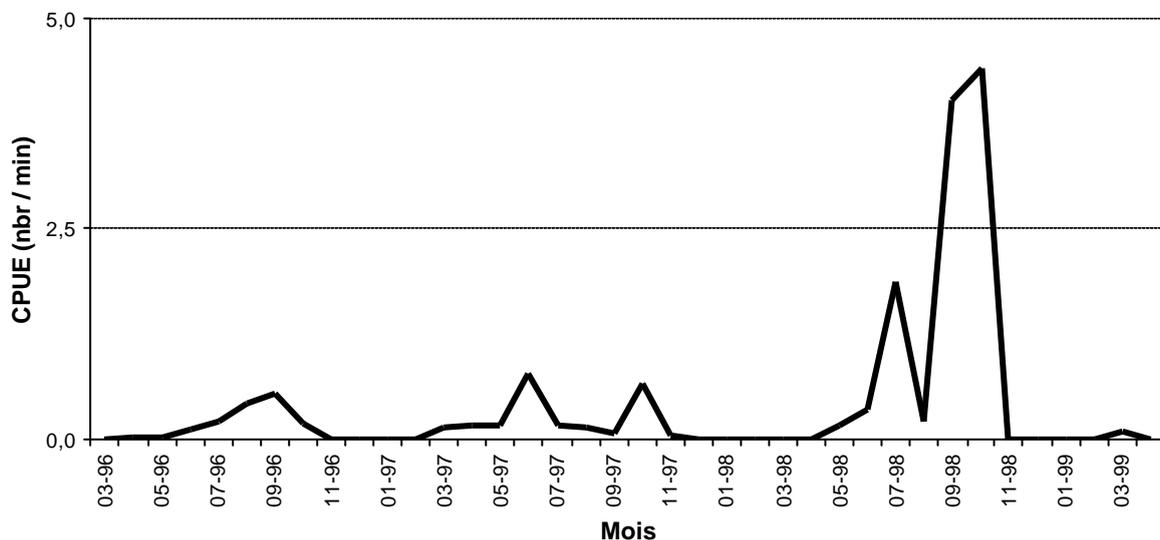


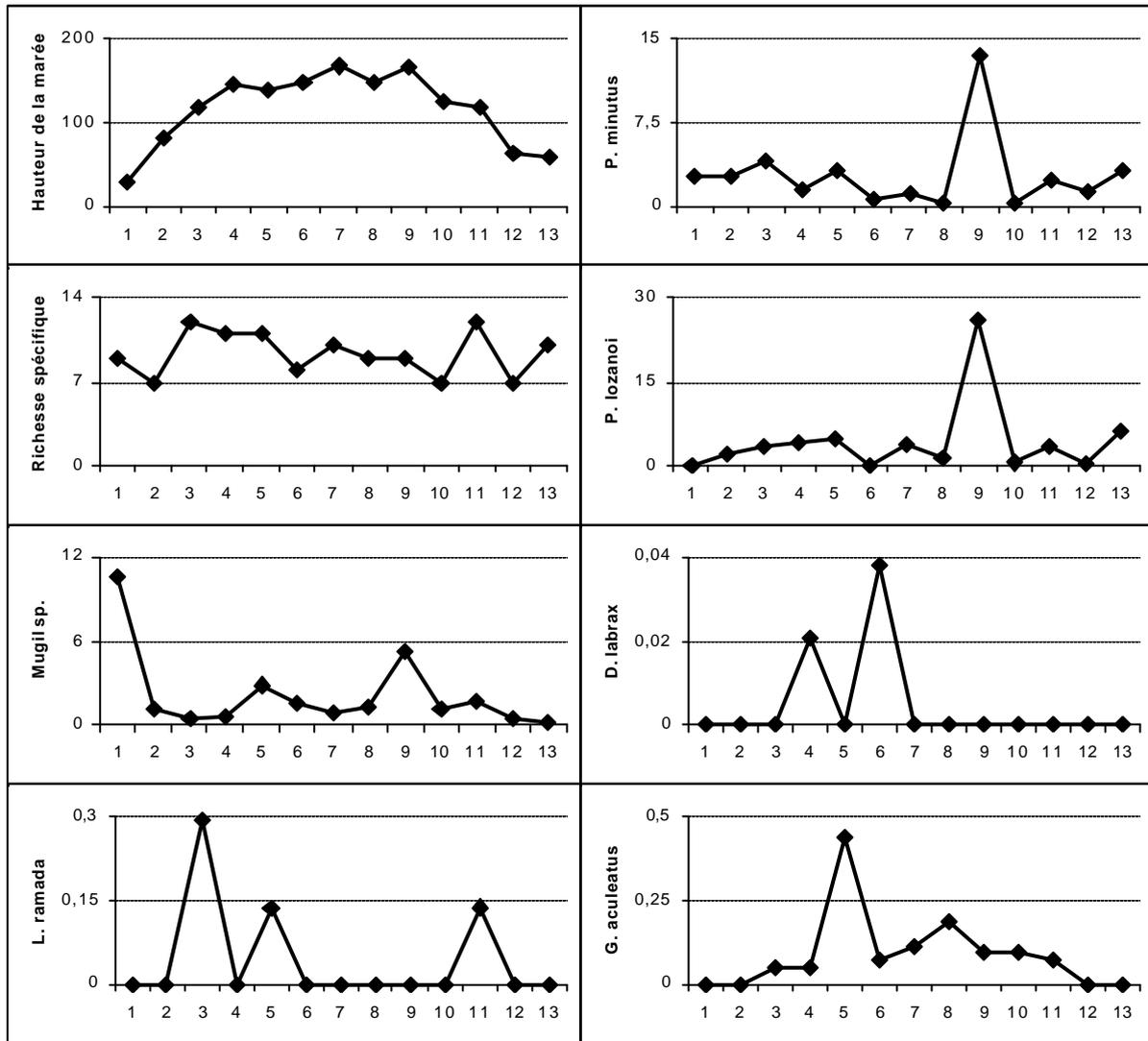
Figure II.11. Evolution mensuelle des CPUE (effectif par minute et par marée) de *Liza ramada* dans le site B des marais salés entre mars 1996 et avril 1999.

Les mullets porcs commencent à coloniser les marais salés dès le mois de mars. Leurs densités ne font qu'augmenter jusqu'en juin et juillet. Ce premier pic correspond à leur période de colonisation des zones saumâtres et continentales. En août - septembre ils sont rares dans les marais. Le second pic apparaît en septembre - octobre et semble correspondre à leur période de dévalaison vers les zones marines.

### 3.2.2. Variation intra-cycle

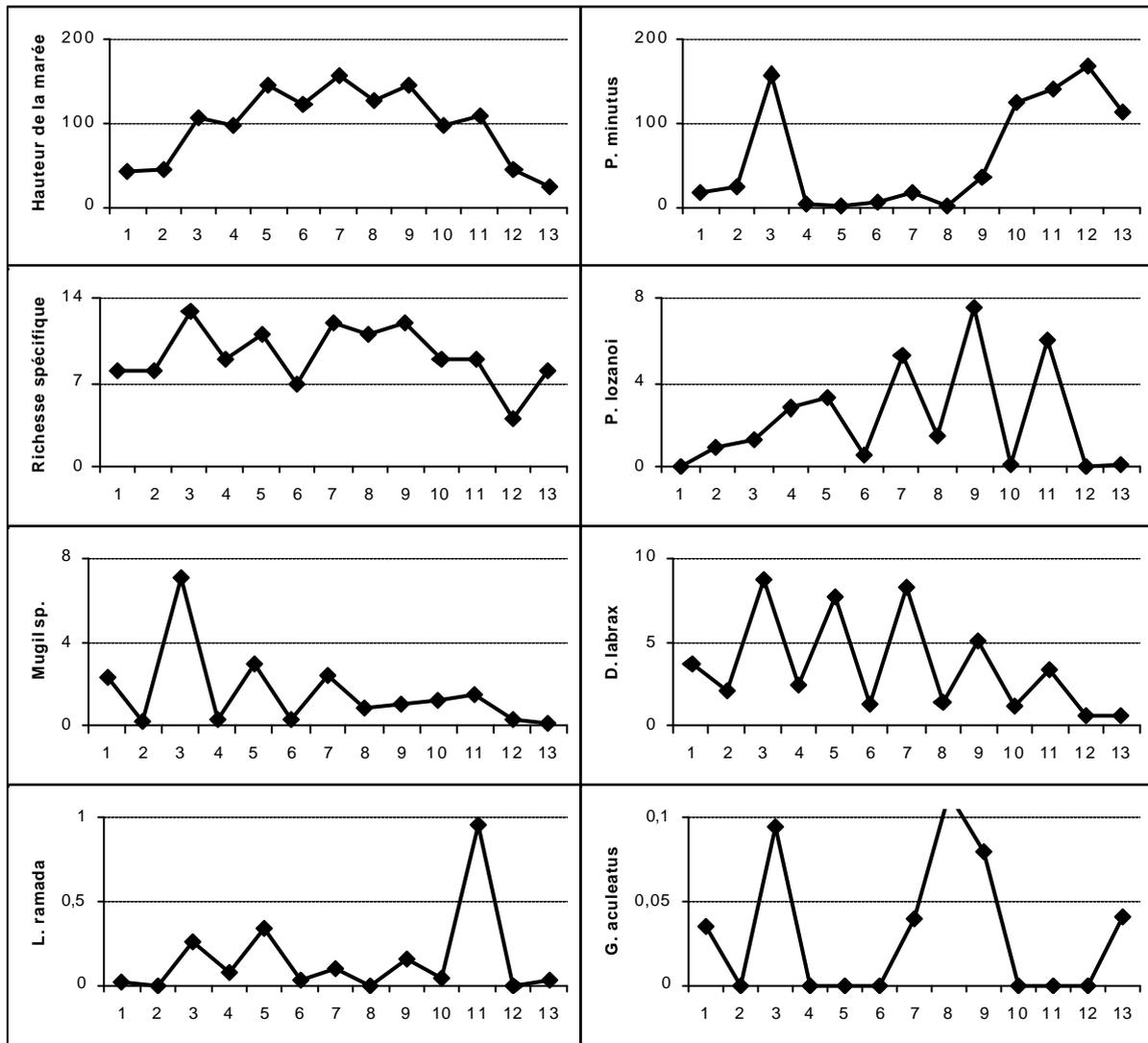
Les variations intra-cycle, c'est à dire entre les marées d'un même cycle, ont été observées par un suivi de 3 cycles complets en mai, juillet et novembre 1997 correspondant chacun à 13 marées consécutives inondant les chenaux des marais salés.

Au cours d'un cycle de marée, les indices d'abondances des populations et la richesse spécifique ont différents modes de fluctuations (Figures II.12, II.13 et II.14).



**Figure II.12.** Evolution au cours du cycle de marée de mai 1997 de la richesse spécifique et des indices d'abondance numérique (en nombre de poissons par minute et par marée) des six principales espèces colonisant les marais salés. En abscisse sont notées les treize marées. Les chiffres impairs correspondent aux marées inondant les chenaux le soir et les chiffres pairs aux marées inondant les chenaux le matin.

Pour la richesse spécifique, son évolution est parallèle à celle des amplitudes de marées au cours du cycle suivi en novembre 1997 (coef Sp,  $\tau = 0,859$ ,  $p < 0,001$ ). En mai et en juillet 1997, la fluctuation de la richesse spécifique semble aléatoire car elle n'est ni proportionnelle aux amplitudes de marées (coef Sp, les deux  $p > 0,05$ ), ni en fonction des variations nyctémères (Test U, les deux  $p > 0,05$ ).

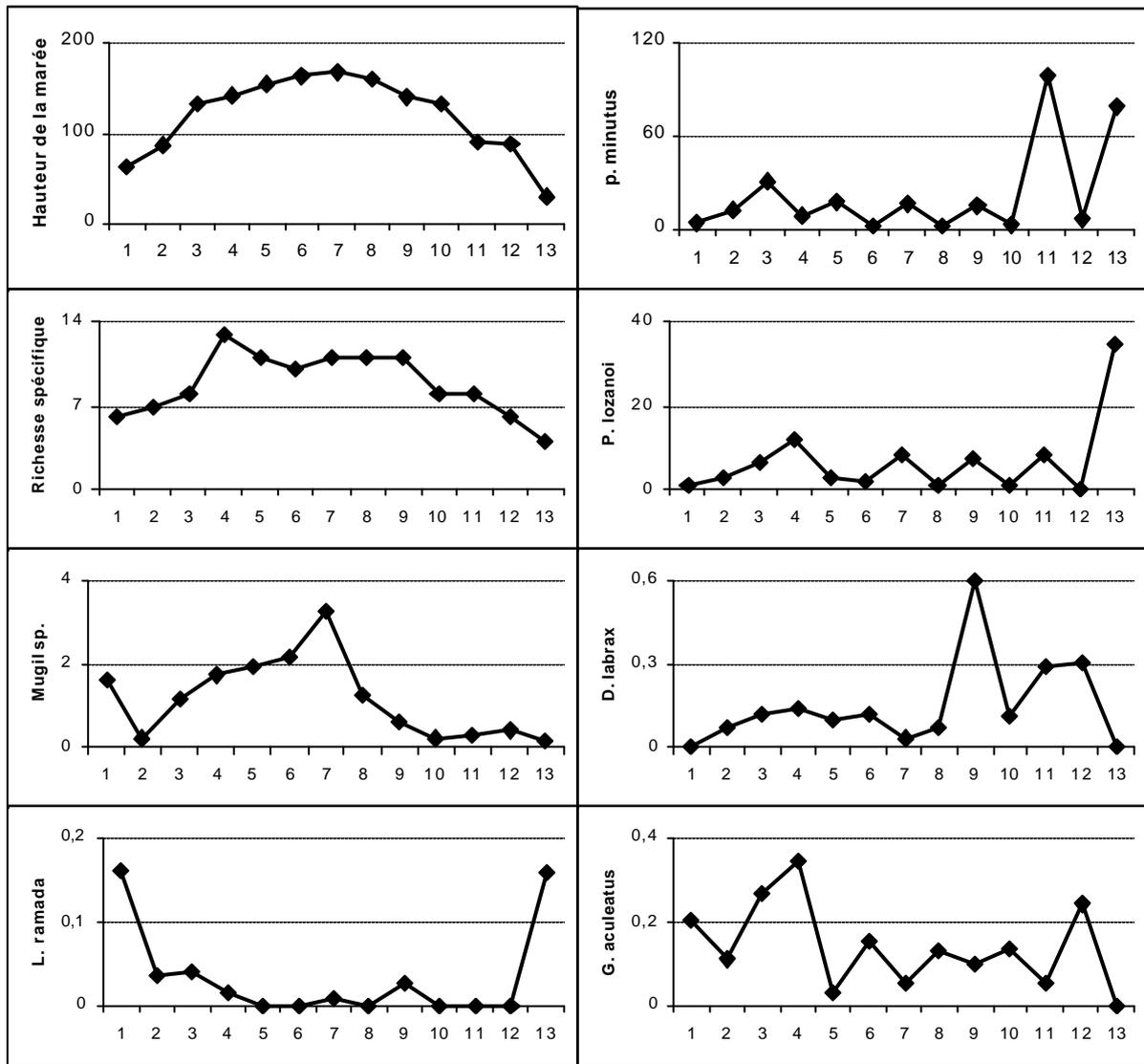


**Figure II.13.** Evolution au cours du cycle de marée de juillet 1997 de la richesse spécifique et des indices d'abondance numérique (en nombre de poissons par minute et par marée) des six principales espèces colonisant les marais salés. En abscisse sont notées les treize marées. Les chiffres impairs correspondent aux marées inondant les chenaux le soir et les chiffres pairs aux marées inondant les chenaux le matin.

La majorité des espèces ont une fluctuation nyctémère. C'est par exemple le cas des gobies buhottes en avril et novembre, des gobies de Lozanoi en juillet et novembre, des bars et des mullets en juillet, et des épinoches en novembre (Test U, tous les  $p < 0,05$ ).

Les gobies de Lozanoi en juillet et les jeunes mullets en novembre sont les seules espèces dont l'abondance évolue parallèlement à celle des amplitudes de marées (coef Sp, les deux  $p < 0,05$ ). Au contraire, l'évolution des indices d'abondances de mullets porcs en novembre est la seule à être contraire à celle des amplitudes de marées (coef Sp,  $r_s = -0,757$ ,  $p < 0,05$ ).

Tous les autres couples espèces - mois ont une évolution de type aléatoire, ou stochastique.



**Figure II.14.** Evolution au cours du cycle de marée de novembre 1997 de la richesse spécifique et des indices d'abondance numérique (en nombre de poissons par minute et par marée) des six principales espèces colonisant les marais salés. En abscisse sont notées les treize marées. Les chiffres impairs correspondent aux marées inondant les chenaux le soir et les chiffres pairs aux marées inondant les chenaux le matin.

En résumé, il est donc très difficile de conclure sur la nature de l'évolution des indices d'abondances des principales espèces au cours d'un cycle de marée car elle diffère, pour une même espèce, en fonction des trois cycles analysés.

### 3.2.3. Variations intra-marée

Le début, le milieu et la fin du flot et du jusant sont dans cette partie des notions relatives à la marée dans les chenaux des marais salés intertidaux.

#### 3.2.3.1. Durant le flot

La principale observation est la progression globale de l'ichtyofaune avec le courant ; le plus grand nombre d'espèces et d'individus pénétrant à mi-flot, lorsque le courant est le plus fort. Mais, toutes les espèces ne colonisent pas le marais au même moment du flot (Tableau II.5) ; quatre scénarios peuvent ainsi être observés :

Espèce	Début	Milieu	Fin
<b>P. microps *</b>	100	0	0
<b>P. platessa</b>	56	38	6
<b>P. minutus</b>	33	53	14
<b>Mugil sp.</b>	24	56	20
<b>L. ramada *</b>	0	100	0
<b>D. labrax</b>	22	44	34
<b>G. aculeatus</b>	25	53	22
<b>S. sprattus</b>	13	67	20
<b>L. aurata</b>	26	39	35
<b>P. lozanoi</b>	19	41	40
<b>S. rostellatus</b>	3	60	37
<b>C. harengus</b>	24	7	69
<b>A. anguilla *</b>	14	20	66

**Tableau II.5.** Variation temporelle des abondances numériques moyennes (exprimées en %N) des principales populations capturées dans le site B des marais salés par le couple verveux / maillant au cours du flot. En gras sont représentées les valeurs des abondances numériques moyennes significativement supérieures par le test de Wilcoxon. Classement des espèces en fonction de leur répartition temporelle au cours du flot. \* : aucune analyse n'a pu être effectuée compte tenu de la faible quantité de l'échantillon.

1. La stabilité des captures de bars indique que ces jeunes poissons arrivent tout le long de la marée montante.
2. Les plies, les gobies buhottes et les jeunes mullets sont plus abondants au début que durant les deux autres périodes de la marée montante ;
3. Les épinoches et les sprats arrivent surtout au milieu du flot ;
4. Les mullets dorés, les gobies de Lozanoi, les syngnathes de Duméril et les harengs sont plus abondants à la fin de la marée montante.

Aucune comparaison significative ne peut être effectuée pour les gobies tachetés (préférence apparente pour le début du flot), les mullets porcs (préférence apparente pour le milieu) et les anguilles (préférence apparente pour la fin) par manque d'échantillon.

### 3.2.3.2. Durant le jusant

De même que durant le flot, toutes les espèces ne sortent pas du marais au même moment bien que globalement la sortie semble se faire de façon passive, au milieu du flot, lorsque le courant est le plus fort (Tableau II.6).

Espèce	Début	Milieu	Fin
<b>L. ramada</b>	<b>60</b>	29	11
<b>L. aurata</b>	41	31	28
<b>P. lozanoi</b>	<b>44</b>	<b>38</b>	18
<b>S. sprattus</b>	<b>40</b>	<b>39</b>	21
<b>C. harengus</b>	<b>33</b>	<b>57</b>	10
<b>A. anguilla</b>	25	40	35
<b>G. aculeatus</b>	26	43	32
<b>P. microps</b>	19	40	41
<b>D. labrax</b>	26	<b>34</b>	<b>40</b>
<b>S. rostellatus</b>	24	<b>37</b>	<b>40</b>
<b>Mugil sp.</b>	20	29	<b>52</b>
<b>P. minutus</b>	14	32	<b>54</b>
<b>P. platessa</b>	13	20	<b>67</b>

**Tableau II.6.** Variation temporelle des abondances numériques moyennes (exprimé en %N) des principales populations capturées dans le site B des marais salés par le couple verveux / maillant au cours du jusant. En gras sont représentées les valeurs des abondances numériques moyennes significativement supérieures par le test de Wilcoxon. Classement des espèces en fonction de leur répartition temporelle au cours du jusant.

1. Les abondances des anguilles et des épinoches ne montrent pas de différences significatives, indiquant que ces deux espèces quittent le marais salé tout au long du jusant ;
2. Les premiers à retourner en mer sont les mulets porcs et dorés, les gobies de Lozanoi et les clupéidés (sprats et harengs) ;
3. A l'opposé, les derniers à retourner dans les vasières sont les gobies tachetés, les bars, les syngnathes de Duméril, les jeunes mulets, les gobies buhottes et les plies.

### 3.2.3.3. En résumé

Par conséquent, les bars, les jeunes mulets, les plies et les gobies buhottes sont les espèces restant le plus longtemps dans les chenaux des marais salés (entre 1 à 2 heures en moyenne par marée). Ce sont aussi certainement celles qui colonisent plus profondément les chenaux. Ce sont donc les espèces les plus aptes à exploiter la productivité de ces zones humides.

### 3.3. Variations spatiales

Lors de ces trois années d'études, les structures de peuplement ont été étudiées dans un seul chenal des marais salés. Or cette zone humide littorale, la plus grande de France, est très étendue (40 km<sup>2</sup>). Afin de pouvoir extrapoler nos résultats obtenus sur le site B, une comparaison de peuplements entre plusieurs autres chenaux est indispensable.

#### 3.3.1. Facteurs abiotiques

Afin de standardiser les conditions d'échantillonnages, nous avons effectué les prélèvements simultanément (au maximum avec 24 heures d'intervalle) dans les quatre différents sites, au même moment de la journée (le soir entre 19h10 et 21h10), avec des conditions météorologiques similaires (pas de vent, ciel sans nuage) et des amplitudes proches (entre 11,50 m et 11,85 m) (Tableau II.7).

Mois	Sites	Amplitudes de marée (m)	Heures de marée haute	Température (°C)	Salinité (‰)
Mars 1998	A	11,80	19h50	8,5	33,0
	B	11,80	19h40	9,0	31,0
	C	11,85	20h15	9,5	30,7
Mai 1998	A	11,65	20h45	20,0	35,0
	B	11,55	20h10	21,0	30,0
	C	11,55	20h15	21,3	24,4
Juillet 1998	A	11,50	19h20	20,8	35,0
	B	11,85	20h15	20,0	30,0
	C	11,85	20h10	21,6	31,9
	D	11,75	20h55	19,5	20,3
Octobre 1998	A	11,80	20h40	15,3	33,7
	B	11,65	19h50	13,0	20,5
	C	11,80	20h05	12,0	29,6
	D	11,65	21h05	15,8	14,2
Janvier 1999	B	11,80	21h10	10,1	29,1
	C	11,60	19h55	7,5	10,6
	D	11,75	20h40	10,2	6,2
Avril 1999	B	11,60	19h10	10,0	25,0
	D	11,60	19h20	10,8	3,9

**Tableau II.7.** Sites, dates, amplitudes de marées, heures de l'étale, température (°C) et salinité (‰) lors des différentes campagnes de pêches effectuées dans les quatre sites (A, B, C et D) dans les marais salés.

Pour chaque campagne d'échantillonnage, les températures mesurées sont assez proches entre chaque site (au maximum 2,5°C de différence). Au contraire, les salinités montrent d'importantes différences entre les sites : elles sont, chaque mois, plus fortes au niveau du site A (entre 33‰ et 35‰) qu'au niveau des trois autres sites. Elle est minimale pour le site D (entre 4‰ et 20‰) et intermédiaire pour les sites centraux B et C (entre 11‰ et 32‰). On remarque donc un gradient décroissant de salinité entre l'ouest et l'est des marais salés ; c'est à dire des sites les plus proches du 0 marin (site A) vers les sites les plus proches des estuaires de la Sée et de la Sélune (site D).

### 3.3.2. Peuplement général

Lors de cette étude 19 espèces ont été identifiées. La richesse spécifique totale (Test KW, KW = 6,26,  $p = 0,1$ ), variant entre 12 et 16 espèces (Tableaux II.8, II.9, II.10), et la richesse spécifique par groupe écologique (Test  $G_{adj.}$ , tous les  $p > 0,5$ ) ne présentent pas de différence significative entre les sites d'échantillonnages.

Espèces	A		B		C		D	
	m	sd	m	sd	m	sd	m	sd
<i>A. anguilla</i>	0,0	0,0	0,1	0,1	-	-	0,1	0,1
<i>A. minuta</i>	-	-	-	-	0,0	0,0	-	-
<i>A. presbyter</i>	-	-	-	-	0,0	0,0	-	-
<i>A. tobianus</i>	0,0	0,0	0,2	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>B. belone</i>	-	-	-	-	-	-	0,0	0,0
<i>C. harengus</i>	0,0	0,1	-	-	0,0	0,1	0,3	0,6
<i>D. labrax</i>	1,9	3,3	0,7	1,2	0,1	0,1	36,4	72,0
<i>G. aculeatus</i>	0,9	1,8	0,1	0,1	0,3	0,3	2,0	2,2
<i>L. ramada</i>	0,5	0,6	1,9	3,4	0,1	0,1	0,1	0,2
<i>Mugil sp.</i>	219,7	338,1	7,7	8,8	7,3	8,9	145,8	217,9
<i>P. flesus</i>	0,1	0,1	-	-	-	-	0,2	0,4
<i>P. lozanoi</i>	13,1	22,9	2,8	2,9	5,8	4,0	4,0	3,7
<i>P. microps</i>	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0
<i>P. minutus</i>	43,0	77,1	11,4	13,9	12,4	10,8	97,1	109,8
<i>P. platessa</i>	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1
<i>S. rostelatus</i>	0,0	0,0	0,2	0,2	0,2	0,2	0,1	0,2
<i>S. solea</i>	-	-	-	-	-	-	0,0	0,0
<i>S. sprattus</i>	0,6	0,9	0,3	0,7	3,2	5,5	1,0	2,1
<i>T. luscus</i>	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-
<b>Effectif total</b>	280,0		25,5		29,4		287,1	
<b>Nombre d'espèces</b>	15		12		14		16	

**Tableau II.8.** Variation spatiale de la richesse spécifique et des CPUE numériques (en effectif par minute et par marée) des populations capturées dans les quatre sites (A, B, C et D) des marais salés par le couple verveux / maillant. m : moyenne, sd : écart type. Classement par ordre alphabétique des espèces.

En effet, 11 espèces sont présentes dans tous les sites et à l'exception de *A. tobianus*, ce sont les espèces les plus fréquemment échantillonnées (Tableau II.10) et les plus abondantes (Tableaux II.8 et II.9).

Quelque soit le site considéré, *L. ramada* est toujours l'espèce pondéralement dominante (Tableau II.9) : elle représente entre 51% de la biomasse totale capturée pour le site D et 95% pour le site B. La structure numérique du peuplement est dominée par deux communautés : les jeunes mullets (entre 25% pour le site C et 78% pour le site A) et les gobies du genre *Pomatoschistus* (entre 20% pour le site A et 62% pour le site C) (Tableau II.8).

## Chapitre II : Le peuplement ichthyologique des marais salés

Espèces	A		B		C		D	
	m	sd	m	sd	m	sd	m	sd
<i>A. anguilla</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	-	-	0,0	0,1
<i>A. minuta</i>	-	-	-	-	0,0	0,0	-	-
<i>A. presbyter</i>	-	-	-	-	0,0	0,1	-	-
<i>A. tobianus</i>	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>B. belone</i>	-	-	-	-	-	-	0,0	0,0
<i>C. harengus</i>	0,0	0,0	-	-	0,1	0,2	0,1	0,1
<i>D. labrax</i>	0,7	0,7	0,9	1,2	0,1	0,1	6,4	10,9
<i>G. aculeatus</i>	0,2	0,2	0,1	0,2	0,3	0,6	3,0	4,6
<i>L. ramada</i>	574,0	574,0	1 559,3	2 862,6	58,3	85,1	122,4	131,7
<i>Mugil sp.</i>	139,5	139,5	66,9	96,2	6,3	7,7	75,3	48,4
<i>P. flesus</i>	0,0	0,0	-	-	-	-	0,1	0,2
<i>P. lozanoi</i>	13,4	13,4	2,6	3,0	3,5	3,0	2,3	2,5
<i>P. microps</i>	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>P. minutus</i>	26,4	26,4	6,1	7,0	10,0	9,7	29,5	31,8
<i>P. platessa</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1
<i>S. rostellatus</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>S. solea</i>	-	-	-	-	-	-	0,0	0,0
<i>S. sprattus</i>	0,1	0,1	0,1	0,1	0,6	1,3	0,2	0,4
<i>T. luscus</i>	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-
<b>Biomasse total</b>	754,3		1 635,9		79,3		239,5	
<b>Nombre d'espèces</b>	15		12		14		16	

**Tableau II.9.** Variation spatiale de la richesse spécifique et des CPUE pondérales (en g par minute et par marée) des populations capturées dans les quatre sites (A, B, C et D) des marais salés par le couple verveux / maillant. m : moyenne; sd : écart type. Classement des espèces par ordre alphabétique.

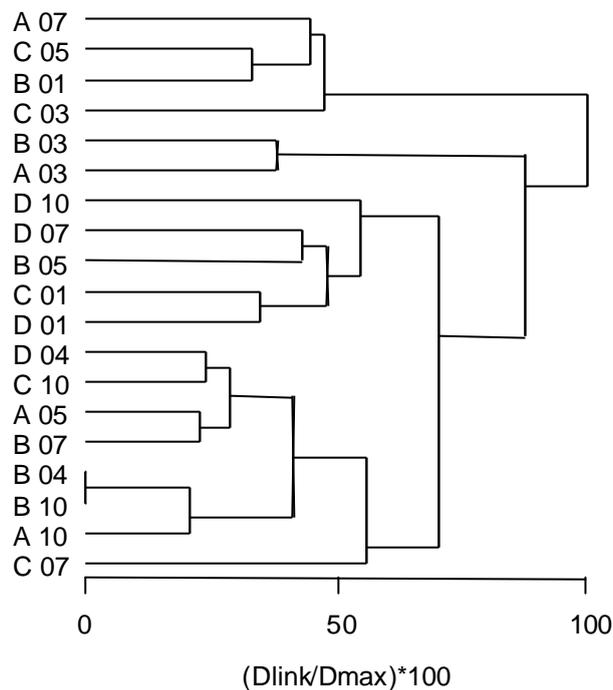
Groupe	Espèces	A	B	C	D
<b>Espèces marines strictes</b>					
	<i>A. minuta</i>			20	
	<i>B. belone</i>				25
<b>Espèces marines euryhalines</b>					
	<i>A. presbyter</i>			20	
	<i>A. tobianus</i>	25	17	20	50
	<i>C. harengus</i>	25		20	25
	<i>D. labrax</i>	100	67	40	75
	<i>Mugil sp.</i>	100	100	100	100
	<i>P. platessa</i>	50	17	20	25
	<i>S. solea</i>				25
	<i>S. sprattus</i>	75	50	60	25
	<i>T. luscus</i>	25			
<b>Espèces estuariennes</b>					
	<i>G. aculeatus</i>	75	33	80	100
	<i>P. lozanoi</i>	100	100	100	100
	<i>P. microps</i>	100	17	20	25
	<i>P. minutus</i>	100	100	100	100
	<i>S. rostellatus</i>	50	67	80	25
<b>Espèces catadromes</b>					
	<i>A. anguilla</i>	25	50		75
	<i>L. ramada</i>	75	50	60	75
	<i>P. flesus</i>	25			25

**Tableau II.10.** Fréquence d'occurrence (%FO) des espèces capturées dans les quatre sites (A, B, C et D) des marais salés par le couple verveux / maillant. Classement des espèces par ordre alphabétique.

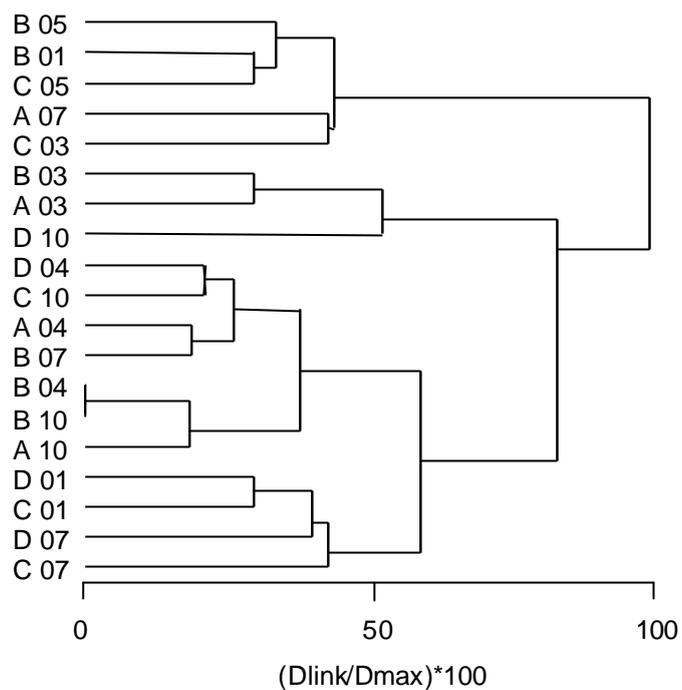
### 3.3.3. Classification hiérarchique

Ces faibles variations spatiales dans les structures de peuplement s'observent aussi dans les classifications hiérarchiques des densités par site tant au niveau des effectifs que des biomasses (Figures II.15 et II.16). En effet, aucun des différents groupes formés par ces analyses ne trouve une explication tant au niveau spatial que temporel.

Ainsi, nous pouvons conclure que les analyses sur les structures de peuplement effectuées dans un seul chenal sont relativement caractéristiques de l'ensemble des chenaux des marais salés. Les variations spatiales devant exister sont certainement à plus courtes échelles spatiales (au sein d'un même chenal ou entre deux chenaux adjacents) et à plus grandes échelles (entre différentes zones des marais salés de la baie du Mont Saint-Michel).



**Figure II.15.** Classification hiérarchique (méthode de Ward, distance euclidienne) des mois et des stations en fonction des indices de densités numériques des populations ichthyologiques capturées dans les marais salés. La distance des liens (Dlink) est représentée comme le pourcentage de la distance maximale des liens (Dmax). 01 à 12 : mois juliens ; A, B, C et D : stations de captures (cf., Figure II.1 pour la localisation).



**Figure II.16.** Classification hiérarchique (méthode de Ward, distance euclidienne) des mois et des stations en fonction des indices de densités pondérales des populations ichthyologiques capturées dans les marais salés. La distance des liens (Dlink) est représentée comme le pourcentage de la distance maximale des liens (Dmax). 01 à 12 : mois juliens ; A, B, C et D : stations de captures (cf., Figure II.1 pour la localisation).

### 3.4. Influence des variables environnementales

Les différents facteurs abiotiques mesurés dans les marais salés lors de cette étude montrent de très faibles corrélations entre eux (Tableau II.11) : le coefficient de corrélation est toujours < 10%.

	Température	Amplitude de la marée	Heure de l'étales	Salinité	Vent	Pluie	Lune
Température							
Amplitude de la marée							
Heure de l'étales	+ 0,062	- 0,048					
Salinité							
Vent							
Pluie		- 0,073					
Lune					- 0,047	- 0,054	

**Tableau II.11.** Corrélation entre les 7 paramètres environnementaux mesurés.

Le coefficient de corrélation (r) est indiqué pour chaque combinaison de variable significative (p < 0,05).

Le signe (+ ou -) placé devant le coefficient indique le sens de la corrélation.

Ce résultat nous autorise donc à étudier l'effet de ces facteurs sur la structure du peuplement et des principales populations colonisant cette zone humide (Tableau II.12).

	Température	Vent	Heure de l'étales	Salinité	Amplitude de la marée	Lune	Pluie	r <sup>2</sup> adj.
S. sprattus	+++	+		--	+++			0,57
D. labrax	+++	-				++		0,52
L. aurata	+++	--		+++				0,40
L. ramada	++	---	++					0,39
P. lozanoi	-		+++	++				0,30
P. platessa		++		---				0,29
C. harengus					++	+		0,25
P. minutus			+++	---				0,20
Mugil sp.		+++	-					0,19
G. aculeatus	--	+						0,17
A. anguilla	--		+					0,12
S. rostellatus	++							0,10
P. microps								0,03
Nombre d'espèces	++	+	+++		+++			0,36

**Tableau II.12.** Influence des 7 paramètres environnementaux mesurés sur la richesse spécifique et les densités numériques des principales populations capturées dans les marais salés par une analyse de régression multiple pas à pas. Le pourcentage de variance expliqué (r<sup>2</sup> adj.) est donné pour chaque régression.

+ ou - est le signe de chaque constante liée à une variable environnementale explicative.

+ ou - : p < 0,05 ; ++ ou -- : p < 0,01 ; +++ ou --- : p < 0,001.

La température de l'eau et la vitesse du vent sont les deux variables environnementales ayant un effet significatif sur la variabilité du plus grand nombre de populations (respectivement pour 8 et 7 espèces sur les 13 étudiées). A l'opposé, la pluviosité, le cycle lunaire et

l'amplitude des marées sont les variables ayant un effet sur un très faible nombre de populations (entre 0 et 2 selon la variable).

La température de l'eau montre une saisonnalité dans les marais de la baie du Mont Saint-Michel (TROCCAZ, 1996) : elle est maximale en été et minimale en hiver. Dans nos analyses, les variations de ce facteur sont associées positivement avec la variation des abondances d'un grand nombre d'espèces marines (par exemple, les mullets, les clupéidés et les bars) dont leur densité est maximale au printemps et en été (cf., **Figures II.6, II.7 et II.8**). A l'opposé, les faibles températures sont associées avec les plus importantes abondances d'épinoches et de civelles, espèces surtout présentes en hiver et au printemps (cf., **Figure II.9**). Ces résultats confirment ainsi l'importante variabilité saisonnière de ces espèces. Une conclusion identique peut être faite vis à vis de la richesse spécifique, minimale en hiver (cf., **Tableaux II.3 et II.4**) et fortement associée aux variations de température.

L'heure de l'étape et l'amplitude de la marée sont les deux principaux facteurs environnementaux variant au cours d'un cycle de marées. Les variations intra-cycle des structures de peuplement et de population au cours de trois cycles de marées ont déjà été analysées dans la partie 3.2.2. Nous n'avons pu tirer aucune conclusion en raison de la forte variabilité entre les cycles. Les régressions multiples doivent pouvoir synthétiser ces résultats et permettre d'extraire quelques conclusions.

Les résultats des régressions multiples (**Tableau II.12**) indiquent que les mullets porcs, les gobies du genre *Pomatoschistus* et les anguilles semblent préférer les marées tardives dans la journée. Au contraire, les jeunes mullets sont plus abondant le matin que le soir. Parallèlement, seule l'abondance des clupéidés est influencée par l'amplitude de la marée ; plus celle-ci est importante, plus la densité de ces poissons augmente. Les variations intra-cycle s'observent surtout pour la richesse spécifique. En effet, nous pouvons observer qu'elle augmente significativement avec les amplitudes de marées et les heures de marée haute.

La salinité est le facteur le plus variable spatialement au sein des marais salés (cf., PARTIE 3.3). Ainsi les variations spatiales des structures de peuplement et de population au sein de la baie du Mont Saint-Michel peuvent être analysées au travers de leur variabilité vis à vis des valeurs de salinité. Parmi les cinq espèces associées aux variations de salinité, deux sont corrélées positivement (*L. aurata* et *P. lozanoi*), c'est à dire que plus la salinité est proche de 35‰, plus les densités de ces espèces sont importantes. Cette relation est inverse pour trois autres espèces : *S. sprattus*, *P. platessa* et *P. minutus*. Ces résultats, relevant les affinités de ces espèces vis à vis des teneurs en salinité, expliquent grossièrement la répartition précédemment observée (**Tableaux II.8, II.9 et II.10**) des densités relatives de ces espèces entre les quatre chenaux.

## 4. Discussion et conclusions

Les différents résultats obtenus par les échantillonnages effectués dans les marais salés de la baie du Mont Saint-Michel nous permettent de mieux connaître l'ichtyofaune colonisant ces zones humides. Mais ces résultats doivent être replacés à différentes échelles. Ainsi, nous allons comparer ce peuplement avec ceux obtenus dans les milieux sources et les connaissances actuelles tant au niveau européen que mondial.

### 4.1. Composition

#### 4.1.1. Richesse spécifique

Parmi les 31 espèces qui colonisent les marais salés de la baie du Mont Saint-Michel, 7 sont des espèces marines strictes, 13 sont des espèces marines euryhalines, 8 sont des espèces estuariennes et 3 sont des espèces catadromes. D'autres sont connues pour fréquenter épisodiquement ces zones humides telles que l'alose vraie, le saumon Atlantique à l'état de juvéniles (LEFEUVRE, COMM. PERS.) mais aussi le lançon commun (*Hyperoplus lanceolatus*) et l'épinochette. Dans les marais salés européens, la richesse spécifique varie entre 12 et 39 espèces (DRAKE & ARIAS, 1991 ; CATTRIJSSE *et al.*, 1994 ; BEYST *et al.*, 1999 ; SALGADO, EN PREPARATION). Il semble que cette richesse soit plus forte dans les marais salés localisés dans les baies. Par exemple, 39 espèces ont été recensées dans les marais salés de la baie de Cadix en Espagne (DRAKE & ARIAS, 1991) et 31 espèces dans ceux de la baie du Mont Saint-Michel. Dans les systèmes estuariens, cette richesse est plus faible ; par exemple, 12 espèces ont été capturées dans les marais salés de l'estuaire du Tage au Portugal (SALGADO, EN PREPARATION) ET 13 espèces dans ceux de l'estuaire de Westerschelde aux Pays-Bas (CATTRIJSSE *et al.*, 1994 ; BEYST *et al.*, 1999).

Mais dans tous les cas, les espèces typiques des eaux douces sont toujours rares et peu abondantes. En baie du Mont Saint-Michel, aucune espèce typiquement dulçaquicole n'a été capturée (à l'exception de quelques observations épisodiques d'épinochettes) bien que quelques populations telles que les brèmes communes fréquentent la zone maritime de l'estuaire du Couesnon adjacent à ces marais (LEGENDRE, 1984 ; cf., PARTIE PRECEDENTE). La position de ces marais dans le domaine maritime, l'importance des courants marins, les fortes valeurs de salinité (entre 10 et 35‰ dans ceux de la baie du Mont Saint-Michel) et surtout les barrages entre les hydrosystèmes (par exemple sur le Couesnon) limitent certainement l'abondance de des espèces continentales. Ainsi, c'est essentiellement le nombre d'espèces d'origine marine qui diffère entre les marais salés européens. Par conséquent, la richesse spécifique dans les marais salés européens est surtout influencée par les caractéristiques marines de ces environnements, plus que par les différences de latitude comme le suggère CATTRIJSSE *et al.* (1994).

#### 4.1.2. Structure du peuplement

Les gobies du genre *Pomatoschistus* (plus particulièrement *P. minutus*) représentant plus de 80% des effectifs, et les mullets (surtout *Liza ramada*) représentant plus de 90% de la biomasse dominant le peuplement ichthyologique échantillonné dans les marais salés de la baie du Mont Saint-Michel. Les échantillonnages effectués dans les différents chenaux des marais salés de la baie du Mont Saint-Michel montrent que les structures du peuplement sont très similaires et que ces deux espèces sont toujours les plus abondantes. D'autres études confirment la position dominante d'un petit nombre d'espèces dans les peuplements des chenaux des marais salés américains (E.G., KNEIB, 1987 ; SOGARD & ABLE, 1991 ; KNEIB, 1997A ;

1997B) et européens (LABOURG *et al.*, 1985 ; CATTRIJSSE *et al.*, 1994 ; BEYST *et al.*, 1999 ; SALGADO, EN PREPARATION).

En Europe, ce sont toujours les gobies du genre *Pomatoschistus* (*P. minutus* et *P. microps* selon les localisations géographiques) et les mulets qui sont les espèces les plus abondantes dans les marais salés (LABOURG *et al.*, 1985 ; DRAKE & ARIAS, 1991 ; CATTRIJSSE *et al.*, 1994 ; SALGADO, EN PREPARATION ; CETTE ETUDE). Ces espèces sont aussi parmi les plus euryèces et les plus abondantes des zones tidales de l'Europe de l'ouest (E.G., ELLIOT & DEWAILLY, 1995 ; COSTA & CABRAL, 1999 ; CETTE ETUDE, PARTIE PRECEDENTE). Dans les marais salés du Nord-Est de l'Amérique, les espèces dominantes numériquement sont estuariennes et plus particulièrement *Fundulus heteroclitus* (ALLEN, 1982 ; PETERSON & TURNER, 1994 ; KNEIB, 1995 ; 1997A). *Pomatoschistus* spp. occupent ainsi très certainement une niche écologique comparable à *F. heteroclitus* (KNEIB, 1986).

Les espèces secondaires les plus citées dans les marais européens sont des espèces estuariennes (syngnathidés, *G. aculeatus*) et des espèces marines euryhalines (pleuronectidés, soléidés, clupéidés, *D. labrax*) bien que la composition des assemblages cités par les différentes études soient influencée par de nombreux facteurs incluant les méthodes d'échantillonnage et les localisations géographiques (THAYER *et al.*, 1983 ; KNEIB, 1997A). Toutefois, la richesse spécifique de chacun de ces groupes écologiques est toujours plus faible que dans les milieux sources comme par exemple dans l'estuaire du Tage (48 vs. 12 espèces ; COSTA, 1986 ; CABRAL, 1998 ; SALGADO, EN PREPARATION) et dans la baie du Mont Saint-Michel (100 vs. 31 espèces ; CETTE ETUDE). Ainsi, seulement un nombre limité d'espèces peut coloniser les marais salés européens et se sont toujours les espèces marines les plus euryhalines présentes dans les milieux sources.

La présence d'espèces secondaires dépend aussi de leur aire de répartition géographique. Par exemple, les marais salés de l'estuaire du Tage sont colonisés par *Mugil cephalus* et *Diplodus sargus* (SALGADO, EN PREPARATION). La Manche ne fait pas partie de leur aire de répartition ; ces deux espèces sont donc absentes en baie du Mont Saint-Michel. Un autre facteur important dans la présence des espèces secondaires est leur abondance dans les milieux sources. Par exemple, *Sardina pilchardus* est le clupéidé le plus abondant de l'estuaire du Tage (COSTA & CABRAL, 1999) et par conséquent aussi dans les marais salés du Tage (SALGADO, EN PREPARATION). En baie du Mont Saint-Michel, cette espèce est rare comparée aux abondances de *S. sprattus* et de *C. harengus*. Par conséquent, ce sont ces deux derniers qui dominent la famille des clupéidés dans les marais salés de la baie du Mont Saint-Michel.

Les structures de taille des espèces capturées dans les chenaux des marais indiquent que ce sont les individus du groupe 0 qui dominent les populations marines. Dans les vasières et l'estuaire du Couesnon, nous avons surtout échantillonné les individus du groupe 1 et 2 de ces mêmes populations. LABOURG *et al.* (1985) avaient déjà observé cette distribution spatiale des classes de taille entre les marais salés des vasières de la baie d'Arcachon (France), spécialement pour les mulets, les bars et les soles. Cette étude confirme donc que les espèces marines euryhalines qui colonisent les marais salés sont dominées par les plus jeunes stades.

## 4.2. Variations spatio-temporelles

### 4.2.1. Variations annuelles

La structure du peuplement ichthyologique qui colonise les chenaux des marais salés de la baie du Mont Saint-Michel est relativement stable d'une année à l'autre. La plupart des principales espèces suivent aussi cette tendance. Les variations annuelles des communautés ichthyologiques sont probablement influencées par les événements climatiques comme cela a déjà été montré dans les zones côtières (ROSS *et al.*, 1987). Ces événements climatiques peuvent influencer immédiatement la faune ichthyologique (importante mortalité hivernale, délais de recrutement, *etc.*), mais ces effets peuvent aussi être mesurés après plusieurs années.

### 4.2.2. Variations saisonnières

Comme dans de nombreux marais salés Nord américains et européens, la colonisation de l'ichtyofaune varie en fonction des saisons (CAIN & DEAN, 1976; WEINSTEIN, 1979; WEINSTEIN *et al.*, 1980; CATRISSSE *et al.*, 1994) et/ou des stades biologiques (BOZEMAN & DEAN, 1980; TALBOT & ABLE, 1984; KNEIB, 1987). Les analyses de classifications hiérarchiques indiquent qu'il y a trois phases d'évolution saisonnière : le printemps, l'ensemble été et automne, et l'hiver. Ces évolutions saisonnières sont différentes en fonction des groupes écologiques (espèces marines *vs.* espèces estuariennes *vs.* espèces amphihalines) mais comparables à celles obtenues dans les vasières.

#### 4.2.2.1. Des espèces estuariennes

Les espèces estuariennes sont présentes toute l'année. Elles utilisent les courants de marée pour se déplacer entre les zones tidales incluant les vasières, les estuaires et les marais salés. Les structures de tailles et les densités varient essentiellement en fonction (i) des périodes de reproduction (de la fin du printemps au début de l'été) et (ii) des taux de mortalité mensuelle. Ces paramètres de population sont surtout influencés par les conditions environnementales des zones tidales et plus particulièrement des vasières. Toutefois, les facteurs abiotiques mesurés dans les marais salés semblent ne pas ou très peu influencer les variations mensuelles des densités des espèces estuariennes. En effet, il y a très probablement des migrations et/ou des déplacements entre les marais salés, les vasières et les estuaires en fonction des conditions locales, des stades biologiques et des cycles biologiques (E.G., FONDS, 1973; HESTAGEN, 1977; KEDNAY *et al.*, 1987; BOUCHEREAU *et al.*, 1989; WHORISKEY & FITZGERALD, 1989; BEYST *et al.*, 1999; PAMPOULIE *et al.*, 1999). Ainsi, les conditions abiotiques et les paramètres de population dans les autres habitats disponibles doivent être pris en compte pour comprendre plus en détail les variations de densités de ces espèces estuariennes dans les marais salés européens.

#### 4.2.2.2. Des espèces marines

Les espèces marines sont rares entre le milieu de l'automne et le début du printemps. Les densités sont maximales à la fin de l'été lorsque les températures de l'eau sont favorables (14 à 21°C). L'espèce marine la plus abondante est *Dicentrarchus labrax* qui, sur les côtes bretonnes de la Manche et de l'Atlantique, se reproduit entre février et avril (BOULINEAU-COASTANEA, 1969). Les jeunes de l'année colonisent ensuite les eaux marines côtières comme les baies et les estuaires (CLARIDGE & POTTER, 1983; COSTA, 1988; KELLEY, 1988; ELIE *et al.*, 1990; CETTE ETUDE). En baie du Mont Saint-Michel, les bars colonisent les marais salés macrotidaux entre mars et novembre (exceptionnellement jusqu'en décembre). Mais les juvéniles sont présents durant toute l'année dans les vasières tidales (LAM HOI, 1967; CETTE ETUDE). La présence

des bars dans les marais salés apparaît être plus longue que dans d'autres sites comme dans les marais de la baie d'Arcachon (France) où nous pouvons les rencontrer entre mai et septembre (LABOURG *et al.*, 1985), ou dans l'estuaire de Westerschelde (Pays-Bas) (CATTRIJSSE *et al.*, 1994). Durant l'hiver, les espèces marines retournent probablement vers les eaux plus profondes où les températures sont plus importantes que dans les marais salés comme cela a déjà été observé dans d'autres nourriceries littorales (E.G., CLARIDGE & POTTER, 1983 ; APRAHAMIAN & BARR, 1985 ; LABOURG *et al.*, 1985 ; ROSECCHI & CRIVELLI, 1995).

Ainsi, la maturation sexuelle, la reproduction et une partie du développement larvaire se déroulent à l'extérieur des nourriceries côtières. Par conséquent, le recrutement des espèces marines dans ces nourriceries dépend essentiellement des conditions environnementales des milieux sources adjacents. La survie, la croissance et les densités des espèces marines dépendent aussi des conditions abiotiques intrinsèques (température et salinité) et des paramètres biotiques tels que la disponibilité et l'abondance en proies (BOESCH & TURNER, 1984). Toutes ces observations confirment que les conditions locales ont des effets négligeables sur les variabilités mensuelles et saisonnières des abondances observées à l'intérieur des marais salés (ROGER *et al.*, 1984 ; DRAKE & ARIAS, 1991 ; CATTRIJSSE *et al.*, 1994 ; KNEIB, 1997B). Toutefois, ces conditions locales peuvent influencer la croissance (proies alimentaires disponibles) et, secondairement, la survie qui affecte les tailles des différentes cohortes pour les années suivantes.

### 4.2.2.3. Des espèces amphihalines

Les espèces amphihalines sont présentes dans les chenaux des marais salés essentiellement durant les pics de migration anadromes et catadromes. La plus abondante de ces espèces est *Liza ramada*, présente dans les chenaux des marais salés de la baie du Mont Saint-Michel entre mars et novembre. Ce mullet est une espèce très euryhaline possédant un métabolisme capable de supporter de grandes variations de salinité (LASSERRE & GALLIS, 1975). Il est même considéré par certains auteurs comme une espèce amphihaline catadrome car il passe une partie de son cycle biologique dans les environnements estuariens (MC DOWALL, 1988). Ainsi, les variations d'abondance observées dans les marais salés sont donc certainement moins dues aux variations de salinité dans ces zones humides (entre 11‰ et 35‰) qu'au comportement migratoire de cette espèce qui effectue une migration anadrome (du printemps à l'été) à finalité trophique et une migration catadrome (en automne) à finalité génésique (HICKLING, 1970 ; SAURIAU, 1990 ; ALMEIDA, 1996). Toutefois, une partie de la population est présente toute l'année dans les vasières de la baie, mais ne colonise pas les marais salés en hiver.

### 4.2.3. Variations intra-marée

Durant le flot et spécialement durant le jusant, de fortes variations de densité peuvent être observées pour de nombreuses espèces. Certaines comme *P. lozanoi* et *L. aurata* arrivent à la fin du flot et quittent les marais salés au début du jusant, alors que d'autres comme *P. minutus* et *P. platessa* colonisent les chenaux avec les premières vagues du flot et retournent en mer à la fin du jusant.

Trois raisons principales peuvent expliquer ces variations. Considérant que de nombreuses espèces de poissons dépendent de ces zones trophiques pour leur gain d'énergie (WEISBERG & LOTRICH, 1982), il apparaît alors bénéfique pour chaque espèce de rester le plus longtemps possible dans les chenaux des marais salés macrotidaux. De plus, il est bénéfique pour les compétiteurs trophiques d'avoir des périodes de colonisation ne se recouvrant pas ou peu, ce qui permet une importante réduction de compétition. Mais, les espèces restant le plus longtemps dans ce milieu, telles que *P. minutus*, *P. platessa* ou *D. labrax*, sont connues pour

être très tolérantes aux variations de température et de salinité (espèces euryèces). Le temps de résidence de chaque espèce et même phase de développement dépend donc surtout de leur tolérance aux variations des paramètres abiotiques. Ces différences de période et de temps de colonisation des marais salés par les différentes populations permettent donc une meilleure exploitation par l'ensemble du peuplement de la production secondaire et primaire des marais salés.

#### 4.2.4. Autres variations spatio-temporelles

Dans cette partie, nous avons regroupé les variations temporelles intra-cycles et journalières, et les variations spatiales entre les différents chenaux de la structure du peuplement, des abondances et des tailles de classe des différentes populations observées dans les marais salés de la baie. Ces variations spatio-temporelles sont certainement dues aux facteurs physico-chimiques comme la salinité, la luminosité, la température ou le vent (SHENKER & DEAN, 1979 ; REIS & DEAN, 1981 ; VARNELL *et al.*, 1995 ; CETTE ETUDE) bien que nous n'ayons trouvé que très peu de relations significatives. L'explication provient certainement de la forte variabilité de ces facteurs dans les chenaux des marais salés.

Toutefois, ces fortes variations à court terme nous amènent à réfléchir sur notre méthodologie d'échantillonnage. Chaque mois, nous avons échantillonné l'ichtyofaune colonisant les marais salés au cours d'au moins deux marées en début de cycle et pour des coefficients proches. Or, nous nous sommes aperçus qu'il existe une différence importante dans la composition des peuplements au cours d'un cycle de marée. Ainsi, au contraire de la plus grande majorité des études sur le peuplement des marais salés qui s'appuient sur des données mensuelles uniques (cf., VARNELL *et al.*, 1995), nous préconisons donc l'utilisation de réplicats. Ces réplicats peuvent être réalisés à n'importe quel moment du cycle de marée.

### 4.3. Fonctions des marais salés intertidaux

En Europe, le niveau des marées hautes de moyenne amplitude borde les bas marais (BEEFTINK, 1977). Les chenaux et les zones végétalisées des marais salés ne sont inondés et donc disponibles pour les poissons seulement lors des marées de grande amplitude (environ 43% des marées pour les chenaux et de 5 à 10% pour la végétation tout au long de l'année en baie du Mont Saint-Michel) et durant de très courtes périodes (entre une et deux heures en moyenne) (CATTRIJSSE *et al.*, 1994 ; LEFEUVRE *et al.*, 1999 ; 2000). De plus, durant cette période, seuls quelques individus de *Pomatoschistus* spp., *Mugil* spp. et d'*Atherina presbyter* ont été observés sur la végétation halophyle des marais alors que de nombreux individus de ces espèces étaient présents dans les chenaux intertidaux. Ainsi, comparés aux marais Nord américains (E.G., MINELLO & ZIMMERMAN, 1983 ; BOESCH & TURNER, 1984 ; TALBOT & ABLE, 1984 ; KNEIB, 1987 ; ROZAS & ODUM, 1988 ; YOZZO *et al.*, 1994 ; KNEIB, 1997B) ou australiens (CONNOLLY *et al.*, 1997) (i) aucune espèce ne peut établir son cycle biologique dans les marais salés et par conséquent aucune espèce ne peut être considérée comme résidente des marais salés, (ii) le rôle de refuge généralement attribué à ces milieux doit être minimal voir inexistant, et (iii) peu d'individus peuvent exploiter directement la production des zones végétalisées des marais salés européens. Ce sont alors essentiellement les chenaux qui peuvent jouer un rôle trophique et de nourricerie pour les poissons colonisant les marais salés intertidaux européens. Ces chenaux sont donc des écotones pour l'ichtyofaune appartenant au continuum vaseuse – végétation du domaine intertidal.

#### 4.4. Conclusions sur les marais salés

Parmi les 112 espèces recensées en baie du Mont Saint-Michel, 31 espèces ont été capturées dans les marais salés intertidaux lors des trois années d'étude. Ce peuplement, typique des autres chenaux des marais de la baie, est largement dominé par les gobies du genre *Pomatoschistus*, *Liza ramada* et secondairement par les jeunes *Dicentrarchus labrax* qui sont les espèces plus euryèces mais aussi les plus abondantes des milieux sources adjacents de la baie du Mont Saint-Michel. Malgré leur séparation géographique et leurs caractéristiques propres, les différents marais salés européens sont colonisés par un peuplement ichthyologique présentant une structuration identique surtout au niveau des espèces et des groupes écologiques dominants. Le grand nombre de gobies, de mullets et de bars dans les marais salés européens permet de faire l'hypothèse que ces zones humides peuvent jouer un rôle important dans l'alimentation des jeunes et des adultes de ces espèces. Pour confirmer et quantifier ce rôle, nous étudierons le régime alimentaire des populations de ces différentes espèces dans le troisième chapitre.

Les gobies, les adultes de mullets, les jeunes bars, ainsi que les jeunes mullets, les épinoches, les sprats et les syngnathes de Duméril, sont les plus fréquentes. Les marais salés sont colonisés par l'ichtyofaune lors de chaque marée pénétrant dans les chenaux. Mais, le faible temps d'inondation de ces zones humides ne permet pas l'établissement d'espèces résidentes au contraire des marais américains. Les autres espèces colonisent les marais salés de façon plus ou moins irrégulière et/ou avec de faibles abondances.

Cette étude a aussi montré que les variations inter-annuelles de la structure du peuplement sont faibles. Cependant, les variations saisonnières sont marquées ; trois 'saisons' ont été identifiées. Les espèces marines, essentiellement présentes aux stades les plus jeunes, colonisent les marais entre le printemps (période de recrutement en baie) et l'automne avant de retourner dans des eaux plus profondes. Les espèces estuariennes sont présentes toute l'année avec un maximum d'abondance à la fin de l'été.

Comme d'autres auteurs l'ont souligné dans les zones côtières (ROSS *et al.*, 1987) ou les estuaires (CLARIDGE *et al.*, 1986 ; POTTER *et al.*, 1986), les variations spatio-temporelles des communautés ichthyologiques et les facteurs qui contrôlent ces variations peuvent être visualisés hiérarchiquement. Il semble alors que ce sont les événements climatiques qui influencent les variations annuelles ; les périodes de recrutement, les mouvements trophiques et génésiques qui influencent les variations saisonnières ; alors que les variations à court terme semblent influencées par des facteurs physico-chimiques comme la salinité, la température et les taux d'oxygène dissous.

Les marais salés et plus particulièrement leurs chenaux sont donc un biotope temporaire colonisé par les espèces les plus euryèces des milieux adjacents. Vis à vis des poissons, cette zone humide n'est donc pas un écosystème à part entière mais seulement une unité de l'écosystème baie comprenant plusieurs unités dont les vasières tidales, les estuaires et les marais salés intertidaux étudiés dans ce présent rapport. Le fonctionnement de tout écosystème implique l'existence de déplacements de sa biocénose à l'intérieur de ses composants. Les poissons, composants de la biocénose de la baie du Mont Saint-Michel, n'échappent pas à cette règle et se déplacent à l'intérieur de chacun de ces trois habitats, entre ces trois habitats, et entre l'écosystème baie et les écosystèmes marins (autres baies, *etc.*) et dulçaquicoles adjacents (marais endigués, fleuves, *etc.*). L'hétérogénéité des habitats à l'intérieur de ce paysage marin permet certainement de réduire les compétitions trophiques entre les espèces et entre les stades de développement d'une même espèce. La compréhension des fonctions de chacun de ces habitats (vasières, marais et estuaires), et de leurs relations et plus particulièrement les effets sur les abondances, les mouvements et la croissance de

l'ichtyofaune est essentielle pour aménager et gérer des écosystèmes complexes tels que la baie du Mont Saint-Michel.

### En résumé

Dans ce second chapitre sur le peuplement ichtyologique des marais salés, nous avons échantillonné 31 espèces lors de trois années de capture. Le peuplement de cet habitat temporaire, dominé par les mulets *Liza* spp. et les gobies *Pomatoschistus* spp., est typique des marais salés européens. Ces 31 espèces appartiennent aux peuplements des milieux sources décrits dans le premier chapitre. L'analyse des variations temporelles a montré que ce peuplement est stable annuellement et que son évolution saisonnière dépend essentiellement des phases de recrutement et d'immigration des différentes populations dans l'écosystème baie.

---

## **CHAPITRE III :**

### **Fonctions trophiques des marais salés macrotidaux vis à vis de l'ichtyofaune**

---

# Fonctions trophiques des marais salés macrotidaux

## 1. Introduction

---

Une nourricerie est généralement définie comme une zone riche en nourriture où certains jeunes poissons se concentrent et se développent en exploitant la production primaire et secondaire. A l'âge adulte, ces poissons la quittent pour se répartir sur l'ensemble de leur domaine vital. Une telle zone nécessite la présence de populations permanentes pour pouvoir être considérée comme une nourricerie (SAFRAN, 1990). Toutefois, ce critère de présence permanent n'est pas pertinent pour tous les milieux. En effet, les zones intertidales et plus particulièrement les marais salés sont des zones temporairement accessibles aux poissons (cf., CHAPITRES I ET II). En utilisant les définitions de LEVEQUE (1995) et les résultats obtenus dans les deux premiers chapitres, nous pouvons alors considérer pour les populations exploitant les marais salés :

- les estuaires et vasières tidales comme une zone de stabulation ou de repos, c'est à dire une zone où les individus cherchent avant tout un abri;
- l'ensemble vasières, estuaires et marais salés comme le domaine d'activité qui correspond au milieu où les individus recherchent la nourriture dans les espaces temporairement inondés.

Ces deux ensembles correspondent à un gradient croissant tant au niveau de l'utilisation de l'espace que du temps (cf., LEVEQUE, 1995). En effet, la séparation des zones de repos et d'alimentation suppose des déplacements de faibles amplitudes, qui, dans notre milieu d'étude sont conditionnées par la marée. Ainsi, en utilisant ces définitions, une zone d'alimentation, et par conséquent de nourricerie, ne nécessite plus la présence permanente de population, ce qui est le cas dans les marais salés européens (cf., CHAPITRE II).

Les statuts de nourriceries ou l'importance trophique des marais salés sont souvent évalués par la seule présence de l'ichtyofaune dans ces habitats (E.G., BOESCH & TURNER, 1984; CATTRIJSSE *et al.*, 1994; KNEIB, 1997A; BEYST *et al.*, 1999). C'est sur cette base que la plupart des inventaires ont été effectués. Or la présence d'une population n'est pas un critère suffisant pour conclure sur la fonction trophique d'une zone à marée. Pour que cet espace soit réellement considéré comme une zone trophique, il faut apporter la preuve que les espèces de poissons présentes s'y alimentent bien, ceci par une analyse des contenus stomacaux et une quantification de la présence d'espèces proies caractéristiques et marqueuses de ces milieux. En effet, sans une telle analyse, ces zones pourraient n'être que des zones de repos et d'abris vis à vis des prédateurs. C'est par exemple le cas des limicoles qui s'alimentent sur les vasières intertidales à marée basse et se reposent pour la plupart sur les marais salés à marée haute. De plus, que ce soit aux Etats-Unis et en Europe, on ne distingue que très peu d'études quantitatives sur l'alimentation des populations ichtyologiques exploitant les marais salés comparés aux autres habitats marins, saumâtres et dulçaquicoles. Réciproquement, la fonction de nourricerie d'un habitat peut exister dès lors que son peuplement proies est en abondance convenable même si,

de façon temporaire, les juvéniles de poissons en sont absents. C'est le cas des milieux intertidaux et plus particulièrement des marais salés.

Ayant prouvé dans les chapitres précédents la présence en nombre de populations ichtyologiques dans les chenaux des marais salés en connexion avec les vasières, il reste maintenant à prouver que ces milieux ne sont pas seulement 'fréquentés' mais jouent un rôle dans l'alimentation de ces poissons. Le principal objectif de ce chapitre est donc de quantifier la prise alimentaire des principales espèces lors de leur présence dans les marais salés. Les populations dominantes dans cette zone humide (cf., CHAPITRE I) sont les adultes de mulets (*Liza ramada*), les gobies du genre *Pomatoschistus* et les très jeunes bars (*Dicentrarchus labrax*). Ces trois groupes d'espèces ont un statut trophique différent, les mulets sont des limnivores alors que les gobies et les jeunes bars sont des microcarnivores. Ils exploitent donc certainement des niveaux de production différents dans les marais salés.

La première population étudiée dans ce chapitre est *Liza ramada*. Les mulets sont parmi les espèces les plus communes de toutes les eaux marines de la terre (NELSON, 1994). Ainsi, leur biologie et leur écologie ont souvent été étudiées dans de nombreux environnements (E.G., ZISMANN *et al.*, 1975; BLABER, 1977; BLABER & WHITFIELD, 1977; COLLINS, 1981; AL-DAHAM & WAHAB, 1991). Il existe, notamment, une abondante littérature concernant divers aspects de l'alimentation et des habitudes trophiques des mugilidés (E.G., ODUM, 1968B; ALBERTINI-BERHAULT, 1974; DE SILVA & WIJAYARATNE, 1977; DE SILVA & SILVA, 1979; DE SILVA, 1980). Toutefois, le peu d'information concernant l'écologie alimentaire de *Liza ramada* (ALMEIDA *et al.*, 1993; SHAPIRO, 1998) est essentiellement focalisée sur les jeunes (i.e., YASHOUV & BEN-SHACHAR, 1967; ALBERTINI-BERHAULT, 1973; 1974; 1979; ZISMANN *et al.*, 1975; FERRARI & CHEREGATO, 1981) ou traite de ce problème en référence à des populations contenues dans des bassins d'élevage (CARDONA & CASTELLO 1994; CARDONA 1996). L'objectif plus particulier de cette partie sera donc l'étude de l'écologie alimentaire des *Liza ramada* sub-adultes et adultes (> 100 mm) au cours d'une année.

L'alimentation des gobies du genre *Pomatoschistus* est étudiée dans une seconde partie. Ce sont les poissons les plus abondants des eaux côtières, des estuaires et des baies de l'ouest européen (des Iles Britanniques au Portugal). Ils sont considérés comme des espèces fourrage de première importance tant pour les prédateurs ichtyologiques, que les oiseaux et les mammifères côtiers (HAMERLYNCK *et al.*, 1993A; HAMERLYNCK & CATTRIJSSE, 1994). De nombreux travaux récents ont ignoré l'existence de *Pomatoschistus lozanoi* (de Buen, 1923) (HAMERLYNCK, 1990). En effet, la plupart de ces études ne prennent en compte que son espèce sympatrique, *P. minutus* (Pallas, 1770), du fait de la distinction difficile entre ces deux espèces (HAMERLYNCK, 1990; HAMERLYNCK & CATTRIJSSE, 1994). Or, il semble qu'elles aient une écologie distincte (FONDS, 1973; WEBB, 1980; HAMERLYNCK *et al.*, 1986; 1990). Toutefois, bien qu'il existe de nombreux travaux concernant le régime alimentaire de *P. minutus* (HAMERLYNCK, 1990), peu ont porté sur l'estimation d'une compétition trophique entre ces deux espèces sympatriques (CLARIDGE *et al.*, 1985; HAMERLYNCK *et al.*, 1986; HAMERLYNCK & CATTRIJSSE, 1994) et aucun dans les marais salés. L'objectif de cette partie est double. Le premier est de décrire le régime alimentaire de *P. minutus* et *P. lozanoi* dans les marais salés macrotidaux. Le second est d'estimer les possibilités de compétition trophique entre ces deux espèces sympatriques. Pour cela, nous avons analysé quantitativement et qualitativement leur alimentation, ainsi que le chevauchement des niches trophiques et géographiques, mensuellement, au cours d'une année.

La troisième espèce étudiée est le bar, *Dicentrarchus labrax* L. qui est l'une des espèces de poissons les plus abondantes et les plus exploitées de la façade Atlantique européenne (E.G., PICKETT & PAWSON, 1994; PAWSON & PICKETT, 1996). Comme pour de nombreuses espèces

exploitées par les pêcheries commerciales, on conçoit dès lors que de nombreuses recherches lui sont consacrées depuis une période récente et qu'il y ait eu des avancées techniques rapides concernant la production et l'élevage en captivité (BARNABE, 1980). Comparativement, les travaux portant sur la biologie et l'écologie des jeunes stades en milieu naturel sont peu nombreux. Bien que les estuaires, les lagunes et les zones tidales sont connus pour jouer d'importantes fonctions de nourricerie pour cette espèce d'intérêt halieutique (E.G., COSTA, 1988 ; KELLEY, 1988 ; ELIE *et al.*, 1990 ; cf., CHAPITRE I), cette affirmation repose essentiellement sur la présence d'abondants jeunes stades de cette espèce dans ces milieux et rarement sur leur écologie alimentaire. Or la connaissance de l'écologie alimentaire des jeunes poissons est indispensable pour comprendre les variations des classes d'âge (ARRHENIUS, 1996) et les facteurs influençant les stocks de poissons (E.G., POXTON *et al.*, 1983 ; SMITH, 1985). Les connaissances quantitatives sur l'alimentation des jeunes poissons sont par ailleurs essentielles pour attribuer un réel rôle de nourricerie aux zones étudiées. L'objectif plus particulier de cette partie est donc de décrire et quantifier l'écologie alimentaire des jeunes bars du groupe 0 dans les marais salés macrotidaux de la baie du Mont Saint-Michel afin de donner un premier élément d'estimation du rôle de nourricerie de cette zone humide. L'étude de l'écologie alimentaire de cette espèce a été effectuée au cours de différentes échelles temporaires, de l'année à la marée afin d'évaluer la validité de nos conclusions à différentes échelles.

Tous ces résultats sur l'écologie alimentaire des principales espèces colonisant les marais salés serviront de base à un essai de quantification du rôle trophique et plus particulièrement de nourricerie de ces zones humides dans un chapitre ultérieur.

## 2. Matériels et méthodes

### 2.1. Capture des poissons

Les gobies et les mulets ont été capturés dans le chenal du site B (**Figure II.1**, cf., CHAPITRE II) entre janvier 1997 et décembre 1997. Les jeunes bars ont été capturés entre janvier 1997 et décembre 1998. Les échantillonnages ont été effectués tous les mois durant les flots et les jusants du soir afin de pouvoir comparer les contenus stomacaux avant et après résidence dans les marais salés (cf., CHAPITRE II). Les poissons ont été échantillonnés par un filet verveux (4 mm de maille, 5 m de profondeur, 1,80 m de hauteur et 20 m de long) et des filets maillant (30 et 70 mm de mailles, 2 m de hauteur et 30 m de long) placé au travers du chenal selon la méthode développée dans le chapitre 1. Lors de chaque marée, nous avons capturé les poissons à l'aide du verveux pendant trois périodes de 10 minutes lors du flot et trois lors du jusant. Tous les individus ainsi capturés ont été congelés (- 18°C) avant les analyses au laboratoire. Les individus ont été mesurés au millimètre près (taille totale, TL pour les gobies et taille à la fourche, FL pour les autres espèces) et pesés à 0,01 g près pour les petits individus et à 1 g près pour les mulets de plus de 100 mm (poids frais individuel, BW).

### 2.2. Régime alimentaire

#### 2.2.1. Analyses quantitatives

Le contenu entier du tube digestif a été retiré pour tous les poissons d'une taille minimale de 20 mm. Le nombre d'estomacs vides a ainsi été compté (indice de vacuité, %V). Puis, chaque contenu digestif a été pesé à 0,01 g près pour les petits individus et à 1 g près pour les mulets de grandes tailles (poids frais du contenu digestif, FW), ainsi que les gonades (comprenant les ovaires et les testicules) pour les poissons non immatures (poids frais des organes génitaux, GW). La ration instantanée (%Ir) a été calculée par la formule suivante (LE CREN, 1951 ; PAWSON & PICKETT, 1996) :

$$\%Ir = [FW / (BW - GW)] * 100,$$

Les différences mensuelles des rations alimentaires instantanées entre le jusant et le flot permettent d'estimer la quantité minimale de nutriments ingérés dans les marais salés lors de chaque marée (=  $\Delta\%Ir$ ).

Pour les mulets, les différentes rations ont été comparées par les tests non paramétriques de Kruskal-Wallis (test KW) et de Mann-Whitney (test U). Pour les gobies et les bars, afin de normaliser les distributions, nous avons transformé les valeurs de %Ir en arcsinus du carré. Les rations alimentaires ont alors été analysées par trois tests paramétriques, deux analyses de variance : le test d'Anova (Anova) et test de Student (test T), et le test de comparaisons multiple de Tukey (Tukey). Toutes ces analyses ont été effectuées selon les procédures standardisées décrites par SOKAL & ROHLF (1981).

## 2.2.2. Analyses qualitatives

### 2.2.2.1. Pour les limnivores

#### 2.2.2.1.1. Régime alimentaire

200 mg d'échantillon ont été prélevés dans 3 contenus stomacaux par mois pour les mulets capturés en 1997 durant le jusant. Ces échantillons ont été mélangés avec 5 ml d'eau distillée. Une même quantité a été pipetée dans chaque échantillon avant d'être déposée sur une lame. Une surface constante a été examinée pour chaque échantillon où les items alimentaires ont été identifiés et comptés.

Les diatomées ont été identifiées d'après les travaux de PERAGALLO & PERAGALLO (1897), HUSTEDT (1927-1933 ; 1937 & 1959), HENDEY (1964), PATRICK & RELMER (1966), GERMAIN (1981), RCARD (1987), ROUND *et al.* (1990) et TOMAS (1997).

En accord avec HUREAU (1970), la fréquence d'occurrence (%FO) et la structure numérique (%N) ont été estimées et les diatomées ont été classées en trois catégories (ALBERTINI-BERHAULT, 1973) :

- %FO > 50 : proie préférentielle,
- 10 < %FO ≤ 50 : proie secondaire,
- %FO ≤ 10 : proie accidentelle.

#### 2.2.2.1.2. Pourcentage de matière organique

Le pourcentage de matière organique particulaire (%POM) a été estimé sur 5 échantillons prélevés dans une mixture de 3 contenus stomacaux de mullet par mois. %POM a été déterminé selon la formule (ALMEIDA *et al.*, 1993) :

$$\%POM = [1 - (SWC / SWD)] * 100,$$

où SWC est le poids de l'échantillon après brûlage à 550°C,  
SWD est le poids de l'échantillon après dessiccation à 50°C.

### 2.2.2.2. Pour les prédateurs

Les items alimentaires appartenant au groupe des crustacés ont été identifiés à l'aide de deux guides (LINCOLN, 1979 ; HAYWARD & RYLAND, 1998) et pesés à 0,001 g près (poids frais des items, IW). Pour chaque mois, nous avons calculé la fréquence d'occurrence des proies (%FO), la structure numérique (%N) et la structure pondérale (%B) du régime alimentaire de chaque prédateur. Chacun de ces indices a une limite d'utilisation (HYNES, 1950 ; PILLAY, 1952 ; BERG, 1979 ; HUREAU, 1980 ; HYSLOP, 1980 ; ARMSTRONG, 1982). %FO indique combien il y a de catégories de proies communes parmi tous les items ; mais cet indice ne permet pas d'estimer la quantité de proies prélevées et surestime l'importance des items communs. %N surestime les petites proies qui sont communément consommées par les poissons en plus grandes quantités que les grosses. %B surestime les grosses proies qui sont plus longues à digérer et sous-estiment celles qui sont très vite digérées. De plus de mauvaises estimations peuvent être faites par ces indices à cause (i) des différents taux de digestion des différents items alimentaires, (ii) de l'existence de particules faiblement digérables ou indigestes comme les coquilles et les carapaces et (iii) des différences de temps de passage dans les tubes digestifs (PILLAY, 1952 ; BERG, 1979 ; HYSLOP, 1980 ; MATTSON, 1981 ; ARMSTRONG, 1982 ; MATTSON, 1990). Pour limiter tous

ces biais, de nombreux indices permettant d'estimer la part réelle de chaque item dans l'alimentation ont été créés. La méthode numérique des points (SWYNNERTON & WORTHINGTON, 1940 ; HYNES, 1950 ; PILLAY, 1952 ; JOYEUX *et al.*, 1991) attribue à chaque proie un certain nombre de points en fonction de l'état de réplétion de l'estomac et de la masse observée de l'item. Ces méthodes ne présentent que peu d'intérêt en raison de leur trop grande subjectivité. D'autres méthodes combinent %N, %B et %FO. C'est le cas, par exemple, de l'indice de signifiante alimentaire de WINDELL (1968), de l'indice alimentaire de LAUZANNE (1977) ou de l'indice d'importance relative de PINKAS *et al.* (1971). Mais ces méthodes ne donnent pas assez de poids à %B, alors que lors de la caractérisation d'un régime alimentaire il est préférable de tenir compte des préférences alimentaires du prédateur, mais également, de l'importance pondérale ou volumétrique des proies présentes, qui est le facteur principal (WINDELL, 1968 ; PONTON & STROFFEK, 1987). En fonction des critiques formulées et de nos objectifs (synthétiser le régime alimentaire des gobies et des jeunes bars), nous avons utilisé l'indice d'aliment principal (the Main Food Index, MFI) proposé par ZANDER (1982) et rapporté à 100, pour chaque item alimentaire et pour chaque espèce prédatrice :

$$MFI_i = [(\%B_i * (\%N_i + \%FO_i) / 2)^{1/2}] / (\sum_i MFI_i) * 100,$$

Avec i = item alimentaire i.

Les proies sont classées selon les valeurs de cet indice comme suit (ZANDER, 1982) :

- MFI > 75 : proie préférentielle,
- 50 < MFI ≤ 75 : proie principale,
- 25 < MFI ≤ 50 : proie secondaire,
- MFI ≤ 25 : proie accessoire.

Pour le MFI, %B est donc le facteur le plus significatif. Cet indice permet aux fortes valeurs de %B d'exclure les fortes valeurs de %N. Mais une forte valeur de %FO est une condition nécessaire pour obtenir une forte valeur de MFI bien que ce soit une mesure indépendante pour chaque item (ZANDER, 1982).

Selon ce même auteur, les proies préférentielles et principales peuvent à elles seules satisfaire les besoins énergétiques de leur prédateur ; leur nombre et leur nature définissent son type de régime alimentaire. Les proies secondaires représentent une nourriture d'appoint ou de remplacement quand la nourriture principale fait défaut. Les proies accessoires n'ont que très peu de signification particulière dans le régime alimentaire.

Les variations temporelles de l'alimentation ont été analysées par le test G ou test de vraisemblance modifié par WILLIAMS (1976) selon la procédure de SOKAL & ROHLF (1981).

### 2.3. Le chevauchement des niches

Afin d'estimer les possibilités de compétition trophique entre les deux espèces de gobies, nous avons calculé mensuellement le chevauchement des niches écologiques bidimensionnelles en utilisant le principe de HANSSON (1984). Le chevauchement de niche (NO) entre deux espèces correspond au produit du chevauchement alimentaire (d) et du chevauchement géographique (g) pour chaque mois (m) :

$$NO_m = (dm * gm).$$

Cet indice varie entre 0 (lorsque les deux espèces n'ont pas d'item alimentaire commun ou qu'elles ne sont pas ensemble dans le même milieu) et 1 (lorsque l'alimentation et la distribution sont identiques pour les deux espèces étudiées).

L'indice de chevauchement alimentaire de SCHOENER (1970) entre les espèces a été calculé pour chaque mois :

$$dm = 1 - 0,5 * (\sum_i |P_{xi} - P_{yi}|),$$

où  $P_{xi}$  et  $P_{yi}$  sont les proportions de la proie  $i$  (basée sur  $MFI_i / 100$ ) dans le régime alimentaire respectivement des espèces  $x$  et  $y$ .

Notre site de capture étant fixe dans l'espace, tous les poissons ont été capturés au même endroit du chenal et du marais. Dans notre système, nous avons vu que les poissons colonisent et quittent les chenaux des marais salés à des moments différents du flot ou du jusant (cf., CHAPITRE I). Ainsi, nous nous sommes plus intéressés à l'échelle temporelle que spatiale. Pour le calcul du chevauchement géographique nous avons modifié l'indice de chevauchement alimentaire de SCHOENER (1970) pour en faire un indice de chevauchement au cours d'une marée en prenant en compte trois moment, le début, le milieu et la fin de la marée :

$$gm = 1 - 0,5 * (\sum_k | \%CPUE_{xk} - \%CPUE_{yk} | ),$$

où  $\%CPUE_{xk}$  et  $\%CPUE_{yk}$  sont les proportions des CPUE en effectif (nombre d'individus par minute) lors des échantillons  $k$  (trois échantillons pendant le jusant, le début, le milieu et la fin) respectivement pour les espèces  $x$  et  $y$ .

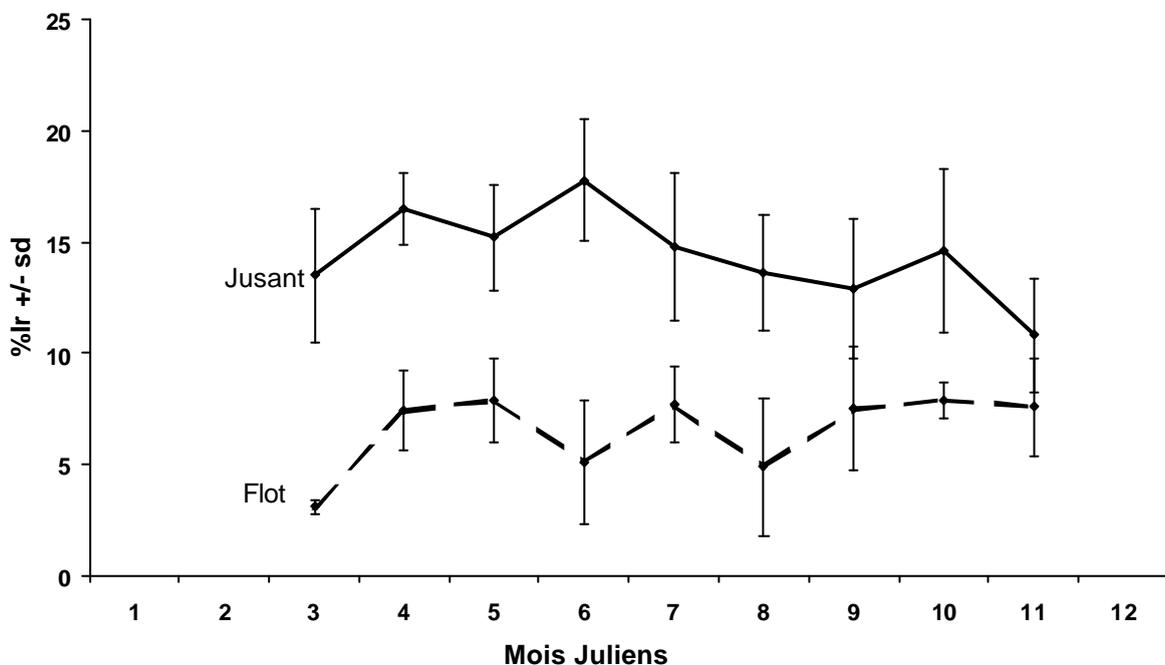
## 3. Résultats

### 3.1. Ecologie alimentaire de *Liza ramada*

Parmi les 416 contenus stomacaux analysés des mulets > 100 mm, 85 concernent les poissons capturés lors du flot à l'entrée dans le chenal et 331 lors du jusant à la sortie du chenal.

#### 3.1.1. Ration alimentaire et indice de vacuité

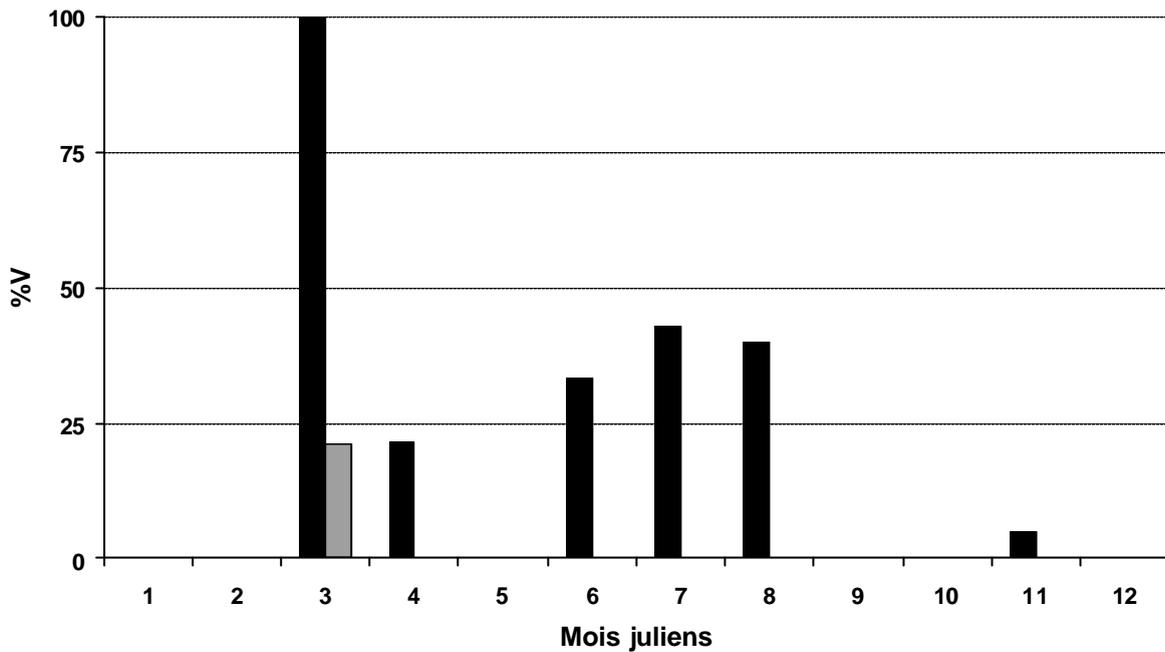
La ration instantanée (%Ir) augmente considérablement (Test U,  $U = 26946,0$ ,  $p < 0,001$ ) entre le flot et le jusant, passant de 7,0% +/- 2,4 à 14,8% +/- 3,8 (Figure III.1). A chaque marée, les mulets ingèrent donc en moyenne et au minimum 7,8% de leur poids frais en aliments prélevé dans les chenaux des marais salés macrotidaux de la baie du Mont Saint-Michel. L'indice de vacuité (%V) suit cette même évolution. En effet, durant le flot, 27% des poissons ont l'estomac vide alors qu'ils ne sont plus que 2% durant le jusant (Figure III.2).



**Figure III.1.** Comparaison, entre le jusant et le flot des fluctuations mensuelles de la ration instantanée (%Ir +/- écart type) chez *Liza ramada*. En trait plein : le jusant, en trait discontinu : le flot.

Durant tous les mois d'échantillonnages, %Ir est significativement plus faible (Test U, tous les  $p < 0,05$ ) pendant le flot que pendant le jusant. Cette observation suggère que les mulets s'alimentent activement chaque fois qu'ils colonisent les marais salés. Toutefois, la quantité minimale prélevée dans les marais salés fluctue selon les mois:  $\Delta\%Ir$  augmente légèrement de mars à juin où elle est maximale ( $\Delta\%Ir = 12,7\%$ ) puis diminue progressivement pour être minimum en novembre ( $\Delta\%Ir = 3,2\%$ ).

Durant le flot, nous pouvons aussi observer une hétérogénéité mensuelle (Test KW,  $KW = 27,01$ ,  $p = 0,002$ ). En mars, juin et août, %Ir (entre 3,1% et 5,1%) est significativement plus faible (Test U, tous les  $p < 0,05$ ) que lors des autres mois (entre 7,4% et 7,9%).



**Figure III.2.** Fluctuation mensuelle de l'indice de vacuité (%V) chez *Liza ramada* lors du flot (en noir) et du jusant (en blanc et noir).

Durant le jusant, il existe aussi une hétérogénéité mensuelle (Test KW, KW = 79,63,  $p < 0,001$ ): %Ir est significativement minimale (Test U, tous les  $p < 0,05$ ) en novembre (%Ir = 10,8%) et maximale en juin (%Ir = 17,8%).

### 3.1.2. Régime alimentaire

L'alimentation des mulets porcs adultes est essentiellement composée de sédiment, de phytobenthos, de microzoobenthos et de détritus variés des macrophytes des marais salés.

En effet, les diatomées, copépodes, les nématodes et détritus sont présents dans tous les estomacs (Tableau III.1).

Nous n'avons pas pu quantifier les détritus pourtant très nombreux. Parmi les proies dénombrées, les plus abondants numériquement sont de loin les diatomées ( $N > 90\%$ ) et particulièrement *Gyrosigma accuminatum* et *Paralia sulcata* (%N = 57%). Les espèces dominantes de diatomées identifiées, sont en très grande majorité des formes benthiques (PERAGALLO & PERAGALLO, 1887; HUSTDET, 1927-1933; 1937; 1959; HENDEY, 1964; GERMAIN, 1981; ROUND *et al.*, 1990; TOMAS, 1997) comme les autres items (zooplancton et détritus organiques). Les diatomées dominantes ont toutes des tailles  $< 100 \mu\text{m}$ .

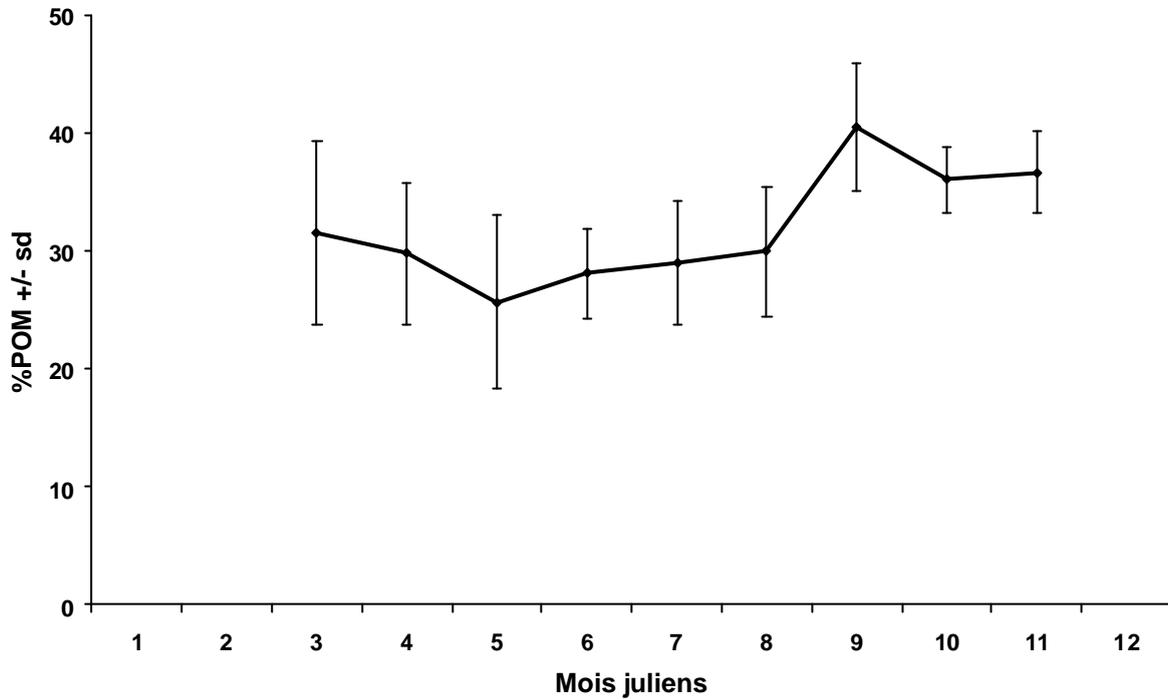
### Chapitre III : Fonctions trophiques des marais salés macrotidaux vis à vis de l'ichtyofaune

Espèces	%FO	%N	Benthique	Planctonique	Taille (µm)
<b>Nématodes</b>	76,5	6,3	*		
<b>Copépodes</b>	76,5	1,0	*		
<b>Diatomées</b>					
<i>Paralia sulcata</i> Ehrenberg	100,0	19,8	*		10 - 30
<i>Coscinodiscus eccentricus</i> Ehrenberg	100,0	0,8	*		40 - 140
<i>Actinopterychus senarius</i> Ehrenberg	94,1	2,2	*		20 - 120
<i>Melosira westii</i> Wm. Smith	94,1	1,8	*	*	15 - 25
<i>Gyrosigma accuminatum</i> (Kutzing) Rabenhorst	82,4	37,1	*		60 - 100
<i>Navicula</i> sp. (Bory)	82,4	6,2			20 - 50
<i>Petrodictyon gemma</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	82,4	0,4	*	*	80 - 150
<i>Navicula phyllepta</i> Kutzing	76,5	9,8	*	*	12 - 40
<i>Pleurosigma angulatum</i> (Quekett) Wm. Smith	76,5	0,7	*		120 - 220
<i>Raphoneis amphiceros</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	76,5	0,3	*		35 - 90
<i>Dimeregramma minor</i> (Gregory) Ralphs	58,8	1,4	*		12 - 34
<i>Brockmanniella brockmannii</i> (Hustedt) Hasle & al.	52,9	4,3	*	*	10 - 20
<i>Odontella aurita</i> (Lyngbye) Agardh	52,9	0,6	*	*	20 - 40
<i>Psammodictyon panduriforme</i> (Gregory) D.G. Mann	52,9	0,3	*	*	20 - 60
<i>Pleurosigma aestuarii</i> (de Brébisson ex Kutzing) Wm. Smith	52,9	0,2	*	*	70 - 150
<i>Surirella robusta</i> var. <i>splendida</i> (Ehrenberg) Van Heurck	41,2	0,1	*		150 - 400
<i>Odontella mobiliensis</i> (Bailey) Grunow	29,4	0,2	*	*	40 - 200
<i>Surirella ovata</i> Kutzing	29,4	0,2	*		25 - 50
<i>Lyrella clavata</i> (Gregory) D.G. Mann	29,4	0,2	*		40 - 90
<i>Podosira stelliger</i> (Bailey) Mann	23,5	0,1	*	*	30 - 70
<i>Petronis humerosa</i> (de Brébisson) A.J. Stickle & D.G. Mann	23,5	0,1	*		50 - 100
<i>Lyrella hennedyi</i> (Wm. Smith) A.J. Stickle & D.G. Mann	23,5	0,1	*		45 - 120
<i>Scolioneis tumida</i> (de Brébisson ex Kutzing) D.G. Mann	17,6	0,1	*		80 - 160
<i>Diploneis crabo</i> Ehrenberg	17,6	0,1	*		35 - 150
<i>Surirella elegans</i> Ehrenberg	11,8	0,1	*		130 - 400
<i>Nitzschia lanceolata</i> Wm. Smith	11,8	0,1	*		120 - 200
<i>Triceratiur alternans</i> Bailey	11,8	0,0	*		36 - 45
<i>Campylosira grevillei</i> (Wm. Schmidt) Grunow ex Van Heurck	11,8	0,0	*		30 - 60
<i>Grammatophora serpentina</i> Ehrenberg	11,8	0,0	*	*	25 - 80
<i>Melosira juergensii</i> Agardh	11,8	0,0	*	*	12 - 20
<i>Auliscus sculptus</i> (Wm. Smith) Ralphs	11,8	0,0	*		55 - 80
<i>Diploneis smithii</i> (de Brébisson) Cleve	11,8	0,0	*		30 - 80
<i>Grammatophora marina</i> (Lyngbye) Kutzing	11,8	0,0	*	*	30 - 75
<i>Odontella rhombus</i> (Ehrenberg) Kutzing	11,8	0,0	*	*	80 - 200
<i>Triceratiur favus</i> Ehrenberg	11,8	0,0	*	*	86 - 100
<i>Amphora</i> sp. (Ehrenberg ex Kutzing)	11,8	0,0	*		40 - 80
<i>Cyclotella meneghiana</i> Kutzing	5,9	0,3		*	10 - 30
<i>Diploneis didyma</i> (Ehrenbreg) Cleve	5,9	0,0	*		30 - 90
<i>Leptocylindrus minimus</i> Gran	5,9	0,0		*	2 - 5
<i>Amphora coffeaeformis</i> Agardh	5,9	0,0	*		25 - 50
<i>Entomoneis alata</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	5,9	0,0	*	*	70 - 130
<i>Melosira nummulooides</i> (Dillwyn) Agardh	5,9	0,0	*	*	10 - 30
<i>Amphora costata</i> Wm. Smith	5,9	0,0	*		50 - 80
<i>Diploneis littoralis</i> (Donkin) Cleve	5,9	0,0	*		30 - 70
<i>Donkenia recta</i> (Donkin) Grunow ex Van Heurck	5,9	0,0	*		100 - 250
<i>Hantzschia virgata</i> (Roper) Grunow	5,9	0,0	*		50 - 150
<i>Licmophora paradoxa</i> (Lyngbye) Ehrenberg	5,9	0,0	*		60 - 90
<i>Navicula palpebralis</i> de Brébisson	5,9	0,0	*		25 - 60
<i>Trachyneis aspera</i> (Ehrenberg) Cleve	5,9	0,0	*		80 - 200
Indéterminées	100,0	4,4			
<b>Détritus</b>	100,0	?	*		

**Table III.1.** Items alimentaire identifiés dans les contenus stomacaux de *Liza ramada* capturés durant le jusant.  
 %FO : fréquence d'occurrence, %N : structure numérique, ? : aucune donnée.  
 Classification des diatomées selon ROUND *et al.*, 1990.

### 3.1.3. Pourcentage de matière organique

En moyenne, les contenus stomacaux de *Liza ramada* contiennent 31,3% +/- 7,6 de matière organique (Figure III.3).



**Figure III.3.** Fluctuation mensuelle du pourcentage de matière organique particulaire (%POM +/- écart type) dans les contenus stomacaux de *Liza ramada*.

Comme pour la ration alimentaire, %POM est mensuellement hétérogène (Test KW, KW = 41,31,  $p < 0,001$ ). Deux groupes de %POM peuvent être formés (Test U), le premier concerne les mois de mars à août où les valeurs de %POM sont significativement les plus faibles (%POM compris entre 25,7% et 31,6%), le second concerne les mois de septembre à novembre où les valeurs de %POM sont significativement les plus fortes (entre 36,1% et 40,5%).

## 3.2. Ecologie alimentaire des gobies

En 1997, près de 14 000 gobies du genre *Pomatoschistus* ont été capturés dans le chenal des marais salés de la baie du Mont Saint-Michel. Trois espèces peuvent être identifiées : le gobie commun (*P. microps*), le gobie de Lozanoi (*P. lozanoi*) et le gobie buhotte (*P. minutus*). Toutefois, *P. microps* représentant moins de 1% des gobies capturés, il est trop peu abondant pour être pris en compte (cf., CHAPITRE II).

### 3.2.1. Alimentation générale

#### 3.2.1.1. *Pomatoschistus minutus*

Sur les 1482 contenus digestifs examinés de *Pomatoschistus minutus* en 1997, 596 appartiennent à des poissons capturés pendant le flot et 886 pendant le jusant des marées du soir.

##### 3.2.1.1.1. Ration alimentaire et indice de vacuité

L'indice de ration instantané (%Ir) augmente significativement (T-test,  $T = -15,662$ ,  $p < 0,001$ ) entre le flot et le jusant, passant de 6,9% à 10,9%. Ainsi, les *Pomatoschistus minutus* ont ingéré, au minimum, en moyenne 4,0% de leur poids frais en aliments dans les chenaux des marais salés de la baie du Mont Saint-Michel lors de chaque marée (Tableau III.2).

	%Ir		%V	n
	moyenne	écart type		
<b>Flot</b>	6,9	5,3	63,1	596
<b>Jusant</b>	10,9	4,2	13,2	886
<b>Différence test T</b>	4,0	$p < 0,001$		

**Tableau III.2.** Comparaison de la ration instantanée moyenne (%Ir) et de l'indice de vacuité moyen (%V) observés lors du flot et du jusant chez *Pomatoschistus minutus* capturés dans les marais salés en 1997. n : nombre d'individus analysés.

L'indice de vacuité (%V) suit la même évolution. En effet, en moyenne pendant le flot, 63,1% des individus avaient l'estomac vide alors qu'ils ne sont plus que 13,2% pendant le jusant.

#### 3.2.1.1.2. Régime alimentaire

##### 3.2.1.1.2.1. Durant le flot

Durant le flot, le régime alimentaire des *Pomatoschistus minutus* capturés est composé de 12 taxons (Tableau III.3). Aucune proie ne peut être considérée comme préférentielle ou principale. Seules les amphipodes *Orchestia gammarellus* (MFI = 26,4%) et les mysidacés *Neomysis integer* (MFI = 25,3%) sont des proies secondaires. Toutes les autres proies ne sont qu'accessoires (MFI individuel < 17%).

Taxon	Flot (n=217)				Jusant (n=769)			
	%N	%B	%FO	MFI	%N	%B	%FO	MFI
<b>Poissons</b>								
<i>Liza</i> sp.	0,2	0,7	0,5	0,5	-	-	-	-
<i>Pleuronectes platessa</i>	0,3	0,8	0,5	0,6	0,0	0,1	0,1	0,1
<i>Pomatoschistus</i> sp.	4,4	18,3	13,4	13,4	0,4	1,3	1,6	1,0
<b>Arachnides</b>	-	-	-	-	0,1	0,1	0,3	0,1
<b>Crustacés</b>								
Décapodes								
<i>Palaemonetes varians</i>	0,6	5,2	1,8	2,7	0,1	0,6	0,4	0,4
Amphipodes								
<i>Orchestia gammarellus</i>	16,2	30,4	25,4	26,4	71,9	75,7	71,8	72,9
<i>Corophium volutator</i>	3,0	1,1	4,2	2,1	0,8	0,2	2,1	0,6
Isopodes								
<i>Sphaeroma rugicauda</i>	-	-	-	-	0,1	0,4	0,4	0,3
<i>Eurydice pulchra</i>	4,2	2,2	8,3	3,9	2,8	1,1	7,2	2,3
Mysidacés								
<i>Neomysis integer</i>	25,9	17,5	40,1	25,3	11,4	5,9	20,9	9,7
Copépodes harpacticoides	42,4	7,7	12,4	15,3	9,3	1,3	3,6	2,9
Indéterminés	0,8	2,0	2,3	1,9	0,7	0,3	2,7	0,7
<b>Mollusques</b>								
<i>Cardium</i> sp.	0,2	1,2	0,5	0,7	-	-	-	-
<b>Annélides</b>								
<i>Hediste diversicolor</i>	1,9	12,8	5,5	7,2	2,5	13,1	10,7	9,2
<b>Débris Végétaux</b>	-	-	-	-	0,0	0,1	0,1	0,1

**Tableau III.3.** Items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux des *Pomatoschistus minutus* capturés pendant les flots et les jusants dans les marais salés en 1997. %N : structure numérique, %B : structure pondérale, %FO : fréquence d'occurrence, MFI : indice d'aliment principal, n : nombre de contenus stomacaux non vides analysés.

Numériquement, ce sont les copépodes harpacticoides qui dominent (%N = 42,4%) alors que pondéralement ce sont les *O. gammarellus* (%B = 30,4%). Les mysidacés ont la fréquence d'occurrence (%FO) la plus élevée car on les trouve dans plus de 40% des estomacs non vides.

### 3.2.1.1.2.2. Durant le jusant

Durant le jusant, 13 taxons ont été trouvés dans les estomacs des gobies buhottes (Tableau III.3). Contrairement au flot, un seul taxon, l'amphipode *Orchestia gammarellus*, domine le peuplement des proies alimentaires. Il domine alors aussi bien numériquement (%N = 71,9%) que pondéralement (%B = 75,7%) et présente la plus grande fréquence d'occurrence (%FO = 71,8%). Selon l'indice d'aliment principal, les *O. gammarellus* représentent les proies principales (MFI = 72,9%). Toutes les autres proies ne sont qu'accessoire (MFI individuel < 25%).

### 3.2.1.2. *Pomatoschistus lozanoi*

Sur les 1140 contenus digestifs de *Pomatoschistus lozanoi* examinés en 1997, 329 appartiennent à des poissons capturés pendant le flot et 811 pendant le jusant des marées du soir.

#### 3.2.1.2.1. Ration alimentaire et indice de vacuité

Comme pour *Pomatoschistus minutus*, %Ir augmente significativement (T-test,  $T = -9,761$ ,  $p < 0,001$ ) entre le flot (%Ir = 5,6%) et le jusant (%Ir = 8,0%) montrant que les *P. lozanoi* se sont alimentés dans le chenal des marais salés (Tableau III.4). Toutefois, la quantité d'aliment ingéré est près de deux fois plus faible, en moyenne 2,4% du poids frais par marée et par poisson. L'indice de vacuité des *P. lozanoi* confirme cette observation : il diminue bien entre le flot (%V = 57,44%) et le jusant (%V = 27,62%) mais, la proportion d'individus ayant un estomac vide à la sortie du chenal est pratiquement le double de celle des gobies buhottes.

	%Ir		%V	n
	moyenne	écart type		
<b>Flot</b>	5,6	3,1	57,4	329
<b>Jusant</b>	8,0	5,2	27,6	811
<b>Différence test T</b>	2,4	$p < 0,001$		

**Tableau III.4.** Comparaison de la ration instantanée moyenne (%Ir) et de l'indice de vacuité moyen (%V) observés lors du flot et du jusant chez *Pomatoschistus lozanoi* capturés dans les marais salés en 1997.  
n : nombre d'individus analysés.

#### 3.2.1.2.2. Régime alimentaire

##### 3.2.1.2.2.1. Durant le flot

Au niveau qualitatif, pendant le flot, le régime alimentaire des *Pomatoschistus lozanoi* est composé de 14 taxons (Tableau III.5).

Toutefois, bien que pratiquement identique (seul trois taxons diffèrent: les larves de lançons (*Ammodytes tobianus*), les insectes et les araignées), tous les items alimentaires n'ont pas la même importance dans le régime alimentaire de *P. lozanoi* et de *P. minutus*. En effet, pour la première espèce, et d'après le MFI, ce sont les mysidacés *Neomysis integer* qui dominent le peuplement des proies (MFI = 47,2%), aussi bien numériquement (%N = 53,3%) que pondéralement (%B = 38,4%) et qu'en fréquence d'occurrence (%FO = 61,4%). Ce taxon est le seul qui peut être considéré comme secondaire. Toutes les autres proies ne sont qu'accessoires (MFI individuel < 25%).

##### 3.2.1.2.2.2. Durant le jusant

Pendant le jusant, quinze taxons ont été trouvés dans les estomacs des gobies de Lozanoi (Tableau III.5). Mais, comme pour le flot, ce sont les mysidacés *Neomysis integer* qui sont les proies les plus importantes (%N = 52,2%, %B = 35,7%, %FO = 57,6% et MFI = 43,5%).

**Chapitre III : Fonctions trophiques des marais salés macrotidaux vis à vis de l'ichtyofaune**

Taxon	Flot (n=140)				Jusant (n=592)			
	%N	%B	%FO	MFI	%N	%B	%FO	MFI
<b>Poissons</b>								
<i>Ammodytes tobianus</i>	0,2	0,5	0,7	0,5	0,0	0,1	0,2	0,1
<i>Liza</i> sp.	0,2	0,6	0,7	0,5	-	-	-	-
<i>Pleuronectes platessa</i>	1,3	3,7	1,4	2,3	0,2	0,5	0,7	0,4
<i>Pomatoschistus</i> sp.	2,6	11,7	8,6	8,1	3,2	13,6	7,9	8,6
<b>Insectes</b>	0,4	0,2	0,7	0,4	0,0	0,0	0,2	0,1
<b>Arachnides</b>	0,2	0,6	0,7	0,5	-	-	-	-
<b>Crustacés</b>								
Décapodes								
<i>Palaemonetes varians</i>	2,0	17,5	6,4	8,6	0,8	6,4	2,7	3,3
<i>Carcinus maenas</i>	-	-	-	-	0,0	0,2	0,2	0,2
Amphipodes								
<i>Orchestia gammarella</i>	1,3	2,0	2,9	2,1	13,8	20,8	23,5	19,3
<i>Corophium volutator</i>	15,1	6,1	7,1	8,3	2,0	0,8	2,7	1,3
Isopodes								
<i>Sphaeroma rugicauda</i>	-	-	-	-	0,2	1,0	0,5	0,6
<i>Eurydice pulchra</i>	17,3	9,6	30,7	15,3	13,6	7,1	21,3	11,0
Mysidacés								
<i>Neomysis integer</i>	53,3	38,4	61,4	47,2	52,2	35,7	57,6	43,5
Copépodes harpacticoides	4,8	0,9	2,1	1,8	11,3	2,1	4,4	4,0
Indéterminés	-	-	-	-	0,9	0,5	3,2	0,9
<b>Mollusques</b>								
<i>Cardium</i> sp.	0,4	3,4	1,4	1,8	0,0	0,4	0,2	0,2
<b>Annélides</b>								
<i>Hediste diversicolor</i>	0,7	4,7	2,1	2,6	1,5	10,5	5,8	6,1
<b>Débrits Végétaux</b>	-	-	-	-	0,2	0,5	0,8	0,5

**Tableau III.5.** Items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux des *Pomatoschistus lozanoi* capturés pendant les flots et les jusants dans les marais salés en 1997. %N : structure numérique, %B : structure pondérale, %FO : fréquence d'occurrence, MFI : indice d'aliment principal, n : nombre de contenus stomacaux non vides analysés.

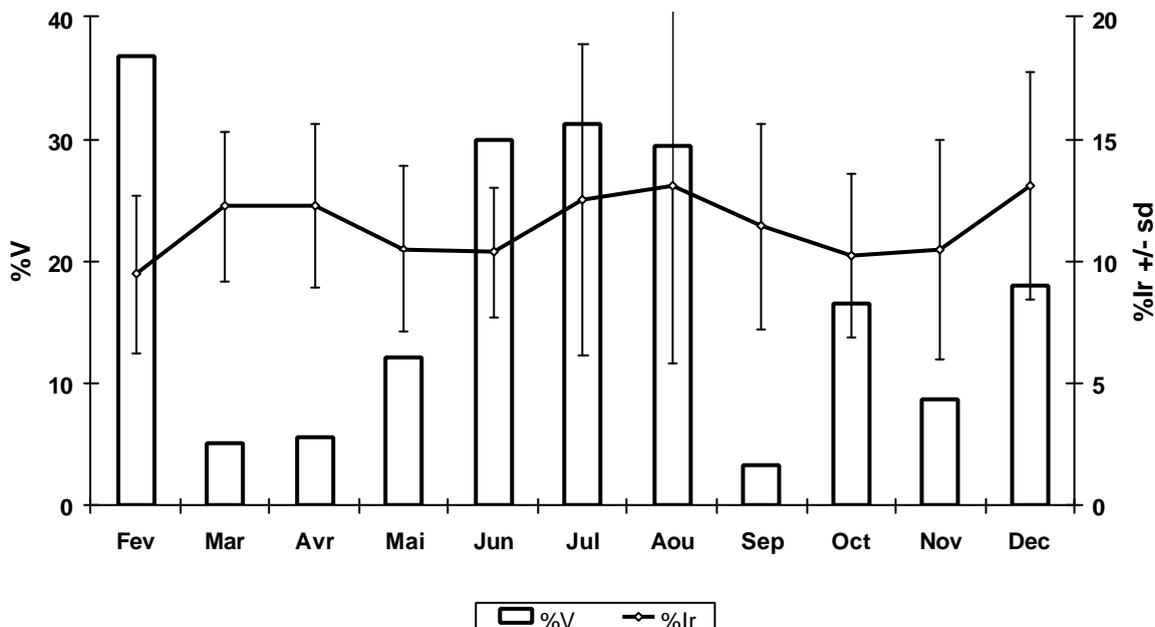
### 3.2.2. Variations mensuelles de l'alimentation

Le nombre d'individus des deux espèces de gobies, capturé pendant le flot et d'une taille minimale de 20 mm, a été trop faible en été car cette saison représente leur période de recrutement (cf., CHAPITRE II). Ainsi, les variations mensuelles de l'alimentation n'ont pu être observées que lors du jusant des différentes marées étudiées. De même, en janvier 1997, aucun indice ne peut être estimé car seulement 8 *Pomatoschistus minutus* et 1 *P. microps* ont été capturés.

#### 3.2.2.1. *Pomatoschistus minutus*

##### 3.2.2.1.1. Ration alimentaire et indice de vacuité

Les indices de ration instantanée (%Ir) calculés sur les gobies buhottes échantillonnés lors des jusants des 11 autres mois d'études varient entre 9,5% en février et 13,1% en décembre (Figure III.4).



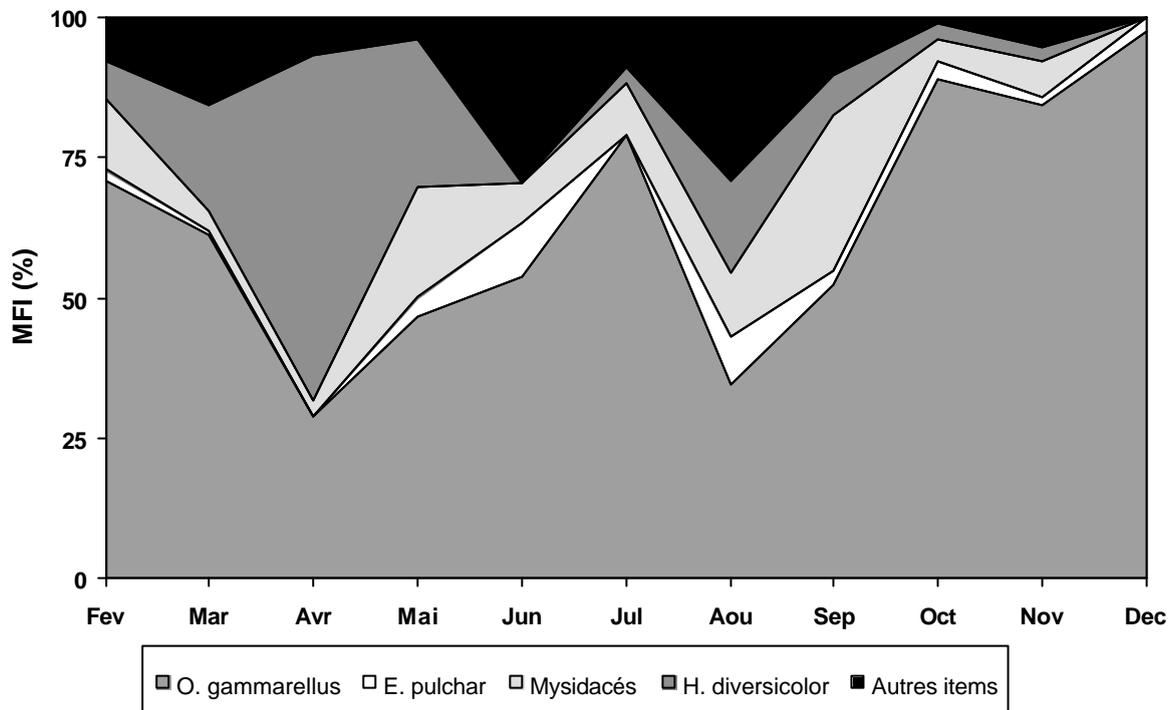
**Figure III.4.** Variations mensuelles des rations instantanées moyennes (%Ir +/- écart type) et des indices de vacuité (%V) lors du jusant pour *Pomatoschistus minutus* capturés dans les marais salés en 1997.

Toutefois, bien que les valeurs mensuelles de cet indice soient statistiquement hétérogènes (Anova,  $F = 4,957$ ,  $p < 0,001$ ), les variations restent faibles. En effet, les variations ne sont significatives (Tukey,  $p < 0,01$ ) qu'au printemps et en hiver, avec une augmentation entre février et mars puis entre novembre et décembre. Les écarts types montrent au contraire que la ration alimentaire varie fortement d'un individu à l'autre.

L'indice de vacuité est maximal en février (%V = 36,8) et en été (%V entre 29,4 et 31,3 en juin et août). Il est minimal en septembre (%V = 3,3%) et au printemps (%V entre 5,7 et 12,1 entre mars et mai).

### 3.2.2.1.2. Régime alimentaire

Entre février et décembre 1997, à l'exception du mois d'avril, l'amphipode *Orchestia gammarellus* est la proie la plus importante (MFI entre 34,5% en août et 97,4% en décembre) (Figure III.5).



**Figure III.5.** Variations mensuelles des MFI moyens (indice d'aliment principal) d'*Orchestia gammarellus*, d'*Hediste diversicolor*, d'*Eurydice pulchra*, de *Neomysis integer* et des autres items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux des *Pomatoschistus minutus* capturés lors du jusant dans les marais salés en 1997.

En avril, le polychète *Hediste diversicolor* est la proie principale (MFI = 61,5%). En mai, ce même polychète est un item alimentaire secondaire (MFI = 26,5%), alors qu'en septembre ce sont les mysidacés *Neomysis integer* (MFI = 27,4%). Tous les autres taxa sont des proies accessoires (MFI individuel < 25%), quel que soit le mois considéré. Ainsi, il semble qu'il y ait peu de variations saisonnières dans le régime alimentaire des gobies buhottes.

### 3.2.2.2. *Pomatoschistus lozanoi*

#### 3.2.2.2.1. Ration alimentaire et indice de vacuité

Comme pour *Pomatoschistus minutus*, les indices de réplétion calculés sur les gobies de Lozanoi capturés lors des jusants des 11 mois varient peu (Figure III.6). En effet, bien que les moyennes mensuelles soient hétérogènes (Anova,  $F = 14,178$ ,  $p < 0,001$ ), seul le %Ir des mois de novembre et de décembre diffèrent significativement de toutes les autres (Tukey,  $p < 0,05$ ). Nous pouvons donc observer un minimum hivernal (%Ir = 4,8 en décembre) et un maximum printanier (%Ir = 10,0 en juin). L'indice de vacuité suit très bien cette évolution : il est minimum au printemps et en été, sauf en août, (%V = 0 en avril et 5,9 en septembre), et est maximum en hiver (%V = 47,6 en décembre).

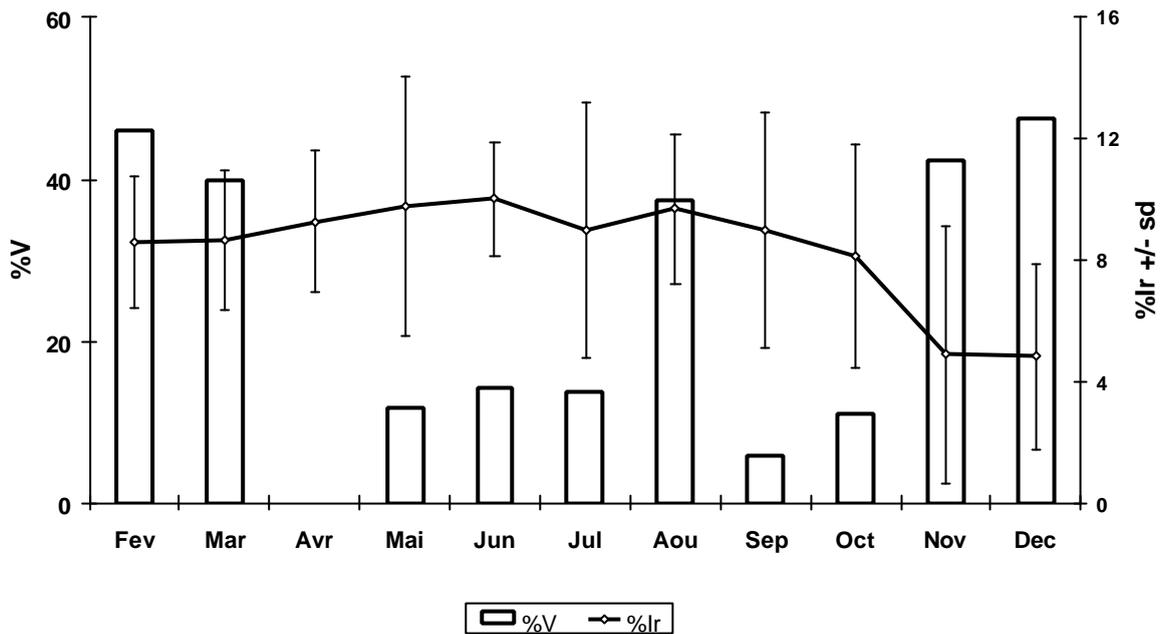
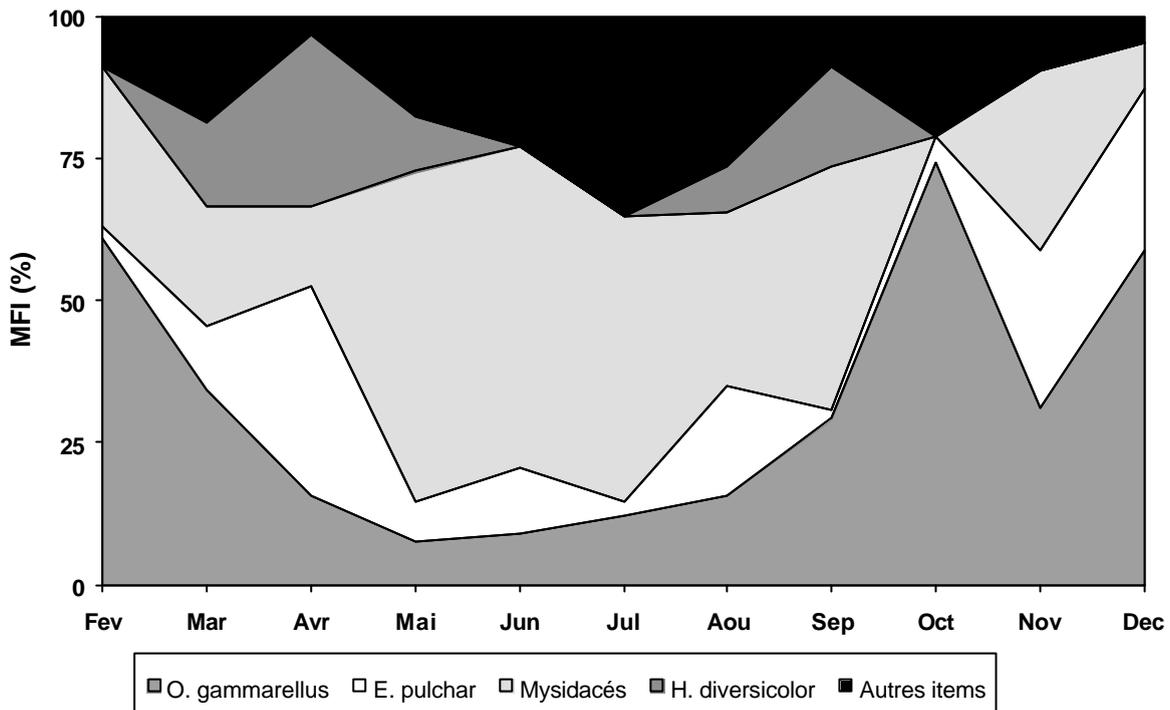


Figure II.6. Variations mensuelles des rations instantanées moyennes (%Ir) et des indices de vacuité (%V) lors du jusant pour *Pomatoschistus lozanoi* capturés dans les marais salés en 1997.

### 3.2.2.2. Régime alimentaire

Les variations mensuelles de l'importance des items alimentaires chez *Pomatoschistus lozanoi* sont plus marquées que chez les gobies buhottes (Figure III.7). En effet, les mysidacés *Neomysis integer* ne sont des proies principales qu'en mai et juin (MFI = respectivement 58,1% et 56,4%). Ce taxon domine aussi le peuplement des proies en été (juillet, août, septembre) et en novembre, mais ne peut être considéré que comme secondaire (MFI entre 30,3% et 49,9%).

En février et mars, ce sont les *Orchestia gammarellus* qui sont les proies les plus importantes (MFI entre 34,4% et 61,0%). En avril, la dominance est partagée entre les amphipodes *Eurydice pulchra* et les polychètes *Hediste diversicolor* (respectivement MFI = 36,5% et 30,3%), peut-être en fonction de la disponibilité de ces proies. Enfin, en octobre et décembre, les *P. lozanoi* ont essentiellement consommé des *O. gammarellus* (MFI entre 74,3% et 59,0%). Ainsi, plus qu'une dominance totale d'une seule proie comme nous avons pu l'observer lors de l'analyse de l'alimentation générale, le régime alimentaire des gobies de Lozanoi montre une grande variation saisonnière avec des dominances de proies différentes en été (*N. integer*) et en hiver (*O. gammarellus*).



**Figure III.7.** Variations mensuelles des MFI moyens (indice d'aliment principal) d'*Orchestia gammarellus*, d'*Hediste diversicolor*, d'*Eurydice pulchra*, de *Neomysis integer* et des autres items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux des *Pomatoschistus lozanoi* capturés lors du jusant dans les marais salés en 1997.

### 3.2.3. Chevauchement des niches

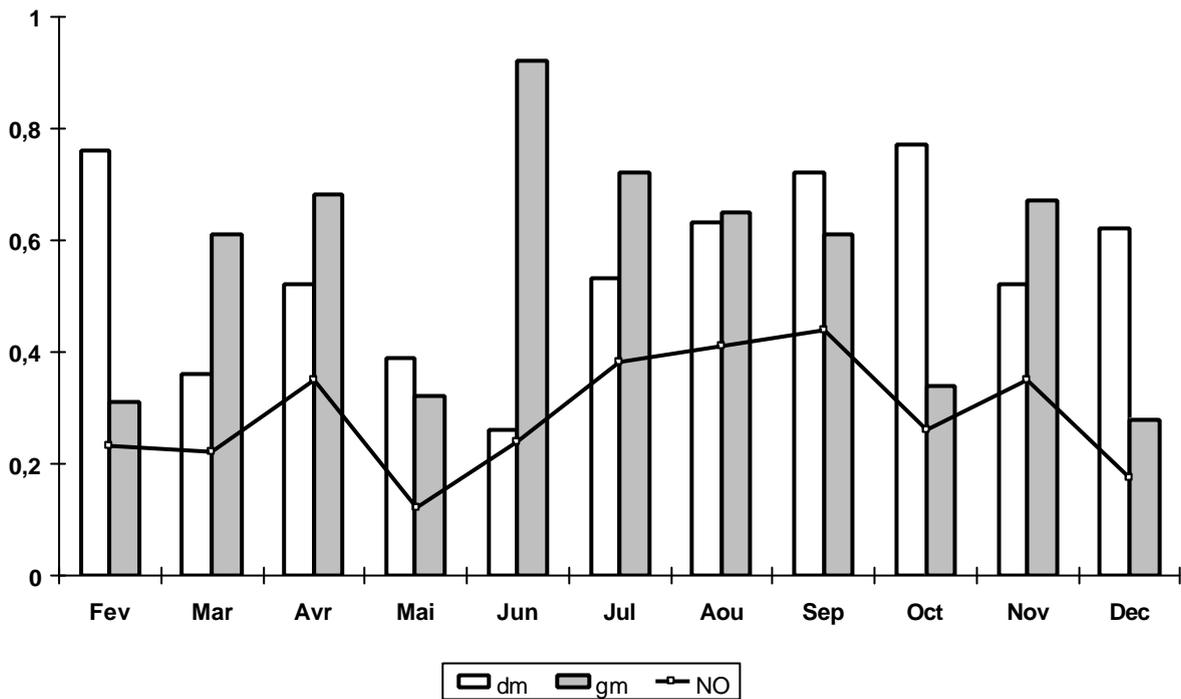
#### 3.2.3.1. Indice de chevauchement trophique

Lorsque nous comparons le régime alimentaire de *Pomatoschistus minutus* et *P. lozanoi* lors des 11 mois d'étude lors des jusants, nous pouvons observer un chevauchement alimentaire moyen de 0,55. Cette valeur indique qu'il existe un chevauchement alimentaire moyen entre ces deux espèces dans les marais salés macrotidaux de la Baie du Mont Saint-Michel (**Figure III.8**).

En effet, ce chevauchement n'est faible qu'au printemps (dm entre 0,26 et 0,39 en mars, mai et juin). Pendant tous les autres mois, il est soit relativement élevé : en février, août, septembre, octobre et décembre (dm > 0,59), soit moyen : en avril, juillet et novembre (0,5 < dm < 0,59). Le recouvrement alimentaire est élevé pendant les mois où *P. lozanoi* s'alimente le plus en *Orchestia gammarellus* ; à l'exception d'août où l'alimentation des deux espèces est très variée (cf., **Figures III.5** et **III.7**).

#### 3.2.3.2. Indice de chevauchement temporel

Le chevauchement temporel moyen entre *Pomatoschistus minutus* et *P. lozanoi* est de 0,56 (**Figure III.8**). Il est faible en février, mai, octobre et décembre (gm entre 0,28 et 0,34). Lors de tous les autres mois étudiés, cet indice indique un chevauchement temporel relativement fort (0,61 < gm < 0,92), surtout en juin. Généralement, ces deux espèces ont des temps d'exploitation différents dans les chenaux des marais salés. La grande majorité des gobies buhottes pénètre dans le chenal avant les gobies de Lozanoi, dans la première moitié du flot et repart en mer après *P. lozanoi*, à la fin du jusant (cf., CHAPITRE II).



**Figure III.8.** Variations mensuelles des indices de chevauchement trophique (dm), de chevauchement géographique (gm) et des niches alimentaires (NO) entre *Pomatoschistus minutus* et *P. lozanoi* dans les marais salés en 1997.

### 3.2.3.3. Indice de chevauchement des niches

A l'inverse de ses deux composantes (dm et gm), le chevauchement des niches n'est jamais fort ( $NO < 0,5$ ) entre *Pomatoschistus minutus* et *P. lozanoi* (Figure III.8). Sa valeur moyenne lors des 11 mois d'étude est de 0,30. Elle est maximum en été (de 0,38 en juillet à 0,44 en septembre) et plus faible au printemps (0,12 en mai et 0,24 en juin), en octobre (0,26) et en hiver (de 0,17 en décembre à 0,22 en mars). Ainsi, si certains mois il semble que *P. minutus* et *P. lozanoi* ont un chevauchement alimentaire important, c'est à dire des régimes alimentaires très proches, la compétition trophique entre ces deux espèces est évitée par le fait qu'elles n'exploitent pas la production secondaire des marais salés en même temps lors des marées.

### 3.3. Ecologie alimentaire des bars du groupe 0

#### 3.3.1. Alimentation générale

Parmi les 1 279 contenus digestifs analysés, 487 (303 en 1997 et 184 en 1998) concernent des poissons capturés lors du flot et 792 (592 en 1997 et 200 en 1998) lors du jusant.

##### 3.3.1.1. Ration alimentaire et indices de vacuité

La ration instantanée (%Ir) augmente considérablement et significativement (T-test,  $T = 33,2$ ,  $p < 0,001$ ) de 4,8% à 12,9% entre respectivement le flot et le jusant (Tableau III.6). Ainsi, à chaque marée, les bars ingèrent un poids moyen de nourriture équivalent à 8,1% de leur poids frais corporel.

	%Ir		%V	n
	moyenne	écart type		
<b>Flot</b>	4,8	2,8	32,6	487
<b>Jusant</b>	12,9	3,4	1,4	792
<b>Différence test T</b>	8,1	$p < 0,001$		

**Tableau III.6.** Comparaison de la ration instantanée moyenne (%Ir) et de l'indice de vacuité moyen (%V) observés lors du flot et du jusant chez les jeunes *Dicentrarchus labrax* capturés dans les marais salés macrotidaux en 1997 et 1998. n : nombre de bars analysés.

L'indice de vacuité (%V) suit la même évolution. Lors du flot, près de 32,6% des poissons ont un estomac vide alors que %V chute à 1,4% lors du jusant.

##### 3.3.1.2. Régime alimentaire

###### 3.3.1.2.1. Durant le flot

Durant le flot, l'alimentation est composée de 17 taxa (Tableau III.7). La proie la plus importante est le mysidacé *Neomysis integer* (MFI = 45,8%) lequel est présent dans 64,5% des contenus stomacaux. Ce mysidacé est considéré comme un item secondaire qui domine cependant la structure numérique (%N = 45,6%) et la structure pondérale (%B = 46,3%). Secondairement nous trouvons l'amphipode *Orchestia gammarellus* avec un MFI faible (= 21,3%) car il est seulement présent dans 28,6% des estomacs et les copépodes qui représentent 26,1% de l'effectif des proies (MFI = 18,0%). Excepté *N. integer*, toutes les autres proies sont accessoires et contribuent faiblement à l'alimentation (MFI individuel < 25%).

###### 3.3.1.2.2. Durant le jusant

Durant le jusant, l'alimentation est composée de 18 taxa (Tableau III.7). Même si les espèces sont très similaires, seulement deux nouveaux items apparaissent (*Bathyporeia* sp. et les crustacés indéterminés) et un disparaît (*Sepiola* sp.), la composition de l'alimentation est très significativement différente (G-Test,  $G_{adj.} = 47,2$ ,  $p < 0,005$ ). C'est l'amphipode *Orchestia gammarellus* qui est l'item le plus important (MFI = 63,9%) durant le jusant. Il est présent dans 75,9% des estomacs. Ce crustacé domine numériquement et pondéralement le

peuplement de proies (%N = 58,2% et %B = 72,9%). Toutes les autres proies sont de plus faibles importances (MFI individuel < 25%), exception faite des mysidacés qui sont présent dans 28,5% des estomacs.

Taxon	Flot (n=328)				Jusant (n=781)			
	%N	%B	%FO	MFI	%N	%B	%FO	MFI
<b>Poissons</b>								
<i>Pomatoschistus</i> sp.	0,2	1,0	5,0	1,5	0,0	0,1	0,4	0,1
<b>Insectes</b>	0,1	0,1	0,7	0,1	0,5	0,1	1,6	0,3
<b>Arachnides</b>	0,1	0,2	0,7	0,2	0,3	0,4	1,4	0,6
<b>Crustacés</b>								
Décapodes								
<i>Crangon crangon</i>	0,0	0,2	0,3	0,2	0,1	0,5	0,4	0,3
<i>Palaemonetes varians</i>	0,1	1,3	1,7	1,0	0,3	1,4	3,0	1,4
<i>Carcinus maenas</i>	0,2	0,5	0,9	0,5	0,4	1,5	2,4	1,3
Amphipodes								
<i>Orchestia gammarella</i>	19,2	23,1	28,6	21,3	58,2	72,9	75,9	63,9
<i>Corophium volutator</i>	3,0	1,6	8,6	2,8	6,3	1,6	16,1	3,8
<i>Bathyporeia</i> sp.	-	-	-	-	0,4	0,1	0,2	0,2
Isopodes								
<i>Sphaeroma rugicauda</i>	0,0	0,1	0,1	0,1	0,3	0,8	0,7	0,6
<i>Eurydice pulchra</i>	4,7	3,0	14,3	4,8	8,5	2,3	12,1	4,4
Mysidacés								
<i>Neomysis integer</i>	45,6	46,3	64,5	45,8	14,2	8,0	28,5	11,9
Copépodes	26,1	18,1	17,2	17,9	8,6	7,7	7,2	4,2
Indéterminés	-	-	-	-	0,0	0,1	0,3	0,1
<b>Mollusques</b>								
Lamellibranches								
Tellinidae	0,2	0,2	0,9	0,3	0,0	0,0	0,2	0,0
<i>Cardium</i> spp.	0,1	2,2	2,5	1,5	0,0	0,1	0,1	0,1
Cephalopodes								
<i>Sepiola</i> sp.	0,0	0,1	0,3	0,1	-	-	-	-
<b>Polychètes</b>								
<i>Hediste diversicolor</i>	0,2	1,8	2,6	1,5	1,9	7,3	11,9	6,5
<b>Débrits végétaux</b>	0,1	0,2	1,6	0,4	0,1	0,1	1,1	0,3

**Tableau III.7.** Items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux des jeunes *Dicentrarchus labrax* capturés pendant les flots et les jusants dans les marais salés macrotidaux en 1997 et 1998. %N : structure numérique, %B : structure pondérale, %FO : fréquence d'occurrence, MFI : indice d'aliment principal, n : nombre de contenus stomacaux non vides analysés.

### 3.3.2. Variations temporelles

#### 3.3.2.1. Variations annuelles

##### 3.3.2.1.1. Ration alimentaire

En 1997 et en 1998, %Ir est toujours significativement plus faible lors du flot que lors du jusant (test T, respectivement  $T = 25,6$  et  $T = 20,7$ , les deux  $p < 0,001$ ).

##### 3.3.2.1.2. Indice de vacuité et régime alimentaire

###### 3.3.2.1.2.1. Durant le flot

Durant le flot, en 1998 au total 23,8% des bars avaient l'estomac vide alors qu'ils étaient 41,5% en 1997. Toutefois, durant les deux années, il n'y a pas de différence significative dans le régime alimentaire (G-test,  $G_{\text{adj.}} = 18,8$ ,  $p > 0,5$ ). *Neomysis integer* est la proie dominante que se soit en 1997 (MFI = 45,6%) ou en 1998 (MFI = 46,4%).

###### 3.3.2.1.2.2. Durant le jusant

Durant le jusant, %V est équivalent en 1997 et en 1998 (%V = 1,1% et 1,7% respectivement). Comme pour le flot, nous ne trouvons pas de différence significative dans le régime alimentaire (G-test,  $G_{\text{adj.}} = 11,2$ ,  $p > 0,75$ ). En 1997 et en 1998, *Orchestia gammarellus* est la proie principale (MFI= respectivement 64,2% et 65,6%).

#### 3.3.2.2. Variations mensuelles

##### 3.3.2.2.1. Ration alimentaire

###### 3.3.2.2.1.1. D%Ir

Durant chaque mois échantillonné, %Ir est dans tous les cas significativement plus faible durant le flot que le jusant (T-test, tous les  $p < 0,01$ ). Ce résultat suggère que les jeunes bars s'alimentent activement dès qu'ils colonisent les marais salés (Figure III.9). Toutefois, la consommation d'aliment est mensuellement hétérogène :  $\Delta\%Ir$  est maximum entre juin et septembre 1997 ( $8,2\% < \Delta\%Ir < 11,3\%$ ) et entre juin et août 1998 ( $7,4\% < \Delta\%Ir < 11,2\%$ ). La valeur minimale est observée en novembre 1997 ( $\Delta\%Ir = 2,6\%$ ).

###### 3.3.2.2.1.2. Durant le flot

Durant le flot de 1997 et de 1998 (Figure III.9), nous pouvons observer une hétérogénéité mensuelle de la ration instantanée (Anova,  $F = 10,313$ ,  $p < 0,001$  en 1997 et  $F = 2,802$ ,  $p = 0,018$  en 1998). Lors de ces deux années, un maximum en été (Tukey, tous les  $p < 0,05$ ) explique cette hétérogénéité.

###### 3.3.2.2.1.3. Durant le jusant

Durant les jusants de 1997 et de 1998 (Figure III.9), l'évolution de %Ir est significativement hétérogène entre les mois étudiés (Anova,  $F = 33,517$  et  $13,219$  respectivement en 1997 et en 1998, les deux  $p < 0,001$ ). Lors des deux années, %Ir est significativement maximum durant l'été (= 15,5%) et diminue durant l'automne (= 9,5%) (Tukey, tous les  $p < 0,05$ ).

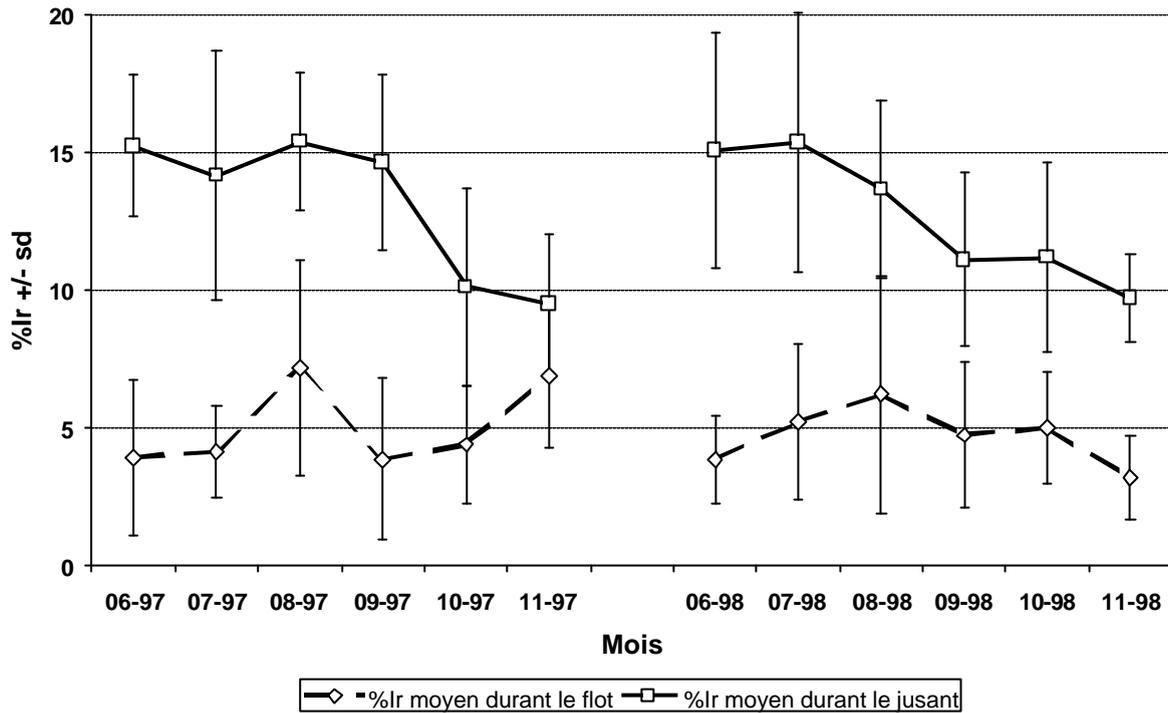


Figure III.9. Variations mensuelles des budgets des rations instantanées moyennes (%Ir) entre le flot et le jusant pour les jeunes *Dicentrarchus labrax* capturés dans les marais salés entre janvier 1997 et décembre 1998.

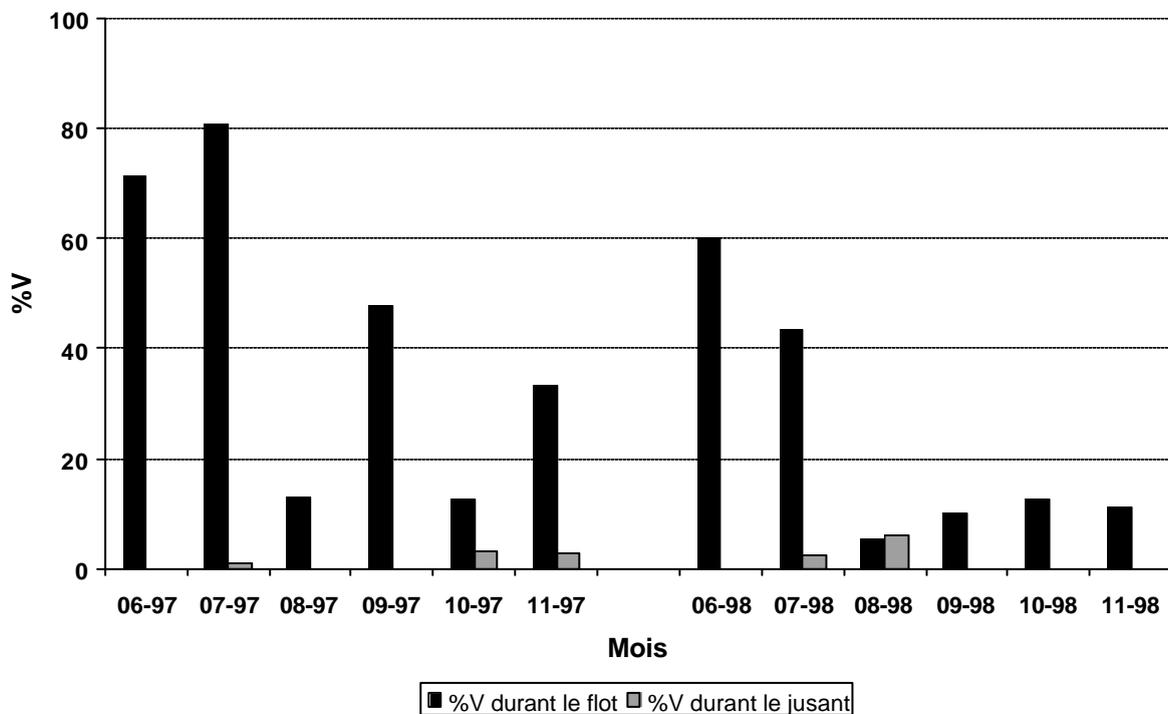


Figure III.10. Variations mensuelles des indices de vacuité (%V) entre le flot et le jusant pour les jeunes *Dicentrarchus labrax* capturés dans les marais salés entre janvier 1997 et décembre 1998.

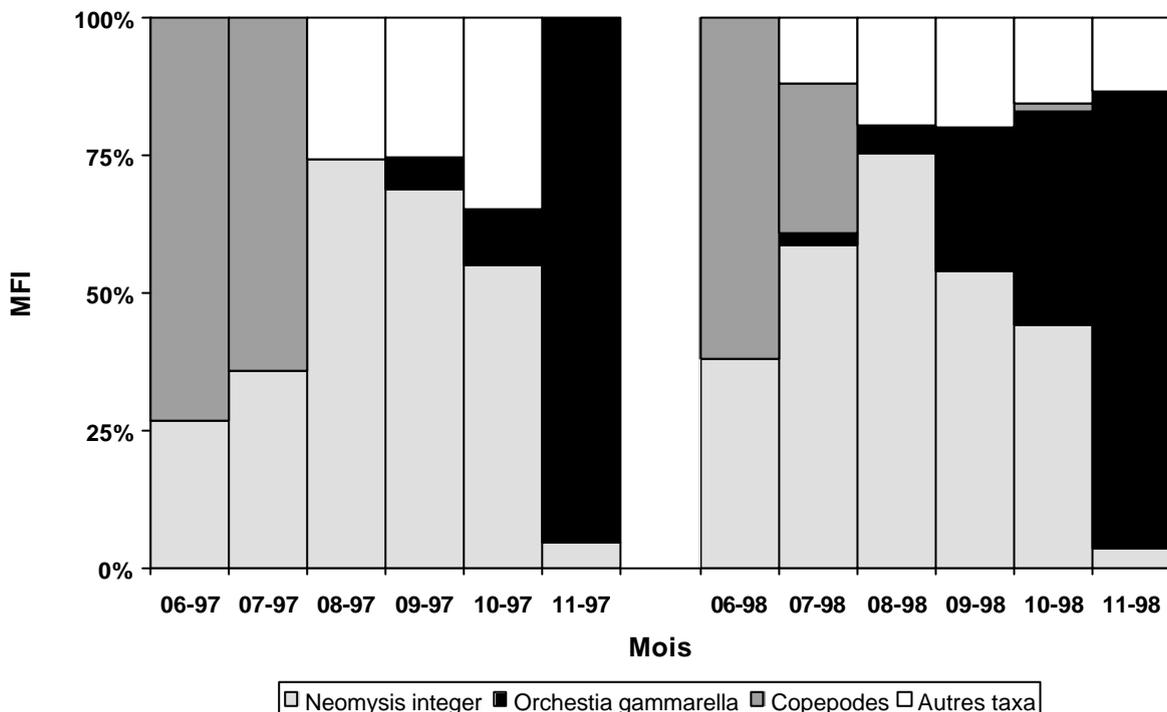
### 3.3.2.2.2. Indice de vacuité

Durant toute la période d'étude, %V est toujours plus important lors du flot que lors du jusant (Figure III.10). Lors du flot, les valeurs les plus faibles de l'indice de vacuité s'observent en août (%V = 13,1% et 5,5% respectivement en 1997 et en 1998) et en octobre (%V = 13,5% et 12,8% respectivement en 1997 et en 1998). Lors du jusant, %V est toujours proche de 0%.

### 3.3.2.2.3. Régime alimentaire

#### 3.3.2.2.3.1. Durant le flot

Durant le flot les variations de la composition du régime alimentaire sont similaires lors des deux années (Figure III.11).

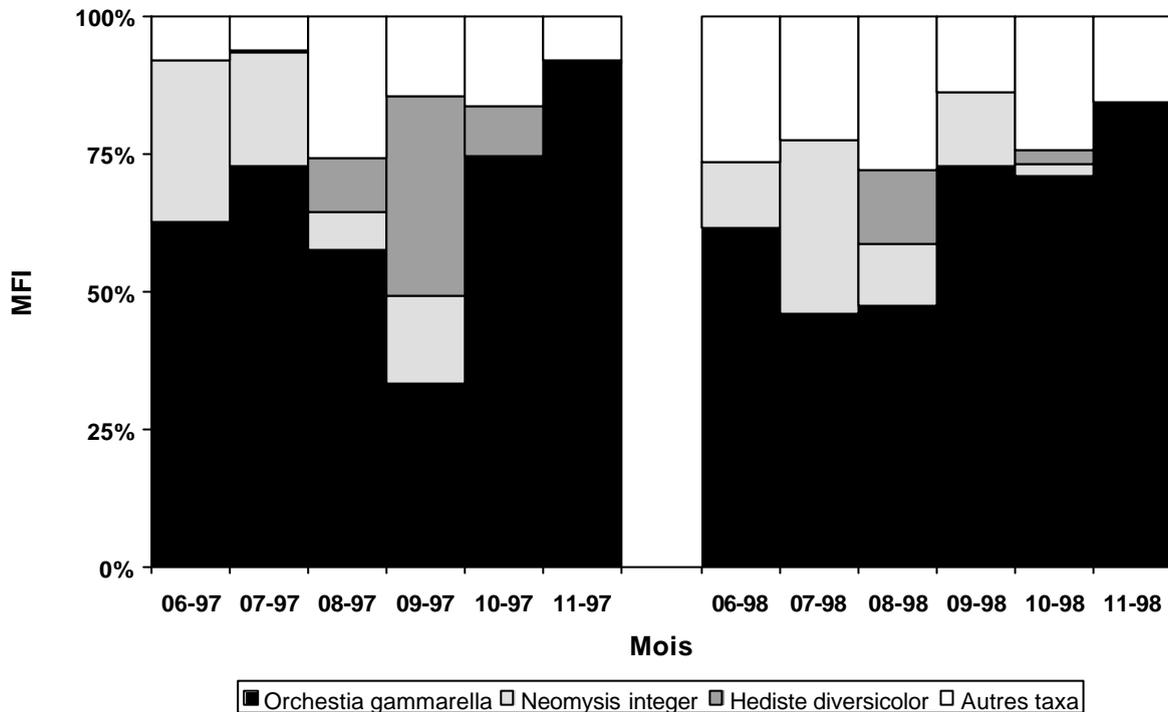


**Figure III.11.** Variations mensuelles des MFI moyens (indice d'aliment principal) d'*Orchestia gammarellus*, de *Neomysis integer*, des copépodes et des autres items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux des jeunes *Dicentrarchus labrax* capturés lors des flots dans les marais salés entre janvier 1997 et décembre 1998.

Au début de la saison, les copépodes sont les proies principales (MFI = 73,4% et 62,1% respectivement en 1997 et en 1998). Cette proie est progressivement remplacée par les mysidacés qui deviennent les proies dominantes d'août à octobre (MFI entre 44,1% et 75,5%). Parallèlement, après août, *Orchestia gammarellus* apparaît dans le régime alimentaire et devient la proie dominante en novembre (MFI = 95,2% et 82,8% respectivement en 1997 et en 1998). *N. integer* est alors une proie accessoire (MFI < 5%). Lors des deux années d'études, tous les autres items sont des proies accessoires et ils contribuent faiblement à l'alimentation (MFI < 20%).

## 3.3.2.2.3.2. Durant le jusant

Durant le jusant (Figure III.12) et quel que soit le mois considéré (excepté en septembre 1997 et en juillet 1998), *Orchestia gammarellus* apparaît être la proie la plus importante pour les jeunes bars du groupe 0 (MFI entre 47,5% et 91,6%).



**Figure III.12.** Variations mensuelles des MFI moyens (indice d'aliment principal) d'*Orchestia gammarellus*, de *Neomysis integer*, de *Hediste diversicolor* et des autres items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux de *Dicentrarchus labrax* capturés lors des jusants dans les marais salés entre janvier 1997 et décembre 1998.

En juin 1997 et 1998 seuls trois items ont été identifiés ; *O. gammarellus* reste la proie principale (MFI = respectivement 62,8% et 61,4%) devant les mysidacés (MFI = respectivement 29,1% et 12,1%) et les copépodes (MFI = respectivement 8,1% et 26,5%). En juillet 1998 deux proies dominent le peuplement : *O. gammarellus* (MFI = 45,8%) et *Neomysis integer* (MFI = 31,7%). En septembre 1998 ce sont deux autres proies qui dominent : *Hediste diversicolor* (MFI = 36,1%) et *O. gammarellus* (MFI = 33,3%). Durant tous les autres mois, l'alimentation est composée de 5 à 13 taxa, qui, excepté *O. gammarellus*, sont des proies accessoires et ne participent pas significativement (MFI < 25%) à l'alimentation des jeunes bars du groupe 0.

### 3.3.2.3. Variations intra-cycle

Après avoir observé les variations annuelles et mensuelles de l'activité trophique des jeunes bars du groupe 0, nous avons voulu aller plus loin dans l'échelle temporelle et savoir si nous pouvons observer des différences au cours d'un cycle de marée. Nous avons donc étudié deux cycles, un en juillet et un en novembre, correspondant respectivement à la fin de la période de recrutement des bars dans les marais salés et au début de leur migration hors de la baie (cf., CHAPITRE II). Les deux principaux facteurs variant au cours d'un cycle de marée sont l'amplitude et l'heure de l'étalement.

#### 3.3.2.3.1. En fonction de l'amplitude de marée

Lorsque les marais salés intertidaux sont inondés, deux cas peuvent être distingués :

- Lors des marées ne dépassant pas la cote de 12,40 m, seuls les chenaux sont inondés et la végétation reste émergée (cas nf) ;
- Lors des marées dépassant la cote de 12,40 m, les chenaux et la végétation sont inondés (cas f).

##### 3.3.2.3.1.1. En juillet 1997

En juillet 1997 (Tableau III.8), %Ir observé pendant ces deux types d'événements ne sont pas significativement différents (test T,  $T = -1,302$ ,  $p = 0,194$ ). De même, pratiquement tous les bars ont un estomac plein.

	%Ir		%V	n
	moyenne	écart type		
nf	14,6	4,2	0	133
f	14	4	1,3	223
<b>Différence test T</b>	0,6 p = 0,194			

**Tableau III.8.** Comparaison de la ration instantanée moyenne (%Ir) et de l'indice de vacuité moyen (%V) observés lors du jusant chez les jeunes *Dicentrarchus labrax* capturés dans les marais salés macrotidaux en juillet 1997 lors des marées < 12,40 m où seules les chenaux sont inondés et la végétation reste émergée (cas nf) et lors des marées > 12,40 m où les chenaux et la végétation sont inondés (cas f). n : nombre de bars analysés.

Le régime alimentaire ne présente aussi aucune différence significative entre les deux cas (G-test,  $G_{adj.} = 10,22$ ,  $p > 0,25$ ). *Orchestia gammarellus* reste la proie principale (MFI = 69,8% et 54,1% respectivement pour les cas nf et f). *Neomysis integer* est la seconde proie en importance (MFI = 20,8% et 37,4% respectivement pour les cas nf et f). Tous les autres items restent des proies accessoires (Tableau III.9).

Taxon	Juillet		Novembre	
	nf	f	nf	f
<b>Poissons</b>				
<i>Pomatoschistus</i> sp.	1,4	-	-	-
<b>Insectes</b>	-	-	0,4	-
<b>Arachnides</b>	0,4	-	-	1,5
<b>Crustacés</b>				
Décapodes				
<i>Palaemonetes varians</i>	-	0,8	2,9	-
<i>Carcinus maenas</i>	-	-	-	1,1
Amphipodes				
<i>Orchestia gammarella</i>	69,8	54,1	82,5	87,4
<i>Corophium volutator</i>	2,6	1,0	1,3	8,8
<i>Bathyporeia</i> sp.	-	1,1	-	-
Isopodes				
<i>Eurydice pulchra</i>	0,4	-	4,4	0,7
Mysidacés				
<i>Neomysis integer</i>	20,8	37,4	7,9	0,2
Copépodes	3,8	3,7	-	-
Indéterminés	0,1	1,0	-	-
<b>Mollusques</b>				
Lamellibranches				
Tellinidae	-	-	0,7	-
<b>Polychètes</b>				
<i>Hediste diversicolor</i>	0,7	0,8	-	-
<b>Débris végétaux</b>	-	0,1	-	0,3

**Tableau III.9.** MFI (indice d'aliment principal) des items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux des jeunes *Dicentrarchus labrax* capturés pendant les jusants dans les marais salés macrotidaux en juillet et novembre 1997 lors des marées < 12,40 m où seules les chenaux sont inondés et la végétation reste émergée (cas nf) et lors des marées > 12,40 m où les chenaux et la végétation sont inondés (cas f).

### 3.3.2.3.1.2. En novembre 1997

En novembre 1997, %Ir n'est pas significativement différent (test T,  $T = 0,908$ ,  $p = 0,398$ ) pour les jeunes bars capturés lors des marées (hauteur d'eau < 12,40 m) n'inondant pas la végétation et lors des marées (hauteur d'eau > 12,40 m) inondant les chenaux et la végétation (**Tableau III.10**). De même, pratiquement tous les bars ont un estomac plein dans les deux cas.

Bien qu'il existe une différence statistique entre les alimentations pour les cas nf et f (test G,  $G_{adj.} = 24,55$ ,  $p < 0,005$ ), *Orchestia gammarellus* est toujours la proie préférentielle (MFI = 82,5% et MFI = 87,4% respectivement pour nf et f) (**Tableau III.9**). La différence est due aux proies rares : seules des proies d'origine marine ont été trouvées lorsque les marées n'inondent pas la végétation (*Neomysis integer*, *Eurydice pulchra*, *Palaemonetes varians* et Tellinidae). Lorsque les marées inondent la végétation, des proies d'origine marine telles que *Corophium volutator* et des proies résidentes des marais salés ont été trouvées (Arachnides et débris de plantes).

	%Ir		%V	n
	moyenne	écart type		
nf	8,4	4,1	6,4	31
f	9,3	3,6	3,1	32
<b>Différence test T</b>	0,9	p = 0,368		

**Tableau III.10.** Comparaison de la ration instantanée moyenne (%Ir) et de l'indice de vacuité moyen (%V) observés lors du jusant chez les jeunes *Dicentrarchus labrax* capturés dans les marais salés macrotidaux en novembre 1997 lors des marées < 12,40 m où seules les chenaux sont inondés et la végétation reste émergée (cas nf) et lors des marées > 12,40 m où les chenaux et la végétation sont inondés (cas f). n : nombre de bars analysés.

### 3.3.2.3.1.3. En conclusion

Il existe donc peu de variation dans l'alimentation des bars du groupe 0 en fonction de l'amplitude des marées. Cette observation suggère que l'activité trophique de ces très jeunes poissons ne dépende pas de l'inondation de la végétation des marais salés. Les chenaux servent en effet de zone de drainage où la production secondaire des marais salés est concentrée. Nous pouvons donc considérer ces chenaux comme des écotones entre l'écosystème aquatique marin (ici les vasières tidales) et l'écosystème terrestre (ici la végétation des marais salés).

### 3.3.2.3.2. Variations nyctémérales

Deux événements peuvent être considérés et comparés : les marées dont l'étale est le soir et les marées dont l'étale est le matin.

#### 3.3.2.3.2.1. En juillet

En juillet 1997, aucune différence significative (Test T,  $T = 1,403$ ,  $p = 0,124$ ) dans les %Ir des bars capturés le soir et capturés le matin. %V est aussi très peu différent (Tableau III.11).

	%Ir		%V	n
	moyenne	écart type		
<b>Matin</b>	14,2	4,6	0,9	224
<b>Soir</b>	14,7	4,0	0,7	133
<b>Différence test T</b>	0,5	0,124		

**Tableau III.11.** Comparaison de la ration instantanée moyenne (%Ir) et de l'indice de vacuité moyen (%V) observés lors du jusant chez les jeunes *Dicentrarchus labrax* capturés dans les marais salés macrotidaux en juillet 1997 lors des marées du soir et des marées du matin. n : nombre de bars analysés.

De même, nous ne pouvons pas observer de différence de régime alimentaire (test G,  $G_{adj.} = 11,81$ ,  $p > 0,25$ ). Dans les deux cas, *Orchestia gammarellus* (Tableau III.12) est toujours l'item alimentaire principal (MFI = 74,6% et 47,9% respectivement durant les marées du soir et du matin). Les mysidacés ont une plus faible contribution dans l'alimentation des bars capturés le matin (MFI = 19,3% et 39,6% respectivement durant les marées du soir et du matin). Toutes les autres proies sont accessoires dans les deux cas (MFI individuel < 25%).

Taxon	Juillet		Novembre	
	matin	soir	matin	soir
<b>Poissons</b>				
<i>Pomatoschistus</i> sp.	1,0	0,3	-	-
<b>Insectes</b>	-	-	-	0,4
<b>Arachnides</b>	0,4	-	1,1	-
<b>Crustacés</b>				
Décapodes				
<i>Palaemonetes varians</i>	0,7	0,8	-	2,8
<i>Carcinus maenas</i>	-	-	-	1,7
Amphipodes				
<i>Orchestia gammarella</i>	47,9	74,6	82,9	89,1
<i>Corophium volutator</i>	2,7	0,8	6,3	1,4
<i>Bathyporeia</i> sp.	0,8	-	-	-
Isopodes				
<i>Eurydice pulchra</i>	-	0,8	1,5	3,1
Mysidacés				
<i>Neomysis integer</i>	39,6	19,3	8,2	0,4
Copépodes	5,5	2,6	-	-
Indéterminés	0,7	0,4	-	-
<b>Mollusques</b>				
Lamellibranches				
Tellinidae	-	-	-	0,7
<b>Polychètes</b>				
<i>Hediste diversicolor</i>	0,6	0,4	-	-
<b>Débris végétaux</b>	-	0,1	-	0,5

**Tableau III.12.** MFI (indice d'aliment principal) des items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux des jeunes *Dicentrarchus labrax* capturés pendant les jusants dans les marais salés macrotidaux en juillet et novembre 1997 lors des marées du soir et des marées du matin.

### 3.3.2.3.2.2. En novembre

En novembre 1997, même si la ration alimentaire semble plus faible et l'indice de vacuité plus le matin (**Tableau III.13**), nous n'observons aucune différence significative (T-test,  $T = -1,278$ ,  $p = 0,207$ ).

Toutefois, concernant le régime alimentaire (**Tableau III.12**) une différence significative peut être observée (test G,  $G_{adj.} = 20,0$ ,  $p < 0,05$ ). Bien que *Orchestia gammarellus* soit l'item principal dans les deux cas (MFI = 89,1% et 82,3% respectivement durant les marées du soir et les marées du matin), les mysidacés ont une plus grande contribution dans le régime alimentaire des jeunes bars lors des marées du soir (MFI = 8,2% et 0,4% respectivement). *Neomysis integer* est alors remplacé par d'autres items accessoires.

	%Ir		%V	n
	moyenne	écart type		
<b>Matin</b>	7,9	4,2	17,0	36
<b>Soir</b>	9,5	3,5	8,4	27
<b>Différence</b>	1,6			
<b>test T</b>	0,207			

**Tableau III.13.** Comparaison de la ration instantanée moyenne (%Ir) et de l'indice de vacuité moyen (%V) observés lors du jusant chez les jeunes *Dicentrarchus labrax* capturés dans les marais salés macrotidaux en novembre 1997 lors des marées du soir et des marées du matin. n : nombre de bars analysés.

### 3.3.2.3.2.3. En conclusion

En conclusion, nous n'observons que très peu de différence dans l'alimentation des jeunes bars en fonction des variations nyctémérales, suggérant que l'activité trophique de ces individus ne dépend pas de l'heure de l'étalement.

### 3.3.2.4. Variations intra-marées

Comme lors de l'étude du peuplement ichthyologique colonisant les marais salés (cf., CHAPITRE II), nous pouvons encore diminuer l'échelle temporelle d'observation et observer l'évolution du régime alimentaire des jeunes au cours du flot, c'est à dire lors de leur colonisation des marais, et au cours du jusant, c'est à dire lorsqu'ils quittent cette zone humide.

#### 3.3.2.4.1. Durant le flot

##### 3.3.2.4.1.1. Ration alimentaire et indice de vacuité

Durant le flot, l'indice de vacuité diminue de 53,1% à 18,5% (Figure III.13), et la ration instantanée augmente significativement (Anova,  $F = 37,636$ ,  $p < 0,001$  ; Tukey, tous les  $p \leq 0,001$ ) entre le début (%Ir = 3,3%), le milieu (%Ir = 4,9%) et la fin du flot (%Ir = 6,8%). Ainsi, c'est dès le début du flot que les jeunes bars s'alimentent activement dans les marais salés macrotidaux.

##### 3.3.2.4.1.2. Régime alimentaire

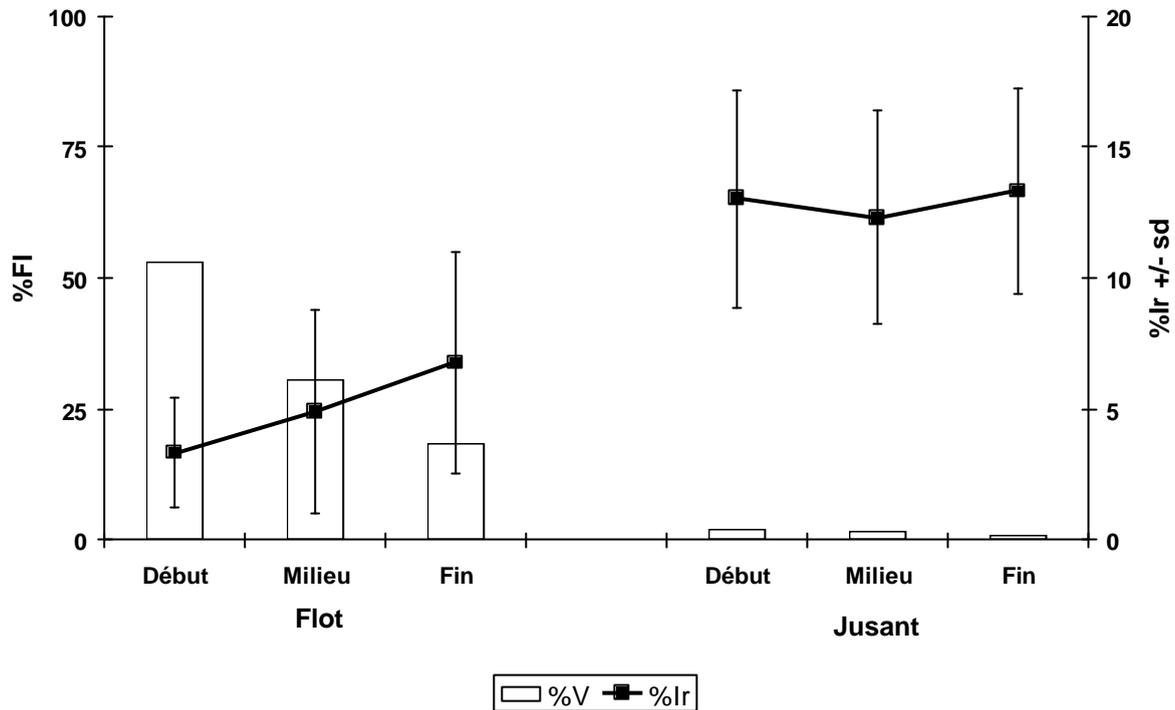
Le régime alimentaire évolue aussi significativement entre le début et le milieu du flot (G-test,  $G_{adj.} = 35,95$ ,  $p < 0,005$ ) et entre le début et la fin du flot (G-test,  $G_{adj.} = 32,73$ ,  $p < 0,005$ ). Même si l'item dominant reste toujours *Neomysis integer* (Figure III.14), sa contribution dans l'alimentation augmente durant le flot (MFI = 42,9% au début, 62,0% au milieu et 72,8% à la fin du flot). Les autres items sont des proies accessoires (MFI individuel  $< 12\%$ ).

#### 3.3.2.4.2. Durant le jusant

##### 3.3.2.4.2.1. Ration instantanée et indice de vacuité

Comparativement au flot, l'activité trophique lors du jusant est beaucoup plus stable (Figure III.13). Même si une hétérogénéité temporelle peut être observée (Anova,  $F = 4,398$ ,  $p = 0,013$ ), elle est due (Tukey,  $p = 0,011$ ) à la valeur moyenne de la ration instantanée

significativement plus faible en milieu de jusant (%Ir = 12,9%). Mais l'indice de vacuité est toujours < 2%, ce qui nous permet de considérer que l'activité alimentaire est stable.



**Figure III.13.** Evolution des indices de vacuité (%V) et des ratios instantanés moyennes (%Ir) durant un cycle tidal entre le flot et le jusant (début, milieu et fin) pour les jeunes *Dicentrarchus labrax* capturés dans les marais salés entre janvier 1997 et décembre 1998.

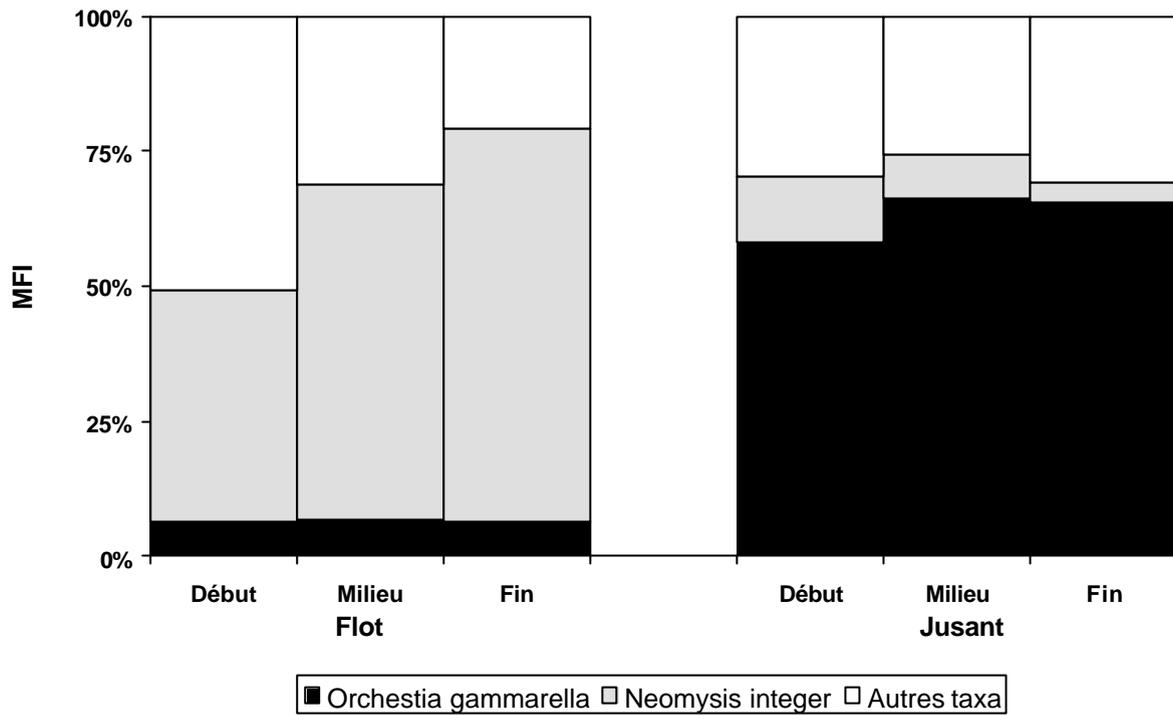
### 3.3.2.4.2. Régime alimentaire

Cette stabilité concerne aussi le régime alimentaire (G-test, tous les  $p > 0,9$ ) ; *Orchestia gammarellus* est toujours la proie principale au début (MFI = 58,0%), au milieu (MFI = 66,1%) et à la fin du jusant (MFI = 65,6%). Tous les autres items sont des proies accessoires (MFI individuel < 13%).

La richesse spécifique des items alimentaires augmente de 14 à 18 et est plus importante que durant le flot (de 10 à 11 items) (Figure III.14).

### 3.3.2.4.3. Reproductibilité du phénomène

Les évolutions de l'activité trophique des jeunes bars au cours du flot et du jusant ne montrent aucune différence significative entre les deux années d'études tant au niveau des rations alimentaires (test T, tous les  $p > 0,05$ ) qu'au niveau des régimes alimentaire qualitatif (test G, tous les  $p > 0,05$ ). Ces résultats nous permettent de suggérer que les phénomènes décrits précédemment sont reproductibles tous les ans.



**Figure III.14.** Evolution MFI moyens (indice d'aliment principal) d'*Orchestia gammarellus*, de *Neomysis integer* et des autres items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux des jeunes *Dicentrarchus labrax* capturés dans les marais salés entre janvier 1997 et décembre 1998 durant un cycle tidal entre le flot et le jusant (début, milieu et fin).

## 4. Discussion et conclusions

Les quatre espèces de poissons étudiées s'alimentent activement dans les marais salés macrotidaux de la baie du Mont Saint-Michel lors des marées de grandes amplitudes (> 11 m 25) : ce sont les adultes de mulets (*Liza ramada*), les gobies du genre *Pomatoschistus* (*P. lozanoi* et *P. minutus*) et les jeunes bars (*Dicentrarchus labrax*). Parmi les autres espèces ou stades non étudiés dans ce travail, nous pouvons aussi noter les jeunes mulets (*Mugil* spp.), les athérines (*Atherina presbyter*), les poissons plats (*Pleuronectes platessa*, *Solea solea*, etc.) et les épinoches (*Gasterosteus aculeatus*). L'activité trophique de tous ces poissons peut toutefois être résumée par l'étude de deux cas, les limnivores et les microcarnivores.

### 4.1. Activité trophique des limnivores

Le limnivore le plus abondant dans les marais salés sont les mulets *Liza ramada*, présents entre mars et novembre (cf., CHAPITRE II).

#### 4.1.1. Régime alimentaire

La majorité des proies fréquentes et dominantes dans les contenus stomacaux des mulets (diatomées, microzoobenthos et détritiques de macrophytes) sont des formes benthiques présentes dans les sédiments des chenaux. Les détritiques de macrophytes et quelques espèces d'algues benthiques sont caractéristiques des chenaux des marais salés et par conséquent se sont des proies marqueuses de l'alimentation des mulets dans les marais salés (BROSSE, 1996 ; LANG, 1999 ; RADUREAU *et al.*, 1999). *Paralia sulcata* est une des algues extrêmement communes et permanentes dans les vasières et les chenaux des marais salés. Il apparaît ainsi logique qu'elle ait une importante fréquence d'occurrence dans les contenus stomacaux des mulets. D'autres diatomées telles que *Coscinodiscus eccentricus*, *Melosira westii* et *Raphoneis amphicerus* sont aussi recensées dans les vasières et les chenaux, alors que *Gyrostigma accuminatum*, *Navicula phyllepta*, *Petrodictyon gemma* et *Pleurostigma angulatum* sont surtout présents dans les chenaux. Ainsi, nous pouvons confirmer que les grands individus de *Liza ramada* broutent le sédiment superficiel (E.G., HICKLING, 1970 ; ODUM, 1970 ; FAGADE & OLANIYAN, 1973 ; BRUSLE, 1981 ; ALMEIDA *et al.*, 1993 ; ALMEIDA, 1996 ; SHAPIRO 1998) comme c'est le cas chez de nombreuses autres espèces de mulets (E.G., MASSON & MARAIS, 1975 ; FARRUGIO, 1975 ; CAMBRONY, 1983 ; ALMEIDA, 1996). Ce résultat est confirmé par la présence de nombreuses marques de broutage sur le sédiment des chenaux après le passage des mulets. MARCHAND (1978) signale aussi la présence de ces marques dans le sédiment de l'estuaire de la Loire (France).

Dans cette étude, pour des raisons méthodologiques, nous n'avons pas pu quantifier les détritiques de macrophytes dans les contenus stomacaux des mulets, bien que visuellement, ce groupe semble très abondant. Ainsi, nous ne pourrions pas entrer dans le débat sur les dynamiques trophiques des systèmes côtiers, à savoir, est-ce la production des plantes vasculaires (PETERS & SCHAAF, 1991) ou la production des microalgues benthiques (MALLIN *et al.*, 1992) qui soutient réellement les productions secondaires de poissons ? La réponse est probablement variable en fonction des écosystèmes étudiés et se situe très certainement entre les deux hypothèses.

Selon certains auteurs, l'appareil filtreur bucco-pharyngien des mulets permet de sélectionner les proies les plus fines (THOMSON, 1954 ; 1966 ; ALMEIDA, 1996). WOOD (1953) affirme même que 99% des bactéries et des dinoflagellés associés au sédiment (proies parmi les plus petites possibles) sont absorbées par les mulets. Les diatomées contenues dans les estomacs des

mulets sont pour la plus grande partie de petites tailles (< 100 µm de longueur) alors que les diatomées de grandes tailles (> 100 µm de longueur) sont majoritaires dans les chenaux des marais salés de la baie du Mont Saint-Michel (BROSSE, 1996 ; RADUREAU *et al.*, 1999). La même observation peut être faite vis à vis de la taille des particules minérales ; majoritairement < 20 µm de diamètre dans les contenus stomacaux et en moyenne entre 30 et 50 µm de diamètre dans les chenaux des marais salés (RADUREAU *et al.*, 1999). Les mulets sont donc pas réellement capables de sélectionner leurs proies, mais ils retiennent qu'une partie des proies ou tout du moins des gammes de taille qu'ils ont ingéré à l'aide de leur filtre bucco-pharyngien.

#### 4.1.2. %POM

Les sources de variabilité de la concentration de matière organique dans les contenus stomacaux des mulets peuvent être spatiales, temporelles et/ou comportementales.

Dans les contenus stomacaux, la proportion moyenne de POM est comprise entre 26% et 40% (31% en moyenne). Cette proportion est extrêmement variable selon les sites d'étude. Par exemple, ALMEIDA *et al.* (1993) et ALMEIDA (1996) donnent un taux de matière organique variant entre 9 et 25% selon que la zone intertidale est dulçaquicole ou saumâtre. D'autres auteurs parlent de 'matières non-digestibles': entre 30 et 40% pour JACOT (1920), FARRUGIO (1975), ZISMANN *et al.* (1975) et ALBERTINI-BERHAULT (1980).

Généralement, %POM varie aussi en fonction des saisons (LASSERRE *et al.*, 1977 ; ALMEIDA *et al.*, 1993 ; CARDONA, 1999 ; CETTE ETUDE), bien que HICKLING (1970) ne trouve aucune variation. Lors de notre étude, les %POM sont maximum en automne. Ces variations mensuelles résultent certainement des fluctuations des populations d'algues et de détritiques des halophytes dans le sédiment. En effet, c'est au début de l'automne que les peuplements de diatomées benthiques sont les plus denses dans les chenaux des marais salés (SAVOURE & RADUREAU, 1996 ; RADUREAU *et al.*, 1999) et que la production de détritiques provenant de la sénescence des macrophytes des marais est aussi à son maximum (BOUCHARD, 1996). De plus, les mulets possèdent des papilles gustatives au niveau de leur filtre pharyngien (HOSSLER & MERCHANT, 1982) qui peuvent être utilisées pour sélectionner les détritiques de plus haute qualité énergétique certainement plus appétants pour les poissons (LARSON & SHANKS, 1996).

Mais la proportion de POM peut aussi varier en fonction du comportement trophique et des items alimentaires dominants. Par exemple, TUNG (1971, *IN* BRUSLE, 1981) a montré que la proportion de matière organique varie de 33% à 65% selon que les mulets s'alimentent de diatomées benthiques ou de copépodes. Si l'alimentation est essentiellement à base de diatomées, la proportion de POM est aussi différente selon que ces algues sont benthiques ou planctoniques (ALMEIDA *et al.*, 1993 ; ALMEIDA, 1996). Dans notre étude, les diatomées sont largement dominées par les formes benthiques.

#### 4.1.3. Ration alimentaire

Les valeurs assez faibles des indices de vacuité (en moyenne 27%) et les fortes valeurs des rations alimentaires (en moyenne 7%) lors du flot laissent supposer que ces poissons commencent à brouter la surface du sédiment dès et/ou même certainement avant leur arrivée dans les chenaux des marais salés. Cette ration alimentaire augmente fortement en une à deux heures entre leur arrivée avec le flot et leur départ en mer avec le jusant. Par conséquent, nous pouvons estimer que ces poissons prélèvent au minimum et en moyenne par marée plus de 8% de leur poids frais sédiment provenant des marais salés (comprenant des minéraux et de la matière organique vivante et morte). Ce fort taux d'alimentation doit être mis en relation avec le site d'étude. En effet, les sites étudiés ne sont accessibles que pour des coefficients

supérieurs à 75, soit dans environ 43% des marées tout au long de l'année. Les poissons n'ont alors qu'une à deux heures pour s'alimenter pendant que les chenaux des marais salés sont inondés. Ainsi, comme observé par ALMEIDA *et al.* (1993), dans les zones intertidales saumâtres, *Liza ramada* s'alimente plus intensivement à marée haute.

La quantité d'aliment prélevée par les mulets varie au cours des mois. *Liza ramada* semble s'alimenter plus activement au printemps et en été comme cela est déjà connu dans d'autres hydrosystèmes de l'hémisphère nord (E.G., HICKLING, 1970; ODUM, 1970; DE SILVA & WITERYARATNE, 1977; ALBERTINI-BERHAULT, 1980). Par contre nous n'observons pas un arrêt de l'alimentation durant la migration catadrome au contraire de CASSIFOUR (1975) et ALMEIDA (1996) chez *Liza ramada* et de ALMEIDA (1996) et BRUHLET (1975) chez *Mugil cephalus*, peut être parce que la plus grande partie de la population de mulets colonisant les marais salés ne migre pas entre les eaux marines et continentales, et reste la majeure partie de l'année dans les milieux sources.

#### 4.1.4. Conclusions sur les limnivores

Lors de chaque marée, *Liza ramada* prélève en moyenne plus de 8% de son poids frais d'une mixture de sédiment et de matière organique vivante (meiofaune et diatomées) et morte (détritiques des halophytes des marais). Mais cette valeur, bien que déjà importante, n'est que minimale. En effet, les sédiments superficiels des chenaux des marais salés intertidaux sont très riches en diatomées et en détritiques de macrophytes des marais. Nous pouvons y trouver des taux de matière organique particulière compris entre 8% et 16% (RADUREAU *et al.*, 1999). A l'aide de leur filtre bucco-pharyngien, les mulets porcs arrivent à filtrer et à concentrer une grande quantité de cette matière organique benthique (entre 26% et 40% dans les contenus stomacaux des mulets) lors de une à deux heures de présence. Parallèlement, divers auteurs ont montré que le taux d'assimilation des mulets est compris entre 45% et 52% pour *Chelon labrosus*, *Mugil curema*, *Mugil cephalus* et *Liza falcipinnis* (PAYNE, 1976; HICKLING, 1970; LARSON & SHANKS, 1996). Ainsi, nous pouvons supposer que le taux d'ingestion des mulets dans les chenaux des marais salés est 2 et 3 fois plus important que notre estimation minimale. En moyenne, nous pouvons donc supposer qu'il est entre 16% et 24% de leur poids frais par marée en sachant qu'ils commencent à se nourrir avant leur arrivée dans les marais.

Ainsi, les mulets *Liza ramada*, représentant le groupe trophique des limnivores, exploitent donc principalement la production primaire des chenaux des marais salés européens. Cette forte production primaire peut alors certainement jouer un rôle trophique fondamental pour ces espèces, bien que cela reste encore à quantifier. Plus que tous les autres téléostéens des estuaires des régions tempérées, les mulets apparaissent importants dans l'écologie de ces milieux car ils utilisent directement la production primaire et participent aux flux d'énergie dans et entre les écosystèmes côtiers.

## 4.2. Activité trophique des microcarnivores

Dans cette étude, trois espèces de poissons appartenant au groupe des microcarnivores ont été étudiées. Ce sont les gobies *Pomatoschistus minutus* et *P. lozanoi* et les jeunes bars du groupe 0, *Dicentrarchus labrax*.

### 4.2.1. *Pomatoschistus* spp.

#### 4.2.1.1. Ration alimentaire

Lorsqu'ils sont présents, *Pomatoschistus minutus* et *P. lozanoi* s'alimentent dans les chenaux des marais salés de la baie du Mont Saint-Michel. Les individus de *P. minutus* ingèrent au minimum 4% de leur poids frais par marée et ceux de *P. lozanoi* près de 2,4%, bien qu'il existe de fortes variations interspécifiques de l'indice de réplétion comme cela a déjà été observé par HAMERLYNCK *et al.* (1993A). L'intensité alimentaire semble plus importante chez *P. minutus*. Ceci s'observe aussi au niveau des indices de vacuité. En effet, lors du flot, un plus grand nombre d'individus de *P. minutus* pénètre dans le chenal avec l'estomac vide que chez *P. lozanoi*. Par contre, deux fois moins d'individus de *P. minutus* retournent en mer avec un estomac vide. Des différences existent aussi au niveau qualitatif.

#### 4.2.1.2. Régimes alimentaires

##### 4.2.1.2.1. *Pomatoschistus minutus*

Il est connu que *P. minutus* est un microcarnivore prélevant surtout ses proies au niveau benthique et épibenthique (HERVE, 1978; MARCHAND, 1980; HAMERLYNCK *et al.*, 1986; ZANDER & HAGEMANN, 1987; HAMERLYNCK, 1990; HAMERLYNCK & CATTRISSE, 1994). Dans les marais salés de la baie du Mont Saint-Michel, la base de l'alimentation de cette espèce est un crustacé amphipode : *Orchestia gammarellus*, l'un des plus abondants dans ces marais salés (FOUILLET, 1986; CREACH *et al.*, 1997). *P. minutus* présente une alimentation de type opportuniste adaptée aux ressources trophiques les plus disponibles. Parmi la végétation halophyle se trouvent aussi insectes et arachnides en forte densité (FOUILLET, 1986), présents comme proies accessoires dans l'alimentation de *P. minutus*. Les amphipodes *Corophium volutator*, les isopodes *Sphaeroma rugicauda* et *Eurydice pulchra*, les lamellibranches *Cardium* spp. et les polychètes *Hediste diversicolor* sont aussi particulièrement abondants dans les criches (LANG, 1999; RADUREAU *et al.*, 1999; DONNEES NON PUBLIEES). Il faut noter que la présence d'*O. gammarellus* dans les contenus digestifs des individus capturés lors du flot, indique que *P. minutus* commence à s'alimenter dès son arrivée dans les marais salés.

##### 4.2.1.2.2. *Pomatoschistus lozanoi*

*Pomatoschistus lozanoi* est plus connu pour s'alimenter principalement sur l'hyperbenthos et en particulier capturer les mysidacés (FONDS, 1973; HAMERLYNCK *et al.*, 1986; HAMERLYNCK *et al.*, 1990). C'est le cas dans les marais de la Baie du Mont Saint-Michel où ce taxon est la proie la plus importante. Cependant, au contraire des observations de HAMERLYNCK *et al.* (1986), les changements de régime alimentaire de *P. lozanoi* sont plus prononcés que ceux de *P. minutus*. Les mysidacés sont les proies les plus importantes uniquement au printemps et en été. En automne et en hiver, c'est surtout l'amphipode *Orchestia gammarellus* qui domine dans le régime alimentaire de *P. lozanoi*. Or, c'est au cours de ces deux saisons que les densités de gobie sont les moins importantes en 1997 (cf., CHAPITRE I). Il est probable que ces deux espèces recherchent plus particulièrement *O. gammarellus* dans les marais salés pour son apport en

énergie et sa facilité de capture ; cet amphipode est un crustacé surtout terrestre qui nage très mal (LINCOLN, 1979). En effet, un prédateur utilise généralement deux stratégies pour obtenir un gain optimal, (1) maximiser l'énergie ingérée par le prélèvement d'organismes les plus grands possibles et (2) minimiser les pertes d'énergie en diminuant le temps de capture des proies (KISLALIOGLU & GIBSON, 1976A ; 1976B). Si cette hypothèse s'avère exacte, comment font ces deux espèces pour limiter toute compétition trophique alors que dans l'estuaire de la Severn, en Angleterre, aucune différence dans l'alimentation de *P. minutus* et de *P. lozanoi* n'a été trouvée (CLARIDGE *et al.*, 1985) ?

#### 4.2.1.3. Chevauchement des niches ?

Le chevauchement des niches alimentaires entre *Pomatoschistus minutus* et *P. lozanoi* est maximum en été et minimum en hiver, comme cela a été également montré par HAMERLYNCK & CATTRISSE (1994). Toutefois, ces auteurs concluent que ces deux espèces sympatriques ont des niches trophiques complètement différentes. Lors de notre étude, nous trouvons un indice de chevauchement moyen, proche de ce qu'observe MEHNER (1992) entre *P. minutus* et *P. microps* en Mer Baltique. Au contraire, pour ces deux mêmes espèces, PIHL (1985) estime qu'il existe un fort recouvrement des niches trophiques. D'une façon générale, le spectre alimentaire de chacune des deux espèces apparaît diversifié, plus ou moins spécialisé et saisonnièrement variable. A une certaine identité des proies principales (*Orchestia gammarellus* pour *P. minutus* et *Neomysis integer* en plus pour *P. lozanoi*) se surajoute une complémentarité des proies secondaires qui limite donc la compétition interspécifique trophique. De plus, les changements de l'indice de chevauchement alimentaire peuvent être dus à la disponibilité des proies (SCHOENER, 1982), qui contrôle en fait la compétition trophique entre ces deux espèces de gobies.

La ségrégation spatiale peut être observée au niveau horizontal et vertical. Au niveau vertical, *P. minutus* semble plus benthique que *P. lozanoi* (HAMERLYNCK *et al.*, 1986). L'indice de chevauchement temporel estimé lors de cette étude indique que la ségrégation horizontale entre ces deux espèces varie mensuellement. Généralement, *P. minutus* pénètre dans le chenal au début du flot et regagne la mer vers la fin du jusant. *P. lozanoi* reste moins longtemps dans les marais, la majorité des individus arrivant au milieu du flot et repartant au milieu du jusant (cf., CHAPITRE I). HAMERLYNCK *et al.* (1986) pensent plutôt que la ségrégation horizontale est directement induite par l'abondance et la préférence des proies.

Le chevauchement des niches entre *P. minutus* et *P. lozanoi* apparaît faible et toujours inférieur à 0,5 quel que soit le mois considéré. Lorsque le chevauchement trophique est important, le chevauchement temporel faible permet d'éviter la compétition entre ces deux espèces, et inversement. Ce résultat a aussi été trouvé dans les étangs du Roussillon entre *P. minutus* et *P. microps* (HERVE, 1978). Ces deux espèces ont le même régime alimentaire, mais la compétition est modulée par une occupation différente et alternée des habitats due à leurs déplacements saisonniers. De même, MAGNHAGEN & WIEDERHOLM (1982) pensent que la cause de la ségrégation des deux prédateurs *P. minutus* et *P. microps* dans des microhabitats différents découle d'un choix de proies différent, limitant ainsi toute compétition interspécifique. Le décalage temporel de la période de reproduction entre *P. minutus* et *P. lozanoi* (FONDS, 1973 ; HAMERLYNCK *et al.*, 1986 ; HAMERLYNCK & CATTRISSE, 1994) réduit aussi la compétition interspécifique.

## 4.2.2. *Dicentrarchus labrax*

### 4.2.2.1. Ration alimentaire

Quels que soient le moment de la marée, l'heure de marée haute, l'amplitude de marée, le mois, la saison ou l'année, les jeunes bars du groupe 0 se sont alimentés dans les marais salés de la baie du Mont Saint-Michel. L'alimentation ne varie pas significativement en fonction des amplitudes de marées et de l'heure de la marée. En moyenne, ils prélèvent au minimum l'équivalent de 8% de leur poids frais par marée. Deux étapes peuvent être observées en fonction de l'état de la marée. Au début du flot, 53% des poissons ont un estomac vide et une ration instantanée de 3%. Le flot concentre de grandes densités de mysidacés dans les chenaux (essentiellement *Neomysis integer*) provenant des eaux marines côtières (ZAGURSKY & FELLER, 1985 ; CATTRIJSSE *et al.*, 1994). Ces crustacés deviennent alors hautement accessibles pour les bars, expliquant que *N. integer* est la proie la plus importante durant le flot. A la fin du flot, seulement 20% des jeunes bars ont un estomac vide et %Ir augmente jusqu'à 7%. Durant le jusant, les bars continuent à s'alimenter : quand ils retournent dans les vasières, seulement 1% des individus ont un estomac vide le %Ir moyen est de 13%. La proie principale est alors l'amphipode *Orchestia gammarellus*, lequel est une des espèces des plus abondantes des marais salés de la Baie du Mont Saint-Michel (FOUILLET, 1986). Ce crustacé s'alimente essentiellement des macrodétritus des halophytes et des diatomées des marais salés (CREACH *et al.*, 1997). *O. gammarellus* est fortement accessible pour les bars durant les marées de grandes amplitudes, chaque fois que les chenaux et/ou la végétation des marais sont inondés (dans 43% des marées environ). Ainsi, le groupe 0 des bars apparaît être une écophase au comportement alimentaire opportuniste comme cela est souvent le cas pour de nombreuses espèces du necton des marais salés (E.G., BARRY *et al.*, 1996 ; KNEIB, 1997A). Les faibles valeurs des indices de vacuité et l'importante quantité d'aliment prélevée durant le peu de temps où les marais salés sont accessibles nous permet de confirmer la voracité de cette écophase (E.G., LABOURG & STEQUERT, 1973 ; HERVE, 1978 ; FERRARI & CHIEREGGATO, 1981 ; ROBLIN & BRUSLE, 1984 ; PICKETT & PAWSON 1994 ; PAWSON & PICKETT, 1996).

Après octobre, la température de l'eau chute rapidement en baie du Mont Saint-Michel. Elle est très souvent inférieure à 10°C en novembre. Comme pour de très nombreuses espèces ichtyologiques, la température est le facteur majeur influençant la prise alimentaire et par conséquent la croissance des jeunes bars (ALLIOT *et al.*, 1983 ; RUSSELL *et al.*, 1996). En conditions expérimentales, la prise alimentaire de ces jeunes poissons diminue rapidement à des températures inférieures à 10°C et s'arrête pour des températures inférieures à 7°C (TESSEYRE, 1979 ; LANCASTER, 1991 ; RUSSELL *et al.*, 1996). Ainsi, la chute des densités de bars et de leur activité trophique en automne et en hiver semble découler des baisses de températures.

### 4.2.2.2. Régime alimentaire

Excepté LABOURG & STEQUERT (1973) qui trouvent d'importantes quantités d'insectes dans l'alimentation des jeunes bars, de nombreux auteurs (E.G., FERRARI & CHIEREGATO, 1981 ; APRAHAMIAN & BARR, 1985 ; PICKETT & PAWSON, 1994 ; PAWSON & PICKETT, 1996) ont observé que le régime alimentaire est largement dominé par les petits crustacés (copépodes, mysidacés, amphipodes et isopodes). Durant cette étude, 17 et 18 taxa ont été trouvés dans les estomacs respectivement lors du flot et lors du jusant. Tous les items décrits dans les autres études ont été trouvés, mais le mysidacé *Neomysis integer* est la proie la plus importante lors du flot et l'amphipode *Orchestia gammarellus* lors du jusant. Tous les autres items sont des proies accessoires, excepté le polychète *Hediste diversicolor* abondant en septembre 1997 durant la période majeure de recrutement de cette espèce (GILLET, 1986) devenant alors hautement accessible pour les petits prédateurs que sont les bars et les gobies. Ce résultat confirme que les polychètes peuvent constituer une importante proie pour l'alimentation des jeunes bars

comme l'on déjà montré d'autres auteurs (KENNEDY & FITZMAURICE, 1972 ; LEAUTE, 1984 ; KARA & DERBAL, 1996).

L'alimentation évolue aussi parallèlement à la croissance linéaire des jeunes bars du groupe 0 : lors du flot, la taille des items alimentaires augmente avec celle du prédateur. En juin et juillet les copépodes sont les items alimentaires les plus importants ; ce sont de petites proies benthiques attractives pour les tous petits bars. Au cours des saisons, la taille des proies augmente (données non publiées) : les petites proies comme les copépodes disparaissent et les proies de tailles plus importantes comme le sphérome *Sphaeroma rugicauda* apparaissent. Toutefois, lors du jusant, c'est à dire après leur passage dans les marais salés, *O. gammarellus* est toujours l'item alimentaire le plus important pour les jeunes bars du groupe 0.

Cette étude a montré que l'alimentation des jeunes bars est directement liée à leur comportement démersal et qu'ils prélèvent les proies les plus disponibles dans l'environnement qu'ils colonisent, bien que les items terrestres tels que les arachnides et les insectes, abondants dans la végétation des marais de la baie du Mont Saint-Michel (FOUILLET, 1986), sont peu communs dans l'alimentation des jeunes bars. Toutefois, l'alimentation est similaire lorsque la végétation des marais est inondée ou non. *O. gammarellus* est toujours l'item alimentaire dominant. Ces observations suggèrent que, durant le peu de temps de résidence dans les marais salés, les jeunes bars ne doivent pas coloniser la végétation des marais mais rester et s'alimenter dans les chenaux et/ou dans les zones adjacentes proches où de grandes concentrations d'aliments sont disponibles.

#### 4.2.3. Conclusions sur les microcarnivores

Lors de chaque marée, les gobies du genre *Pomatoschistus* et les jeunes bars prélèvent en moyenne entre 3% et 8% de leur poids frais en proies provenant des chenaux et de la végétation des marais salés. Les bars et les gobies buhottes préfèrent le mysidacé *Neomysis integer* lors du flot et l'amphipode *Orchestia gammarellus* lors du jusant. Si *O. gammarellus* fait partie du régime alimentaire de *P. lozanoi*, *N. integer* reste toutefois la proie principale lors du flot et du jusant. Cette étude confirme l'hypothèse générale disant que les juvéniles du necton colonisent les chenaux intertidaux des marais salés pour venir s'alimenter de la production secondaire (E.G., HELFMAN, *et al.*, 1983 ; KLEYPAS & DEAN, 1983 ; ROUNTREE & ABLE, 1992 ; SZELDLMAYER & ABLE, 1993).

Nous avons estimé dans ce chapitre que les rations alimentaires moyennes (par rapport à leur poids frais et par marée) étaient de 2,5% pour *Pomatoschistus lozanoi*, 4% pour *P. minutus* et 8% pour *Dicentrarchus labrax*. Mais, ce sont des valeurs minimales surtout concernant les jeunes bars. En effet, la prise rapide d'aliment et le maintien constant d'un estomac plein durant la digestion favorise l'assimilation des proies (GODIN, 1981). Chez les jeunes bars, les nombreux mysidacés trouvés dans les estomacs lors du flot sont absents lors du jusant. Ils sont certainement assimilés plus rapidement que *Orchestia gammarellus* ingérés dans les marais. En juin, juillet et septembre,  $\Delta\%I_r$  est  $\geq 10\%$ . Nous pouvons donc estimer que les jeunes bars prélèvent certainement plus de 10% de leur poids frais en proies provenant des marais salés.

L'absence d'une véritable compétition trophique entre *P. minutus* et *P. lozanoi* dans les marais salés de la Baie du Mont Saint-Michel a été montrée dans ce chapitre. Mais, comme le suggère PIHL (1985), si les différentes espèces de gobies sont rarement en compétition, elles peuvent l'être avec d'autres poissons tels que les jeunes bars du groupe 0 qui exploitent les mêmes proies principales (*O. gammarellus* et mysidacés) dans ces mêmes zones humides. Mais celle-ci est certainement aussi limitée qu'entre les deux espèces de gobiidés

sympatriques car la taille des proies suit celle des jeunes bars. Or ces derniers ont une taille plus importante que les gobies. Chacune de ces deux communautés (bars *vs.* gobies) n'exploite donc pas les mêmes cohortes de proies. Toutefois, une analyse croisée entre le régime alimentaire et la répartition spatio-temporelle est nécessaire pour préciser comment un peuplement diversifié de poissons utilise les ressources trophiques des marais salés intertidaux.

### 4.3. Implications écologiques : fonctions trophiques des marais salés macrotidaux

Les quatre espèces ichtyologiques étudiées colonisent les marais salés afin d'exploiter la forte productivité de ces zones humides. En effet, les mulots sont des espèces limno-benthophages. Ils exploitent principalement la production primaire (diatomées et détritiques des halophytes des marais salés). Les gobies et les jeunes bars sont des petits zoobenthophages et zooplanctonophages. Ils exploitent la production secondaire (spécialement *Orchestia gammarellus* et *Neomysis integer*).

*O. gammarellus* est une espèce résidente des marais salés (LINCOLN, 1979 ; FOUILLET, 1986). Cet amphipode se nourrit essentiellement de détritiques des plantes supérieures des marais et de diatomées benthiques produites à la surface de ces zones humides (CREACH, 1995 ; CREACH *et al.*, 1997). Toutefois, ce crustacé n'est disponible que lorsque les chenaux et/ou la végétation des marais salés sont inondés. *N. integer* est un mysidacé estuarien (LINCOLN, 1979 ; HAYWARD & RYLAND, 1998). Il est présent et se déplace dans les masses d'eau où il est entraîné vers les marais salés. De ce fait, il est accessible pour les prédateurs tout au long du cycle de marée. Les denses ségrégations de matériels détritiques à l'intérieur des chenaux des marais salés attirent ce crustacé qui entre alors dans les chenaux pour se nourrir de ces détritiques (ZAGURSKY & FELLER, 1985 ; CATTRISSE *et al.* 1994). Ce mysidacé joue un rôle majeur dans les chaînes trophiques détritiques des eaux côtières marines et estuariennes (MEES & HAMERLYNCK, 1992 ; HOSTENS & MEES, 1999). *N. integer* est l'item alimentaire principal durant le flot pour les petits prédateurs ichtyologiques (spécialement les bars et les gobies). Ainsi, ces petits prédateurs exploitent indirectement la forte production primaire des marais salés. Nous pouvons donc conclure que la productivité primaire des marais salés macrotidaux européens et plus particulièrement ceux de la baie du Mont Saint-Michel joue un rôle fondamental dans le support des populations ichtyologiques des baies, estuaires et des zones côtières adjacentes par la voie de leurs fonctions trophiques et de nourriceries bien que ce rôle reste encore à être quantifié et comparé vis à vis des autres milieux disponibles.

Pour diverses raisons techniques (capturabilité, analyses des régimes alimentaires, biométrie, *etc.*) nous avons pu seulement analyser les poissons d'une taille minimale de 20 mm. Les plus petits poissons (< 20 mm) sont abondants au printemps et au début de l'été. Or c'est durant cette période que les rations alimentaires observées sont maximales. Ainsi, nous pouvons supposer que les plus petits poissons (< 20 mm) dépendent encore plus de la forte productivité des marais salés.

*O. gammarellus* n'est pas la seule espèce résidente de ces marais salés macrotidaux. Dans la végétation halophile, les insectes et les araignées sont aussi très abondants (FOUILLET, 1986). Les décapodes (*Carcinus maenas*), les amphipodes (*Corophium volutator*), les isopodes (*Sphaeroma rigicauda* et *Eurydice pulchra*) les bivalves (Tellinidae et *Cardium* spp.) et les polychètes (*Hediste diversicolor*) sont aussi des composants importants de la faune invertébrée de la végétation et des chenaux des marais salés (CREACH, 1995 ; CREACH *et al.*, 1997 ; LANG, 1999 ; RADUREAU *et al.*, 1999). Tous ces invertébrés sont aussi des proies secondaires et accessoires des petits prédateurs ichtyologiques dans les marais. Il est aussi connu que les marais salés

soutiennent de grandes densités d'invertébrés et plus particulièrement d'invertébrés benthiques (E.G., KNEIB, 1984 ; WENNER & BEATTY, 1993 ; COVI & KNEIB, 1995 ; KNEIB, 1997A) qui sont usuellement des proies importantes pour de nombreuses espèces qui exploitent ces zones humides (BARRY *et al.*, 1996).

Les marais salés intertidaux sont donc un énorme réservoir de proies benthiques (zoobenthos, microflores, détritiques des halophytes) dont l'exploitation par l'ichtyofaune est optimisée par comportements trophiques différents suivant les espèces. Ces différentes stratégies alimentaires montrent clairement l'importante plasticité écologique et plus particulièrement trophique de ces espèces possédant une grande gamme de comportements afin de maximiser l'exploitation des milieux où sont concentrées les plus grandes quantités d'énergie disponibles. L'ichtyofaune n'exploite que les chenaux et leurs bordures avec les marais végétalisés. Ainsi, le grand réservoir de proies que sont les marais salés est très sous exploité par les poissons. Toutefois, nous pouvons conclure que cette zone humide joue certainement un rôle trophique important pour les grands mullets et les gobies et un rôle de nurserie pour les jeunes mullets (même si nous n'avons pas étudié cette écophase) et les jeunes bars. Mais peut-on quantifier ces deux rôles et par conséquent estimer leur importance dans l'écosystème baie du Mont Saint-Michel ?

### En résumé

Dans ce troisième chapitre sur l'activité trophique des principales populations dans les marais salés, nous avons prouvé que cette zone humide constitue bien une zone d'alimentation. En effet, les quatre espèces étudiées colonisent les marais salés avec un estomac vide et repartent en mer avec un estomac plein. La présence de marqueurs proies incontestables que sont les détritiques d'halophytes et les diatomées benthiques caractéristiques des chenaux pour les limnivores, et *Orchestia gammarellus* un crustacé résident des marais salés pour les microcarnivores confirme observation. Les chenaux fonctionnent alors comme un écotone où est concentré la nourriture.

---

## **CHAPITRE IV :**

**Importance des marais salés macrotidaux  
pour l'ichtyofaune :  
le cas de la croissance des jeunes bars**

---

# Importance des marais salés pour l'ichtyofaune : le cas de la croissance des jeunes bars.

## 1. Introduction

---

Nous avons montré dans les précédents chapitres que les marais salés Européens constituent une zone d'alimentation spécialement pour toutes les classe de taille des espèces estuariennes et pour les jeunes des espèces marines euryhalines. Ces espèces sont soit des espèces fourrage comme les gobies, soit des espèces halieutiques comme les bars et les mullets. Nous pouvons faire l'hypothèse que cette fonction a une large répercussion sur les stocks de poissons et de crustacés (cf., BOESCH & TURNER, 1984) et qu'il existe une relation étroite entre la surface des marais salés et les stocks pêchés comme cela a été montré par Turner (TURNER, 1977 ; TURNER, 1982). Leur prise en compte comme zones de nurricerie permettrait de comprendre le rôle fondamental qu'ils jouent dans le maintien les pêcheries des zones côtières adjacentes. Mais cette hypothèse et n'a jamais été vérifiée pour les marais salés Européens. Plusieurs raisons peuvent expliquer ce fait : (i) l'échantillonnage et la quantification des poissons dans les systèmes intertidaux sont particulièrement difficiles ; (ii) même si nous y arrivons, la méthode appliquée dans un milieu n'est pas transportable dans un autre à cause des particularités de chaque habitat comme les vasières, les marais salés ou les herbiers. Ainsi, une importante étape dans la connaissance des fonctions de chaque habitat pour l'ichtyofaune est de résoudre ce grand problème technique. Une des façons est d'utiliser des méthodes indirectes.

Plusieurs méthodes indirectes peuvent être citées dont l'utilisation des isotopes stables (E.G., CREACH, 1995 ; RIERA, 1995 ; CREACH *et al.*, 1997 ; KWAK & ZEDLER, 1997 ; PATERSON & WHITFIELD, 1997). Au début de notre étude, l'Université de Rennes ne possédant pas un équipement adéquat, nous avons espéré pouvoir utiliser cette méthode avec un partenaire externe. Mais pour des raisons indépendantes de notre volonté, nous n'avons jamais pu concrétiser notre collaboration. Toutefois, cette idée reste à l'ordre du jour. La seconde méthode indirecte intéressante est la modélisation mathématique. Des programmes de modélisation des réseaux trophiques tels qu'EcoPath (E.G., CHRISTENSEN & PAULY, 1992 ; ABARCA-ARENAS & VALERO-PACHECO, 1993 ; PAULY *et al.*, 2000) sont aujourd'hui disponibles. Nous sommes actuellement en phase expérimentale d'utilisation. Les résultats préliminaires obtenus ne peuvent être présentés dans ce rapport car plusieurs compartiments tels que la production primaire des algues benthiques sont encore inconnus. Toutefois, nous espérons faire aboutir ce projet à moyen terme. Il existe aussi de très nombreux modèles bioénergétiques (E.G., WINBERG, 1956 ; ELLIOTT & PERSSON, 1978 ; MANN, 1978 ; JOBLING, 1981 ; PENNINGTON 1985 ; SAINSBURY, 1986 ; JARRE *et al.*, 1989). La plupart concerne essentiellement les phases adultes et donne de mauvaises prédictions pour les postlarves et les juvéniles (POST, 1990 ; HANSEN *et al.*, 1993 ; MADON & CULVER, 1993 ; ARRHENIUS, 1998A). Le principe de ces modèles est basé sur le devenir des aliments consommés par les animaux étudiés (ARRHENIUS, 1998B) : l'énergie contenue dans les aliments est utilisée à la fois pour la maintenance et la croissance, une partie étant perdue lors de l'excrétion et dans les

éjectats (WINBERG, 1956 ; ELLIOTT, 1976 ; BRETT & GROVES, 1979). Bien que l'on dispose de quelques modèles pour prédire la croissance des poissons dans les populations naturelles (ELLIOTT, 1979 ; ALLEN & WOOTTON, 1982 ; ELLIOTT, 1982), les données existantes dans les différents travaux ne prennent pas assez en compte les variations du taux de croissance en fonction de l'âge. Elles ne peuvent donc pas être utilisées. Nous avons donc été contraints d'utiliser des relations simples employées assez fréquemment dans les analyses des taux de croissance en captivité.

L'objectif de ce chapitre est donc d'estimer l'importance des marais salés de la Baie du Mont Saint-Michel pour la croissance des jeunes bars du groupe 0 par une analyse mathématique simple qui nous l'espérons posera les bases d'une analyse plus fine. Ce chapitre est donc une tentative de quantification du rôle de nourricerie des marais salés macrotidaux européens.

## 2. Matériels et méthodes

---

Tous les bars utilisés lors de cette étude sont ceux capturés dans le site B des marais salés tous les 15 jours entre juin et juillet 1997 (cf., CHAPITRE II).

Pour chaque période de 15 jours, nous avons utilisé 3 indices : le taux de croissance spécifique (SGR, en % journalier), le taux de conversion alimentaire (FCR, en % de poids frais d'aliment) et l'indice de consommation alimentaire (FI, en % du poids frais individuel journalier) selon les recommandations de RUSSELL *et al.* (1996), de COVES *et al.* (1998) et de PERES & OLIVA-TELES (1999) :

$$\text{SGR} = 100 * [\ln (\text{BW}_f / \text{BW}_i) / \text{jour}] ;$$

$$\text{FCR} = 100 * (\text{SGR} / \text{FI}) ;$$

Avec  $\text{BW}_i$  et  $\text{BW}_f$  les poids initiaux et finaux des bars pour chaque période.

Tous les résultats concernant le régime alimentaire des bars de l'année dans les marais salés de la baie du Mont Saint-Michel ont été extraits du chapitre précédent (cf., CHAPITRE III). Rappelons que le contenu entier du tube digestif a été retiré de chaque bar d'une taille minimale de 20 mm, puis pesé au mg près afin de calculer la ration alimentaire instantanée (%Ir). La différence des rations alimentaires instantanées ( $\Delta\%Ir$ ) entre le flot et le jusant est supposée représenter la quantité minimale d'aliment prélevée dans les marais salés par chaque poisson et lors de chaque marée.

Les variations de croissances seront analysées par les tests paramétriques d'Anova (Anova) et de comparaison multiple de Tukey (Tukey) selon les procédures de SOKAL & RHOLF (1981).

### 3. Résultats

#### 3.1. Croissance

Entre juin et décembre 1997, 1 645 bars du groupe 0 (longueur à la fourche entre 12 et 112 mm) ont été capturés et analysés. Aucun bar n'a été capturé en décembre. Les tailles et les poids moyens augmentent respectivement de 17,4 mm à 90,6 mm et de 0,041 g à 9,760 g entre le début du mois de juin et la fin du mois de novembre (Tableau IV.1).

Périodes	FL (mm)		BW (g)		nombre de bars analysés
	moyenne	écart type	moyenne	écart type	
04 juin	17,4	2,3	0,041	0,018	52
20 juin	17,9	2,6	0,044	0,027	56
04-06 juillet	18,5	3,7	0,046	0,043	117
19-25 juillet	27,4	5,6	0,227	0,180	586
04 août	38,5	7,1	0,708	0,443	208
18 août	50,6	7,7	1,889	0,937	261
02 septembre	65,8	7,9	3,747	1,421	117
15 septembre	74,6	7,6	5,336	1,676	48
01 octobre	82,2	8,3	7,063	2,170	126
14 octobre	87,6	7,8	8,237	2,190	8
01 novembre	87,7	6,4	9,329	1,307	3
12-18 novembre	90,6	9,9	9,760	3,316	63

**Tableau IV.1.** Période de capture et estimation de la taille moyenne (FL en mm) et du poids moyen (BW en g) des différents bars capturés et analysés.

Toutefois, la croissance pondérale n'est significative qu'entre début juillet et fin septembre (Anova,  $F = 1591,202$ ,  $p < 0,001$  ; Tukey,  $p < 0,001$  dans tous les cas). En juin, octobre et novembre, les poids n'augmentent pas significativement (Tukey,  $p > 0,05$  dans tous les cas).

Entre début juin et fin novembre, le taux de croissance pondéral journalier est en moyenne de 3,3% (Tableau IV.2). Ce taux passe par un minimum pendant les phases de croissance ralentie précédant le mois de juillet (SGR entre 0,3% et 0,4%). Il est alors maximal entre le début et la mi-juillet (SGR = 9,4%). Il diminue rapidement de juillet à novembre où il n'est plus que de 0,3% par jour.

#### 3.2. Alimentation journalière

En ce qui concerne les très jeunes bars, seules des recherches effectuées sur la croissance dans les bassins d'élevage peuvent nous aider à répondre à notre problématique. Nous avons utilisé les résultats de CHERVINSKI & LAHAV (1979) qui ont étudié la croissance et les taux de conversion alimentaire de jeunes bars (entre 25 et 50 mm) élevés en bassin d'élevage. Les poissons ont été nourris avec des cladocères et des larves de chironomes. Ces auteurs ont estimé un taux de conversion (FCR) compris entre 21,7% et 45,5%.

En utilisant cette estimation et pour obtenir une croissance pondérale journalière moyenne de 3,3% en 1997, les jeunes bars de la baie du Mont Saint-Michel doivent alors consommer en moyenne entre 7,3% et 15,4% de leur poids frais par jour (Tableau IV.2). Par période de 15 jours, ce taux estimé d'alimentation varie entre 0,7% et 43,2% en fonction des taux de croissance et de la valeur du taux de conversion alimentaire utilisée. L'indice de

consommation alimentaire (FI) est maximum en juillet (entre 19,3% et 43,2%) et minimum en juin, octobre et novembre (entre 0,7% et 5,4%).

Périodes	SGR (% / jour)	FI (%) avec	
		FCR = 45,45%	FCR = 21,74%
04-05 juin	0,44	0,97	2,03
20 juin	0,30	0,65	1,36
04-06 juillet	9,39	20,66	43,19
19-25 juillet	8,75	19,25	40,25
04 août	7,01	15,42	32,24
18 août	4,57	10,05	21,00
02 septembre	2,76	6,08	12,71
15 septembre	1,72	3,78	7,90
01 octobre	1,18	2,60	5,44
14 octobre	0,69	1,52	3,18
01 novembre	0,32	0,71	1,48
12-18 novembre			
<b>Moyenne</b>	<b>3,34</b>	<b>7,34</b>	<b>15,35</b>

**Tableau IV.2.** Taux de croissance spécifique (SGR en % journalier) observé (pas de temps de 15 jours en moyenne) et indice de consommation alimentaire théorique calculé (FI en % du poids frais individuel journalier) en fonction des deux taux de conversion alimentaire extrêmes (FCR en % de poids frais d'aliment) proposés par la littérature.

### 3.3. Importance des marais salés

Sur toute la période d'étude et lors de chaque marée, les jeunes bars du groupe 0 pénètrent dans les marais salés macrotidaux avec une ration alimentaire instantanée (%Ir) moyenne de 5,1% et quittent cette zone humide avec une ration moyenne de 13,2% (Tableau IV.3). Chaque poisson prélève donc en moyenne lors de chaque marée un minimum de 8,2% de son poids frais en proies. Ces différences de rations alimentaires instantanées ( $\Delta\%Ir$ ) sont comprises entre 11,3% et 10,8% de juin à septembre. Elles diminuent en octobre ( $\Delta\%Ir = 5,7\%$ ) et sont minimales en novembre ( $\Delta\%Ir = 2,6\%$ ) (cf., CHAPITRE III).

Mois	%Ir +/- écart type		
	Flot	Jusant	Différence
juin	3,91 +/- 2,85	15,23 +/- 2,59	11,32
juillet	4,14 +/- 1,69	14,16 +/- 4,55	10,68
août	7,15 +/- 3,90	15,39 +/- 2,47	8,24
septembre	3,85 +/- 2,93	14,64 +/- 3,21	10,79
octobre	4,38 +/- 2,11	10,11 +/- 3,58	5,73
novembre	6,89 +/- 4,65	9,50 +/- 3,49	2,61
<b>Moyenne</b>	<b>5,05 +/- 3,02</b>	<b>13,17 +/- 3,32</b>	<b>8,23</b>

**Tableau IV.3.** Comparaison de la ration alimentaire instantanée moyenne (%Ir) observée lors du flot et du jusant, et quantité d'aliment minimale prélevée chez les jeunes bars lors de chaque marée (cf., CHAPITRE II).

Ainsi, si les bars s'alimentent chaque fois qu'ils le peuvent dans les marais salés, c'est à dire lorsque les hauteurs d'eau sont supérieures à 11,25 m, cette consommation permet une croissance journalière moyenne comprise entre 1,5% et 3,2% (Tableau IV.4).

Périodes	Nombre de marées utilisables	SRG observé (% / jour)	Avec FCR = 21,74%			Avec FCR = 45,45%		
			SGR (% / marée)	SRG théorique (% / jour)	Nombre minimal de marées	SGR (% / marée)	SRG théorique (% / jour)	Nombre minimal de marées
04-05 juin	8	0,44	2,46	1,23	3	5,14	2,57	2
20 juin	14	0,30	2,46	2,30	2	5,14	4,80	1
04-06 juillet	12	9,39	2,32	1,64	69	4,85	3,43	33
19-25 juillet	10	8,75	2,32	1,79	49	4,85	3,73	23
04 août	13	7,01	1,79	1,66	55	3,75	3,48	26
18 août	13	4,57	1,79	1,55	38	3,75	3,25	18
02 septembre	13	2,76	2,35	2,35	16	4,90	4,90	8
15 septembre	12	1,72	2,35	1,76	12	4,90	3,68	6
01 octobre	14	1,18	1,25	1,34	13	2,60	2,80	6
14 octobre	12	0,69	1,25	0,83	10	2,60	1,74	5
01 novembre	14	0,32	0,57	0,57	8	1,19	1,19	4
12-18 novembre								
<b>Total</b>	<b>127</b>	<b>3,34</b>	<b>1,79</b>	<b>1,54</b>	<b>274</b>	<b>3,74</b>	<b>3,21</b>	<b>132</b>

**Tableau IV.4.** Nombre de marées où la mer pénètre dans les chenaux, taux de croissance spécifique observé (SGR en % journalier), taux de croissance spécifique théorique par marée où la mer pénètre dans les chenaux (SGR en % par marée), taux de croissance spécifique théorique estimé en fonction du précédent (SGR en % journalier) et nombre minimal de marées permettant un taux de croissance spécifique observé entre les différentes périodes de capture des bars et selon le taux de conversion alimentaire utilisé (FCR en % de poids frais d'aliment).

Comparativement aux 3,3% de croissance journalière moyenne observée lors de cette étude, les marais salés peuvent donc permettre directement de 46 à 96% de la croissance totale de ces très jeunes poissons. Cette contribution estimée est très importante en juin et novembre ; pour atteindre le taux de croissance constaté, les poissons n'ont besoin de venir s'alimenter dans cette zone humide que respectivement lors de 1 à 3 marées et lors de 4 à 8 marées par période de 15 jours. Or pour ces mêmes mois, respectivement 8 et 14 marées ont une amplitude permettant aux jeunes poissons de venir exploiter la production secondaire des marais. A l'opposé, cette contribution est très faible en juillet ; les poissons doivent alors

venir s'alimenter dans cette zone humide lors de 23 à 69 marées. Or, seules 10 à 12 marées sont susceptibles d'être favorables ; c'est à dire 2 à 7 fois moins.

Mais, ces taux de croissance théorique sont forcément surévalués car pour certaines périodes, ils sont supérieurs au taux de croissance observé. Si on corrige ces valeurs (Tableau IV.5) en conservant le taux de croissance observé par période si les valeurs de taux de croissance théoriques calculés sont supérieur au taux de croissance observé, alors les marais salés peuvent permettre directement de 37% à 59% de la croissance totale de ces très jeunes poissons. Ce pourcentage corrigé est certainement plus proche de la réalité.

Périodes	SRG théorique corrigé	
	Avec FCR = 21,74%	Avec FCR = 45,45%
04-05 juin		
	0,44	0,44
20 juin		
	0,3	0,3
04-06 juillet		
	1,64	3,43
19-25 juillet		
	1,79	3,73
04 août		
	1,66	3,48
18 août		
	1,55	3,75
02 septembre		
	2,35	2,76
15 septembre		
	1,72	1,72
01 octobre		
	1,18	1,18
14 octobre		
	0,69	0,69
01 novembre		
	0,32	0,32
12-18 novembre		
<b>Total</b>	1,24	1,98

**Tableau IV.5.** Taux de croissance spécifique théorique corrigé (SGR en % par jour), selon le taux de conversion alimentaire utilisé (FCR en % de poids frais d'aliment).

## 4. Discussion et conclusions

Ces résultats nouveaux pour les marais salés européens méritent d'être confrontés à ceux obtenus d'une manière dispersée et sectorielle dans la littérature internationale si l'on veut pleinement démontrer les mécanismes qui conduisent à affirmer le rôle essentiel des marais salés pour la croissance des populations de bars du groupe 0 malgré l'accessibilité épisodique de la ressource.

### 4.1. La croissance

Sur les côtes bretonnes de la Manche, la ponte des bars survient entre mi-février et fin avril (BOULINEAU-COASTANEA, 1969). Les jeunes migrent ensuite vers les baies et les estuaires alentour pendant 2 à 3 mois (KELLEY, 1988 ; HCKETT & PAWSON, 1994). Ces milieux côtiers et les zones humides qui y sont associées sont alors considérées comme des nourriceries et des zones de refuges de première importance pour ces poissons (BOESCH & TURNER, 1984 ; KELLEY, 1988 ; cf., CHAPITRES I, II ET III). En Manche, les différentes nourriceries de bar fonctionnent indépendamment les unes des autres car il existe peu d'échanges entre les juvéniles des différentes régions (PAWSON *et al.*, 1987). Ainsi, la croissance des jeunes bars observée en baie du Mont Saint-Michel est très certainement due à des poissons y restant jusqu'à l'automne avant de retourner dans des eaux plus profondes lorsque les températures de la baie chutent rapidement (CLARIDGE & POTTER, 1983 ; APRAHAMIAN & BARR, 1985 ; LABOURG *et al.*, 1985 ; cf., CHAPITRES I ET II).

Lors de cette étude, nous avons estimé que la croissance pondérale moyenne des bars du groupe 0 est de 3,3% par jour. Ce taux de croissance observé est proche des valeurs estimées en bassin d'élevage. Pour des bars européens d'un poids inférieur à 13 g, il varie en moyenne entre 0,5 et 4,5% (ALLIOT *et al.*, 1974 ; 1979 ; CHERVINSKI & LAHAV, 1979 ; TIBALDI *et al.*, 1991 ; PEREZ *et al.*, 1997). Pour des tailles identiques, le bar rayé (*Morone saxatilis*) et un hybride croisé avec le bar blanc (*Morone chrysops*) ont un taux de croissance journalier qui varie entre 1 et 3% toujours en aquaculture (MILIKIN, 1982 ; 1983 ; BROWN *et al.*, 1992 ; NEMATIPOUR *et al.*, 1992 ; BROWN *et al.*, 1993 ; WEBSTER *et al.*, 1995). Comparativement, la croissance observée en baie est très proche des maxima de ces valeurs d'élevage. Cette observation, en complément avec la densité importante de juvéniles pouvant être capturée dans les vasières tidales et les marais salés (LEGENDRE, 1984 ; LAFFAILLE *et al.*, 1999 ; cf., CHAPITRES I ET II), confirme bien que l'ensemble de la baie du Mont Saint-Michel et surtout les marais salés constituent une nourricerie de première importance pour les bars de la région.

Toutefois, cette croissance observée est variable en fonction des mois considérés. Elle est faible en juin et maximale de juillet à la mi-août. Dans les étangs littoraux du Roussillon (Méditerranée, France), a été observée une même croissance rapide des jeunes bars de juillet à août (HERVE, 1978). Cette croissance plus lente des jeunes stades découle des modalités de recrutement dans les différentes nourriceries côtières. En effet, la ponte des bars est continue sur plusieurs mois (FERRARI & CHEREGATO, 1981 ; IEAUTE, 1984) et les juvéniles pénètrent en baie du Mont Saint-Michel de façon plus ou moins régulière de mars à début juillet (cf., CHAPITRES I ET II). Ces jeunes poissons viennent réduire la taille moyenne de la population en juin ; nous ne pouvons donc observer la croissance réelle.

Comme pour tous les poissons, la croissance des jeunes bars est connue pour varier en fonction des conditions abiotiques et environnementales des habitats où ils vivent. Le plus important semble être la température de l'eau (RUSSELL *et al.*, 1996), qui durant la première année a aussi une influence considérable sur les effectifs (PICKETT & PAWSON, 1994). Le bar est une

espèce eurytherme qui tolère des températures comprises entre 2 et 32°C (HIDALGO & ALLIOT, 1988). En baie du Mont Saint-Michel, c'est en juillet et août que les températures de l'eau sont très proches de la température optimale de croissance (22°C) pour des bars de moins de 1 an (TESSEYRE, 1979). A partir de fin août, la croissance diminue jusqu'à mi-novembre en relation avec la température de l'eau de la baie. A une température voisine de 14°C, TESSEYRE (1979) a montré, en élevage, un ralentissement net de la croissance du groupe 0 et en dessous d'une température de 10°C, le bar ne grossissait pas même s'il continuait à s'alimenter. Cette valeur seuil est de 7°C pour LANCASTER (1991) et 6°C pour RUSSELL *et al.* (1996). A la mi-novembre, en baie du Mont Saint-Michel, la température de l'eau est proche de 10°C et la croissance des bars n'est plus significative alors que ces poissons continuent à s'alimenter dans les marais.

La croissance des jeunes bars ne varie pas exclusivement en fonction de la température mais aussi en fonction des habitats (BARNABE, 1980 ; HCKETT & PAWSON, 1994). En effet, il existe aussi de fortes variabilités de croissance dans des milieux différents situés à latitude égale. Ces grandes amplitudes de variation soulignent la flexibilité et la plasticité des réactions du bar face à des conditions de milieu diverses (BARNABE, 1980). Par ailleurs, la croissance des bars varie aussi en fonction de nombreux autres facteurs abiotiques, mais dont l'importance est difficilement mesurable car ils agissent souvent en synergie. Par exemple, les optima de croissance pour une température donnée varient en fonction de la salinité (ALLIOT *et al.*, 1983).

## 4.2. L'alimentation

L'alimentation est un facteur intrinsèque pouvant aussi faire varier la croissance. Pour les bars, les relations entre la croissance et l'alimentation dépendent surtout de la ration alimentaire et de la température (HIDALGO *et al.*, 1987 ; RUSSELL *et al.*, 1996). Même si certains auteurs ont montré une relation directe entre le taux d'alimentation et la température du milieu (TESSEYRE, 1979 ; BARNABE, 1986 ; PASTOUREAUD, 1991) avec une diminution très importante pour des températures inférieures à 10°C (RAVAGNAN, 1984), il est difficile de séparer les effets de la température des autres facteurs abiotiques aquatiques (salinité, oxygène dissous, *etc.*), de la ration alimentaire (quantité, composition des nutriments, *etc.*) et de la taille des bars sur les paramètres de nutrition (TESSEYRE, 1979). Par exemple, la cinétique des enzymes peut être la cause principale de la diminution du taux de conversion alimentaire avec les faibles températures (GOOLISH & ADELMAN, 1984).

Dans les bassins d'aquaculture, le taux de conversion alimentaire des jeunes bars varie entre 17,4% et 74,6%. Il diminue aussi avec la température et la ration alimentaire (E.G., CHERVINSKY & LAHAV, 1979 ; ALLIOT *et al.*, 1984 ; HIDALGO *et al.*, 1987 ; HIDALGO & ALLIOT, 1988 ; LANCASTER, 1991 ; RUSSELL *et al.*, 1996 ; PÉREZ *et al.*, 1997). L'ensemble des données de la littérature nous a permis d'estimer que, pour pouvoir effectuer journalièrement une croissance pondérale moyenne de 3,3%, les jeunes bars doivent consommer en moyenne entre 7,3% et 15,4% de leur poids frais par jour. Ces valeurs de consommation sont supérieures à celles obtenues par CHERVINSKY & LAHAV (1979) (entre 5% et 10%) pour les mêmes taux de conversion alimentaire (entre 21,7% et 45,5%). En effet, à cause des températures de l'eau élevées entre le mois de juillet et le début du mois d'août, nous avons certainement sous-estimé le taux de conversion alimentaire. A partir de septembre, l'estimation de la consommation semble beaucoup plus réaliste et assez proche des valeurs calculées. Pour des bars de 3 à 16 g, la ration alimentaire de maintenance, c'est à dire celle permettant une croissance pondérale nulle, est de 0,7 à 2,3% par jour (RUSSELL *et al.*, 1996). Ce résultat est très proche de nos estimations de taux d'alimentation obtenues entre la fin octobre et le début novembre où la croissance pondérale n'est plus significative. En effet, pour un même poids et une même quantité d'aliment ingéré, l'augmentation de la température en juillet conduit à une meilleure conversion alimentaire ce qui se traduit par une augmentation significative de taux de croissance. Lors des températures

basses, la diminution de taux de conversion alimentaire ne permet plus de croissance mais simplement la maintenance.

### 4.3. Importance des marais salés macrotidaux

Dans les marais de la baie du Mont Saint-Michel, le régime alimentaire des jeunes bars est constitué d'insectes, d'arachnides, du polychète *Hediste diversicolor* et surtout de petits crustacés dont essentiellement l'amphipode *Orchestia gammarellus* (cf., CHAPITRE III). Se sont les invertébrés résidents les plus abondants des marais salés et des criches tidales (FOUILLET, 1986 ; REACH *et al.*, 1997). Toutes ces proies provenant des marais salés représentent près de 90% de la biomasse ingérée par les bars (cf., CHAPITRE III). Par conséquent, ces jeunes poissons exploitent la production secondaire des marais salés.

Généralement, dans les modèles bioénergétiques la période d'alimentation est supposée identique chaque jour bien qu'il y ait des différences temporelles dans la disponibilité des proies. Mais les poissons peuvent ne manger que quelques jours et/ou seulement lors d'une courte période dans la journée (ARRHENIUS, 1998B). Les très jeunes bars sont capables de survivre sans s'alimenter pendant près de 15 jours selon la température (DEPLANO *et al.*, 1991). C'est certainement le cas en baie du Mont Saint-Michel où les bars du groupe 0 ne peuvent venir exploiter les marais salés macrotidaux que lors de quelques courtes fenêtres temporelles : durant 43% des marées et seulement pour une ou deux heures à chaque fois (cf., CHAPITRE II). Toutefois, cette non-alimentation entre ces périodes de colonisation des marais salés est peu vraisemblable. La faune associée à d'autres milieux, comme celle des bouchots à moules constitue certainement un apport complémentaire (LAFFAILLE *et al.*, 2001). Les larves et juvéniles de bar sont connus pour avoir une activité alimentaire très plastique et flexible en fonction de la luminosité (SANCHEZ-VASQUEZ *et al.*, 1995) et de ne montrer aucune préférence nyctémérale (SHENKER & DEAN, 1979). Ainsi, il est tout à fait possible qu'un même bar puisse exploiter les marais lors de chaque marée pénétrant dans les chenaux. Dans ce cas, ces zones humides peuvent être responsables de 37% à 59% de la croissance pondérale annuelle des ces très jeunes poissons.

Les peuplements des zones côtières à travers le mode (baie, estuaire, lagune, *etc.*) sont dominés pondéralement et numériquement par des espèces qui utilisent ces systèmes comme zones trophiques (cf., CHAPITRES I ET II). C'est le cas en baie du mont saint Michel où les juvéniles de nombreuses espèces et quelques adultes accumulent de la biomasse du printemps à l'automne et migrent vers les eaux marines en automne. Certaines espèces, comme les mullets, prélèvent directement la production primaire et détritique produite par les marais salés, d'autres l'exploitent indirectement, comme les bars, en tant que consommateur secondaire. Ces espèces par leur migration intersystème et leur accumulation de biomasse participent aux transferts de matière organique depuis les marais salés vers les eaux marines (cf., CHAPITRE SUIVANT).

Dans un écosystème côtier du type de la Baie du Mont Saint-Michel, les différents types d'habitats (les vasières tidales, les marais salés, les estuaires, *etc.*) représentent des habitats hétérogènes dans le paysage. Or, les environnements hétérogènes peuvent directement influencer les comportements d'alimentations (MITTELBACH, 1986 ; WERNER & HALL, 1988) mais aussi, comme nous venons de le voir, la croissance des individus exploitant ces différents habitats. Les poissons qui utilisent les zones intertidales ont donc un avantage distinct par rapport aux autres espèces côtières et estuariennes car ils ont plus d'habitats disponibles (CAIN & DEAN, 1976). Certes les marais salés n'expliquent pas à eux seuls l'état des populations de bars et du stock exploitable sur toutes les côtes françaises. Nous devons néanmoins insister sur le fait que nos résultats confortés par des éléments provenant de la bibliographie montrent

qu'ils peuvent soutenir une grande partie de la croissance des stades les plus jeunes. Les systèmes côtiers caractérisés par des marais salés apparaissent donc comme des zones de nourriceries extrêmement importantes.

Les activités humaines peuvent altérer les habitats naturels des poissons côtiers mais aussi affecter la distribution et l'abondance des proies dont dépendent ces prédateurs pour leur alimentation et leur croissance (cf., CHAPITRE VI). L'altération et la destruction des zones humides côtières comme les marais salés peuvent avoir des effets indirects (altérations des réseaux trophiques par exemple) et/ou directs (disparition d'habitats essentiels pour les jeunes stades). Les estuaires, les lagunes et les baies sont connus depuis longtemps comme ayant une importante fonction de nourricerie vis à vis de nombreuses espèces. On oublie généralement l'ampleur des marais salés bordant les estuaires et les zones côtières, dont le rôle pour le maintien et la croissance des populations de très jeunes poissons de différentes espèces pouvant avoir une forte valeur économique comme le bar a, par ailleurs, été largement sous-estimé.

### **En résumé**

Dans ce quatrième chapitre nous avons effectué une première étape de quantification du rôle de nourricerie des marais salés. Notre analyse a montré pour la première fois que 40% à 60% de la croissance des bars du groupe 0 peuvent être soutenus par l'alimentation de ces poissons dans les marais salés.

---

## **CHAPITRE V :**

### **Participation de l'ichtyofaune aux flux intersystèmes de matière organique**

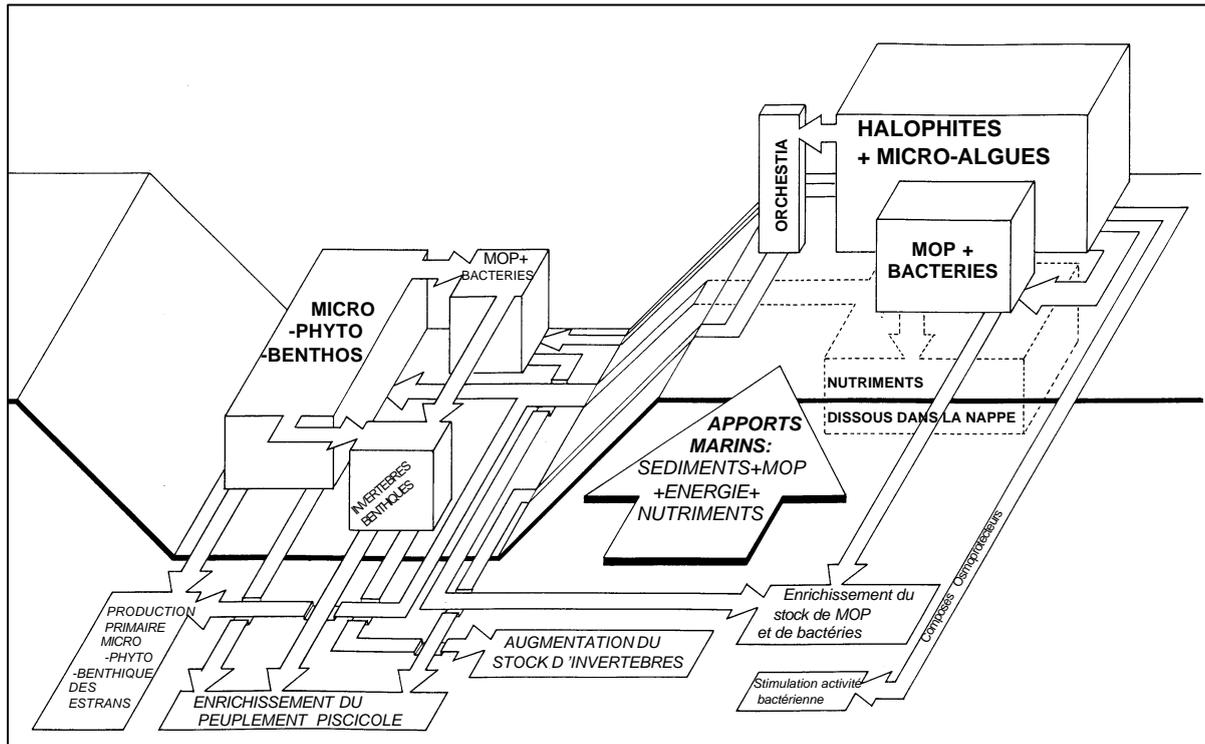
---

# Participation de l'ichtyofaune aux flux intersystèmes de matières organiques

## 1. Introduction

Dans les marais salés, les variations de fréquence et de temps d'inondation déterminent une zonation de la couverture végétale et de la production primaire. C'est le cas dans les marais de la baie du Mont Saint-Michel (E.G., BOUCHARD, 1996 ; BOUCHARD & LEFEUVRE, 1996 ; cf., CHAPITRE II) où la production primaire nette aérienne varie entre 107 +/- 26 g de poids frais par m<sup>2</sup> et par an pour les bas marais caractérisés par la puccinellie (*Puccinellia maritima*) et 1920 +/- 470 g.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> pour les marais moyens dominés par l'obione (*Atriplex portulacoides*). Toute la matière organique morte provenant de ces halophytes forment des macro-détritus qui peuvent être transportés dans la masse d'eau par les cycles de marées. Ces macro-détritus sont transformés en matière organique particulaire et en matière organique dissoute durant les processus de décomposition (PIECZYNSKA, 1993). Cet ensemble de matière organique peut être piégé dans les marais salés sous forme de litière ou transporté par les courants de marées vers les zones plus hautes des marais ou vers les eaux côtières adjacentes (BOUCHARD, 1996 ; TROCCAZ, 1996). Toutefois, contrairement aux marais Nord américains de la côte ouest de l'Atlantique qui peuvent exporter 45% de leur production de matière organique (TEAL, 1962) et même jusqu'à 100% en baie de Fundy (GORDON & CRANFORD, 1994), les marais salés européens, et plus particulièrement ceux de la baie du Mont Saint-Michel, exportent seulement 1% de leur production sous forme de macro-détritus (BOUCHARD, 1996). En effet, les faibles fréquences d'inondation des marais salés européens favorisent plus le dépôt de la matière organique morte sous forme de litière qui est décomposée et minéralisée plus tard in situ. Toutefois, dans leurs stades de maturité jeunes à moyens, les marais salés européens exportent de la matière organique dissoute et importent des matériaux particuliers principalement sous forme de particules de sédiment (E.G., BOUCHARD, 1996 ; TROCCAZ, 1996 ; TROCCAZ & GRAUD, 1996) (Figure V.1). D'autres flux existent aussi comme par exemple avec l'atmosphère par la pluviosité et l'évapotranspiration (HERMOND & FIFIELD, 1981).

Aux Etats-Unis comme en Europe, les flux de matière organique et de nutriments entre les marais salés et les eaux marines côtières adjacentes ont presque exclusivement été estimés par les mesures de matière organique et de nutriments transférés par les vecteurs abiotiques tels que les courants de marées et le drainage (E.G., TEAL, 1962 ; VALIELA & TEAL, 1979 ; NIXON, 1980 ; DAME *et al.*, 1986 ; CHAMBERS *et al.*, 1992). C'est aussi le cas en baie du Mont Saint-Michel (E.G., LEFEUVRE *et al.*, 1994 ; TROCCAZ *et al.*, 1994 ; BOUCHARD, 1996 ; TROCCAZ, 1996 ; TROCCAZ & GRAUD, 1996 ; LEFEUVRE *et al.*, 2000). Ces flux ont été analysés en terme de processus physique et chimique dépendant essentiellement de l'amplitude de marée, de la vitesse et de la force des courants.



**Figure V.1.** Présentation schématique des échanges de matière organique entre la végétation des marais salés, les chenaux et les eaux marines côtières (LEFEUVRE *et al.*, 2000).

A côté de ces processus physiques et biogéochimiques, le rôle joué par la faune en tant que vecteur biotique (selon la définition de FORMAN, 1981) dans les flux de matière organique, a reçu peu d'attention dans le fonctionnement global des écosystèmes et plus particulièrement systèmes estuariens (BILDSTEIN *et al.*, 1992). Pourtant, les animaux peuvent exporter de la matière organique depuis les marais où ils s'alimentent vers d'autres écosystèmes où ils se reposent et/ou se reproduisent. Par exemple, FEUNTEUN & MARION (1994) et MARION *et al.* (1994) ont montré que 6% du phosphore entrant dans un lac de l'ouest de la France sont dus aux oiseaux. Haines (1977) est un des premiers à avoir pensé que l'ichtyofaune pourrait avoir un rôle dans les échanges entre les marais salés et le milieu marin (Figure V.2). Mais il n'a jamais quantifié son hypothèse.

Des transferts de matière organique entre et/ou à l'intérieur des écosystèmes par l'ichtyofaune peuvent être observés dans de nombreux environnements. La fréquence et la quantité de ces flux dépendent essentiellement des comportements migratoires des différentes espèces.

Les espèces amphihalines et plus particulièrement les salmonidés sont connus depuis déjà quelques années comme responsables de l'importation d'une importante quantité de nutriment dans les hydrosystèmes continentaux oligotrophes (E.G., KROKHIN, 1975 ; DURBIN *et al.*, 1979 ; NORTHCOTE, 1988 ; ELLIOTT *et al.*, 1997). En effet, de nombreux salmonidés meurent après leur reproduction dans les hydrosystèmes continentaux. Le résultat est qu'ils importent alors de la matière organique morte sous forme de biomasse corporelle qui est rapidement dégradée et minéralisée sur place. ELLIOTT *et al.* (1997) ont estimé que dans un bassin versant du Nord Est de l'Angleterre, les adultes de salmonidés étaient responsables de l'importation de 26 à 40 tonnes par an de carbone organique alors que simultanément, les jeunes smolts en exportaient entre 2 et 4,5 tonnes par an. KROKHIN (1975) a même montré que les carcasses des saumons morts après leur reproduction peuvent être responsables de l'apport de plus de 40% du phosphore allochtone du lac Dalnee en Russie. Dans la même idée, les anguilles européennes et américaines (*Anguilla anguilla* et *A. rostrata*) transfèrent de la matière organique vivante

sous forme de biomasse entre les eaux continentales où elles grandissent et la mer des Sargasses (Golfe du Mexique) où elles se reproduisent et certainement meurent (LAFFAILLE *et al.*, 2000). Nous pouvons aussi citer des exemples de transferts entre les eaux marines et estuariennes lorsque les larves et les juvéniles s'alimentent les premiers mois de leur vie dans un système avant de migrer dans un autre. Par exemple, il est connu qu'une espèce d'aloise (*Brevoortia patronus*), qui soutiennent une des plus importantes pêcheries commerciales de l'Amérique du Nord, grossit et par conséquent accumule de la biomasse corporelle dans les estuaires, ce qui correspond à une importante source de matière organique pour les eaux marines côtières où elle migre après (DEEGAN, 1993). Durant cette migration, il a été estimé que ces aloses exportent entre 5% et 10% de la production primaire totale de ces estuaires. Ainsi, par ce que la reproduction, l'alimentation des jeunes, l'alimentation des adultes et le repos sont localisés dans des systèmes différents, d'importantes quantités de nutriments et de matière organique peuvent être transférées durant les migrations des espèces amphihalines.

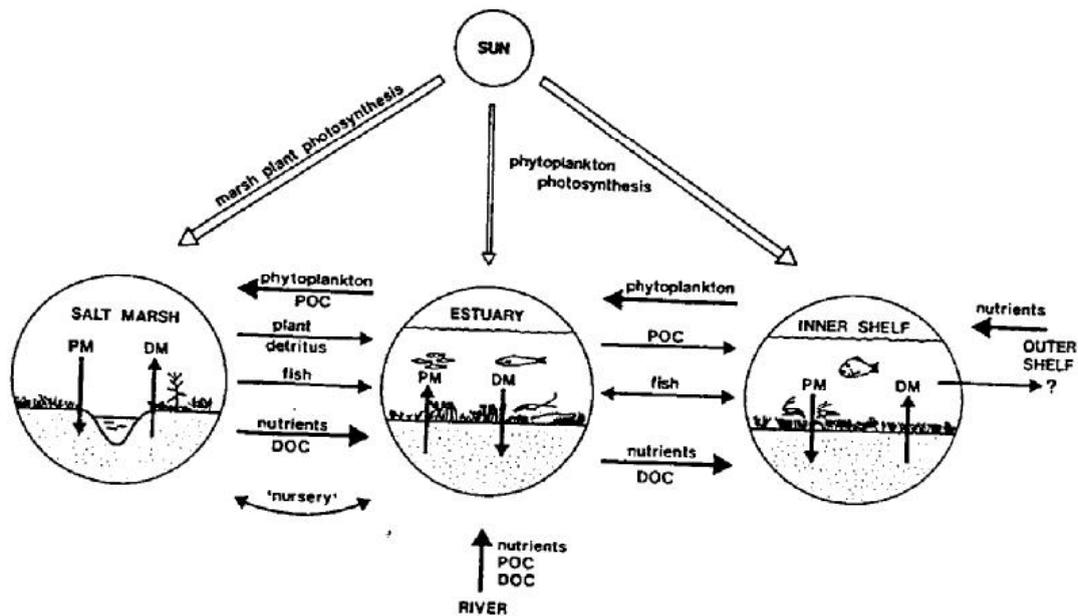


Figure V.2. Modèle théorique des échanges entre les marais salés, les estuaires et les eaux marines côtières d'après les recherches des années soixante dix (HAINES, 1977).

Mais les flux de matière organique entre systèmes peuvent aussi être dus à des espèces effectuant des migrations trophiques saisonnières et même journalières. Différents exemples d'incursions de ces poissons dans des habitats comme les prairies subtidales pour venir s'y alimenter peuvent être cités. C'est le cas d'un sparidé herbivore *Salpa salpa* qui consomme 24 g de carbone  $\cdot m^{-2} \cdot an^{-1}$  de *Posidonia oceanica*, 4,8 g de carbone  $\cdot m^{-2} \cdot an^{-1}$  d'épiphytes et 13 g de carbone  $\cdot m^{-2} \cdot an^{-1}$  d'algues épipéliques (HAVELANGE *et al.*, 1997). La matière organique est alors essentiellement transférée sous forme de contenus digestifs.

Ces quelques exemples montrent qu'il existe bien un transfert de nutriment et de matière organique par les poissons durant leurs déplacements entre des systèmes adjacents. Mais qu'en est-il plus particulièrement dans les marais salés intertidaux ?

Les oiseaux ne se pas les seuls représentants de la faune à pouvoir participer aux flux intersystèmes depuis les marais. En effet, nous avons vu dans le chapitre II qu'une partie des poissons colonisant ces zones humides exploitent directement la production primaire (par exemple, les mullets) ou indirectement par l'intermédiaire de la production secondaire (par exemple, les gobies et les jeunes bars). Cette matière organique consommée est alors

transférée par ces poissons vers les eaux marines adjacentes par différentes formes dont les trois principales sont :

1. sous forme de contenus digestifs correspondant à la partie ingérée ;
2. sous forme de biomasse corporelle et de métabolisme correspondant à la partie assimilée ;
3. sous forme de fécès correspondant à la partie non assimilée.

L'objectif de ce chapitre est de quantifier la quantité de matière organique transférée par l'ichtyofaune entre les marais salés et les eaux marines côtières adjacentes afin d'estimer le rôle de l'ichtyofaune dans ces flux intersystèmes et par conséquent dans le fonctionnement global de la zone intertidale de la baie du Mont Saint-Michel. Toutefois, nous n'étudierons que la forme particulière de la matière organique sous forme de contenu digestif.

## 2. Matériels et méthodes

---

La quantité de matière organique exportée par l'ichtyofaune depuis les marais salés dépend essentiellement de trois facteurs :

1. De la durée de submersion de chaque marée;
2. Des variations de l'abondance et de la structure du peuplement ;
3. De la quantité prélevée dans les marais par chaque espèce .

### 2.1. Quantité de nutriment prélevée par espèce

La quantité minimale prélevée par chaque espèce, à chaque marée, a été estimée dans le chapitre II. Pour chaque espèce étudiée nous avons ainsi calculé la ration instantanée alimentaire (%Ir) qui est la ration entre le poids du contenu digestif et le poids de chaque poisson. La différence de %Ir entre les poissons capturés durant le flot et le jusant représente la quantité de nutriment prélevée par chaque poisson dans les marais salés.

### 2.2. Proportion de matière organique

Les proportions de matière organique particulaire (POM) dans les contenus stomacaux ont été estimées par brûlage à 550°C après dessiccation à 50°C, pour les contenus digestifs de mulets (cf., CHAPITRE III).

Afin d'éliminer le carbone minéral, les échantillons ont été décarbonatés par de l'HCl (1 N, pH 2,0), rincés avec de l'eau distillée et lyophilisés. Les proportions de carbone organique total (%Ctot) et d'azote (%Ntot), et le ratio molaire C/N ont été déterminés par un analyseur CNH (Carbo-Erba 1500) selon les méthodes AOAC (1980). Cette analyse a été effectuée sur 10 échantillons de contenus stomacaux de mulets et 10 échantillons de proies principales des prédateurs.

### 2.3. Quantité de matière organique exportée

L'abondance et la composition du peuplement ichthyologique colonisant les marais ont été estimées dans le chapitre II. Nous utiliserons la valeur moyenne mensuelle. La durée de submersion de chaque marée est mesurée automatiquement. Il est alors possible d'estimer la quantité minimale moyenne de POM transférée dans les contenus digestifs des principaux poissons exploitant les marais salés macrotidaux pour chaque marée puis pour chaque mois.

$$\Sigma (\text{POM})_m = \text{CPUE}_m * t_m * (\Delta\%Ir * \%POM),$$

avec :  $\text{CPUE}_m$  = moyenne des CPUE par espèce ( $\text{g} \cdot \text{min}^{-1}$ ) durant le mois m;

$t_m$  = durée totale de submersion des marais et des chenaux durant le mois m ;

$\Delta\%Ir$  = quantité de nutriment prélevée par espèce durant le mois m ;

$\%POM$  = proportion de matière organique particulaire des nutriments prélevés par espèces durant le mois m.

## 3. Résultats

### 3.1. Quelles espèces ?

La communauté ichtyologique colonisant le site B des marais salés est largement dominée par les mulets, les gobies et les bars. Excepté les épinoches, toutes les autres espèces ont été essentiellement échantillonnées lors de courtes périodes sous les stades juvéniles (cf., CHAPITRE II). Durant leurs plus jeunes stades, nombre de poissons sont des microplanctonivores (RUSSEL, 1976) comme c'est par exemple le cas des jeunes mulets < 50 mm (E.G., HICKLING, 1970 ; ODUM, 1970 ; ELABER & WHITFIELD, 1977 ; ALBERTINI-BERHAULT, 1980 ; ALMEIDA, 1996). Leurs proies étant transportées par les courants de marées, ces jeunes stades ne participent pas significativement aux flux de POM.

### 3.2. Quelles quantités prélevées ?

Ainsi, cinq espèces au minimum s'alimentent activement dans les marais salés intertidaux de la baie du Mont Saint-Michel : les mulets > 50 mm (essentiellement *Liza ramada* et *Liza aurata*), *Pomatoschistus minutus*, *P. lozanoi* et les jeunes *Dicentrarchus labrax*.

Lors de chaque marée, *Liza ramada* > 100 mm exploite, prélève et exporte en moyenne 8% de son poids en un mélange de sédiment et de production primaire des marais salés (les détritiques des halophytes et les diatomées). Cette dernière correspond en moyenne à 31% de POM, 5,7% +/- 1,3 de Ctot et 0,8% +/- 0,2 de Ntot. Le faible écart-type du ratio C/N (C/N = 8,7 +/- 0,9) indique que les différences entre individus sont relativement faibles (cf., CHAPITRE III). Afin d'estimer l'importance relative des exportations par les mulets, nous devons faire l'hypothèse que les autres mulets exploitent les mêmes quantités.

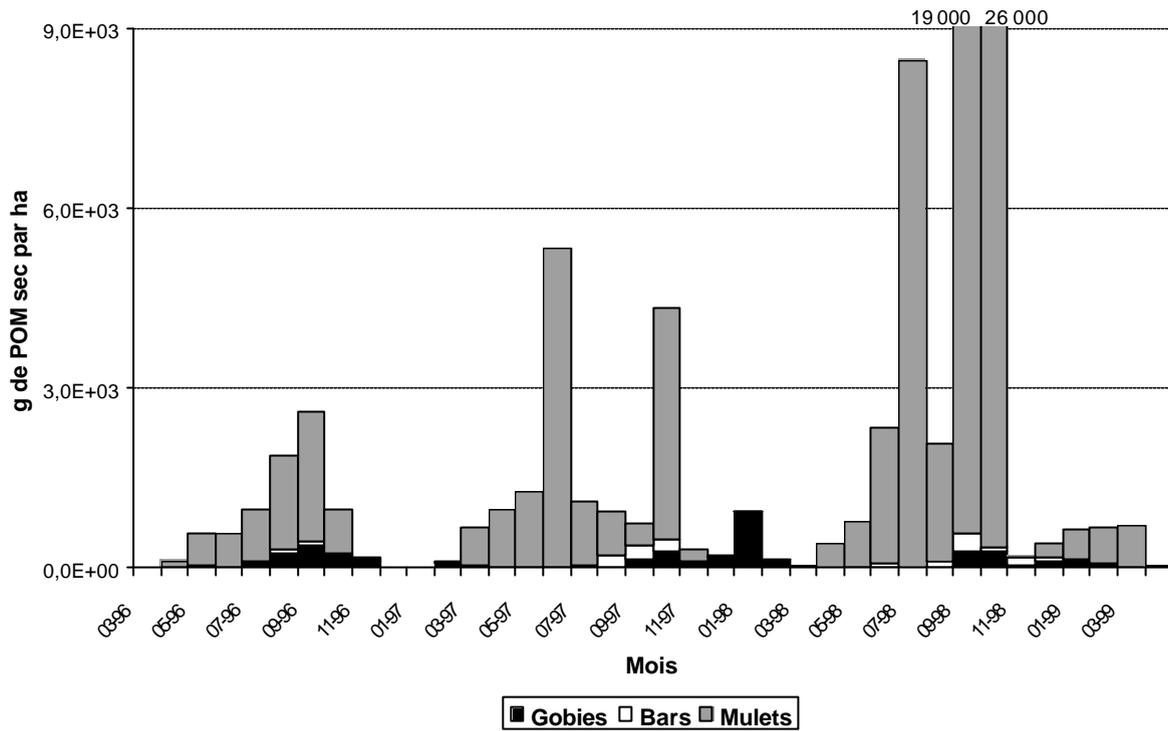
Les gobies et les bars exploitent indirectement la production primaire par l'intermédiaire de leurs proies et plus particulièrement *Orchestia gammarellus* qui s'alimentent de la production primaire des marais (cf., CHAPITRE III). Les proportions de carbone et d'azote obtenues chez *O. gammarellus* sont proches des valeurs obtenues par CREACH (1995) sur ce même crustacé : 50,9% +/- 4,1 de Ctot, 8,7% +/- 1,0 de Ntot et un C/N = 9,7% +/- 0,9.

### 3.3. Quelles quantités exportées ?

Sur cette base, nous pouvons estimer les flux dus à l'ichtyofaune par mois (Figure V.3). Durant cette étude, un total compris entre 0 et 26 kg.ha<sup>-1</sup> de POM sec est exporté mensuellement depuis les marais salés vers les eaux marines côtières. En moyenne, 93% de cette exportation est due aux mulets, 5% aux gobies et 2% aux bars. Mais en hiver, les gobies sont responsables de plus de 70% des flux de POM par le vecteur biotique poisson.

Le site d'étude B a une position centrale dans les marais salés de la Baie du Mont Saint-Michel, nous permettant de faire l'hypothèse de sa représentativité géographique. L'extrapolation de nos données nous permet alors d'estimer que l'ichtyofaune est responsable de l'exportation annuelle de 30 à 250 tonnes de POM, comprenant 6 à 52 tonnes de carbone organique total et de 1 à 9 tonnes d'azote total. Bien qu'une partie de cette POM exportée puis excrétée et dégradée puisse être réimporté plus tard dans les marais par les courants sous forme particulaire ou dissoute, cette source d'importation est très certainement relativement faible comparée aux autres sources. Ainsi, cette communauté ichtyologique apparaît être un

vecteur biotique dans les flux de matières organiques, et elle doit jouer un rôle certainement significatif dans les budgets d'énergie des environnements côtiers.



**Figure V.3.** Transferts mensuels de matière organique particulaire (POM) par les poissons entre les marais salés et les eaux marines côtières en baie du Mont Saint-Michel entre mars 1996 et avril 1999.

## 4. Discussion et Conclusions

Afin d'améliorer nos connaissances sur les cycles biogéochimiques côtiers, il est intéressant de comparer les flux dus aux vecteurs abiotiques tels que les courants de marée et les flux dus aux vecteurs biotiques tels que les poissons. C'est ce que nous comptons faire au cours des trois cycles de marée que nous avons suivis (cf., CHAPITRE II). Malheureusement, pour des raisons matérielles (pannes d'un appareil de mesure) et un problème de collaboration (défection d'un partenaire pendant la période de suivi pour cause de vacances), aucune comparaison directe ne peut actuellement être effectuée. Toutefois, des données du début des années quatre vingt dix (TROCCAZ *et al.*, 1994 ; TROCCAZ & GRAUD, 1996 ; TROCCAZ, 1996), nous permettent des comparaisons indirectes. A l'échelle de la baie, les marais salés sont exportateurs de POM. Entre 1991 et 1994, cette exportation a été estimée entre  $0,7 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$  et  $5,8 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$  d'azote total, et entre  $83,3 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$  et  $114,2 \text{ g.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$  de carbone organique total. Mais à cause de nombreuses incertitudes, cette comparaison est très difficile. En effet, il existe une importante hétérogénéité temporelle dans les budgets de POM, que se soit par les vecteurs abiotiques ou biotiques. De plus, il n'est pas certain que notre site d'étude est représentatif des marais salés de la baie comme nous en avons fait l'hypothèse ; car la productivité et par conséquent la matière disponible pour les transferts dépend de nombreux paramètres (cf., CHAPITRE II). Il en est de même vis à vis de l'ichtyofaune car LABOURG *et al.* (1985), SALGADO (EN PREPARATION), et notre étude (cf., CHAPITRE II) ont montré un gradient décroissant d'abondance des vasières aux hauts marais. Enfin, les 4 000 ha de marais salés n'ont pas tous le même âge et près de 30 ha de zones pionnières colonisent les vasières chaque année (LEVASSEUR *et al.*, 1995). Or il est connu que les marais salés ont tendance à exporter de plus en plus de POM avec l'âge (E.G., DAME & LEFEUVRE, 1994). Tous ces paramètres sont une grande source de variabilité dans ces comparaisons. Mais par cette première approche, nous pouvons estimer que cette communauté ichtyologique est responsable des transferts, pour une part qui reste encore à mesurer (certainement entre 1 et 10% selon les marées), des flux de carbone et d'azote depuis les marais salés, et que ces flux varient temporellement et spatialement fortement.

Cette étude montre que les transferts de matières qui sont dus aux vecteurs abiotiques comme les courants de marée et le drainage sont quantitativement plus importants que ceux dus aux vecteurs biotiques que sont les poissons. Toutefois, ces deux types de transferts sont aussi qualitativement différents.

La première différence concerne le sens des transferts. Par le jeu des marées, les flux de matière par ce vecteur abiotique sont bidirectionnelles. A l'opposé, la matière organique transférée par les poissons est essentiellement dans le sens marais salés – eaux marines côtières.

La seconde différence concerne la qualité de la matière organique transportée. Dans les marais salés, les vecteurs abiotiques transfèrent essentiellement de la matière organique dissoute, particulaire et sous forme détritique. Les débris de matière organique sont de faible valeur énergétique, sont rapidement décomposés et sont essentiellement utilisés par les espèces saprophages et détritivores (NIXON, 1980). La matière organique particulaire est incorporée dans les réseaux trophiques par les consommateurs primaires comme les filtreurs (CREACH, 1995 ; CREACH *et al.*, 1997 ; MEZIANE, 1997 MEZIANE *et al.*, 1997). La matière organique dissoute est utilisée directement par les producteurs primaires. Ainsi, nous pouvons estimer qu'une grande partie la matière organique transférée par les vecteurs abiotiques est intégrée par les bas niveau trophiques, au contraire de la matière organique transférée par les vecteurs biotique.

L'ingestion par l'ichtyofaune accélère le taux de renouvellement de la matière organique produite dans les marais salés, car cette matière organique est digérée et retourne plus rapidement dans les eaux marines côtières pour être finalement intégrée dans les réseaux trophiques adjacents. De plus, le pâturage est connu pour accélérer le taux de renouvellement des communautés de microalgues (E.G., COLIJN & DE JONGE, 1984 ; IE ROUZIC *et al.*, 1995) et par conséquent augmenter la productivité du milieu.

Ainsi, la participation de l'ichtyofaune dans le fonctionnement des marais salés doit être considérée différemment qu'un simple processus d'outwelling. En effet, bien que les exportations par les poissons soient quantitativement secondaires, elles sont de meilleure qualité et profitent à un niveau trophique plus élevé. Il ne faut donc pas considérer les flux bruts mais un ou des effets d'un système ou d'une composante sur un autre (cf., CHAPITRE IV). L'évaluation des flux doit alors se faire en terme fonctionnel plus qu'en terme quantitatif.

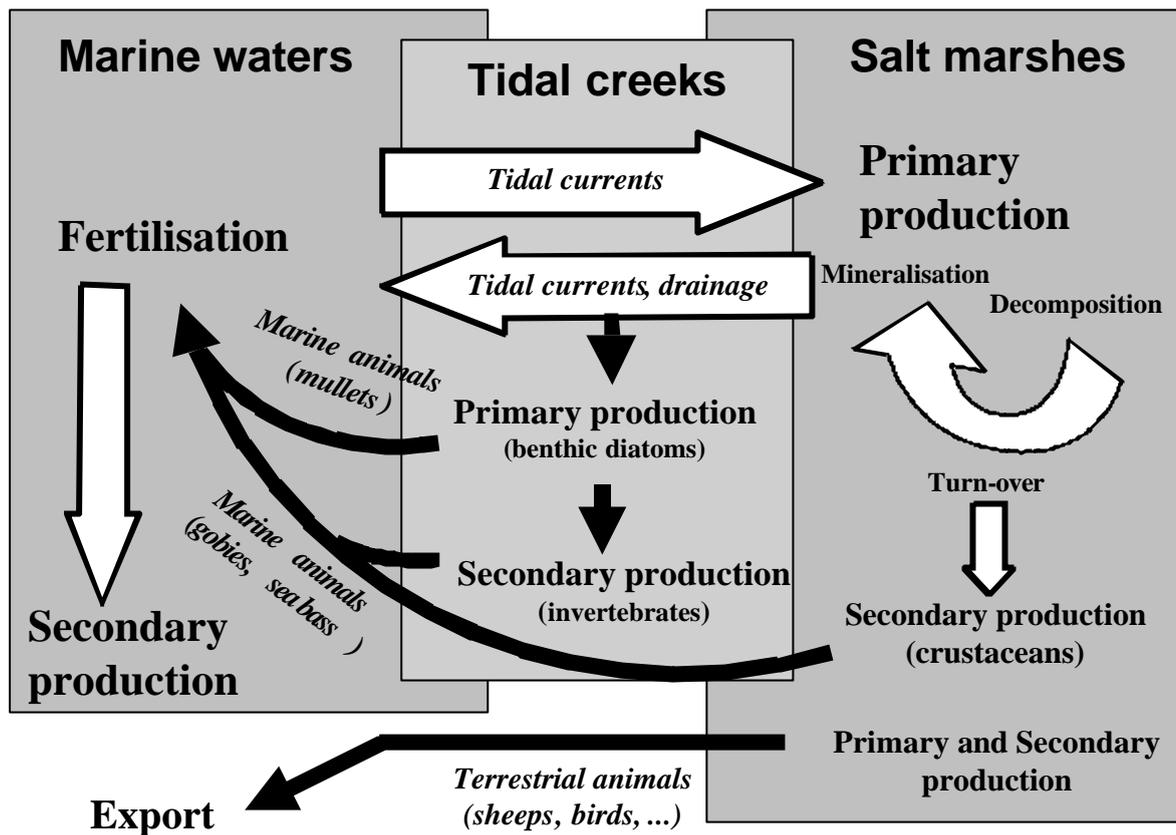
Les déplacements des masses d'eaux sont connus pour contrôler les flux de nutriments et de matière organique entre les hydrosystèmes. Le rôle des poissons comme vecteur biotique de matière organique entre ces zones dépend autant des espèces que de leur comportement migratoire. Les espèces amphihalines transportent essentiellement de la matière organique sous forme de biomasse corporelle lorsqu'ils migrent entre leur zone de reproduction et de croissance. Les migrations catadromes (par exemple par les anguilles argentées, les smolts, les jeunes esturgeons et aloses) permettent l'exportation de matière depuis les eaux continentales vers les eaux marines. A l'opposé, les migrations anadromes (par exemple par les civelles ou les adultes de salmonidés) permettent l'exportation de matière depuis les eaux marines vers les eaux continentales. D'autres espèces peuvent aussi transférer de la matière organique durant leurs migrations trophiques journalières entre les zones d'alimentation (comme les marais salés) et de repos (comme les eaux marines côtières). Cette exportation est alors sous forme de contenu digestif et d'aliments non assimilés et relâchés dans les systèmes sous forme de fécès. Les espèces ayant un déplacement trophique saisonnier, tels que les mullets, transfèrent la matière organique sous les deux formes : contenu digestif et biomasse corporelle.

La forte productivité des marais salés fournit une importante quantité d'aliments pour les invertébrés et les poissons. Ces derniers transfèrent alors cette production d'origine continentale vers les eaux marines adjacents, illustrant l'existence et l'importance de ces échanges côtiers (Figure V.4).

Cette approche, en complément de l'air, de l'eau et du sol, qui considère la faune comme un vecteur biotique dans les transferts de matières entre et/ou à l'intérieur de nombreux écosystèmes est importante et devrait être prise plus en considération afin de mieux comprendre les cycles de nombreux nutriments et éléments chimiques surtout entre les écosystèmes terrestres et aquatiques.

### En résumé

Dans ce cinquième chapitre sur les flux intersystèmes de matière organique, nous avons quantifié le rôle joué par l'ichtyofaune en tant que vecteur biotique. Nos résultats ont montré que cette exportation est quantitativement secondaire comparée à celles dues aux vecteurs abiotiques tels que les courants de marées. Le rôle de cette exportation se situe plus au niveau qualitatif et peut être défini comme un effet d'un système sur un autre. Il faut donc évaluer ces flux en terme fonctionnel plus qu'en terme quantitatif.



**Figure V.4.** Echanges de matière organique entre les marais salés et les eaux marines côtières par les vecteurs abiotiques et biotiques en baie du Mont Saint-Michel (LEFEUVRE *et al.*, 1999).

---

## **CHAPITRE VI :**

**Interactions entre usages et fonctions :**

**Exemple de l'impact du pâturage des ovins sur les  
fonctions des marais salés vis à vis de  
l'ichtyofaune**

---

# Interactions entre usages et ressources : exemple de l'impact du pâturage des ovins sur les fonctions des marais salés vis à vis de l'ichtyofaune

## 1. Introduction

---

L'importance écologique des marais salés dans les écosystèmes côtiers et estuariens a été bien établie à travers le monde. La forte productivité de ces zones humides permet à de nombreux organismes, incluant des espèces de poissons d'importance commerciale, de les utiliser comme des zones d'habitats et des zones trophiques (E.G., BOESCH & TURNER, 1984; MINELLO & ZIMMERMAN, 1992; ROZAS & REED, 1993; cf., CHAPITRES III ET IV). Considérées comme des nourriceries, elles jouent un rôle fondamental dans le maintien des stocks côtiers de nombreux poissons. Les revendications de terres nouvelles pour l'agriculture dans les années 1960-70 et par la suite les concentrations des populations humaines sur le littoral ont imposé une énorme pression sur ces zones humides (E.G., LINDEN, 1990; LEFEUVRE, 1992; LIN & BEAL, 1995), provoquant soit des changements physiologiques et fonctionnels de ces habitats soit leur destruction. Pour estimer ces impacts et aider à leur restauration, le concept de valeur des marais salés en tant qu'habitat pour les invertébrés et les poissons est développé depuis quelques années (YOZZO & ODUM, 1993). Différentes méthodes ont été développées pour estimer cette valeur relative des marais salés créés pour la faune comparée aux marais naturels (RACE & CHRISTIE, 1982; MOY & LEVIN, 1991; YOZZO & ODUM, 1993; SIMENSTAD & THOM, 1996). Mais, la fonction et la valeur des marais salés pour les juvéniles des espèces halieutiques sont difficilement quantifiables. On part souvent de l'hypothèse que la distribution des densités reflète la valeur de l'habitat pour une espèce. Ce paradigme est généralement accepté (ROZAS & MINELLO, 1997). Les mesures de croissance et de mortalité animale à l'intérieur d'un marais donnent plus directement une information sur la valeur relative de l'habitat. Mais ces mesures sont difficiles à obtenir (MINELLO & WEBB, 1997), spécialement pour les marais salés car (i) les communautés ichtyologiques sont principalement dominées par les plus jeunes stades et (ii) les relations entre les proies et les prédateurs sont complexes (E.G., KNEIB & STIVEN, 1982; KNEIB, 1988; MINELLO & ZIMMERMAN, 1992; MINELLO & WEBB, 1997; cf., CHAPITRES PRECEDENTS).

Excepté la destruction des habitats des marais salés pour les poissons, les effets des nombreux usages humains sur le fonctionnement de la biocénose ont rarement été étudiés. La majorité de ces études a été effectuée aux Etats-Unis (LIN & BEAL, 1995; KNEIB, 1997A). Le long des côtes Nord Est de l'Amérique, la végétation des marais salés occupe la majeure partie de la zone intertidale et elle est inondée par pratiquement chaque marée (MC KEE & PATRICK, 1988). Mais dans la majorité des baies et des estuaires européens de l'océan Atlantique, cette végétation des marais salés est confinée dans les zones les plus hautes du domaine intertidal. Elle n'est alors inondée que périodiquement lors des marées de fortes amplitudes (MORLEY, 1973; BEEFTINK, 1977). Cette position plus haute dans les vasières des marais salés européens permet

une importante activité agricole sur ces zones humides. BAKKER (1989) a estimé que 70% des marais salés du Nord Ouest de l'Europe est exploité pour l'agriculture. Ces zones humides ont ainsi été fortement exploitées depuis plus de 1 000 ans, essentiellement par endiguement afin de créer de nouvelles zones agricoles. Par exemple, sur la côte Atlantique française, plus de 280 000 ha de marais salés ont été endigués depuis de 10<sup>ème</sup> siècle (FEUNTEUN *et al.*, 1992 ; FEUNTEUN, 1994 ; FEUNTEUN *et al.*, 1999). En baie du Mont Saint-Michel, la poldérisation a progressivement conduit à la perte de 140 km<sup>2</sup> d'estrans et de marais salés. Ces nouveaux systèmes possèdent des caractéristiques très différentes des systèmes originaux : les zones humides sont réduites à de simples canaux de drainages et de fossés. La disponibilité en habitats et par conséquent la capacité d'accueil de ces milieux pour les communautés ichtyologiques dépend alors essentiellement de la gestion de l'homme par le contrôle des niveaux d'eau, de la courantologie, de la salinité et bien d'autres facteurs environnementaux (FEUNTEUN *et al.*, 1992 ; 1999 ; ROBINET, 1999). Par ailleurs, en baie du Mont Saint-Michel, une autre des plus importantes pressions humaines est l'exploitation des marais salés pour le pâturage du bétail (près de 15 000 ovins) sur plus des 3/4 des marais salés (30 à 32 km<sup>2</sup>). Cet usage a causé d'important impacts sur le fonctionnement écologique des marais salés et sur leurs biocénoses associées.

L'objectif de ce chapitre est d'analyser quels peuvent être les impacts des changements physiologiques et floristiques des habitats des marais salés de la Baie du Mont Saint-Michel par un usage, le pâturage par les ovins, vis à vis deux espèces fourrages, le gobie buhotte et le gobie de Lozanoï (première partie), et d'une espèce ichtyologique d'importance halieutique, le bar (seconde partie). Afin d'évaluer les effets actuels ou potentiels des activités humaines sur ces nourriceries côtières, il est nécessaire de connaître l'alimentation des espèces les fréquentant. Ainsi, nous avons étudié le régime alimentaire de ces espèces ichtyologiques dans quatre zones différentes des marais salés. Ces habitats varient essentiellement par la pression du pâturage et par conséquent par la végétation halophyte dominante ainsi que l'ont montré divers auteurs dont GUILLON (1984) et BOUCHARD (1996).

## 2. Matériels et méthodes

### 2.1. Sites d'études

Les quatre sites d'échantillonnages (Figure II.1, chapitre II), repartis d'Est en Ouest dans les marais, ont été choisis avec un maximum de caractéristiques communes (largeur comprise entre 10 et 15 m, proche de l'embouchure du chenal, *etc.*). Ils diffèrent essentiellement par leur distance au 0 marin, croissante d'ouest en est, et par la végétation les recouvrant. Dans les marais dits 'naturels' c'est à dire peu influencés par les activités humaines, la zonation végétale dépend de facteurs abiotiques tels que le gradient de submersion (GUILLON, 1984 ; BOUCHARD, 1996). Deux sites y ont été choisis, les sites B et C. Ils se situent dans une zone dominée par l'obione, *Atriplex portulacoides* (BOUCHARD & LEFEUVRE, 1996 ; LEFEUVRE *et al.*, 1994 ; 2000). Mais, les deux tiers des marais salés (25 à 30 km<sup>2</sup>) sont pâturés par près de 15 000 ovins (entre 13 et 17 000 suivant les estimations) faisant de cet espace dit naturel une zone à forte activité agricole. C'est le cas au niveau des deux autres sites, A et D, où ces ovins consomment essentiellement de la puccinellie, *Puccinellia maritima*. Par la pression de pâturage qu'ils exercent et par le piétinement, ils limitent énormément le développement des autres végétaux. La zonation végétale s'estompe et les peuplements à végétaux de moyen et de haut marais sont alors remplacés par une large couverture graminéenne dominée par *P. maritima*, espèce caractéristique des bas marais. Ce phénomène caractérise l'ensemble des marais salés européens pâturés (GUILLON, 1984 ; BAKKER, 1989 ; KIEHL *et al.*, 1996 ; VIVIER, 1997). Ces deux sites (le site A et le site D) sont donc dominés par cette graminée (cf., CHAPITRE II POUR PLUS DE DETAILS).

### 2.2. Capture des poissons

Les jeunes bars ont été capturés dans un chenal par site d'échantillonnage en juillet et en octobre 1998. Ces deux mois représentent respectivement la période où la colonisation des bars du groupe 0 est terminée en baie du Mont Saint-Michel et la période où ces poissons commencent leur émigration vers des eaux plus profondes (cf., CHAPITRE II). Les gobies ont été échantillonnés, en mars, mai, juillet et octobre 1998.

A chaque période de capture, les échantillonnages ont été effectués durant deux jours consécutifs. Chaque jour, un site des marais non pâturés et un site des marais pâturés ont été échantillonnés durant la même marée. Les échantillonnages ont été effectués durant le jusant du soir afin de pouvoir comparer l'alimentation des poissons après résidence dans les marais salés. De plus, les chenaux ont été choisis car ils présentent des caractéristiques similaires (10 à 15 m de largeur), des élévations similaires (dans les marais moyens) et des fréquences d'inondation similaires (environ 43% des marées). Par conséquent, les poissons ont accès aux zones pâturées et non pâturées lors des mêmes marées. Chaque mois, les conditions météorologiques étaient similaires lors des échantillonnages (pas de vent, temps clair). Les amplitudes de marées ont varié entre 11,5 et 11,9 m durant les marées du soir (entre 19h20 et 21h10). La principale différence entre les quatre sites d'études est donc la caractéristique de la végétation due aux pressions de pâturage. Avec toutes ces conditions d'échantillonnages, nous pouvons considérer que les variables environnementales autre que la pression de pâturage, la température et la salinité sont similaires entre les sites d'études.

Les poissons ont été capturés par un filet verveux de 4 mm de maille placé au travers du chenal selon la méthode développée dans le chapitre II. Tous les poissons capturés ont été conservés à - 18 °C avant les études du régime alimentaire. Chaque individu a été mesuré au

millimètre près (taille à la fourche, FL) et pesé à 10 mg près (poids frais individuel, BW) (cf., CHAPITRE II POUR PLUS DE DETAILS).

### 2.3. Analyse du régime alimentaire

Le contenu entier du tube digestif a été retiré de chaque bar d'une taille minimale de 20 mm. Le nombre d'estomacs vides a ainsi été compté (indice de vacuité, %V). Puis, chaque contenu digestif a été pesé à 10 mg près (poids frais du contenu digestif, FW) permettant de calculer la ration alimentaire instantanée ou %Ir (PAWSON & PICKETT, 1996) :

$$\%Ir = FW / BW * 100,$$

Pour les bars, les différentes rations ont été comparées par les tests non paramétriques de Kruskal-Wallis (test KW) et de Mann-Whitney (test U). Pour les gobies, afin de normaliser les distributions, nous avons transformé les valeurs de %Ir en arcsinus du carré. Les rations alimentaires ont alors été analysées par deux tests paramétriques, une analyse de variance à deux facteurs (le temps et l'espace) croisés (test d'Anova ; Anova) et le test de comparaisons multiple de Tukey (Tukey). Toutes ces analyses ont été effectuées selon les procédures standards décrites par SOKAL & ROHLF (1981).

Les proies contenues dans les estomacs ont été identifiées et pesées également à 10 mg près (poids frais des items, IW). Pour chaque échantillon, nous avons estimé la fréquence d'occurrence (%FO), la structure numérique (%N) et la structure pondérale (%B) des items alimentaires. Afin de synthétiser le régime alimentaire des bars, nous avons calculé l'indice d'aliment principal (the Main Food Index, MFI) proposé par ZANDER (1982) et rapporté à 100, pour chaque item alimentaire :

$$MFI_i = [(\%B_i * (\%N_i + \%FO_i) / 2)^{1/2}] / (\sum (MFI_i)) * 100,$$

Avec i = item alimentaire i.

Chaque mois, les régimes alimentaires des bars dans les différents sites ont été comparés par le test G ou test du rapport de vraisemblance (SOKAL & ROHLF, 1981) modifié et ajusté par WILLIAMS (1976). Pour les gobies, les variations spatio-temporelles des régimes alimentaires ont été analysées par une classification hiérarchique des indices d'aliment principal (méthode de Ward, distance euclidienne), après avoir transformé les données en rang selon la méthode développée par WORSLEY (1977) et selon les recommandations de CONOVER & IMAN (1981).

Pour plus de détail sur les méthodes d'analyses des régimes alimentaires, vous pouvez vous référer au chapitre III.

## 3. Résultats

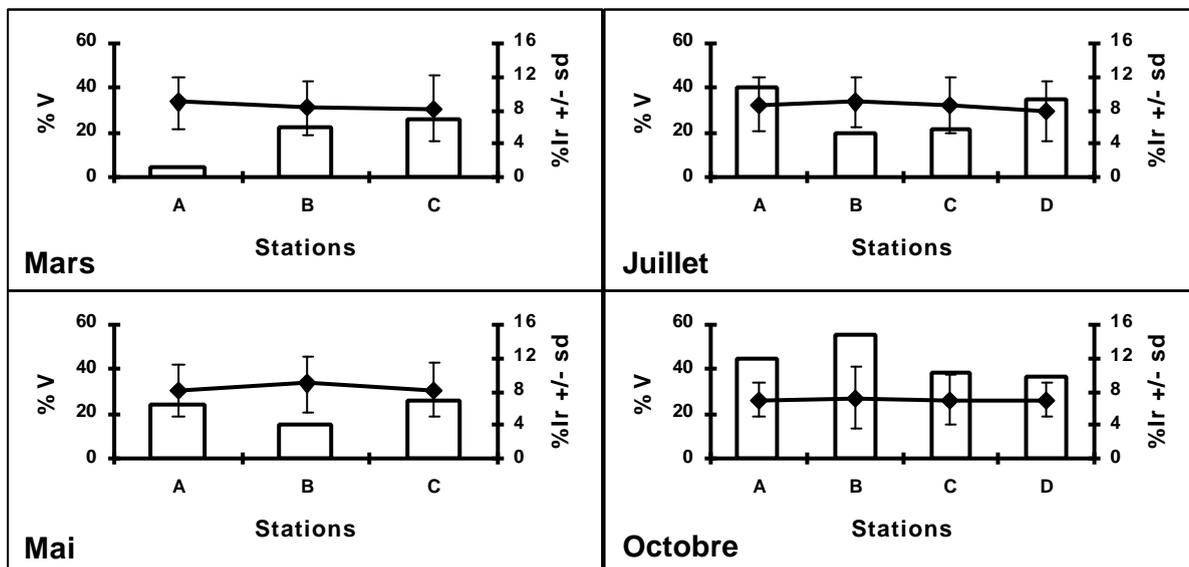
### 3.1. Les gobies

#### 3.1.1. *Pomatoschistus lozanoi*

Au total 758 contenus stomacaux (entre 36 et 94 par site et par saison) de *P. lozanoi* ont été analysés.

##### 3.1.1.1. Ration alimentaire et indice de vacuité

La ration alimentaire instantanée (%Ir) comprise entre 7,0% +/- 3,0 et 9,0% +/- 3,1 (Figure VI.1) montre une variation spatio-temporelle significative (Anova, facteurs temporel et spatial croisés,  $F = 2,401$ ,  $p = 0,004$ ).



**Figure VI.1.** Variations spatio-temporelles des indices de ration alimentaire (%Ir +/- écart type, en courbe) et de vacuité (%V, en histogramme) chez *Pomatoschistus lozanoi* capturés durant le jusant dans les sites A, B, C et D en 1998.

Cette variabilité est essentiellement due au facteur temporel. Toutefois, cette variabilité est faible et est seulement due à deux différences significatives en octobre (Tukey), en relation avec la diminution des températures de l'eau (cf., CHAPITRE III). Ainsi, nous pouvons conclure que quel que soit le site considéré, ces poissons ont quitté les marais salés avec en moyenne 8% de leur poids frais en aliment. Les indices moyens de vacuité (%V) sont très similaires entre les quatre sites (entre 28% et 36%), quel que soit le mois considéré.

##### 3.1.1.2. Régime alimentaire

18 items alimentaires ont été identifiés dans le régime alimentaire de *P. lozanoi* (Tableau VI.1). Dans chaque cas, *Neomysis integer* est l'item alimentaire le plus abondant (en moyenne MFI = 53%, entre 19% et 81%).

	Taxon	Sites			
		A	B	C	D
	<b>Poissons</b>				
	<i>Liza</i> sp.	-	-	1,08	-
	<i>Pomatoschistus</i> sp.	5,74	12,56	5,96	3,16
	<b>Insectes</b>	-	-	0,23	-
	<b>Arachnides</b>	-	-	0,47	-
	<b>Crustacés</b>				
	Décapodes				
	<i>Carcinus maenas</i>	1,70	-	-	-
	<i>Palaemonetes varians</i>	5,01	1,47	5,19	-
	Amphipodes				
	<i>Orchestia gammarella</i>	8,76	9,55	7,37	2,97
	<i>Corophium volutator</i>	11,09	10,04	0,58	5,77
	<i>Bathyporeia</i> sp.	0,54	-	-	-
	Isopodes				
	<i>Sphaeroma rugicauda</i>	-	0,88	3,96	-
	<i>Eurydice pulchra</i>	13,30	7,29	14,57	15,19
	Mysidacés				
	<i>Neomysis integer</i>	37,23	49,99	53,55	71,27
	Copepodes	3,36	3,04	1,90	-
	Indéterminés	0,60	-	0,93	-
	<b>Mollusques</b>				
	<i>Cardium</i> sp.	0,96	-	-	-
	Tellinidae	-	-	0,46	-
	<b>Polychètes</b>				
	<i>Hediste diversicolor</i>	11,71	4,85	3,31	-
	<b>Débris végétaux</b>	-	0,56	0,46	1,67

**Tableau VI.1.** MFI moyens des items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux de *Pomatoschistus lozanoi* capturés durant le jusant dans les sites A, B, C et D en 1998. MFI : indice d'aliment principal.

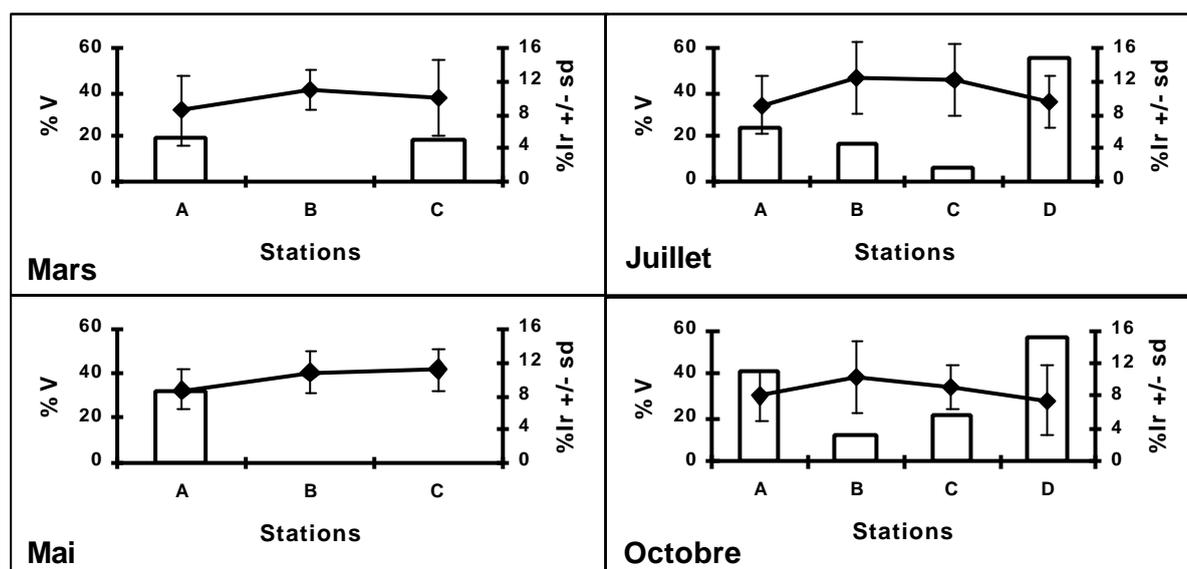
Seuls les autres items alimentaires varient. Quatre peuvent être considérés comme secondaires : l'isopode *Eurydice pulchra* en mars et octobre, l'amphipode *Orchestia gammarellus* en juillet, l'amphipode *Corophium volutator* en mars et octobre, et les jeunes gobies en juillet et octobre. Toutes les autres proies sont accessoires (dans chaque cas, MFI individuel < 25%).

### 3.1.2. *Pomatoschistus minutus*

Au total 923 contenus stomacaux (entre 51 et 111 par site et par saison) de *P. minutus* ont été analysés.

#### 3.1.2.1. Ration alimentaire et indice de vacuité

La ration alimentaire instantanée (%Ir) est comprise entre 7,5% +/- 4,2 et 12,4% +/- 4,4 (Figure VI.2).



**Figure VI.2.** Variations spatio-temporelles des indices de ration alimentaire moyen (%Ir +/- écart type, en courbe) et de vacuité (%V, en histogramme) chez *Pomatoschistus minutus* capturés durant le jusant dans les sites A, B, C et D en 1998.

Comme pour *P. lozanoi*, %Ir montre une variation spatio-temporelle significative (Anova, facteurs temporel et spatial croisés,  $F = 9,782$ ,  $p < 0,001$ ). Parmi les 24 différences observées (Tukey), seulement trois concernent des différences de %Ir entre les sites B et C. Les 21 autres différences (Tukey) indiquent que %Ir est significativement plus fort chez les gobies capturés dans les sites B et C non soumis au pâturage et dominés par une végétation à *Atriplex portulacoides* (en moyenne, %Ir = 10,9%) que pour les gobies échantillonnés dans les sites A et D soumis à un pâturage et dominés par une végétation à *Puccinellia maritima* (en moyenne, %Ir = 8,6%). En fonction de la saison, cette différence est de 20 à 25%.

Des observations similaires peuvent être faites pour les indices de vacuité (Figure VI.2). En effet, très peu de gobies buhottes ont un estomac vide lorsqu'ils quittent les sites B et C (en moyenne, %V = 12%). Quelle que soit la saison considérée, les valeurs de l'indice de vacuité sont plus fortes dans les sites A et D (en moyenne, %V = 49%).

*P. minutus* consomme donc significativement moins d'aliment dans les sites A et D dominés par une végétation à *P. maritima* que dans les sites B et C dominés par une végétation à *A. portulacoides*. Cette diminution est de l'ordre de 20 à 25% suivant les saisons et les sites considérés. Les items alimentaires montrent aussi d'importantes différences entre ces groupes.

### 3.1.2.2. Régime alimentaire

12 items alimentaires ont été identifiés dans le régime alimentaire de *P. minutus* (Tableau VI.2). Pour les gobies capturés dans les sites B et C, l'amphipode *Orchestia gammarellus* est l'item alimentaire principal (MFI moyen = 51% durant toutes les saisons). Pour la plupart des saisons, le mysidacé *Neomysis integer* est une proie secondaire (MFI moyen = 26%).

	Taxon	Sites			
		A	B	C	D
	<b>Poissons</b>				
	<i>Liza</i> sp.	-	-	0,34	-
	<i>Pomatoschistus</i> sp.	1,31	4,35	1,75	-
	<b>Insectes</b>	0,69	-	0,43	0,84
	<b>Arachnides</b>	-	-	-	-
	<b>Crustacés</b>				
	Décapodes				
	<i>Carcinus maenas</i>	-	-	-	-
	<i>Palaemonetes varians</i>	0,96	-	0,60	3,33
	Amphipodes				
	<i>Orchestia gammarella</i>	15,58	50,92	51,09	13,65
	<i>Corophium volutator</i>	10,24	3,12	1,13	8,19
	<i>Bathyporeia</i> sp.	-	-	-	-
	Isopodes				
	<i>Sphaeroma rugicauda</i>	-	0,38	-	-
	<i>Eurydice pulchra</i>	20,64	4,54	9,67	2,18
	Mysidacés				
	<i>Neomysis integer</i>	38,20	24,06	26,77	12,26
	Copepodes	9,14	8,03	2,65	13,76
	Indéterminés	-	-	-	-
	<b>Mollusques</b>				
	<i>Cardium</i> sp.	-	-	-	-
	Tellinidae	-	-	-	-
	<b>Polychètes</b>				
	<i>Hediste diversicolor</i>	3,25	4,59	5,59	44,13
	<b>Débrits végétaux</b>	-	-	-	-

**Tableau VI.2.** MFI moyens des items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux de *Pomatoschistus minutus* capturés durant le jusant dans les sites A, B, C et D en 1998. MFI : indice d'aliment principal.

Pour le site A, ce mysidacé est la proie la plus commune et la plus abondante dans les contenus stomacaux de *P. minutus* (MFI moyen = 38%) pour tous les mois exceptés en mars où l'isopode *Eurydice pulchra* est l'item principal (MFI = 72%). En juillet, les copépodes (MFI = 33%) sont bien représentés. Pour le site D, le polychète *Hediste diversicolor* est la proie dominante (MFI moyen = 44%). Les copépodes sont alors des proies secondaires (MFI = 28%) en octobre. Quelle que soit la saison et le site considéré, tous les autres items sont des proies accessoires (dans tous les cas, MFI individuel < 25%).

Ainsi, il est possible de regrouper les sites dominés par une végétation à *Atriplex portulacoides* (sites B et C) et les sites dominés par une végétation à *Puccinellia maritima*

(sites A et D). En effet, si l'amphipode *O. gammarellus* est l'item dominant pour les gobies buhottes échantillonnés dans les sites B et C, il est une proie insignifiante dans les deux autres sites. Dans ces deux derniers sites (sites A et D), les gobies buhottes consomment les autres proies et plus particulièrement le mysidacé *N. integer*, l'isopode *E. pulchra* ou le polychète *H. diversicolor*.

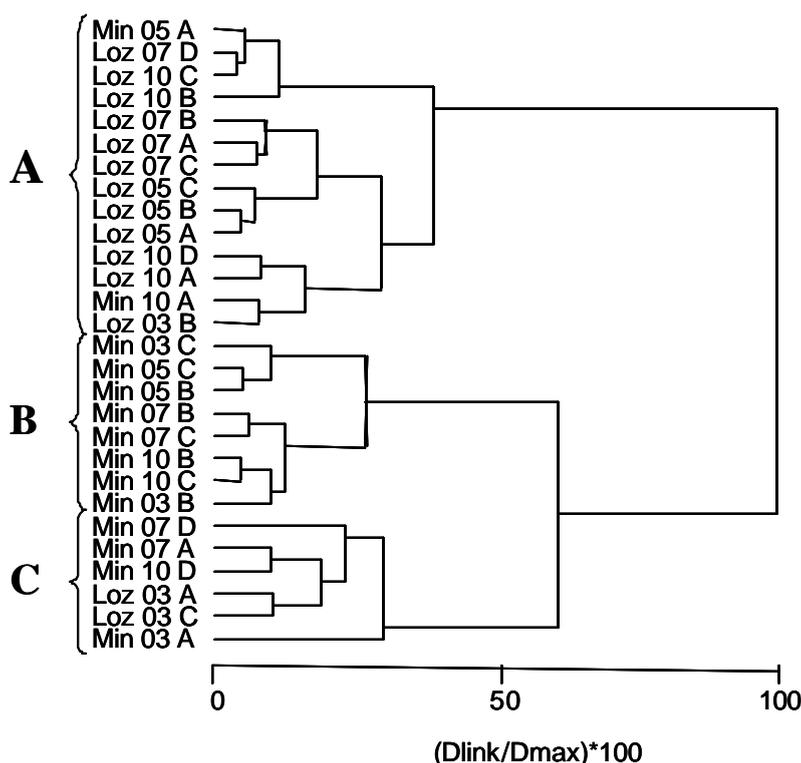
### 3.1.3. Regroupement des régimes alimentaires

La classification hiérarchique effectuée sur le régime alimentaire des deux espèces de gobies dans les quatre sites et lors des quatre mois nous permet d'observer trois groupes à 60% de dissimilarité (Figure VI.3).

Le premier groupe (groupe A) concerne la plus grande partie des régimes de *Pomatoschistus lozanoi* ainsi que deux régimes de *P. minutus*. Ces régimes alimentaires sont caractérisés par une dominance quasi exclusivement des mysidacés.

Le second groupe (groupe B) concerne tous les régimes alimentaires de *P. minutus* dans les sites B et C. Ces régimes sont exclusivement dominés par *Orchestia gammarellus*.

Le troisième groupe (groupe C) concerne quatre régimes alimentaires de *P. minutus* et deux autres de *P. lozanoi*. Ces régimes sont soit dominés soit par *Hediste diversicolor*, soit par *Eurydice pulchra* ou soit par *Neomysis integer* et les copépodes.



**Figure VI.3.** Classification hiérarchique (méthode de Ward, distance euclidienne) des régimes alimentaires des deux espèces de gobies dans les différents sites et lors des différentes saisons. La distance des liens (Dlink) est représentée comme le pourcentage de la distance maximale des liens (Dmax). Min. : *P. minutus* ; Loz. : *P. lozanoi* ; A, B, C et D : les quatre sites d'étude (cf., FIGURE I.3, CHAPITRE I) ; 03 : mars, 05 : mai, 07 : juillet, 10 : octobre.

Dans les sites non pâturés (sites B et C), aucun régime alimentaire des deux espèces n'appartient au même regroupement. Au contraire, dans les sites pâturés (sites A et D), dans

trois cas sur six possibles, le régime alimentaire des deux espèces de gobies capturés le même mois se retrouve dans le même regroupement indiquant qu'ils sont alors très proches.

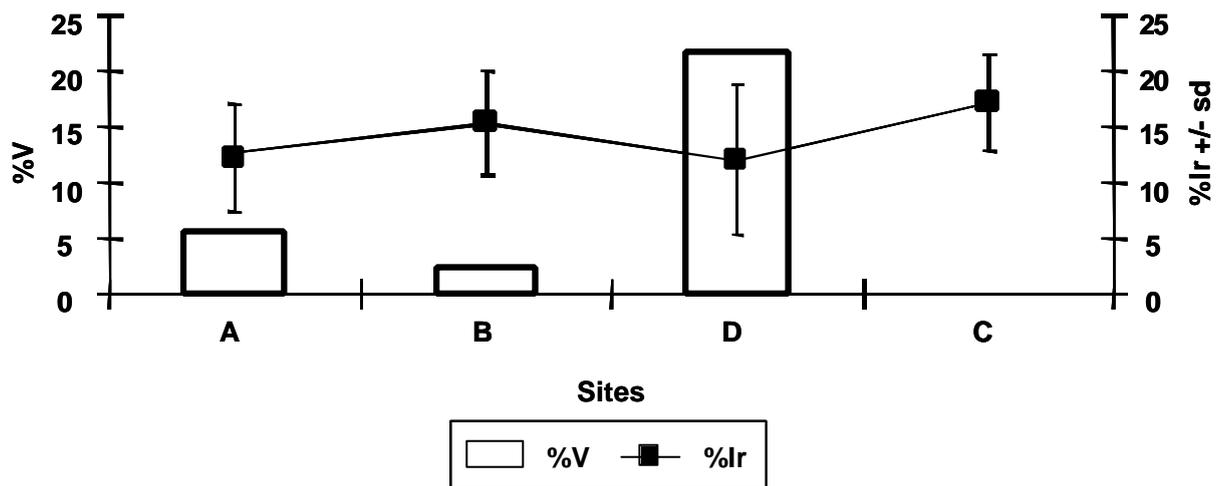
## 3.2. *Dicentrarchus labrax*

### 3.2.1. Alimentation en juillet

Parmi les 459 bars de l'année (taille moyenne = 26 mm +/- 6) capturés dans les quatre sites en juillet, 255 contenus stomacaux ont été analysés.

#### 3.2.1.1. Ration alimentaire et indice de vacuité

La ration alimentaire (%Ir) varie entre 12,0% et 17,2% (Figure VI.4). %Ir est significativement différent entre les sites (Test KW, KW = 23,434,  $p < 0,001$ ). Deux groupes peuvent être discriminés. En effet, %Ir est significativement plus fort (Test U, tous les  $p < 0,01$ ) pour les bars capturés dans les sites B et C (respectivement 15,4% et 17,2%) que pour les bars capturés dans les sites A et D (respectivement 12,7% et 12,0%). A l'intérieur de ces groupes, aucune différence significative ne peut être observée entre les sites (test U, tous les  $p > 0,05$ ). Ainsi, la ration alimentaire des bars échantillonnés dans les sites A et D est 25% plus faible que celle des bars des sites B et C.



**Figure VI.4.** Variations spatiales des indices de ration alimentaire moyen (%Ir +/- écart type) et de vacuité (%V) chez *Dicentrarchus labrax* capturés durant le jusant dans les sites A, B, C et D en juillet 1998.

Des observations similaires peuvent être faites pour les indices de vacuité : très peu de bars ont un estomac vide lorsqu'ils quittent les sites B et C (%V = 0 à 3%), alors que %V est de 6% pour le site A et de 22% pour le site D.

#### 3.2.1.2. Régime alimentaire

En juillet, 10 items alimentaires ont été identifiés (Tableau VI.3). Trois items sont communs et dominants : l'amphipode *Orchestia gammarellus*, le mysidacé *Neomysis integer* et les copépodes.

Leur contribution moyenne est similaire (MFI moyen de 25% à 30%), mais des variations peuvent être observées entre les sites. *O. gammarellus* est l'item alimentaire principal pour les bars capturés dans les sites B et C (MFI = 46% et 36% respectivement) alors qu'il est d'une

importance plus faible dans le site A (MFI = 26%). Dans ce site, ce sont les copépodes qui représentent l'item alimentaire secondaire (MFI = 27%) et *N. integer* l'item alimentaire principal (MFI = 38%). Dans le site D, l'alimentation des jeunes bars est dominé par les copépodes (MFI = 43%). Les 7 autres items alimentaires sont rares (MFI < 16%). Ces alimentations montrent donc des hétérogénéités entre les quatre sites (Test  $G_{adj.}$ , tous les  $p < 0,005$ ).

Taxon	Sites			
	A	B	C	D
<b>Insectes</b>	0.9	-	1.4	0.5
<b>Arachnides</b>	-	-	-	-
<b>Crustacés</b>				
Décapodes				
<i>Crangon crangon</i>	-	-	-	-
<i>Palaemonetes varians</i>	-	-	-	1.8
<i>Carcinus maenas</i>	-	3.8	-	-
Amphipodes				
<i>Orchestia gammarella</i>	25.7	45.8	35.7	11.7
<i>Corophium volutator</i>	6.4	1.2	-	7.0
Isopodes				
<i>Sphaeroma rugicauda</i>	-	4.6	-	-
<i>Eurydice pulchra</i>	2.3	-	15.4	3.5
Mysidacés				
<i>Neomysis integer</i>	37.8	31.7	23.6	24.4
Copepodes	26.8	12.8	19.2	42.8
<b>Polychètes</b>				
<i>Hediste diversicolor</i>	-	-	4.9	8.3

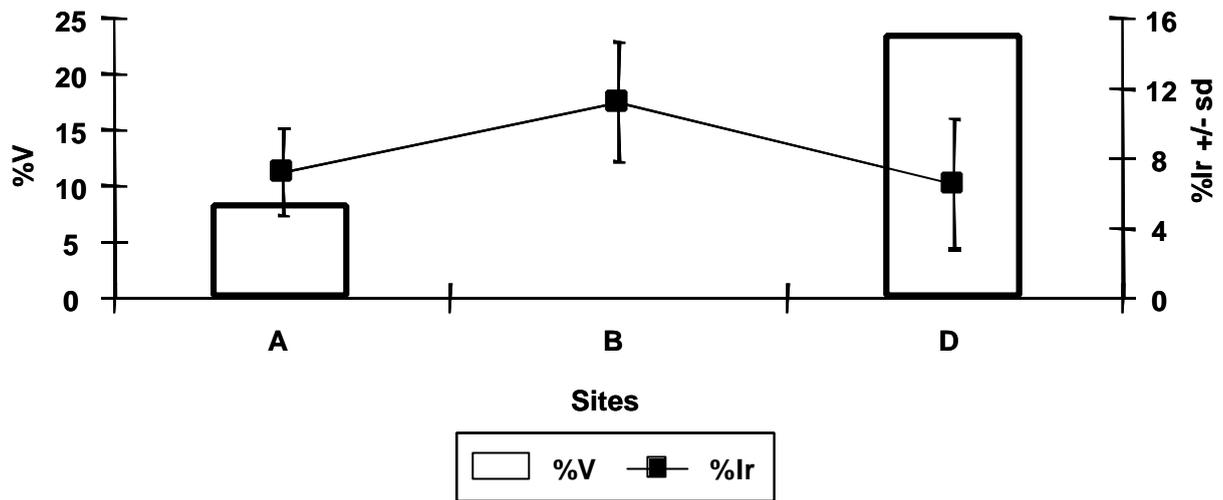
**Tableau VI.3.** MFI moyens des items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux de *Dicentrarchus labrax* capturés durant le jusant dans les sites A, B, C et D en juillet 1998. MFI : indice d'aliment principal.

### 3.2.2. Alimentation en octobre

Un total de 118 bars de l'année (taille moyenne = 60 mm +/- 9) ont été capturés dans les quatre sites et 70 contenus stomacaux ont été analysés. Mais seuls 3 bars ont été capturés dans le site C. Ces poissons n'ont donc pas été utilisés pour les analyses de ration et de régime alimentaire.

#### 3.2.2.1. Ration alimentaire et indice de vacuité

La ration instantanée (%Ir) est comprise entre 6,5% et 11,2% (Figure VI.5). Comme en juillet, %Ir est significativement hétérogène entre les sites d'études (test KW, KW = 20,729,  $p < 0,001$ ). %Ir est significativement plus fort (test U, tous les  $p < 0,005$ ) pour les bars capturés dans le site B (%Ir = 11,2%) que pour les bars capturés dans les deux autres. Il n'y a pas de différence significative entre les sites A et D (test U, U = 240,  $p = 0,368$ ). Ainsi, la ration alimentaire des jeunes bars est 40% plus faible dans les sites A et D que dans le site B.



**Figure VI.5.** Variations spatio-temporelle des indices de ration alimentaire moyen (%Ir +/- écart type) et de vacuité (%V) chez *Dicentrarchus labrax* capturés durant le jusant dans les sites A, B et D en octobre 1998.

Les indices de vacuité montrent des différences similaires : aucun bar n'a l'estomac vide lorsqu'il quitte le site B, alors que %V est de 8% pour le site A et de 24% pour le site D.

### 3.2.2.2. Régime alimentaire

Un total de 9 items alimentaires a été identifié dans les contenus stomacaux des bars en octobre (Tableau VI.4).

Taxon	Sites		
	A	B	D
<b>Insectes</b>	7.7	2.1	1.1
<b>Arachnides</b>	-	4.0	2.4
<b>Crustacés</b>			
Décapodes			
<i>Crangon crangon</i>	-	-	4.4
<i>Palaemonetes varians</i>	9.8	-	4.1
<i>Carcinus maenas</i>	-	-	-
Amphipodes			
<i>Orchestia gammarella</i>	22.4	71.1	23.3
<i>Corophium volutator</i>	27.6	0.6	21.6
Isopodes			
<i>Sphaeroma rugicauda</i>	-	-	-
<i>Eurydice pulchra</i>	-	17.5	2.1
Mysidacés			
<i>Neomysis integer</i>	5.6	2.1	7.5
Copepodes			
-	-	-	-
<b>Polychètes</b>			
<i>Hediste diversicolor</i>	26.5	2.6	33.7

**Tableau VI.4.** MFI moyens des items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux de *Dicentrarchus labrax* capturés durant le jusant dans les sites A, B et D en octobre 1998. MFI : indice d'aliment principal.

Comparé à juillet, nous pouvons observer l'absence de petits items alimentaires comme les copépodes. Toutefois, les régimes alimentaires sont aussi significativement hétérogènes entre les sites (Test  $G_{adj.}$ , tous les  $p < 0,01$ ). *Orchestia gammarellus* est l'item principal pour les bars capturés dans le site B (MFI = 71%). Aucun item dominant n'apparaît dans les sites A et D : le polychète *Hediste diversicolor*, les amphipodes *O. gammarellus* et *Corophium volutator* ont un MFI compris entre 22% et 34%. *Neomysis integer* est présent dans l'alimentation des bars capturés dans les trois sites, mais son importance est faible (MFI entre 2% et 7%). Les cinq autres items alimentaires sont aussi d'une importance mineure (MFI < 18%).

## 4. Discussion et conclusion

Les gobies du genre *Pomatoschistus* et les jeunes bars de l'année s'alimentent dans tous les sites, confirmant ainsi le rôle trophique fondamental joué par les marais salés macrotidaux (cf., CHAPITRE III ET IV). Toutefois, cette activité alimentaire varie surtout en fonction de la structure de l'habitat et de la saison.

### 4.1. Influence des facteurs abiotiques

La température et la salinité sont connues pour affecter les comportements d'alimentation (cf., CHAPITRE III ET IV). La température a une influence majeure sur la prise alimentaire et la croissance des poissons et plus particulièrement des jeunes stades (E.G., ALLIOT *et al.*, 1983; HIDALGO & ALLIOT, 1988; RUSSELL *et al.*, 1996). Nous pouvons ainsi expliquer pourquoi la ration alimentaire est plus faible en octobre pour la plupart des espèces et des sites considérés. Les quelques exceptions trouvent plutôt leur explication dans les caractéristiques des sites d'alimentation. La salinité est plus une variable spatiale (c'est à dire caractérisant les sites) que temporelle (ici saisonnière). Toutefois, l'effet de la salinité sur les comportements d'alimentation n'est pas clair. Par exemple, DENDRINOS & THORPE (1985) ont montré que le taux de croissance des jeunes bars est maximum pour des salinités proches de 30‰, alors que selon CHERVINSKI (1975) et ARIAS (1976), les faibles taux de salinité favorisent la croissance. Enfin, selon STEQUERT (1972), la croissance des jeunes bars est meilleure dans des environnements où des variations de salinités sont présentes, comme dans les marais salés. En baie du Mont Saint-Michel, les plus faibles taux de salinité sont notés pour le site D (le plus à l'Est et le plus proche de la confluence de la Sée, de la Sélune et de Couesnon ; C.F., CHAPITRE II). Or, c'est dans ce site que les %Ir sont les plus faibles et les %V les plus forts ; mais c'est aussi une zone où le pâturage est intensif.

### 4.2. Influence du pâturage

Les variations d'alimentations observées trouvent une explication lorsque l'on observe les effets du pâturage sur les marais salés.

#### 4.2.1. Sur les régimes alimentaires

La baie du Mont Saint-Michel comprend 40 km<sup>2</sup> de marais salés. Les zones non pâturées sont caractérisées par une dense végétation d'halophytes. Les communautés végétales dominées par *Atriplex portulacoides* sont hautement productives et fabriquent une importante quantité de litière (BOUCHARD, 1996; BOUCHARD & LEFEUVRE, 1996). Cette litière fournit un habitat et une ressource trophique pour les denses populations de crustacés détritivores comme le crustacé semi-terrestre *Orchestia gammarellus* (FOUILLET, 1986; LEFEUVRE *et al.*, 1994; CREACH, 1995; CREACH *et al.*, 1997). Lorsque *O. gammarellus* est l'invertébré le plus abondant et le plus commun dans les marais salés, il est aussi l'item alimentaire le plus abondant et le plus commun dans les contenus stomacaux des jeunes bars et des gobies buhottes. C'est le cas pour ces poissons capturés dans les sites B et C se situant dans une zone dominée par *A. portulacoides*.

Mais, approximativement 75% de ces marais salés sont soumis à un pâturage intensif par près de 15 000 ovins (brebis et agneaux). Une des plus importantes conséquences de cette pratique agricole est que la végétation originelle est remplacée par une communauté pratiquement mono-spécifique de *Puccinellia maritima* dont le port est plus court et la productivité est plus faible (GUILLON, 1984; BAKKER, 1989; KIEHL *et al.*, 1996; MIVIER, 1997). Cette communauté végétale

soumise au pâturage fournit une plus faible quantité de litière et par conséquent une moindre valeur de l'habitat et une moindre abondance de ressources trophiques. *O. gammarellus* est alors beaucoup moins abondant dans cette zone (FOUILLET, 1986). Ainsi, dans les zones pâturées par les ovins, ce crustacé est peu commun et est remplacé par d'autres invertébrés. C'est aussi le cas dans les régimes alimentaires des jeunes bars et des gobies buhottes s'alimentant dans ces zones (sites A et D). Les items alimentaires les plus abondants dans les contenus stomacaux de ces poissons sont aussi les proies les plus abondantes dans ces zones : le polychète *Hediste diversicolor* et les copépodes (invertébrés dominant dans le substrat), et le mysidacé *Neomysis integer* et l'isopode *Euridyce pulchra* (invertébrés dominant dans la colonne d'eau). Ainsi, nous pouvons confirmer que *Pomatoschistus minutus* (E.G., HAMERLYNCK *et al.*, 1986 ; ZANDER ET HAGEMANN, 1987 ; HAMERLYNCK, 1990 ; cf., CHAPITRE II) et les jeunes *Dicentrarchus labrax* (E.G., LABOURG & STEQUERT, 1973 ; APRAHAMIAN & BARR, 1985 ; PICKETT & PAWSON, 1994 ; PAWSON & PICKETT, 1996 ; cf., CHAPITRE III) sont de petits carnassiers opportunistes qui prélèvent les proies benthiques et épibenthiques les plus abondantes dans leur milieu.

Si, la présence d'herbivore terrestre dans les marais salés modifie l'alimentation des gobies buhottes et des jeunes bars, elle semble n'avoir aucun effet direct sur celle des gobies de Lozanoï. En effet, dans chaque cas, le mysidacé *N. integer* est l'item alimentaire dominant dans le régime alimentaire de *P. lozanoï*. Ce gobie est déjà connu pour s'alimenter essentiellement de proies hyperbenthiques et plus particulièrement de mysidacés (FONDS, 1973 ; HAMERLYNCK *et al.*, 1986 ; 1990 ; cf., CHAPITRE III).

### 4.2.2. Sur les rations alimentaires

*Orchestia gammarellus* est un crustacé semi-terrestre (LINCOLN, 1979) possédant de faibles capacités natatoires. Ainsi, lorsque les marais salés et leurs chenaux sont inondés par les marées, cet amphipode est facilement capturable par les jeunes bars et les gobies buhottes. Par comparaison, les autres invertébrés sont plus difficiles à capturer pour les prédateurs aquatiques car ils ont une plus grande relation avec le substrat (par exemple *Hediste diversicolor*) ou une plus grande capacité natatoire (par exemple *Neomysis integer*). La faible quantité d'*O. gammarellus* capturée dans les sites pâturés et dominés par une végétation à *Puccinellia maritima* (sites A et D) est responsable des plus faibles taux alimentaires observés pour *Pomatoschistus minutus* (entre 20% et 25% d'alimentation en moins) et pour *Dicentrarchus labrax* (entre 25% et 40% d'alimentation en moins). Ainsi, les ovins sont indirectement responsables de cette réduction de proies disponibles (et plus particulièrement d'*O. gammarellus*) et par conséquent de la réduction significative de l'activité trophique. Par un effet d'emboîtement, nous pouvons aussi faire l'hypothèse que ce pâturage (i) réduit le taux de croissance expliqué par leur activité alimentaire dans les marais salés et (ii) augmente la mortalité induite par la limitation des ressources trophiques comme cela a été démontré par CROWDER *et al.* (1987) et MILLER *et al.* (1988) vis à vis de *P. minutus* qui est une importante espèce fourrage dans de nombreux hydrosystèmes côtiers et estuariens (E.G., MOREIRA *et al.*, 1992 ; HAMERLYNCK *et al.*, 1993A ; HAMERLYNCK ET CATTRISSE, 1994), et *D. labrax* qui est une des plus abondantes espèces commerciales des côtes Atlantiques (VOIR, PICKETT ET PAWSON, 1994) et plus particulièrement en baie du Mont Saint-Michel (LEGENDRE, 1984 ; cf., CHAPITRES I ET II).

## 4.3. Implications

### 4.3.1. Sur les réseaux trophiques

Dans les marais salés non pâturés, *Pomatoschistus minutus*, *P. lozanoï* et les jeunes *Dicentrarchus labrax* sont des prédateurs ayant différents comportements trophiques limitant

les compétitions interspécifiques (cf., CHAPITRE III). Dans les marais salés pâturés, *Orchestia gamarellus* est beaucoup moins présent faute d'habitat et de ressources trophiques satisfaisantes. *P. minutus* et *D. labrax* se focalisent alors plus sur les proies les plus disponibles dans ces zones, *Neomysis integer*, *Eurydice pulchra* et *Hediste diversicolor*. Or ces deux premières proies sont les préférentielles de *P. lozanoi*. Ainsi, le régime alimentaire de ces poissons est alors plus chevauchant dans les marais pâturés. Ces changements de régimes alimentaires augmentent la compétition interspécifique entre les deux espèces de gobies et les bars, surtout en ce qui concerne *N. integer* et *E. pulchra*.

Les effets du pâturage se retrouvent aussi dans les réseaux trophiques des vasières intertidales de la baie. En effet, l'importante quantité de matière organique produite dans les marais salés est exportée et assimilée par de nombreux invertébrés des vasières tidales (ZAGURSKY & FELLER, 1985 ; SAVOURE & RADUREAU, 1996 ; CREACH *et al.*, 1997 ; MEZIANE, 1997 ; MEZIANE *et al.*, 1997). Il existe deux voies d'exportation de la matière organique. La première est due aux vecteurs physiques tels que les courants de marées (TEAL, 1962 ; NIXON, 1980 ; GORDON & GRANFORD, 1994). Le pâturage intense, comme c'est le cas en baie du Mont Saint-Michel, modifie ces flux en diminuant la quantité de matière organique disponible (VIVIER, 1997). Bien que les flux par les vecteurs physiques puissent être significatifs, les transferts de matière organique peuvent aussi être facilités par les migrations trophiques de la faune aquatique (KNEIB & STIVEN, 1982 ; KNEIB, 1987 ; cf., CHAPITRE V). Peu d'espèces ichtyologiques sont capables d'assimiler directement la production primaire des marais salés ; c'est le cas du clupéidé *Brevoortia patronus* aux Etats-Unis (DEEGAN *et al.*, 1990) et des mulets *Liza* spp. en Europe (cf., CHAPITRES III ET V). Ainsi cette production primaire est essentiellement assimilée par les invertébrés détritivores qui sont capturés par les poissons, essentiellement *Pomatoschistus* spp. et *Dicentrarchus labrax*, dans les chenaux des marais salés (cf., CHAPITRE III) qui exportent cette matière organique transformée vers les eaux marines côtières adjacentes (cf., CHAPITRE V). Toutefois, nous avons estimé que le pâturage des ovins réduit indirectement la quantité prélevée puis transférée par les poissons (CE CHAPITRE). Cet usage diminue ainsi l'importance des relations entre les poissons et les marais salés en réduisant la fonction de soutien trophique de l'ichtyofaune exploitant les marais salés et des réseaux trophiques des eaux adjacentes, mais aussi en réduisant les flux de matière par les vecteurs abiotiques et biotiques.

### 4.3.2. Sur la conservation de la biodiversité

Il est généralement admis que les changements globaux, comme l'augmentation du niveau des mers, peuvent avoir des conséquences majeures sur les communautés ichtyologiques et les pêcheries (E.G., MORRIS *et al.*, 1990 ; BIGFORD, 1991). Les habitats hétérogènes peuvent modifier l'organisation des interactions biologiques à l'intérieur des biocénoses comme le fourrage, la prédation et la compétition (COEN *et al.*, 1981 ; MITTELBACH, 1986 ; WERNER & HALL, 1988 ; DANIELSON, 1991). Dans les marais salés de la baie du Mont Saint-Michel, les ovins sont considérés comme des espèces ingénieurs selon la définition de LAWTON & JONES (1995) plutôt que comme des espèces clefs selon les définitions de MENGE *et al.* (1994) et de SIMBERLOFF (1998). En effet, ce sont des organismes qui modulent directement et/ou indirectement la disponibilité des ressources pour les autres espèces. Par leur pression de pâturage et de piétinement, ils créent et pérennisent de nouvelles caractéristiques d'habitats dominés par la communauté pratiquement mono-spécifique de *Puccinellia maritima*. De point de vue de la conservation de la biodiversité, le pâturage joue un rôle de gestionnaire. Le pâturage modéré ou extensif crée des patchs de motifs fortement pâturés et de motifs légèrement pâturés, où la diversité végétale est augmentée (BAKKER *et al.*, 1993). Le pâturage intensif accompagné d'un piétinement intensif, ce qui est le cas dans les marais salés de la baie du Mont Saint-Michel, provoque une diminution de la richesse spécifique végétale à cause de la destruction complète ou partielle de la végétation et de la structure du sol (BAKKER, 1989). Mais, le pâturage intensif diminue

aussi les potentialités d'exportation de matière organique et de nutriments par les vecteurs abiotiques vers les eaux côtières en modifiant totalement les processus microbiologiques du sol ce qui affecte les cycles d'azotes et de carbone (VIVIER, 1997). Nous avons estimé qu'indirectement, le pâturage intensif des ovins réduit l'activité alimentaire de *Pomatoschistus minutus* et de *Dicentrarchus labrax*. Inversement ces nouveaux habitats sont favorables pour d'autres espèces tels que les ansériformes hivernants (par exemple, le canard siffleur *Anas penelope* et la bernache cravant *Brenta bernicla*). Ces oiseaux consomment de grandes quantités de *P. maritima* (SCHRICKE, 1983). Cela n'est pas possible dans les zones non pâturées où la végétation a un port trop élevé. En Grande Bretagne, le pâturage modéré des troupeaux avait permis l'installation d'une forte densité de chevalier gambette (*Tringa totanus*) sur les hauts marais (NORRIS *et al.*, 1997). Mais, ces mêmes auteurs supposent que l'augmentation de l'intensité du pâturage est l'explication la plus probable pour expliquer le déclin actuel de ces populations (NORRIS *et al.*, 1998). Ainsi, tous ces résultats suggèrent que l'aménagement des habitats, et plus particulièrement des marais salés, pour promouvoir une composante biotique peut produire une diminution des autres espèces.

#### 4.4. Conclusions

Ce chapitre nous a montré qu'il existe de fortes interactions entre les usages et les ressources avec d'un côté l'exploitation de la production primaire pour l'élevage des ovins et d'un autre l'exploitation de la production secondaire par les poissons. Ainsi, les études sur les interactions entre les organismes, quelle que soit leur origine (terrestre, aquatique ou aérienne), et leurs habitats communs qui sont exploités comme zones de reproduction, d'alimentation ou de repos, sont indispensables afin de permettre une gestion efficace des zones humides côtières dans la perspective d'un développement durable. Il apparaît donc important de quantifier ces effets à différentes échelles allant de l'individu au paysage. Les transferts de matière organique au travers des compartiments du paysage et particulièrement le rôle de la biocénose comme vecteur biotique sont des questions de base pour l'écologie du paysage et particulièrement pour l'étude de l'importance des marais salés dans la préservation de la production secondaire littorale et la conservation de la biodiversité. Cette prise en compte de la diversité des faciès est indispensable dans le cadre de l'évaluation des fonctions trophiques, et en particulier de nourriceries, joué par les marais salés.

#### En résumé

Dans ce dernier chapitre nous avons étudié les effets du pâturage sur les relations entre l'ichtyofaune et les marais salés. Les résultats de cette étude montrent qu'indirectement, cet usage agricole diminue l'activité trophique des poissons microcarnivores et par conséquent les transferts de matières organiques effectués par ces poissons et surtout le rôle trophique et de nourricerie des marais salés. Il apparaît alors indispensable de quantifier les interactions entre les usages et ressources afin de permettre une gestion efficace et durable de ces zones humides d'importance primordiale pour certaines espèces de poissons comme les bars.

---

## **Conclusions générales**

---

---

## Conclusions générales

L'hypothèse d'outwelling et plus particulièrement les échanges entre les marais salés et le milieu marin a été testée dans de nombreux environnements, et plus spécifiquement américains (NIXON, 1980; DAME, 1989; LEFEUVRE & DAME, 1994). Depuis plus de 10 ans, sur l'initiative du professeur Lefeuvre, des travaux ont été entrepris pour déterminer les rôles joués par les marais salés européens dans le fonctionnement écologique des espaces côtiers (LEFEUVRE, 1993; LEFEUVRE *et al.*, 1994; LEFEUVRE, 1996; LEFEUVRE *et al.*, 2000). Il est apparu, qu'à l'inverse des marais salés américains, les marais européens ont tendance à importer des débris végétaux mais à exporter de la matière organique particulaire et dissoute avant d'être intégrée dans les réseaux trophiques. Ces recherches ont permis de montrer qu'une part importante de la production secondaire dans la baie (invertébrés et vertébrés) dépend de la capacité des marais salés à produire, à transformer puis à exporter de la biomasse végétale. Mais la plupart des équipes américaines et européennes ont considéré que les échanges entre les marais salés et le milieu marin étaient sous la dépendance unique de facteurs physico-chimiques. Compte tenu de son importance dans le fonctionnement d'une baie ou d'un estuaire, l'ichtyofaune est apparue comme un vecteur biotique potentiel de matière organique (HAINES, 1977). Encore fallait-il le démontrer.

Cette étude est une contribution à la quantification des interactions entre l'ichtyofaune et les marais salés en système macrotidal. L'originalité de notre approche réside dans le fait que nous avons étudié simultanément les rôles trophiques et de nourricerie joués par les marais salés vis à vis de certains poissons côtiers, ainsi que celui assumé par les communautés ichtyologiques dans les transferts de matière organique entre les marais salés et les espaces côtiers, non seulement en considérant la réalité brute, c'est à dire la matière contenue dans le tractus digestif, mais également le gain de biomasse corporel qui en résulte, biomasse qui a un moment ou un autre participe en tant que nécromasse au fonctionnement du milieu marin (**Figure B**). De telles relations ont jusqu'alors été totalement négligées par la communauté scientifique.

### **Peuplements ichtyologiques de la zone intertidale de la baie du Mont Saint-Michel**

Afin de pouvoir étudier de telles relations, il était nécessaire de connaître au préalable les poissons présents dans les marais salés macrotidaux. En Europe, du fait de leur localisation par rapport au niveau moyen des mers, les marais salés sont des habitats temporaires ne pouvant être colonisés que durant de courtes périodes lors des marées de vives eaux. Les poissons pouvant coloniser cette zone humide si particulière sont typiques des eaux marines côtières et fréquentent les vasières et les estuaires. Ces milieux extrêmement hétérogènes dans leur morphologie et leur courantologie nous ont obligé à utiliser une méthode d'échantillonnage composite incluant plusieurs techniques adaptées à chaque site. C'est ainsi que dans les vasières, nous avons suivi les captures des pêcheries fixes, dans l'estuaire du Couesnon, nous avons utilisé trois engins de pêche aux caractéristiques complémentaires et

dans les marais salés nous avons mis au point une technique d'échantillonnage toute particulière. Les différents résultats ont confirmé l'hypothèse généralement admise que la répartition de l'ichtyofaune entre les différents habitats rend compte de conditions de plus en plus drastiques qui sélectionnent des peuplements de plus en plus réduits en richesse spécifique. C'est ainsi que si près de 125 espèces peuvent être trouvées en baie, moins de 50 sont capturées dans les vasières intertidales, moins de 20 peuplent fréquemment l'estuaire de Couesnon et moins de 10 sont tributaires des marais salés. Nous avons montré en particulier que seules les espèces les plus euryhalines (mulets, gobies, bars, clupéidés, *etc.*) peuvent coloniser les marais salés. De plus, il n'est pas impossible que le lien entre, d'un côté, les juvéniles de bars et de mulets, et de l'autre, l'habitat marais salé soit très fort. La structure de ce peuplement est très similaire quelle que soit la localisation géographique des marais salés tant au niveau local (échelle de la baie) que continentale (échelle de l'Europe de l'Ouest). Toutefois, la proportion réelle de poissons colonisant les marais salés par rapport à la quantité disponible dans les milieux sources n'a jamais été évaluée. Plusieurs raisons peuvent expliquer ce fait, mais la plus importante réside dans les difficultés d'ordre technique et méthodologique : il est très difficile de transposer une méthode de pêche d'un milieu à un autre aux caractéristiques si différentes. Dans le futur, une importante étape est donc de résoudre rapidement ce problème technique.

	<b>Étape 1</b>						
	Caractérisation du peuplement colonisant l'espace concerné						
	Saisonnalité et régularité de présence de chaque population						
	<i>Domaine vital des espèces concernées</i>						
	<b>Étape 2</b>						
	Évaluation de la croissance						
	Quantification de l'énergie nécessaire pour permettre cette croissance						
	<b>Étape 3</b>						
	Détermination de la ration alimentaire						
	Comportement alimentaire						
	Quantification de l'énergie consommée						
	Comparaison avec l'étape 2						
	<b>Étape 4</b>						
	<i>Estimation du nombre de juvéniles produits chaque année</i>						
	<i>Zone spatiale d'influence de la nurserie concernée</i>						

**Figure B.** Les étapes méthodologiques afin de quantifier le rôle de nurserie d'un habitat. En italique les étapes non effectuées dans cette étude.

### Activité trophique de l'ichtyofaune dans les marais salés

Connaissant le peuplement ichtyologique colonisant les marais salés, il était important de définir le pourquoi de leur présence dans ces milieux à priori inhospitaliers. Une des hypothèses, seulement démontrée aux Etats-Unis, est que la production des marais salés est fortement exploitée par l'ichtyofaune. Pour pouvoir tester cette hypothèse, nous avons adapté notre protocole d'échantillonnage pour quantifier cette prise alimentaire. Nos résultats ont, pour la première fois, montré le rôle trophique et de nurserie des marais salés européens pour certaines espèces fréquentant cette zone. En effet, les espèces ichtyologiques étudiées ont une activité trophique importante et elles prélèvent de grandes quantités de nourriture dont l'origine est, dans la plupart des cas, terrestre (détritus d'halophyte) ou semi-terrestre (crustacés résidents, diatomées benthiques) et marqueuse des marais salés. Cette activité trophique se déroule presque exclusivement dans les chenaux des marais salés qui

fonctionnent alors comme une zone de transition entre la végétation des marais salés et les vasières et une zone de concentration de la nourriture provenant à la fois des marais salés et du milieu marin. A ce stade de l'étude, nous n'avons pas encore pu quantifier la part réelle de la production des marais salés dans les régimes alimentaires des poissons par rapport à l'alimentation d'origine marine transportée par les courants de marées dans les chenaux puis prélevées par l'ichtyofaune.

### **Apport de l'alimentation des bars dans les marais salés pour la croissance de cette espèce**

De nombreuses études américaines ont montré le rôle essentiel des systèmes couplés 'estuariens ou baies - marais salés' dans le maintien de nombreuses populations ichtyologiques (BOESCH & TURNER, 1984; KNEIB, 1997A). Une telle approche basée sur cette notion de 'coupling system' n'a jamais été tentée en Europe. En effet, si la dynamique de certaines populations ichtyologiques caractéristiques des estuaires comme les gobies du genre *Pomatoschistus* est connue et si les modalités de migration mer - estuaire au cours du cycle de développement d'autres espèces (flet, mulets, bars, *etc.*) commencent à l'être, le rôle pourtant essentiel des marais salés à certaines étapes du développement de quelques espèces estuariennes ou marines n'a jamais été pris en compte. Pour répondre à cette question, nous avons utilisé une méthode indirecte employée dans les études en élevage. Cette méthode nous a permis d'estimer que 40% à 60% de la croissance des bars du groupe 0 peuvent être soutenues par l'alimentation de ces poissons dans les marais salés. Cette première quantification du rôle de nourricerie doit toutefois être confortée par l'utilisation d'autres techniques (rapports isotopiques naturels, *etc.*) et doit donner lieu à l'élaboration de modèles mathématiques éprouvés capables de mettre en évidence l'importance au sein d'une population globale de la fraction de population qui est réellement tributaire des marais salés. A ce stade de l'étude, reste aussi à démontrer l'influence géographique, en d'autres termes, quelle est la contribution des marais salés du Mont Saint-Michel à la pérennisation des peuplements côtiers et plus particulièrement de bar.

### **L'ichtyofaune en tant que vecteur biotique dans les flux intersystèmes**

Nous avons vu que dans les systèmes macrotidaux, quelques espèces de poissons viennent se nourrir à marée haute dans les chenaux des marais salés et repartent avec le flux en exportant ainsi la matière organique ingérée qui sera restituée en partie au milieu marin directement sous forme de fécès ou indirectement sous forme de biomasse corporelle vivante ou morte. Nous avons donc quantifié ce rôle de vecteur biotique de la matière organique joué par les poissons, vecteurs très peu pris en compte dans le fonctionnement des écosystèmes (BILDSTEIN *et al.*, 1992). Nos résultats ont montré que comparée aux vecteurs abiotiques tels que les courants de marées, cette exportation peut apparaître secondaire sur le plan quantitatif. Il n'en est pas de même sur le plan qualitatif; c'est un effet d'un système sur un autre. Il faut donc évaluer ces flux en terme fonctionnel plus qu'en terme quantitatif. Toutefois, l'évaluation en terme fonctionnel est beaucoup plus difficile et reste à approfondir. Il faut par exemple réussir à mettre en évidence des localisations préférentielles de dépôts de cette matière organique transférée, transformée par l'ichtyofaune et contaminée par des micro-organismes et les liaisons entre ces apports et les besoins dans le fonctionnement de la boucle microbienne.

### **Interactions trophiques entre usages et ressources**

La baie du Mont Saint-Michel est un anthroposystème dont les  $\frac{3}{4}$  des marais salés sont pâturés intensivement par les moutons. Or le pâturage intensif diminue la richesse spécifique végétale et la productivité des marais (BAKKER, 1989; VIVIER, 1997). Indirectement, cet usage

agricole diminue les habitats et les ressources trophiques disponibles pour les invertébrés résidents des marais qui sont alors moins abondants (FOUILLET, 1986). Cette diminution des proies disponibles pour l'ichtyofaune leur est-elle préjudiciable ? Aucune étude n'a estimé quel pouvait être l'impact de cet usage très répandu en Europe sur les rôles des marais salés pour l'ichtyofaune. Pour répondre à cette question, nous avons étudié qualitativement et quantitativement l'alimentation des petits prédateurs fréquentant différentes zones des marais salés caractérisées par la présence ou l'absence de pâturage ovin. Les résultats de cette étude montrent effectivement que les poissons ont une activité trophique plus faible dans les marais salés pâturés et qu'il existe donc de fortes interactions trophiques entre les usages et les ressources. Il apparaît alors à l'avenir indispensable d'approfondir la quantification de ces interactions afin de permettre une gestion efficace et durable de ces zones humides d'importance primordiale pour un certain nombre de poissons dont les bars, les gobies et les mullets. De même sur le plan de la biodiversité, nous pouvons nous demander quel rôle joue le pâturage pour les espèces sympatriques en augmentant le recouvrement des régimes alimentaires.

---

## Références

---

# Références

-A-

- ABARCA-ARENAS L.G., VALERO-PACHECO E., 1993. Toward a trophic model of Tamiahua, a coastal lagoon in Mexico. In : Trophic models of aquatic ecosystems. CHRISTENSEN V., PAULY D. (eds.). INCLARM Conf. Proc., 26 : 181-185.
- ADAM P., 1990. Saltmarsh ecology. Cambridge University Press, Cambridge, 461 p.
- ALBERTINI-BERHAULT J., 1973. Biologie des stades juvéniles de téléostéens Mugilidae *Mugil aurata* Risso 1810, *Mugil capito* Cuvier 1829 et *Mugil saliens* Risso 1810. 1. Régime alimentaire. Aquaculture, 2 : 251-266.
- ALBERTINI-BERHAULT J., 1974. Biologie des stades juvéniles de téléostéens Mugilidae *Mugil auratus* Risso, 1810, *Mugil capito* Cuvier, 1829 et *Mugil saliens* Risso, 1810. II. Modifications du régime alimentaire en relation avec la taille. Aquaculture, 4 : 13-27.
- ALBERTINI-BERHAULT J., 1979. Rythme alimentaire chez les jeunes *Mugil capito* (Téléostéens Mugilidae) dans le golfe de Marseille. Téthys, 9 : 79-82.
- ALBERTINI-BERHAULT J., 1980. Biologie des stades juvéniles de mugilidae dans la région marseillaise. Thèse d'état de l'Université d'Aix-Marseille II, France, 156 pp.
- AL-DAHAM N.K., WAHAB N.K., 1991. Age, growth and reproduction of the greenback mullet, *Liza subviridis* (Valenciennes), in an estuary in Southern Iraq. J. Fish B., 38 : 81-88.
- ALLEN L.G., 1982. Seasonal abundance, competition, and productivity of the littoral fish assemblage in upper Newport Bay, California. Fishery Bulletin, 80 : 769-790.
- ALLEN J.R., WOOTTON R.J. 1982. The effect of ration and temperature on the growth of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. J. Fish Biol., 20 : 409-422.
- ALLEN D.M., SERVICE S.K., OGBURN-MATTHEWS M.V., 1992. Factors influencing the collection efficiency of estuarine fishes. T. Am. Fish. Soc., 121 : 234-244.
- ALLIOT E., FEBVRE A., METAILLER R., PASTOREAUD A., 1974. Besoins nutritifs du bar (*Dicentrarchus labrax* L.). Etude du taux de protéine et du taux de lipide dans le régime. CNEXO. Actes de Colloque, 1 : 215-228.
- ALLIOT E., PASTOREAUD A., NEDELEC J., 1979. Etude de l'apport calorique et du rapport calorico-azoté dans l'alimentation du bar, *Dicentrarchus labrax*. Influence sur la croissance et la composition corporelle. In : Finfish Nutrition and Fishfeed Technology, TIEWS K., HALVER J.E. (eds.). Heenemann, Berlin : 241-251.
- ALLIOT E., PASTOREAUD A., THEBAULT H., 1983. Influence de la température et de la salinité sur la croissance et la composition corporelle d'alevins de *Dicentrarchus labrax*. Aquaculture, 31 : 181-194.
- ALLIOT E., PASTOREAUD A., THÉBAULT H., 1984. Amélioration des formules d'aliments artificiels chez le loup (*Dicentrarchus labrax*). 2. Utilisation des glucides. In : Recherche biologique en aquaculture, vol. 1, CNEXO (ed.). CNEXO : 87-94.
- ALMEIDA P.M.R., 1996. Biologia e ecologia de *Liza ramada* (Risso, 1826) e *Chelon labrosus* (Risso, 1826) (Pisces, Mugilidae) no estuario do Mira (Portugal). Inter-relações com o ecossistema estuarino. Thèse de l'Université de Lisbonne, Portugal, 331 p.
- ALMEIDA P.M.R., MOREIRA F., COSTA J.L., ASSIS C.A., COSTA M.J., 1993. The feeding strategies of *Liza ramada* (Risso, 1826) in fresh and brackish water in the River Tagus, Portugal. J. Fish Biol., 42 : 95-107.
- APRAHAMIAN M.W., BARR C.D., 1985. The growth, abundance and diet of 0-group sea bass, *Dicentrarchus labrax*, from the Severn Estuary. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 65 : 169-180.
- ARIAS A., 1976. Biologie du loup, *Dicentrarchus labrax*, de la région de Cadix. Publi. CIEM. CMG 3 : 1-8.
- ARMSTRONG M.J., 1982. The predator-prey relationships of Irish Sea poor-cod (*Trisopterus minutus* L.) pouting (*Trisopterus luscus* L.), and cod (*Gadus morhua* L.). J. Conseil Int. Expl. Mer, 40 : 135-152.
- ARNOLD G.P., 1981. Movements of fish in relation to water currents. In : Animal migration, AIDLEY D.J. (ed.). Cambridge University Press : 55-79.
- ARRHENIUS F., 1996. Diet composition and food selectivity of 0-group herring (*Clupea harengus* L.) and sprat (*Sprattus sprattus* (L.)) in the northern Baltic Sea. ICES J. Mar. Sci., 53 : 701-712.

- ARRHENIUS F., 1998a. Variable length of daily feeding period on bioenergetics modelling: a test with 0-group Baltic herring. *J. Fish Biol.*, 52 : 855-860.
- ARRHENIUS F., 1998b. Food intake and seasonal changes in energy content of young Baltic Sea sprat (*Sprattus sprattus* L.). *ICES J. Mar. Sci.*, 55 : 319-324.
- AOAC METHODS, 1980. Official methods of analysis of the association of official analytical chemists, Horwitz (ed.). *Association of Official Analytical*, 1018 p.

-B-

- BAKKER J.P., 1989. Nature management by grazing and cutting. Geobotany 14, Kluwer Academic Publisher, 400 p.
- BAKKER J.P., DE LEEUW J., DIJKEMA K.S., LEENDERTSE P.C., PRINS H.H.T, ROZEMAN J., 1993. Salt marshes along the coast of the Netherlands. *Hydrobiologia*, 265 : 73-95.
- BALON E.K., 1975. Reproductive guild of fishes: a proposal and definition. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32 : 821-864.
- BARNABÉ G., 1980. Exposé synoptique des données biologiques sur le loup ou le bar, *Dicentrarchus labrax* (Linné, 1758). *FAO. Fisheries Synopsis*, 126, 70 p.
- BARNABÉ G., 1986. L'élevage du loup et de la daurade. In : *Aquaculture vol. 2*, BARNABÉ G. (ed.), Tec. & Doc. Lavoisier, Paris : 627-712.
- BARRY J.P., YOKLAVICH M.M., CAILLIET G.M., AMBROSE D.A., ANTRIM B.S., 1996. Trophic ecology of the dominant fishes in Elkhorn Slough, California, 1974-1980. *Estuaries*, 19 : 115-138.
- BAUCHOT M.L., PRAS A., 1980. Guide des poissons marins d'Europe. Delachaux et Niestlé, Paris, 427 p.
- BECKLEY L.E., 1984. The ichthyofauna of the Sundays Estuary, South Africa, with particular reference to the juvenile marine component. *Estuaries*, 7 : 248-258.
- BEEFTINK W.G., 1977. The coastal salt marshes of western and northern Europe: an ecological and phytosociological approach. In : Wet coastal ecosystems, CHAPMAN V.J. (ed.). Elsevier, Amsterdam : 93-121.
- BEILLOIS P., DESAUNAY Y., DOREL D., LEMOINE M., 1979. Nurseries littorales de la Baie du Mont Saint-Michel et du Cotentin Est. Rapport ISTPM Nantes, 115 p.
- BELLEMERE P., 1935. Situation juridique des pêcheries de la baie de Cancale. Rapport du Quatier Maritime de Cancale, 29 p.
- BERG J., 1979. Discussion of methods of investigating the food of fishes, with reference to a preliminary study of the food of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). *Mar. Biol.*, 50 : 263-273.
- BERTOME J.P., LE MAO P., REY H., NGUYEN D., 1987. Aménagement de la baie du Mont Saint-Michel, les possibilités de développement de la vénériculture. Rapport IFREMER, 214 p.
- BESSIÈRE M.A., 1998. Solutés compatibles des halophytes littorales : production et possibilité de transfert vers les procaryotes associés. Thèse de l'Université de Rennes 1, France, 186 p.
- BEST B., 1999. Early postlarval fish in the hyperbenthos of the Dutch Delta (south-west Netherlands). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 79 : 709-724.
- BILDSTEIN K.L., BLOOD E., FREDERICK P., 1992. The relative importance of biotic and abiotic vectors in nutrient transport. *Estuaries*, 15 : 147-157.
- BIGFORD T.E., 1991. Sea-level rise, nearshore fisheries, and the fishing industry. *Coast. Manage.*, 19 : 417-437.
- BLABER S.J.M., 1977. The feeding ecology and relative abundance of mullet (Mugilidae) in Natal and Pondoland estuaries. *Biol. J. Linn. Soc.*, 9 : 259-275.
- BLABER S.J.M., WHITFIELD A.K., 1977. The feeding ecology of juvenile mullet (Mugilidae) in South-East Africa estuaries. *Biol. J. Linn. Soc.*, 9 : 277-284.
- BLABER S.J., BLABER T.G., 1980. Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *J. Fish Biol.*, 17 : 143-162.
- BOESCH D.F., TURNER R.E., 1984. Dependence of fishery species on salt marshes: the role of food and refuge. *Estuaries*, 7 : 460-468.
- BOUCHARD V., 1996. Production et devenir de la matière organique des halophytes dans un marais salé européen en système macrotidal (Baie du Mont Saint-Michel). Thèse de l'Université de Rennes 1, France.
- BOUCHARD V., DIGAIRE F., LEFEUVRE J.-C., GUILLON L.M., 1995. Progression des prés salés à l'ouest du Mont Saint-Michel entre 1984 et 1994. Mappemonde, 4 : 28-34.
- BOUCHARD V., LEFEUVRE J.-C., 1996. Hétérogénéité de la productivité d'*Atriplex portulacoides* (L.) Aellen dans un marais salé macrotidal. *C.R. Acad. Sci. III-Vie*, 319 : 1027-1034.
- BOUCHARD V., CRÉACH V., LEFEUVRE J.-C., BERTRU G., MARIOTTI A., 1998. Fate plant detritus in a European salt marsh dominated by *Atriplex portulacoides* (L.) Aellen. *Hydrobiologia*, 373/374 : 75-87.
- BOUCHEREAU J.L., QUIGNARD J.P., TOMASINI J.C., JOYEUX J.C., CAPAPE CH., 1989. La population de *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) de la lagune de Mauguio, France. Paramètres démographiques et croissance individuelle. *Cah. Biol. Mar.*, 30 : 487-514.

- BOULINEAU-COASTANEA F., 1969. Régime alimentaire du bar *Dicentrarchus labrax* (Serranidae) sur la côte atlantique bretonne. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 41 : 1106-1122.
- BOZEMAN E.L., DEAN J.M., 1980. The abundance of estuarine larval and juvenile fish in a South Carolina intertidal creek. Estuaries, 3 : 89-97.
- BRETT J.R., GROVES D.D. 1979. Physiological energetics. In : Fish physiology. VIII. Bioenergetics and growth, HOAR W.S., RANDALL D.J., BRETT J.R. (eds.). Orlando Academic Press, 279-352.
- BROSSE S., 1996. Dynamique du peuplement microphytoplancton dans un chenal de marée de la baie du Mont Saint-Michel. DEA de l'Université de Rennes 1, France, 25 p.
- BROWN M.L., NEMATIPOUR G.R., GATLIN D.M. 1992. Dietary protein requirement of juvenile sunshine bass at different salinities. Prog. Fish-Cult., 54 : 148-156.
- BROWN M.L., GRIFFIN M.E., RANDALL M. 1993. Experimental and practical diet evaluations with juvenile hybrid striped bass. J. World Aquacult. Soc., 24 : 80-89.
- BRULHET J., 1975. Observations on the biology of *Mugil cephalus aseptensis* and the possibility of its aquaculture on the Mauritanian coast. Aquaculture, 5 : 271-281.
- BRUSLE J., 1981. Food and feeding in grey mullets. In : Aquaculture of grey mullets, OREN O.H. (ed.), Cambridge University Press, Cambridge : 185-217.

-C-

- CABRAL H.N., 1998. Utilização do estuário do Tejo como área de viveiro pelos linguada, *Solea solea* (Linnaeus, 1758) e *S. senegalensis* Kaup, 1858, e robalo, *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758). Thèse de l'Université de Lisbonne, Portugal.
- CAIN R.J., DEAN J.M., 1976. Annual occurrence, abundance and diversity of fish in a South Carolina intertidal creek. Mar. Biol., 36 : 369-379.
- CALINE B., 1981. Le secteur occidental de la baie du Mont Saint-Michel. Morphologie, sédimentologie et cartographie de l'estran. Thèse de l'Université de Paris Orsay, France.
- CALINE B., 1982. Le secteur occidental de la baie du Mont Saint-Michel: morphologie, sédimentologie et cartographie de l'estran. Document du BRGM n° 42, 250 p.
- CALINE B., LARSONNEUR C., L'HOMER A., 1985. Le baie du Mont Saint-Michel: principaux environnements sédimentaires. Livre Jub. LUCAS G. : 37-51.
- CAMBRONY M., 1983. Recrutement et biologie des stades juvéniles de Mugilidae (Poissons Téléostéens) dans trois milieux lagunaires du Roussillon et du Narbonnais (Salses-Leucate, Lapalme, Bourdigou). Thèse de l'Université Pierre et Marie Curie de Paris, France.
- CARDONA L., 1996. Microalgae selection by mullets (*Mugil cephalus* and *Liza ramada*) in Israeli semi-intensive fish ponds. Isr. J. Aquacult.-Bamid., 48 : 165-173.
- CARDONA L., 1999. Seasonal changes in the food quality, diel feeding rhythm and growth rate of juvenile leaping grey mullet *Liza saliens*. Aquat. Living Resour., 12 : 263-270.
- CARDONA L., CASTELLO F., 1994. Relative importance of plankton and benthos as food sources for *Mugil cephalus* and *Liza ramada* in Israeli semi-intensive fish ponds. Isr. J. Aquacult.-Bamid., 46 : 197-202.
- CARREL G., LAFFAILLE P., sous presse a. Clef d'identification des Mugilidae d'eau douce. In : Poissons d'eau douce de France. Museum National d'Histoire Naturel, CSP.
- CARREL G., LAFFAILLE P., sous presse b. Clef d'identification des Gobiidae d'eau douce. In : Poissons d'eau douce de France. Museum National d'Histoire Naturel, CSP.
- CASSIFOUR P., 1975. Contribution à l'étude de la biologie des Mugilidés des réservoirs à poissons du bassin d'Arcachon. Thèse de l'Université de Bordeaux 1, France.
- CATTRUISSE A., MAKWAIA E.S., DANKWA H.R., HAMERLYNCK O., HEMMINGA M.A., 1994. Nekton communities of an intertidal creek of a European estuarine brackish marsh. Mar. Ecol.-Prog. Ser., 109 : 195-208.
- CHAMBERS R.M., HARVEY J.W., ODUM W.E., 1992. Ammonium and phosphate dynamics in a Virginia salt marsh. Estuaries, 15 : 349-359.
- CHERVINSKY J., 1975. Sea basses (*Dicentrarchus labrax* (Linne) and *D. punctatus* (Bloch) (Pisces, Serranidae) a control fish in freshwater. Aquaculture, 6, 249-266.
- CHERVINSKI J., LAHAV M., 1979. Fresh water feed of young European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). Isr. J. Aquacult.-Bamid., 31 : 44-48.
- CHEVEY P., 1925. Rapport sur les pêcheries ou bouchots de la baie du Mont Saint-Michel. Notes et mémoire n°44, Off. Sc. Tech. Pêch. Marit, 22 p.
- CHRISTENSEN V., PAULY D., 1992. Guide du logiciel Ecopath II. Iclarm, Manille, 120 p.
- CLARIDGE P.N., POTTER I.C., 1983. Movements, abundance, age composition and growth of bass, *Dicentrarchus labrax*, in the Severn estuary and inner Bristol channel. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 63 : 871-879.
- CLARIDGE P.N., POTTER I.C., 1984. Abundance, movements and size of gadoids (Teleostei) in the Severn Estuary. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 64 : 771-790.

- CLARIDGE P.N., HARDISTY M.W., POTTER I.C., WILLIAMS C.V., 1985. Abundance, life history and ligulosis in the gobies (Teleostei) of the Inner Severn Estuary. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 65 : 951-968.
- CLARIDGE P.N., POTTER I.C., HARDISTY M.W., 1986. Seasonal changes in movements, abundance, size composition and diversity on the fish fauna of the Severn Estuary. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 66 : 229-258.
- CLARK B.M., BENNETT B.A., LAMBERTH S.J., 1996. Temporal variations in surf zone fish assemblages from False Bay, South Africa. Mar. Ecol.-Prog. Ser., 131 : 35-47.
- CNEXO, 1982. Golfe normano-breton: bilan des connaissances. Rapport CNEXO, COB, ELGMM, 171 p.
- COEN L., HECK K.L. JR., ABEL L.G., 1981. Experiments on competition and predation among shrimps of seagrass meadows. Ecology, 62 ; 1484-1493.
- COLIJN F., DE JONGE V.N., 1984. Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard estuary. Mar. Ecol.-Prog. Ser., 14 : 185-196.
- COLLINS M.R., 1981. The feeding periodicity of striped mullet, *Mugil cephalus* L., in two Florida habitats. J. Fish Biol., 19 : 307-315.
- COMMISSION INTERBASSINS, 1999. Les bassins versant de la baie du Mont Saint-Michel. Etude préalable à la mise en place d'un outil d'aide à la gestion globale de l'eau sur les bassins versants de la baie du Mont Saint-Michel. Rapport Agence de l'eau Loire-Bretagne et Agence de l'eau Seine-Normandie, 37 p.
- CONNOLLY R.M., DALTON A., BASS A., 1997. Fish use of an inundated saltmarsh flat in a temperate Australian estuary. Aust. J. Ecol., 22 : 222-226.
- CONOVER W.J., IMAN R.L., 1981. Rank transformations as a bridge between parametric and nonparametric statistics. Am. Stat., 35 : 124-129.
- COPELAND B.J., BECHTEL T.J., 1974. Some environmental limits of six Gulf coast estuarine organisms. Contrib. Mar. Sci., 18 : 169-204.
- COSTA M.J., 1986. Les poissons de l'estuaire du Tage. Cybiurn, 10 : 57-75.
- COSTA M.J., 1988. The Tagus and Mira estuaries (Portugal) and their role as spawning and nursery areas. J. Fish Biol., 33 : 249-250.
- COSTA M.J., 1989. The structure of fish communities in the Tagus Estuary, Portugal, and its role as nursery for commercial fish species. Scient. Mar., 53 : 561-566.
- COSTA M.J., COSTA J.L., ALMEIDA P.R., ASSIS C.A., 1994. Do eel grass beds and salt marsh borders act as preferential nurseries and spawning grounds for fish ? An example of the Mira estuary in Portugal. Ecol. Eng., 3 : 187-195.
- COSTA M.J., CABRAL H.N., 1999. Changes in the Tagus nursery function for commercial fish species: some perspectives for management. Aquat. Ecol., 33 : 287-292.
- COVES D., GASSET E., LEMARIÉ G., DUTTO G., 1998. A simple way of avoiding feed wastage in European sea bass, *Dicentrarchus labrax*, under self-feeding conditions. Aquat. Living Resour., 11 : 395-401.
- COVI M.P., KNEIB R.T., 1995. Intertidal distribution, population dynamics and production of the amphipod *Uholorchestia spartinophila* in a Georgia, USA, salt marsh. Mar. Biol., 121: 447-455.
- CRÉACH V., 1995. Origine et transferts de la matière organique dans un marais littoral: utilisation des compositions isotopiques naturelles du carbone et de l'azote. Thèse de l'Université de Rennes 1, France.
- CRÉACH V., SCHRICKE M.T., BERTRU G., MARIOTTI A., 1997. Stable isotope and gut analyse to determine feeding relationships in saltmarsh macroconsumers. Estuar. Coast. Shelf Sci., 44 : 599-611.
- CROWDER L.B., MC DONALD M.E., RICE J.A., 1987. Understanding recruitment of Lake Michigan fishes: the importance of size-based interactions between fish and zooplankton. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 44 : 141-147.
- CUSHING D.H., 1975. Marine Ecology and Fisheries. Cambridge University Press, London, 278 p.

-D-

- DAHLBERG M.D., ODUM E.P., 1970. Annual cycles of species occurrence, abundance, and diversity in Georgia estuarine fish populations. Am. Mid. Nat., 83 : 382-392.
- DAME R.F., 1989. The importance of *Spartina alterniflora* to Atlantic coast estuaries. Aquat. Sci., 1 : 639-660.
- DAME R.F., CHRZANOVSKI T., BILDSTEIN K., DJERFUE B., MC KELLAR H., NELSON D., SPURRIER J., STANCYK S., STEVENSON H., VERNBERG J., ZINGMARK R., 1986. The outwelling hypothesis and North Inlet Estuary, South Carolina. Mar. Ecol.-Prog. Ser., 33 : 217-229
- DAME R.F., GARDNER L.R., 1993. Nutrient processing and the development of tidal creek ecosystems. Mar. Chem., 43 : 175-183.
- DAME R.F., LEFEUVRE J.-C., 1994. Tidal exchanges : import-export of nutrients and organic matter in New and old World salt marshes : conclusions. In : Global wetlands old world and new, MITSCH W.J. (ed.). Elsevier Science B.V., Amsterdam : 181-201.
- DAME R.F., ALLEN D.M., 1996. Between estuaries and the sea. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 200 : 169-185.
- DANAIS M., FOUILLET P., LEGENDRE, C., 1987. Aménagement du bassin du fleuve Couesnon. Etude d'impact, aspect biologique. Rapport n°2: le Couesnon et les marais de sa basse vallée, état initial. Rapport

- Ministère de l'équipement, du logement, de l'aménagement du territoire et des transports / Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, 47 p.
- DANDO P.R., 1984. Reproduction in estuarine fish. In : Fish reproduction strategies and tactics, POTTS G.W., WOOTON R.J. (eds.). Academic Press, London : 155-170.
- DANIELSON B.J., 1991. Communities in a landscape : the influence of habitat heterogeneity on the interactions between species. Am. Nat., 138 : 1105-1120.
- DANKERS N., BINSBERGEN M., ZEGERS K., LAANE R., RUTGERS M., 1984. Transportation of water, particulate and dissolved organic and inorganic matter between salt marsh and Emsdollar Estuary, The Netherlands. Estuar. Coast. Shelf Sci., 19 : 143-165.
- DAY J.W., BLABER S.J.M., WALLACE J.H., 1981. Estuarine fishes. In : Estuarine ecology with spatial reference to Southern Africa, DAY J.H. (ed.). Balkema, Rotterdam : 197-221
- DAY J.W., HALL C.A.S., KEMP W.M., YANEZ-ARANCIBIA A., 1989. Estuarine ecology. Wiley, New York.
- DECAMPS H., CAPBLANC J., CASANOVA M., DAUTA A., LAVILLE H., TOURENG J.N., 1979. Ecologie des rivières et développement: l'expérience d'aménagement de la vallée du Lot. In : Ecologie et développement, LEFEUVRE J.-C., LONG G., RICOU G. (eds.). CNRS, Paris : 219-234.
- DEEGAN L.A., 1993. Nutrient and energy transport between estuaries and coastal marine ecosystems by fish migration. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 50 : 74-79.
- DEEGAN L.A., PETERSON B.J., PORTIER R., 1990. Stable isotopes and cellulase activity as evidence for detritus as a food source for juvenile Gulf menhaden. Estuaries, 13 : 14-19.
- DELBRIAS G., MORZADEC-KERFOURN M.T., 1975. Evolution du marais de Dol-de-Bretagne au Flandrien. Bull. Ass. Fr. Etude Quaternaire, 2 : 59-70.
- DENIEL C., 1979. Le baie de Douarnenez: réserve ichthyologique naturelle. Penn Ar Bed, 98 : 116-130.
- DEMIR N., 1971. On the occurrence of grey mullet postlarvae off Plymouth. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 51 : 235-246.
- DENDRINOS P., THORPE J.P., 1985. Effects of reduced salinity on growth and body composition in the European bass *Dicentrarchus labrax* (L.). Aquaculture, 49 : 333-358.
- DEPLANO M., CONNES R., DIAZ J.P., BARNABE G., 1991. Variations in the absorption of macromolecular proteins in larvae of the sea bass *Dicentrarchus labrax* during transition to the ecotrophic phase. Mar. Biol., 110 : 29-36.
- DESAUNAY Y., 1983. Description globale des ressources halieutiques de la baie du Mont Saint-Michel. Rapport ISTPM Nantes, 17 p.
- DE SILVA S.S., 1980. Biology of juvenile grey mullet : a short review. Aquaculture, 19 : 21-36.
- DE SILVA S.S., WIJAYARATNE M.J.S., 1977. Studies on the biology of young grey mullet, *Mugil cephalus* L. II. Food and feeding. Aquaculture, 12 : 157-167.
- DE SILVA S.S., SILVA E.I.L., 1979. Biology of young grey mullet, *Mugil cephalus* L. population in a coastal lagoon in Sri Lanka. J. Fish Biol., 15 : 9-20.
- DOREL J.L., 1983. Etude des nurseries de deux secteurs côtiers de la Manche en 1980. CIEM Ann. Biol., 37 : 292-297.
- DORST J., L'HOMER A., 1989. Face au comblement de la Baie du Mont Saint-Michel: recommandations en vue de son aménagement. La vie des sciences, compte rendus, 6 : 387-401.
- DOULCIER P., 1977. Le Mont Saint-Michel. Le problème du caractère maritime du site. Thèse de docteur-ingénieur de l'Université de Paris d'Orsay, France.
- DRAKE P., ARIAS A.M., 1991. Composition and seasonal fluctuations of the ichthyoplankton community in a shallow tidal creek of Cadiz Bay (S.W. Spain). J. Fish Biol., 39 : 245-263.
- DURBIN, A.G., NIXON S.W., OVIATT C.A., 1979. Effects of the spawning migration of the alewife, *Alosa pseudoharengus*, on freshwater ecosystems. Ecology, 60 : 8-17.

-E-

- ELIE P., FEUNTEUN E., RIGAUD C., 1990. The inshore brackish water domain of the French Atlantic coast: ecological functions for the exploited species, impact of physical development. Bull. Ecol., 21 : 33-38.
- ELLIOTT J.M., 1976. The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to body weight, water temperature and ration size. J. Anim. Ecol., 45 : 923-948.
- ELLIOTT J.M., 1979. Energetics of freshwater teleosts. Symposium of the Zoological Society of London, 44 : 29-61.
- ELLIOTT J.M., 1982. The effects of temperature and ration size on the growth and energetics of salmonids in captivity. Comp. Biochem. Phys., 73 : 81-91.
- ELLIOTT J.M., PERSSON S., 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. J. Anim. Ecol. 47 : 977-991.
- ELLIOTT J.M., TAYLOR C.L.J., 1989. The structure and functioning of an estuarine/marine fish community in the Forth estuary, Scotland. Proceeding of the 21<sup>st</sup> European Marine Biology Symposium, Gdansk, 227-240.

- ELLIOTT J.M., DEWAILLY F., 1995. The structure and components of European estuarine fish assemblage. Neth. J. Aquat. Ecol., 29 : 397-417.
- ELLIOTT J.M., LYLE A.A., CAMPBELL R.N.B., 1997. A preliminary evaluation of migratory salmonids as factors of organic carbon between marine and freshwater environments. Sci. Total Environ., 194/195 : 219-223.
- EYBERT M.C., BERNARD J.Y., CONSTANT P., FEUNTEUN E., HEDIN J., QUESTIAU S., 1998. Réhabilitation des prairies inondables dans les marais bretons : évolution de la flore, des poissons et des oiseaux. Gibier Faune Sauvage, Game Wildl., 15 : 999-1016.
- F-
- FAGATE S.O., OLANIYAN C.I.O., 1973. The food and feeding interrelationship of the fishes in the Lagos lagoon. J. Fish Biol., 5 : 205-225.
- FARRUGIO H., 1975. Les muges (poissons, teleosteens) de Tunisie. Répartition et pêche. Contribution à leur étude systématique et biologie. Thèse de l'Université de Montpellier, France.
- FARRUGIO H., 1977. Clés commentées pour la détermination des adultes et des alevins de Mugilidae de Tunisie. Cybium, 3 : 57-73
- FERRARI I., CHEREGATO A.R., 1981. Feeding habits of juvenile stages of *Sparus auratus* L., *Dicentrarchus labrax* L. and mugilidae in a brackish embayment of the Po River Delta. Aquaculture, 25 : 243-257.
- FEUNTEUN E., 1994. Le peuplement ichthyologique du marais littoral endigué de Bourgneuf-Machecoul (France, Loire-Atlantique). Approche méthodologique pour une analyse quantitative de la distribution spatiale du peuplement ichthyologique et de la dynamique de certaines populations. Thèse de l'Université de Rennes 1, France.
- FEUNTEUN E., RIGAUD C., ELIE P., 1992. Le marais doux endigué de Bourgneuf – Machecoul : premiers éléments de connaissance du peuplement ichthyologique, relation ichthyofaune habitat, mise en évidence des problèmes majeurs de gestion. Revue des Sciences de l'Eau, 5 : 509-527.
- FEUNTEUN E., MARION L., 1994. Assessment of grey heron predation on fish communities: the case of the largest European colony. Hydrobiologia, 279/280 : 327-344.
- FEUNTEUN E., LAFFAILLE P., 1997. Les peuplements ichthyologiques de la Baie du Mont Saint-Michel. Penn Ar Bed, 164 : 50-56.
- FEUNTEUN E., ACOU A., GUILLOUËT J., LAFFAILLE P., LEGAULT A., 1998. Spatial distribution of eel population (*Anguilla anguilla* L.) in a small coastal catchment of northern Brittany (France). Consequences of hydraulic works. Bull. Fr. Pêche Piscic., 349 : 129-139.
- FEUNTEUN E., RIGAUD C., ELIE P., LEFEUVRE J.-C., 1999. Les peuplements ichthyologiques des marais littoraux endigués Atlantiques: un patrimoine à gérer ? Le cas du marais de Bourgneuf-Machecoul (Loire-Atlantique, France). Bull. Fr. Pêche Piscic., 352 : 63-79.
- FIELD S.G., CLARK K.R., WARWICK R.M., 1982. A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns. Mar. Ecol.-Prog. Ser., 8 : 37-52.
- FISHER S.G., LIKENS G.E., 1972. Stream ecosystem : organic energy budget. BioScience, 22 : 33-35.
- FISHER S.G., LIKENS G.E., 1973. Energy flow in Bear Brook, New Hampshire : an integrative approach to stream ecosystem metabolism. Ecol. Monog., 43 : 421-439.
- FONDS M., 1973. Sand gobies in the dutch Wadden Sea (*Pomatoschistus*, Gobiidae, Pisces). Neth. J. Sea Res., 6 : 417-478.
- FONTAINE M., 1976. Les mécanismes biologiques des migrations de poissons. Oceanis, 2 : 343-363.
- FONTAINE M., 1996. Histoire des sciences. Evolution des idées sur les mécanismes des migrations des poissons Téléostéens amphihalins. Cah. Biol. Mar., 37 : 169-179.
- FORMAN R.T.T., 1981. Interaction among landscape ecology. In : Perspectives in landscape ecology, TJALLINGII S.P., DE VEER A.A. (eds.). Veldhoven, The Netherlands : 35-48.
- FORTIER L., LEGGETT W.C., 1982. Fickian transport and the dispersal of fish larvae in estuaries. Can. J. Fish Aquat. Sci., 39 : 1150-1163.
- FOUILLET P., 1986. Evolution des peuplements d'arthropodes des schorres de la baie du Mont Saint-Michel: influence du pâturage ovin et conséquences de son abandon. Thèse de l'Université de Rennes 1, France.
- FRID C.L.J., 1988. The marine fauna of the North Norfolk salt marshes, and their ecology. Trans. Norfolk Norwich Nat. Soc., 28 : 46-50.
- FRID C.L.J., JAMES R., 1989. The marine invertebrate fauna of a British coastal salt marsh. Holarct. Ecol., 12 : 9-15.
- FRONTIER S., PICHOD-VIALE D., 1993. Ecosystèmes : structure, fonctionnement et évolution. Seconde Edition, Masson, Paris, 447 p.

-G-

- GEHU J.M., GEHU-FRANCK J., 1982. Etude phytosociologique analytique et globale de l'ensemble des vases salées et des prés salés et saumâtres de la façade atlantique française. Bull. Ecol., 13 : 357-386.
- GERMAIN H., 1981. Flore des diatomées. Diatomophycées. Eaux douces et eaux saumâtres du Massif Armoricaïn et des contrées voisines d'Europe occidentale. Boubée, Paris, 444 p.
- GIBSON R.N., PIHL L., BURROWS M.T., MODIN J., WENNHAGE H., NICKELL L.A., 1998. Diel movements of juvenile plaice *Pleuronectes platessa* in relation to predators, competitors, food availability and abiotic factors on a microtidal nursery ground. Mar. Ecol.-Prog. Ser., 165 : 145-159.
- GILLET P., 1986. Contribution à l'étude écologique des annélides polychètes de l'estuaire du Brou Regreg (Maroc). Thèse de l'Université d'Aix-Marseille, France.
- GISBERT E., CARDONA L., CASTELLO F., 1996. Resource partitioning among planktivorous fish larvae and fry in a mediterranean coastal lagoon. Estuar. Coast. Shelf Sci., 43 : 723-735.
- GODIN J.G., 1981. Effects of hunger on the daily pattern of feeding rates in juvenile pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* W. J. Fish Biol., 19 : 63-71.
- GOOLISH E.M., ADELMAN I.R., 1984. Effects of ration size and temperature on the growth of juvenile common carp (*Cyprinus carpio*). Aquaculture, 36 : 27-35.
- GORDON D.C. JR., CRANFORD P.J., 1994. Export of organic matter from macrotidal salt marshes in the upper bay of Fundy, Canada. In : Global wetlands: old world and new, MITSCH W.J. (ed.). Elsevier Science B.V., Amsterdam : 257-264.
- GRARE S., 1996. Echanges intersystèmes : le lindane comme marqueur d'échange entre marais salés et poldérisés et zones conchylicole (Baie du Mont Saint-Michel). Thèse de l'Université de Rennes 1, France.
- GUEUNE Y., RADUREAU A., SAVOURE B., WINETT G, 1995. Apport continentaux et fonctionnement de l'estran. In : Comparative studies on salt marshes processes, LEFEUVRE J.C. (ed.) : 115-143.
- GUILLON L.M., 1984. Les schorres de la baie du Mont Saint-Michel: unités de végétation et facteurs du milieu. Rapport CEE. Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés. 78 p.
- GULLY F., 1981. Inventaire et description des nurseries littorales de poissons du golfe normano-breton. DEA ENSA Rennes, 70 p.
- GULLY F., 1982. La pêche de la crevette grise au moyen de filets fixes (tésures) en baie du Mont Saint-Michel. Rapport ISTPM Nantes, 84 p.

-H-

- HACKNEY C.T., 1977. Energy flux in a tidal creek draining an irregularly flooded *Juncus* marsh. Thèse de l'Université du Mississippi, USA.
- HAINES E.B., 1977. The origins of detritus in Georgia salt marsh estuaries. Oikos, 29 : 254-260.
- HAMERLYNCK O., 1990. The identification of *Pomatoschistus minutus* (Pallas) and *Pomatoschistus lozanoi* (de Buen) (Pisces, Gobiidae). J. Fish Biol., 37 : 723-728.
- HAMERLYNCK O., HEIP C., REDANT F., 1986. Life history, food consumption and food resource partitioning in two sympatric gobies *Pomatoschistus minutus* and *P. lozanoi* in the Belgian coastal waters. ICES C.M. 1986/L, 14 p.
- HAMERLYNCK O., VAN DER VYVER P., JANSSEN C.R., 1990. The trophic position of *Pomatoschistus lozanoi* (Pisces: Gobiidae) in the Southern Bight. In : Trophic Relationships in the Marine Environment, BARNES M., GIBSON R.N. (eds.). Proceedings of the 24<sup>th</sup> European Marine Biology Symposium. Aberdeen University Press. : 83-190.
- HAMERLYNCK O., CATTIJSSE A., ARELLANO R.V., 1993a. Daily ration of juvenile *Pomatoschistus lozanoi* de Buen (Pisces : Gobiidae). ICES J. Mar. Sci., 50 : 471-480.
- HAMERLYNCK O., HOSTENS K., ARELLANO R.V., MEES J., VAN DAMME P.A., 1993b. The mobile epibenthic fauna of soft bottoms in the Dutch Delta (South-West Netherlands) : spatial structure. Nerth. J. Aquat. Ecol., 27 : 343-358.
- HAMERLYNCK O., CATTIJSSE A., 1994. The food of *Pomatoschistus minutus* (Pisces, Gobiidae) in Belgian coastal waters, and a comparison with the food of its potential competitor *P. lozanoi*. J. Fish Biol., 44 : 753-771.
- HANSEN A.J., DI CASTRI F., NAIMAN R.J., 1988. Ecotones : what and why ? Biology International Special Issue, 17 : 9-46.
- HANSEN A.J., DI CASTRI F., 1992. Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows. Ecological Studies, 92, Springer-Verlag, New York, 452 p.
- HANSEN M.J., BOISCLAIR D., BRANDT S.B., HEWETT S.W., KITCHELL J.F., LUCAS M.C., NEY J.J., 1993. Applications of bioenergetics models to fish ecology and management : where do we go from here? T. Am. Fish. Soc., 122 : 1019-1030.

- HANSSON S., 1984. Competition as a factor regulating the geographical distribution of fish species in a Baltic archipelago: a neutral model analysis. J. Biogeo., 11 : 367-381.
- HASLER A.D., 1974. Coupling of land and water systems. Springer-Verlag, New York, 309 p.
- HAVELANGE S., LEPOINT G., DAUBY P., BOUQUEGNEAU J.-M., 1997. Feeding of the sparid fish *Sarpa salpa* in a seagrass ecosystem : diet and carbon flux. Mar. Ecol., 18 : 289-297.
- HAYWARD P.J., RYLAND J.S. (eds.), 1998. Handbook of the marine fauna of North-West Europe. Oxford University Press, 800 p.
- HELFMAN G.S., STONEBURNER D.L., BOZEMAN E.L., CHRISTIAN P.A., WHALEN R., 1983. Ultrasonic telemetry of American eel movements in a tidal creek. T. Am. Fish. Soc., 112 : 105-110.
- HENDERSON P.A., 1989. On the structure of the inshore fish community of England and Wales. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 69 : 145-163.
- HENDERSON P.A., HOLMES R.H.A., 1987. On the population biology of the common shrimp *Crangon crangon* (L.) (Crustacea : Caridea) in the Severn estuary and Bristol Channel. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 67 : 825-847.
- HENDEY N.I., 1964. An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part 5: Bacillariophyceae (Diatoms). Fisheries Invest. London, ser. 4 : 298 p.
- HERMOND H.F., FIFIELD J.L., 1981. Subsurface flow in salt marsh peat: a model and field study. Limnol. Oceanogr., 26 : 795-800.
- HERVÉ P., 1978. Ichtyofaunes comparées de deux étangs littoraux du Roussillon: Salses-Leucate et Canet-Saint Nazaire. Ecologie générale et biologie de diverses espèces de poissons. Thèse de l'Université de Perpignan, France.
- HERZBERG A., PASTEUR R., 1975. The identification of grey mullet species by disc electrophoresis. Aquaculture, 5 : 99-106.
- HESTAGEN I.H., 1977. Migrations, breeding and growth in *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Pisces, Gobiidae) in Oslofjorden. Sarsia, 63 : 17-29.
- HIDALGO F., ALLIOT E., THÉBAULT H., 1987. Influence of water temperature on food intake, food efficiency and gross composition of juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax*. Aquaculture, 64 : 199-207.
- HIDALGO F., ALLIOT E., 1988. Influence of water temperature on protein requirement and protein utilization in juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax*. Aquaculture, 72 : 115-129.
- HICKLING C.F., 1970. A contribution to the natural history of the English grey mullets (pisces, *Mugilidae*). J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 50 : 609-633.
- HOLLAND M.M., RISSER P.G., 1991. Introduction : the role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environment. In : Ecotones : the role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments, HOLLAND M.M., RISSER P.G., NAIMAN R.J. (eds.). Chapman & Hall, New York, USA : 1-7.
- HOSSLER F.E., MERCHANT L.H., 1983. Morphology of taste buds on the gill arches of the mullet *Mugil cephalus*, and the killifish *Fundulus heteroclitus*. Am. J. Anat., 166 : 299-312.
- HOSTENS K., MEES J., 1999. The mysid-feeding guild of demersal fishes in the brackish zone of the Westerschelde estuary. J. Fish Biol., 55 : 704-719.
- HUET M., 1949. Aperçu des relations entre la pente et les populations ichthyologiques des eaux courantes. Schweiz. Z. Hydrol., 11 : 333-351.
- HUET M., 1959. Profiles and biology of Western European streams as related to fish management. T. Am. Fish. Soc., 88 : 155-163.
- HUREAU J., 1970. Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). Bulletin de l'Institut Océanographique (Monaco), 68 : 1-244.
- HUSTEDT F., 1927-1933, 1937 et 1959. Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und des Schweiz mit Berücksichtigung des übrigen Länder Europas sowie der angrenzenden Meeresgebiete. In : Rabenhorst Kryptogamen Flora, 7, Leipzig: 920 pp., 845 pp. Et 816 pp.
- HYNES H.B.N., 1950. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes. J. Anim. Ecol., 119 : 36-58.
- HYSLOP E.J., 1980. Stomach contents analysis. A review of methods and their application. J. Fish Biol., 17 : 411-429.

-I-

IMAN R.L., CONOVER W.J., 1979 The use of the rank transform in regression. Technometrics, 21 : 499-509.

-J-

- JACOT A.P., 1920. Age, growth and scale characters of *Mugil cephalus* and *Mugil curena*. T. Am. Micros. Soc., 39 : 199-230.
- JARRE A., PALOMARES M.L., SORIANO M., SAMBILAY V.C. JR., PAULY D., 1989. Some improved analytical and comparative methods for estimating the food consumption of fishes. ICES Symposium Paper 12, 19 p.
- JELLYMAN D.J., GLOVA G.J., SAGAR P.M., SYKES J.R.E., 1997. Spatio-temporal distribution of fish in the Kakanui River estuary, South Island, New Zealand. New Zeal. J. Mar. Fresh., 31 : 103-118.
- JIGOREL A., 1996. Etude de la sédimentation dans les marais salés du Mont Saint-Michel. In : Effect of environmental changes on saltmarsh processes, LEFEUVRE J.-C. (ed). Rapport final, volume 2. Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés : 7-37.
- JOBLING M., 1981. Mathematical model of gastric emptying and the estimation of daily rates of food consumption for fish. J. Fish. Biol., 19 : 245-257
- JOYEUX J.-C., TOMASINI J.-A., BOUCHEREAU J.-L., 1991. Le régime alimentaire de *Gobius niger* Linné, 1758 (Teleostei, Gobiidae) dans la lagune de Mauguio – France. Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, 12 : 57-69.

-K-

- KARA M.H., DERBAL F., 1996. Régime alimentaire du loup *Dicentrarchus labrax* (Poisson Moronidé) du golfe d'Annaba, Algérie. Annales de l'Institut Océanographique, 72(2) : 185-194.
- KEDNEY G.I., BOULÉ V., FITZGERALD G.J., 1987 The reproductive ecology of three spine sticklebacks breeding in fresh and brackish water. Am. Fish. Soc. Sym., 1 : 151-161.
- KELLEY D.F., 1988. The importance of estuaries to sea bass (*Dicentrarchus labrax*). J. Fish Biol., 33 : 25-33.
- KENNEDY M., FITZMAURICE P., 1972. The biology of the bass *Dicentrarchus labrax* in Irish Waters. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 52 : 557-597.
- KUEP L., BAYLESS J., 1964. Fish distribution in varying salinities in the Neuse River basin, North Carolina. Chesapeake Sci., 5 : 119-123.
- KIEHL K., EISCHEID I., GETTNER S., WALTER J., 1996. Impact of different sheep grazing intensities on saltmarshes in northern Germany. J. Veg. Sci., 7 : 99-106.
- KISLALIOGLU M., GIBSON, R.N., 1976a. Prey 'handling time' and its importance in food selection by the 15-spined stickleback, *Spinachia spinachia* (L.). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 25 : 115-158.
- KISLALIOGLU M., GIBSON, R.N., 1976b. Some factors governing prey selection by the 15-spined stickleback, *Spinachia spinachia* (L.). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 25 : 159-169.
- KLEYPAS J., DEAN J.M., 1983. Migration and feeding of the predatory fish, *Bairdiella chrysura* Lacépède, in an intertidal creek. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 72 : 199-209.
- KNEIB R.T., 1984. Patterns of invertebrate distribution and abundance in the intertidal salt marsh: cause and questions. Estuaries, 7 : 392-412.
- KNEIB R.T., 1986. The role of *Fundulus heteroclitus* in salt marsh trophic dynamics. Anim. Zool., 26 : 259-269.
- KNEIB R.T., 1987. Predation risk and use of intertidal habitats by young fishes and shrimp. Ecology, 68 : 379-386.
- KNEIB R.T., 1988. Testing for indirect effects of predation in an intertidal soft-bottom community. Ecology, 69 : 1795-1805.
- KNEIB R.T., 1995. Behaviour separates potential and realized effects of decapod crustaceans in salt marsh communities. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 193 : 239-256.
- KNEIB R.T., 1997a. The role of tidal marshes in the ecology of estuarine nekton. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review, 35 : 163-220.
- KNEIB R.T., 1997b. Early life stages of resident nekton in intertidal marshes. Estuaries, 20 : 214-230.
- KNEIB R.T., STIVEN A.E., 1982. Benthic invertebrate responses to size and density manipulations of the common mummichog, *Fundulus heteroclitus*, in an intertidal salt marsh. Ecology, 63 : 1518-1532.
- KNEIB R.T., WAGNER S.L., 1994. Nekton use of vegetated marsh habitats at different stages of tidal inundation. Mar. Ecol.-Prog. Ser., 106 : 227-238.
- KROKHIN E.M., 1975. Transport of nutrients by salmon migration from the sea to lake. In : Coupling of land and water systems, HASLER A.D. (ed.). Springer-Verlag, New-York : 153-156.
- KUZUCUOGLU C., 1985a. Les bassins versants côtiers de la baie du Mont Saint-Michel. Livre 1: aspect géographiques et hydrologiques. Rapport CEE / Ministère de l'environnement / MNHN, 35 p.
- KUZUCUOGLU C., 1985b. Les bassins versants côtiers de la baie du Mont Saint-Michel. Livre 2: apports en matières particulaires et dissoutes. Rapport CEE / Ministère de l'environnement / MNHN, 44 p.
- KWAK T.J., ZEDLER J.B., 1997. Food web analysis of southern California coastal wetlands using multiple stable isotopes. Oecologia, 110 : 262-277

-L-

- LABOURG P.J., STÉQUERT B., 1973. Régime alimentaire du bar *Dicentrarchus labrax* L. des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. Bull. Ecol., 4(3) : 187-194.
- LABOURG P.J., CLUS C., LASSERRE G. 1985. Résultats préliminaires sur la distribution des juvéniles de poissons dans un marais maritime du bassin d'Arcachon. Oceanol. Acta, 8 : 331-341.
- LACAZE J.C., 1996. L'eutrophisation des eaux marines et continentales. Ellipses, Paris, 191 p.
- LAFFAILLE P., 1996. Echanges intersystèmes: participation de l'ichtyofaune aux transferts de matière organique entre les marais salés et les eaux marines côtières de la Baie du Mont Saint-Michel. Résultats préliminaires et mise en place des méthodes. DEA Université de Rennes 1, France.
- LAFFAILLE P., FEUNTEUN E., 1998. Etat de la population d'anguille (*Anguilla anguilla* L.) du bassin versant de l'Arguenon. Fédération Départementale des APPMA des Côtes d'Armor et Université de Rennes 1, 31 p.
- LAFFAILLE P., THIEULLE L., FEUNTEUN E., 1999. Etudes de l'ichtyofaune. Rétablissement du caractère maritime du Mont Saint-Michel, études en environnement, volume 2a. Syndicat mixte pour le rétablissement du caractère maritime du Mont Saint-Michel / Mission du Mont Saint-Michel / Université de Rennes 1, France, 95 p.
- LAFFAILLE P., FEUNTEUN E., ACOU A., LEFEUVRE J.-C., 2000. Role of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in the transfer of organic matter between marine and freshwater systems. Verh. Internat. Verein. Limnol., 27 : 616-619.
- LAFFAILLE P., CRIVELLI A.J., FEUNTEUN E., 2001. Les Mugilidés. In : Poissons d'eau douce de France. Museum National d'Histoire Naturel, CSP. (sous presse).
- LAFFAILLE P., LEFEUVRE J.-C., THORIN S., FEUNTEUN E. 2001. Are young sea bass, *Dicentrarchus labrax* L. (Teleostei : Pisces) adapted to mussel cultures ? J. Mar. Biol. Assoc. U.K. (sous presse).
- LAM HOÏ T., 1967. Les pêcheries fixes de la région de Saint Benoît des Ondes (Ille et Vilaine). Penn Ar Bed, 6 (1) : 177-187.
- LANCASTER, J. 1991. The feeding ecology of juvenile bass, *Dicentrarchus labrax*. Thèse de l'Université du Pays de Galles, Grande-Bretagne.
- LANG F., 1999. Etudes du peuplement benthique. Rétablissement du caractère maritime du Mont Saint-Michel, études en environnement, volume 3. Syndicat mixte pour le rétablissement du caractère maritime du Mont Saint-Michel / Mission du Mont Saint-Michel / Université de Rennes 1, France, 54 p.
- LARSON E.T., SHANKS A.L., 1996. Consumption of marine snow by two species of juvenile mullet and its contribution to their growth. Mar. Ecol.-Prog. Ser., 130 : 19-28.
- LARSONNEUR C., 1975. Tidal deposits baie du Mont Saint-Michel. In : Tidal deposits – a casebook of recent examples and fossil counterparts. Springer Verlag : 21-30.
- LARSONNEUR C., 1982. La baie du Mont Saint-Michel, modèle de sédimentation en zone tempérée. Rev. Pal. De la Découverte, Paris, 10: 50-69.
- LARSONNEUR C., 1982. La baie du Mont Saint-Michel. Voyage d'étude. 15-18 septembre 1982. Rapport Association des Sédimentologues Français : 8-77.
- LASSERRE P., GALLIS J.L., 1975. Osmoregulation and differential penetration of two grey mullets, *Chelon labrosus* (Risso) and *Liza ramada* (Risso) in estuarine fish pond. Aquaculture, 5 : 323-344.
- LASSERRE P., RENAUD-MORNANT J., CASTEL J., 1977. Metabolic activities of meiofaunal communities in a semi-enclosed lagoon. Possibilities of trophic competition between meiofauna and mugilid fish. In : 10<sup>th</sup> Eur. Symp. Marine Biology, 2, EMRS : 393-414.
- LAUZANNE L., 1977. Régimes alimentaires et relations trophiques des poissons du lac Tchad. Cah. ORSTOM, Sér. Hydrobiol., 10: 267-310.
- LAWTON J.H., JONES C.G., 1995. Linking species and ecosystems : organisms as ecosystems engineers. In : Linking species and ecosystems, JONES C.G., LAWTON J.H. (eds.). Chapman and Hall, New York : 141-150.
- LEAUTE, J.P. 1984. Approche du régime alimentaire des juvéniles de bars et de limandes en baie de Somme. Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes, 48 : 55-63.
- LE CREN E.D., 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). J. Anim. Ecol., 20 : 201-219.
- LEFEUVRE J.-C., 1974. Inventaire des richesses naturelles de la Baie du Mont-Saint-Michel. Document Bureau d'étude S.E.P.N.B., 35 p.
- LEFEUVRE J.-C., 1990. Ecological impact of sea level rise on coastal ecosystems of Mont Saint-Michel Bay (France). In : Expected of climatic change on marine coastal ecosystems, BEUKEMA J.J., WOLFF W.J., BROUNS M. (eds.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht : 139-153.
- LEFEUVRE J.-C., 1992. Les conflits d'utilisation en zone littorale. In : Le littoral, ses contraintes environnementales et ses conflits d'utilisation, AMIARD J.C., ROBERT J.M. (eds.). Actes du colloque, ISOMer, 1-4 juillet 1991, Nantes, France : 205-231.
- LEFEUVRE J.-C. (ed.), 1993. Comparative studies on salt marsh processes. Commission de la Communauté Européenne. EEC contrat n° EV4V-0172-F (EDB). Rapport final. Laboratoire d'Evolution des systèmes Naturels et Modifiés, Université de Rennes 1, France.

- LEFEUVRE J.-C. (ed.), 1996. Effect of environmental changes on salt marsh processes. Commission de la Communauté Européenne. EEC contrat n° E5V-CT92-0098. Rapport final. Laboratoire d'Evolution des systèmes Naturels et Modifiés, Université de Rennes 1, France.
- LEFEUVRE J.-C., RAFFIN J.P., DE BEAUFORT F., 1981. Protection, conservation de la nature et développement. In : Ecologie et développement : les connaissances scientifiques écologiques et le développement, la gestion des ressources et de l'espace. Edition CNRS : 31-98.
- LEFEUVRE J.-C., BERTRU G., BUREL F., BRIENT L., CREACH V., GUEUNE Y., LEVASSEUR L., MARIOTTI A., RADUREAU A., RETIERE C., SAVOURE B., TROCCAZ O. 1994. Comparative studies of salt marsh processes: Mont Saint-Michel Bay, a multi-disciplinary study. In : Global Wetlands: Old World and New, MITSH W.J. (ed.). Elsevier Science B.V., Amsterdam : 215-234.
- LEFEUVRE J.-C., DAME R.F., 1994. Comparative studies of salt marsh processes in the New and Old Worlds : an introduction. In : Global wetlands : Old and New World, MITSCH W.J. (ed.). Elsevier Science B.V., Amsterdam : 169-179.
- LEFEUVRE J.-C., FEUNTEUN E., BOUCHARD V., 1998. Modelling of European salt marshes functioning : an indispensable approach for a sustainable management of these threatened environments. In : Third European marine science and technology conference, BRTHEL K.G., BARTH H., BOHLE-CARBONELL M., FRAGAKIS C., LIPIATOU E., MARTIN P., OLLIER G., WEYDERT M. (eds.). Lisbonne, 23-27 mai 1998. European Communities : 716-719.
- LEFEUVRE J.C., LAFFAILLE P., FEUNTEUN E., 1999. Do fish communities function as biotic vectors of organic matter between salt marshes and marine coastal waters? Aquat. Ecol., 33 : 293-299.
- LEFEUVRE J.-C., BOUCHARD V., FEUNTEUN E., GRARE S., LAFFAILLE P., RADUREAU A., 2000. European salt marshes diversity and functioning: the case study of the Mont Saint-Michel Bay, France. Wetl. Ecol. Manag., 8 : 147-161.
- LEGENDRE C. 1984. La pêche artisanale sur le domaine intertidal de la Baie du mont Saint-Michel. Rapport CEE / Min. Env. / Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés. Université de Rennes 1, 121 p.
- LEGENDRE C., 1985. Aspects qualitatifs et quantitatifs de la microflore en baie du Mont Saint-Michel. In : Etude régionale intégrée du golfe Normano-Breton, volume VI, la baie du Mont Saint-Michel, LE HIR P., BASSOULLET P., ERARD E., BLANCHARD M., HAMON D., JEGOU A.M., IRIEC (eds.). Rapport IRIEC, DEROEL, IFREMER, CEE.
- LE MAO P., 1986. Feeding relationships between the benthic infauna and the dominant benthic fish of the Rance Estuary (France). J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 66 : 391-401.
- LEMANTON R.C., POTTER I.C., 1987. Contribution of estuaries to commercial fisheries in temperate Western Australasia and the concept of estuarine dependence. Estuaries, 10 : 28-35.
- LE ROUZIC, BERTRU G., BRIENT L., 1995. HPLC analysis of chlorophyll a breakdown products to interpret microalgae dynamics in a shallow bay. Hydrobiologia, 302 : 71-80.
- LE RHUN J., 1982. Etude physique de la baie du Mont Saint-Michel. Thèse de l'Université de Paris 1, France.
- LE RHUN J., LEVASSEUR J., GUENEGOU M.C., MICHEL I., 1989. Processus d'évolution du shore à l'ouest du Mont Saint-Michel. Second forum du GFG. Les Littoraux, Centre de Géomorphologie, 36 : 85-88.
- LEVASSEUR J., AMELINE M., GRESILLON-LEGEA L., GUENEGOU M.C., LE GARREC M.J., LE RHUM J., PEREZ G., 1995. Etude de la production primaire. In : Transferts entre systèmes écologiques terrestre et marin en baie du Mont Saint-Michel: rôle des marais salés, LEFEUVRE J.-C. (ed.). Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, Université de Rennes 1, France: 7-44.
- LEVEQUE C., 1995. L'habitat: être au bon endroit au bon moment ? Bull. Fr. Pêche Piscic., 337/338/339 : 9-20.
- LIN J., BEAL J.L., 1995. Effects of mangrove marsh management on fish and decapod communities. Bull. Mar. Sci., 57 : 193-201.
- LINCOLN R.J., 1979. British marine Amphipoda: Gammaridea. Trustees of the British Museum, London, 658 pp.
- LINDEN O., 1990. Impact des activités humaines sur les zones côtières tropicales. Natures et Ressources, 26 : 3-11.
- LIVINGSTON R.J., 1976. Diurnal and seasonal fluctuations of organisms in a North Florida estuary. Estuar. Coast. Mar. Sci., 4 : 373-400.
- LONG S.P., MASON C.F., 1983. Saltmarsh ecology. Blackie, Glasgow.
- LUCAS F., 1997. Activité et structure de la communauté bactérienne des sédiments colonisés par *Nereis diversicolor* (O.F. Müller) (Baie du Mont Saint-Michel). Thèse de l'Université de Rennes 1, France.

-M-

- MADON S.P., CULVER D.A., 1993. Bioenergetics for larval and juvenile walleyes : an in situ approach with experimental ponds. T. Am. Fish. Soc., 122 : 797-813.
- MAES J., TAILLIEU A., VAN DAMME P.A., OLLEVIER F., 1997. The composition of the fish and crustacean community of the Zeeschelde estuary (Belgium). Belg. J. Zool., 127 : 47-55.
- MAES J., VAN DAMME P.A., TAILLIEU A., OLLEVIER F., 1998. Fish communities along an oxygen-poor salinity gradient (Zeeschelde Estuary, Belgium). J. Fish Biol., 52 : 534-546.

- MAGNHAGEN C., WIEDERHOLM A.-M., 1982. Food selectivity versus prey availability: a study using the marine fish *Pomatoschistus microps*. Oecologia, 55 : 311-315.
- MALLIN M.A., BURKHOLDER J.M., SULLIVAN M.J., 1992. Contributions of benthic microalgae to coastal fishery yield. T. Am. Fish. Soc., 121 : 691-695.
- MANN K.H., 1978. Estimating the food consumption of fish in nature. In : Ecology of freshwater fish production, GERKING S.D. (ed.). Oxford : Blackwell Scientific Publications, 250-272.
- MARCHAND J., 1978. Contribution à l'étude des écosystèmes estuariens. 1977 : état de la faune benthique et des relations trophiques de l'estuaire de la Loire en cours d'aménagement. Second colloque Franco-Japonais de Géographie 'Villes et Ports'. Colloques Internationaux du CNRS, 587 : 445-462.
- MARCHAND J., 1980. Les vasières de la basse-Loire: leur rôle de nourricerie pour l'ichtyofaune. Compétition trophique interspécifique. In : Actes du congrès FRAPEC: Aménagement et écologie de la Loire, Tours : 187-213.
- MARION L., CLERGEAU P., BRIENT L., BERTRU G., 1994. The importance of avian-contributed nitrogen (N) and phosphorus (P) to Lake Grand-Lieu, France. Hydrobiologia, 279/280 : 133-147.
- MASSON H., MARAIS J.F.K., 1975. Stomach content analyses of mullet from the Swartkops estuary. Zoologica Africana, 10 : 193-207.
- MATTSON S., 1981. The food of *Galeus melastomus*, *Gadiculus argenteus thori*, *Trisopterus esmarkii*, *Rhinonemus cimbricus*, and *Glyptocephalus cynoglossus* (Pisces) caught during the day with shrimp trawl in a west-Norwegian fjord. Sarsia, 66 : 109-127.
- MATTSON S., 1990. food and feeding habits of fish species over soft sublittoral in the northeast Atlantic. 1. Cod (*Gadus morhua* L.) (Gadidae). Sarsia, 75 : 247-260.
- MAYOT S., 1999. Note sur l'utilisation des critères de détermination des alevins de Mugilidae présents dans la baie du Mont Saint-Michel. Rapport de Stage de maîtrise, Université de Rennes I, France.
- MC DOWALL R.M., 1988. Diadromy in fishes : migrations between marine and freshwater environments. Croom Helm, London, 308 p.
- MC HUGH J.L., 1966. Management of estuarine fishes. Am. Fish. Soc. Spec. Publ., 3 : 133-154.
- MC IVOR C., ODUM W.E., 1986. The flume net: a quantitative method for sampling macrocrustaceans on tidal marsh surface. Estuaries, 9 : 219-224.
- MC IVOR C., ROZAS L.P., 1996. Direct use of intertidal saltmarsh habitat and linkage with adjacent habitats: a review from the south-eastern US. In : Estuarines shores: evolution, environments and human alterations, NORDSTROM K.F., ROMAN C.T. (eds.). John Wiley & Sons, New York : 311-334.
- MC KEE K.L., PATRICK W.H., 1988. The relationship of smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) to tidal datums: a review. Estuaries, 11 : 143-151.
- MC LUSKY D.S., 1981. The estuarine ecosystem. Blackie & Son Ltd, London, 150 p.
- MEES J., HAMERLYNCK O., 1992. Spatial community structure of the winter hyperbenthos of the Schelde estuary, The Netherlands, and the adjacent coastal waters. Neth. J. Sea Res., 29 : 357-370.
- MEHNER T., 1992. Diet spectra of *Pomatoschistus microps* (Kroyer) and *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Teleostei, Gobiidae) during first weeks after hatching. Zool. Anz., 229 : 13-20.
- MENGE B.A., BERLOW E.L., BLANCHETTE C.A., NAVARETTE S.A., YAMADA S.D., 1994. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. Ecol. Monogr., 64 : 249-286.
- MEZIANE T., 1997. Le réseau trophique benthique en baie du Mont Saint-Michel: intégration de la matière organique d'origine halophyle à la communauté à *Macoma baltica*. Thèse de l'Université de Rennes I, France.
- MÉZIANE T., BODINEAU L., RETIÈRE C., THOUMELIN G., 1997. The use of lipid markers to define sources of organic matter in sediment and food web of the intertidal salt marsh ecosystem of Mont Saint-Michel Bay. J. Sea Res., 38 : 47-58.
- MILLER P.J., 1986. Gobiidae. In: Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean, volume III, WHITEHEAD P.J.P., BAUCHOT M.L., HUREAU J.C., NIELSEN J., TORTONESE E. (eds.). UNESCO, Paris : 1019-1085.
- MILLER T.L., CROWDER L.B., RICE J.A., MARSHALL E.A., 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes : toward a conceptual framework. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 45 : 1657-1670.
- MILLER P.J., LOATES M.J., 1997. Fish of Britain and Europe. Harper Collins Publishers, London, 288 p.
- MILLIKIN M.R., 1982. Effects of dietary protein concentration on growth, feed efficiency, and body composition of age-0 striped bass. T. Am. Fish. Soc., 111 : 373-378.
- MILLIKIN M.R., 1983. Interactive effects of dietary protein and lipids on growth and protein utilization of age-0 striped bass. T. Am. Fish. Soc., 112 : 185-193.
- MILLS E.L., 1975. Benthic organisms and the structure of marine ecosystems. J. Fish. Res. Board Can., 32 : 1657-1663.
- MINELLO T.J., ZIMMERMAN R.J., 1983. Fish predation on juvenile brown shrimp, *Penaeus aztecus* Ives: the effect of simulated *Spartina* structure on predation rates. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 72: 211-231.
- MINELLO T.J., ZIMMERMAN R.J., 1991. The role of estuarine habitats in regulating growth and survival of juvenile penaid shrimp. In : Frontiers in shrimp research, DE LOACH P., DOUGHERTY W.J., DAVIDSON M.A. (eds.). Elsevier Sci. Publi, Amsterdam : 1-16.

- MINELLO T.J., ZIMMERMAN R.J., 1992. Utilization of natural and transplanted Texas salt marshes by fish and decapod crustacean. Mar. Ecol.-Prog. Ser., 90 : 273-285.
- MINELLO T.J., WEBB J.W. Jr., 1997. Use of natural and created *Spartina alterniflora* salt marshes by fishery species and other aquatic fauna in Galveston Bay, Texas, USA. Mar. Ecol.-Prog. Ser., 151 : 165-179.
- MITTELBACH G.G., 1986. Predator-mediated habitat use: some consequences for species interactions. Environ. Biol. Fish. 16 : 159-169.
- MOREIRA F., ASSIS C.A., ALMEIDA P.R., COSTA J.L., COSTA M.J., 1992. Trophic relationships in the community of the upper Tagus Estuary (Portugal): a preliminary approach. Estuar. Coast. Shelf Sci., 34 : 617-623.
- MORLEY J.V., 1973. Tidal immersion of *Spartina* marsh at Bridqwater Bay, Somerset. J. Ecol., 61 : 383-386.
- MORRIS J.T., KJERFVE B., DEAN J.M., 1990. Dependence of estuarine productivity on anomalies in mean sea level. Limnol. Oceanogr., 35 : 926-930.
- MORZADÉC-KERFOURN M.T., 1985. Variations du niveau marin à l'Holocène en Bretagne (France). Eiszeitalter U. Gegenwart. Hanovre, 35 : 15-22.
- MOY L.D., LEVIN L.A., 1991. Are *Spartina* marshes a replaceable ressource ? A functional approach to evaluation of marsh creation efforts. Estuaries, 14 : 1-16.

-N-

- NEILL S.R., CULLEN J.M., 1974. Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. J. Zool., 172 : 549-569.
- NELSON J.S., 1994. Fishes of the World. John Wiley & Sons, New York, 600 p.
- NEMATIPOUR G.M., BROWN M.L., GATLIN D.M. 1992. Effects of dietary energy : protein ratio on growth characteristics and body composition of hybrid striped bass. Aquaculture, 107 : 359-368.
- NICOLAS Y., PONT D., 1995. Importance d'annexes latérales artificielles pour le recrutement en juvéniles de poissons dans un fleuve aménagé, le Bas-Rhône. Bull. Fr. Pêche Piscic., 337/338/339 : 249-257.
- NICOLAS Y., PONT D., 1997. Hydrosedimentary classification of natural and engineered backwaters of a large river, the lower Rhone: possible applications for the maintenance of high fish biodiversity. Regul. River., 13 : 417-431.
- NIKODIC J., 1981. Dynamique sédimentaire dans la partie occidentale de la baie du Mont Saint-Michel : influence des installations conchyliques. Thèse de l'Université de Nantes, France.
- NIXON S.W., 1980. Between coastal marshes and coastal waters – a review of twenty years of speculation and research on the rôle of salt marshes in estuarine productivity and water chemistry. In : Estuarine and wetland processes with emphasis on modelling, HAMILTON P., MAC DONALD K.B. (eds.). Plenum Press, New York : 437-525.
- NORCROSS B.L., SHAW R.F., 1984. Oceanic and estuarine transport of fish eggs and larvae: a review. T. Am. Fish. Soc., 115 : 155-165.
- NORRIS K.J., COOK T., O'DOWD B., DURBIN C., 1997. The density of redshank *Tringa totanus* breeding on the saltmarshes of the Wash in relation to habitat and its grazing management. J. Appl. Ecol., 34 : 999-1013.
- NORRIS K.J., BRINDLEY E., COOK T., BABBS S., BROWN C.F., YAXLEY R., 1998. Is the density of redshank *Tringa totanus* nesting on saltmarshes in Great Britain declining due to changes in grazing management ? J. Appl. Ecol., 35 : 621-634.
- NORTHCOTE T.G., 1988. Fish in the structure and function of freshwater ecosystems: a 'top-down' view. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 45 : 361-379.

-O-

- ODUM E.P., 1968a. Energy flow in ecosystems : a historical review. Am. Zool., 8 : 11-18.
- ODUM E.P., 1980. The status of three ecosystems-level hypotheses regarding salt marshes estuaries : tidal subsidy, outwelling and detritus based food chains. In : Estuarine perspectives, KENNEDY V. (ed.). Academic Press, New York : 485-495.
- ODUM E.P., DE LA CRUZ A.A., 1967. Particulate organic detritus in a Georgia salt marsh-estuarine ecosystem. In : Estuaries, LEUFF G.H. (ed.). American Association for the Advancement of Science, Washington : 383-388.
- ODUM W.E., 1968b. The ecological significance of fine particle selection by the striped mullet *Mugil cephalus*. Limnol. Oceanogr., 13 : 92-97.
- ODUM W.E., 1970. Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the striped mullet *Mugil cephalus*. In : Marine Food Chains, STEELE J.H. (ed.). Edinburgh, Oliver & Boyd : 222-240.

## -P-

- PAMPOULIE C., ROSECCHI E., BOUCHEREAU J.L., CRIVELLI A.J., 1999. Life history traits of *Pomatoschistus minutus* in the Rhône Delta, France. J. Fish Biol., 55 : 892-896.
- PASTOUREAUD A. 1991. Influence of starvation at low temperatures on utilization of energy reserves, appetite recovery and growth character in sea bass, *Dicentrarchus labrax*. Aquaculture, 99 : 167-178.
- PATERSON A.W., WHITFIELD A.K., 1997. A stable carbon isotope study of the food-web in a freshwater-deprived South African estuary, with particular emphasis on the ichthyofauna. Estuar. Coast. Shelf Sci., 45 : 705-715.
- PATRICK R., RELMER C.W., 1966. The diatoms of the United States. Vol. 1. Monographs of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 687 pp.
- PAULY D., CHRISTENSEN V., WALTER C., 2000. Ecosim and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. ICES J. Mar. Sci. (sous presse).
- PAWSON M.G., KELLEY D.F., PICKETT G.D. 1987. The distribution and migration of bass *Dicentrarchus labrax* L., in waters around England and Wales as shown by tagging. J. Mar. Biol. Assoc. UK, 67 : 183-217.
- PAWSON M.G., PICKETT G.D., 1996. The annual pattern of condition and maturity in bass, *Dicentrarchus labrax*, in waters around England and Wales. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 76 : 107-125.
- PAYNE A.I., 1976. The relative abundance and feeding habits of the grey mullet species occurring in an estuary in Sierra Leone, West Africa. Mar. Biol., 35 : 277-286.
- PELÉ M., 1986. Les pêcheries de la baie du Mont Saint-Michel. Des origines à nos jours. Le rouget de Dol, second semestre, 13-28.
- PENNINGTON M., 1985. Estimating the average food consumption by fish in the field from stomach contents data. Dana, 5 : 81-86.
- PERAGELLO H., PERAGELLO M., 1897. Diatomées marines de France et des districts maritimes voisins. TEMPÈRE M.J. (ed.). Grez-sur-Loing, vol 1 : 540 pp ; vol 2 : 137 pl.
- PERES H., OLIVA-TELES A., 1999. Influence of temperature on protein utilization in juvenile European seabass (*Dicentrarchus labrax*). Aquaculture, 170 : 337-348.
- PEREZ L., GONZALEZ H., JOVER M., FERNANDEZ-CARMONA J., 1997. Growth of European sea bass fingerlings (*Dicentrarchus labrax*) fed extruded diets containing varying levels of protein, lipid and carbohydrate. Aquaculture, 156 : 183-19.
- PETERS D.S., SCHAAF W.E., 1991. Empirical model of the trophic basis for fishery yield in coastal waters of the eastern USA. T. Am. Fish. Soc., 120 : 459-473.
- PETERSON G.W., TURNER R.E., 1994. The value of salt marsh edge vs. Interior as a habitat for fish and decapod crustaceans in a Louisiana tidal marsh. Estuaries, 17 : 235-262.
- PIECZYNSKA E., 1993. Detritus and nutrient dynamics in the shore zone of lakes : a review. Hydrobiologia, 251 : 49-58.
- PIHL L., 1985. Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow coastal marine areas. Mar. Ecol.-Prog. Ser., 22 : 169-179.
- PICKETT G.D., PAWSON M.G., 1994. Sea bass – biology, exploitation and conservation. Chapman & Hall. Fish and fisheries Series 12, 337 pp.
- PILLAY T.V.R., 1952. A critique of the methods of study of food of fishes. J. Zool. Soc. India, 4 : 185-200.
- PINKAS L., OLIPHANT M.S., IVERSON I.L.K., 1971. Food habits of Albacore, *Bluefin tuna* and *bonito* in California waters. Calif. Fish. Game, 152 : 1-105.
- POMEROY L.R., WIEGERT R.G., 1981. The ecology of salt marsh. Ecological Studies 38, Springer-Verlag, New York, 271 p.
- PONT D., PERSAT H., 1990. Spatial variability of fish community in major central European regulated river. In : Symposium on Floodplain Rivers, 9-11 April 1990, Baton Rouge, Louisiana, USA.
- PONTON D., STROFFEK R., 1987. Régime alimentaire des alevins de gardons (*Rutilus rutilus* L.) dans un port du lac Léman. Comparaison avec la nourriture disponible. Schweiz. Z. Hydrobiol., 49 : 329-342.
- POST J.R., 1990. Metabolic allometry of larval and juvenile yellow perch : in situ estimates and bioenergetics model. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 47 : 554-560.
- POTTER I.C., CLARIDGE P.N., WARWICK R.M., 1986. Consistency of seasonal changes in an estuarine fish assemblage. Mar. Ecol.-Prog. Ser., 32 : 217-228.
- POTTER I.C., BECKLEY L.E., WHITFIELD A.K., LEMANTON R.C.J., 1990. Comparisons between the roles played by estuaries in the life cycles of fishes in temperate Western Australia and Southern Africa. Environ. Biol. Fish., 28 : 143-178.
- POXTON M.G., ELEFTHERIIOU A.A., MC INTYRE A.D., 1983. The food and growth of 0-group flatfish on nursery grounds in the Clyde sea area. Estuar. Coast. Shelf Sci., 17 : 319-317.

-Q-

- QUIGNARD J.P., MAN WAI R., VIANET R., 1984. Les poissons de l'étang de Mauguio (Hérault, France). Inventaire, structure du peuplement, croissance et polymorphisme des tailles. Vie Milieu, 34 : 173-184.
- QUINN N.J., 1980. Analysis of temporal changes in fish assemblages in Serpentine creek, Queensland. Env. Biol. Fish., 5 : 117-133.
- QUINIOU L., 1978. Les poissons démersaux de la baie de Dournenez. Alimentation et écologie. Thèse de l'Université de Brest, France.

-R-

- RACE M.S., CHRISTIE D.R., 1982. Coastal zone development : mitigation, marsh creation, and decision-making. Environ. Manag., 6 : 317-328.
- RADUREAU A., JIGOREL A., LAFFAILLE P., LANG F., 1999. Etudes de la grande criche de l'est. Rétablissement du caractère maritime du Mont Saint-Michel, études en environnement, volume 2b. Syndicat mixte pour le rétablissement du caractère maritime du Mont Saint-Michel / Mission du Mont Saint-Michel / Université de Rennes 1, France, 68 p.
- RAKOCINSKI C.F., BALTZ D.M., FLEEGER J.W., 1992. Correspondance between environmental gradients and the community structure of marsh-edge fishes in a Louisiana estuary. Mar. Ecol.-Progr. Ser., 80 : 135-148.
- RAVAGNAN G. 1984. L'élevage du loup et de la daurade en valliculture. In : L'aquaculture du bar et des Sparidés, BARNABE G., BILLARD R. (eds.). INRA Publi, Paris : 435-446.
- REAY P.J., CORNELL V., 1988. Identification of grey mullets (Teleostei, Mugilidae) juveniles from British waters. J. Fish Biol., 32 : 95-99.
- REIS R.R., DEAN J.M., 1981. Temporal variation in the utilization of an intertidal creek by the bay anchovy (*Anchoa mitchilli*). Estuaries, 4 : 16-23.
- REMANE A., SCHLIEPER C., 1971. Biology of brackish water. Wiley-Interscience, New York, 372 p.
- RETIERE C., 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe Normano-Breton. Thèse d'état. Université de Rennes 1, France.
- RICARD M., 1987. Atlas du phytoplancton marin. Vol. 2. Les Diatomophycées. CNRS, 292 pp.
- RIERA P., 1995. Origine et devenir de la matière organique dans un écosystème estuarien à vocation conchylicole. Utilisation du traçage isotopique naturel. Thèse de l'Université de Bordeaux, France.
- ROBINET T., 1999. Peuplement ichthyologique et paysage dans les marais endigués de la baie du Mont Saint-Michel. DEA ETES. Université de Rennes, France.
- ROBLIN C., BRUSLE J., 1984. Le régime alimentaire des alevins et juvéniles de loup (*Dicentrarchus labrax* L.) des lagunes littorales du Golfe du Lion (Etang Roussillonnais, France). Vie et Milieu, 34 : 195-207.
- ROGERS S.G., TARGETT T.E., VAN SANT S.B., 1984. Fish nursery use in Georgia salt marsh estuaries: the influence of springtime freshwater conditions. T. Am. Fish. Soc., 113 : 595-606.
- ROSECCHI E., CRIVELLI A.J., 1995 Sand smelt (*Atherina boyeri*) migration within the water system of the Camargue, southern France. Hydrobiologia, 300/301 : 289-298.
- ROSS S.T., MC MICHAEL R.H., RUPLE D.L., 1987. Seasonal and diel variation in the standing crop of fishes and macroinvertebrates from a Gulf of Mexico surf-zone. Estuar. Coast. Shelf. Sci., 25 : 391-412.
- ROUND F.E., CRAWFORD R.M., MANN D.G., 1990. The diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge University Press, 747 pp.
- ROUNTREE R.A., ABLE K.W., 1992. Foraging habits, growth, and temporal patterns of salt-marsh creek habitat use by young-of-the-year summer flounder in New Jersey. T. Am. Fish. Soc., 121 : 765-776.
- ROUX A.L., COPP G.H., 1993. Peuplements de poissons. In : Hydrosystèmes fluviaux. AMOROS C., PETTS G.E. (eds.). Collection d'Ecologie, Masson, Paris : 151-166.
- ROZAS L.P., ODUM W.E., 1988. Occupation of submerged aquatic vegetation by fishes: testing the roles of food and refuge. Oecologia, 77 : 101-106.
- ROZAS L.P., REED D.J., 1993. Nekton use of marsh-surface habitats in Louisiana (USA) deltaic salt marshes undergoing submergence. Mar. Ecol.-Prog. Ser., 96 : 147-157.
- ROZAS L.P., MINELLO T.J., 1997. Estimating densities of small fishes and decapod crustaceans in shallow estuarine habitats : a review of sampling design with focus on gear selection. Estuaries, 20 : 199-213.
- RUSSEL F.S., 1976. The eggs and planktonic stages of British marine fishes. Academic Press, London, 524 p.
- RUSSELL N.R., FISH J.D., WOOTTON R.J., 1996. Feeding and growth of juvenile sea bass: the effect of ration and temperature on growth rate and efficiency. J. Fish Biol., 49 : 206-220.

-S-

- SAFRAN P., 1990. Spatio-temporal variability in the structure of a nectobenthic fish nursery : a descriptive study. Oceanol. Acta, 13 : 97-106.
- SAGAN G., LE ROUZIC B., FEUNTEUN E., BERTRU G., LEFEUVRE J.C., 1999. Spatial and temporal variations of microphytobenthos community structure and biomass in macrotidal saltmarshes. Eloise 3<sup>rd</sup> Open Science Meeting, Noordwijkerhout, The Netherlands, 1-5 december 1999.
- SAINSBURY K.J., 1986. Estimation of food consumption from field observation of fish feeding cycles. J. Fish Biol., 29 : 23-26.
- SALOMON J.-C., 2000. Hydrodynamic model at the scale of Mont Saint-Michel Bay. Task 13. In : European salt marsh modelling, European commission. Contract n° ENV4-CT97-0436.
- SANCHEZ-VASQUEZ F.J., MADRID J.A., ZAMORA S., 1995. Circadian rhythms of feeding activity in seabass, *Dicentrarchus labrax* L. : dual phasing capacity of diel demand-feeding pattern. J. Biol. Rhythms, 10 : 256-266.
- SAURIAU P.J., 1990. Etude scientifique des causes et caractéristiques de la mortalité du mullet dans l'estuaire de la Loire. Synthèse biologique, bilan des mortalités 1989, revue bibliographique. Rapport Université de Nantes, France, 153 pp.
- SAVOURE B., RADUREAU A., 1996. Production primaire microphytobenthique en milieu instable et mytiliculture. In : Effects of environmental change on European salt marshes, LEFEUVRE J.C. (ed.). Université de Rennes 1, France : 182-192.
- SCHIEMER F., SPINDLER T., 1989. Endangered fish species of the Danube River in Austria. Regulated Rivers, 4 : 397-407.
- SCHOENER T.W., 1970. Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. Ecology, 51 : 408-418.
- SCHOENER T.W., 1982. The controversy over interspecific competition. Am. Sci., 70 : 586-595.
- SCHRICKE V., 1983. Distribution spatio-temporelle des populations d'Anatidés en transit et en hivernage en baie du Mont Saint-Michel en relation avec les activités humaines. Thèse de l'Université de Rennes 1, France.
- SERVENTI M., HARRISON I.J., TORRICELLI P., GANDOLFI G., 1996. The use of pigmentation and morphological characters to identify Italian mullet fry. J. Fish Biol., 49 : 1163-1173.
- SHAPIRO J., 1998. Food of the thin-lipped grey mullet (*Liza ramada*) in Lake Kinneret, Israel. Is. J. Aquacult.-Bamid, 50 : 3-11.
- SHENKER J.M., DEAN J.M., 1979. The utilization of an intertidal salt marsh creek by larval and juvenile fishes: abundance, diversity and temporal variations. Estuaries, 2 : 154-163.
- SIMBERLOFF D., 1998. Flagships, umbrellas, and keystones : is single-species management passé in the landscape era ? Biol. Conserv., 83 : 247-257.
- SIMENSTAD C.A., THOM R.M., 1996. Functional equivalency trajectories of the restored Gog-Le-Hi-Te estuarine wetland. Ecol. Appl., 6 : 38-56.
- SINSOILLIEZ R., 1994. La bataille des pêcheries. L'ancre marine, 278 p.
- SMITH P.E., 1985. Year-class strength and survival of 0-group clupeoids. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 42 : 69-82.
- SOGARD S.M., ABLE K.W., 1991. A comparison of eelgrass, sea lettuce macroalgae, and marsh creeks as habitats for epibenthic fishes and decapods. Estuar. Coast. Shelf Sci., 33 : 501-519.
- SOKAL R.R., ROHLF F.J., 1981. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. Second edition. Freeman W.H. & Company eds, New York, 859 pp.
- STEQUERT B., 1972. Contribution à l'étude de la biologie du bar (*Dicentrarchus labrax* L.) des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. Thèse de l'Université de Bordeaux, France.
- SWYNNERTON G.H., WORTHINGTON E.B., 1940. Note on the food of fish in Haweswater (Westmorland). J. Anim. Ecol., 9 : 183-187.
- SZEDLMAYER S.T., ABLE K.W., 1993. Ultrasonic telemetry of age-0 summer flounder, *Paralichthys dentatus*, movements in a southern New Jersey estuaries. Copeia, 1993 : 728-739.

-T-

- TALBOT C.W., ABLE K.W., 1984. Composition and distribution of larval fishes in New Jersey high marshes. Estuaries, 7 : 434-443.
- TEAL J.M., 1962. Energy flow in the salt marshes ecosystem of Georgia. Ecology, 43 : 614-624.
- TESSIER M., 1999. Dynamique des communautés végétales sur un marais salé : importance de *Suaeda maritima* (Baie du Mont-Saint-Michel). Thèse de l'Université de Rennes 1, France.
- TESSEYRE C., 1979. Obtention de loupes (*Dicentrarchus labrax*) portions en 20 mois d'élevage intensif avec recyclage de l'eau. In : Finfish nutrition and fishfeed technology, volume 1, HALVER J.E., TIEWS K. (eds.). Heenemann, Berlin : 537-547
- TIBALDI E., TULLI F., BALLESTRAZZI R., LANARI D. 1991. Influenza del rapporto proteina / energia metabolizzabile della dieta sulle prestazioni produttive di giovani spigoli di diversa taglia. Zootecnica e Nutrizione Animale, 17 : 313-320.

- THAYER G.W., COLBY D.R., KJELSON M.A., WEINSTEIN M.P., 1983. Estimates of larval-fish abundance: diurnal variation and influences of sampling gear and towing speed. T. Am. Fish. Soc., 112 : 272-279.
- THIEL R., SEPULVEDA A., KAFEMANN R., NELLEN W., 1995. Environmental factors as forces structuring the fish community of the Elbe estuary. J. Fish Biol., 46 : 47-49.
- THOMSON J.M., 1954. The organs of feeding and the food of some Australian mullet. Aus. J. Mar. Fresh. Res., 5 : 469-485.
- THOMSON J.M., 1966. The grey mullets. Oceanography and Marine Biology : an Annual Review, 4 : 301-355.
- THOMSON J.M., 1981. The taxonomy of grey mullets. In : Aquaculture of grey mullets, OREN O.H. (ed.). Cambridge University press : 1-15.
- TOMAS C.R. (ed.), 1997. Identifying marine phytoplankton. Academic press, London, 858 pp.
- TROCCAZ O., 1996. Evolution de la dynamique d'un marais salé: processus fonctionnels internes et relations avec le milieu côtier. La baie du Mont Saint-Michel. Diplôme doctoral de recherche en science, Université de Rennes I, France.
- TROCCAZ O., GIRAUD F., BERTRU G., LEFEUVRE J.-C., 1994. Methodology for studying exchanges between saltmarshes and coastal marine waters. Wet. Ecol. Manag., 3 : 37-48.
- TROCCAZ O., GIRAUD F., 1996. A nutrient budget methodology in the Mont Saint-Michel bay salt marsh, France. In : Hydrologie dans les pays celtiques, INRA (ed.). Les Colloques n°79, Paris : 369-376.
- TURNER R.E., 1977. Intertidal vegetation and commercial yields of panaeid shrimp. T. Am. Fish. Soc., 106 : 411-416.
- TURNER R.E., 1982. Wetland losses and coastal fisheries: an enigmatic and economically significant dependency. In : Proceeding of the conference on coastal erosion and wetland modification in Louisiana: causes, consequences, and options, BOESCH D.F. (ed.). U.S. Fish and Wildlife Service : 112-120.

-V-

- VALIELA I., TEAL J.M., 1979. The nitrogen budget of a salt marsh ecosystem. Nature, 280 : 652-656.
- VARNELL L.M., HAVENS K.J., HERSHNER C., 1995. Daily variability in abundance and population characteristics of tidal salt-marsh fauna. Estuaries, 18 : 326-334.
- VERGER F., 1968. Marais et wadden du littoral français. Edition Biscaye, Bordeaux, 544 p.
- VERNBERG F.J., 1993. Salt marsh processes : a review. Environ Toxicol Chem., 12 : 2167-2195.
- VERNEAUX J., 1977. Biotypologie de l'écosystème 'eau courante'. C.R. Acad. Sci. III-Vie, 284 : 77-80.
- VIVIER J.P., 1997. Disponibilité de l'azote dans un marais salé pâturé en baie du Mont Saint-Michel: Conséquences sur les échanges de matière organique. Thèse de l'Université de Rennes I, France.

-W-

- WEBB C.J., 1980. Systematics of the *Pomatoschistus minutus* complex (Teleostei: Gobiidae). Phil. Trans. R. Soc. London, 291: 201-241.
- WEBSTER C.D., TIU L.G., TIDWELL J.H., VAN VIK P., HOWERTON R.D., 1995. Effects of dietary protein and lipid levels on growth and body composition of sunshine bass (*Morone chrysops* \* *Morone saxatilis*) reared in cages. Aquaculture, 131 : 291-301.
- WEINSTEIN M.P., 1979. Shallow marsh habitats as primary nurseries for fishes and shellfish, Cape Fear River, North Carolina. Fish. Bull., 77 : 339-357.
- WEINSTEIN M.P., 1981. Plankton productivity and the distribution of fishes on the southeastern U.S. continental shelf. Science, 214 : 351-352.
- WEINSTEIN M.P., 1982. Commentary : a need for more experimental work in estuarine fisheries ecology. Northeast Gulf Science, 5 : 59-64.
- WEINSTEIN M.P., WEISS S.L., WALTERS M.F., 1980. Multiple determinants of community structure in shallow marsh habitats, Cape Fear River Estuary, North Carolina, USA. Mar. Biol., 58 : 227-243.
- WEINSTEIN M.P., WALTERS M.F., 1981. Growth, survival and production in young-of-the-year populations of *Leiostomus xanthurus* Lacepede, residing in tidal creeks. Estuaries, 4 : 185-197.
- WEISBERG S.B., LOTRICH V.A., 1982. The importance of an infrequently flooded intertidal marsh surface as an energy source for the mummichog *Fundulus heteroclitus*: an experimental approach. Mar. Biol., 66 : 307-310.
- WENNER E.L., BEATTY H.R., 1993. Utilization of shallow estuarine habitats in South Carolina, USA, by postlarval and juvenile stages of *Penaeus* spp. (Decapode: Penaeidae). J. Crustacean Biol., 13 : 280-295.
- WERNER E.E., HALL D.J., 1988. Ontogenetic habitats shifts in bluegill: the foraging rate-predation risk trade-off. Ecology, 69 : 291-301.
- WHARFE J.R., WILSON S.R., DINES R.A., 1984. Observations on the fish populations of an East Coast Estuary. Mar. Pollut. Bull., 15 : 133-136.
- WHEELER A., 1969. The fish of the British Isles and North West Europe. Macmillan, Londre, 613 p.

- WHITFIELD A.K., 1983. Factors influencing the utilization of southern African estuaries by fishes. S. Afr. J. Sci., 79 : 362-365.
- WHORISKEY F.G., FITZGERALD G.J., 1989 Breeding-season habitat use by sticklebacks (Pisces: Gasterosteidae) at Isle Verte, Quebec. Can. J. Zool., 67 : 2126-2130.
- WIEGERT R.G., POMEROY R.L., 1981. The salt marsh ecosystems : a synthesis. In : The ecology of salt marsh, POMEROY L.R., WIEGERT R.G. (eds.). Ecological Studies 38, Springer-Verlag, New York : 219-230.
- WILLIAMS D.A., 1976. Improved likelihood ratio tests for complete contingency tables. Biometrika, 63 : 33-37.
- WINBERG G.G., 1956. Rate of metabolism and food requirements of fish. Fish. Res. Bd. Can. Trans. 194.
- WINDELL J.T., 1968. Food analysis and rate of digestion. In : Methods for assessment of fish production in fresh waters, RICKER W.E. (ed.). Blackwell Scientific, Oxford, England : 197-203.
- WOLFF W.J., VAN EEDEN M.N., LAMMENS E., 1979. Primary production and import of particulate organic matter on a salt marsh in the Netherlands. Neth. J. Sea Res., 13 : 242-255.
- WOOD E.J.F., 1953. Heterotrophic bacteria in marine environments on Eastern Australia. Aus J. Mar. Fresh. Res., 4 : 160-200.
- WOODWELL G.M., WHITNEY D.E., HALL C.A.S., HOUGHTON R.A., 1977. The flax pond ecosystem study : exchanges of carbon in water between a salt marsh and Long Island Sound. Limnol. Oceanogr., 22 : 833-883.
- WORSLEY K.J., 1977. A non-parametric extension of a cluster analysis methods by Scott and Knott. Biometrics, 33 : 532-535.

-Y-

- YASHOUV A., BEN SHACHAR A., 1967. Breeding and growth of Mugilidae. II. Feeding experiments under laboratory conditions with *Mugil cephalus* L. and *Mugil capito* C. Isr. J. Aquacult.-Bamid., 19 : 50-66.
- YOZZO D.L., ODUM W.E., 1993. Fish predation on epiphytic microcrustacean in Tivoli South Bay, a Hudson River tidal freshwater wetland. Hydrobiologia, 257 : 37-46.
- YOZZO D.L., MANNINO A., SMITH D.E., 1994. Mid-summer abundance of resident sub-adult marsh nekton at the Virginia coast Reserve. Virg. J. Sci., 45 : 21-30.

-Z-

- ZAGURSKY G., FELLER R.J., 1985. Macrophyte detritus in the winter diet of the estuarine mysid, *Neomysis americana*. Estuaries, 8 : 355-362.
- ZANDER C.D., 1982. Feeding ecology of littoral gobiid and blenioids fish of the Banyuls area (Mediterranean sea). 1. Main food and trophic dimension of niche and ecotope. Vie et Milieu, 32(1) : 1-10.
- ZANDER C.D., HAGEMANN T., 1987. Predation impact and ecological efficiency of *Pomatoschistus* spp. (Gobiidae, Pisces) from a clay/sand ecotone of the Western Baltic sea. Zool. Ans., 218 : 33-48.
- ZISMANN L., BERDUGO V., KIMOR B., 1975. The food and feeding habits of early stage of grey mullets in the Haifa Bay region. Aquaculture, 6 : 59-75.

## Relations entre l'ichtyofaune et les marais salés macrotidaux : le cas de la baie du Mont Saint-Michel.

Pascal LAFFAILLE

Université de Rennes 1, UMR 6553 EcoBio.

### Résumé

Près de 100 espèces sont connues pour être présentes dans le domaine intertidal (estuaires, marais salés et vasières) de la baie du Mont Saint-Michel (France). Entre mars 1996 et avril 1999, 120 marées ont été échantillonnées dans les chenaux des marais salés macrotidaux. Au total, 31 espèces ont été capturées. Ce peuplement est largement dominé par les mulets (*Liza ramada* représente 87% de la biomasse totale) et les gobies (*Pomatoschistus minutus* et *P. lozanoi* représentent 82% des effectifs totaux). Ces espèces ainsi que *Gasterosteus aculeatus*, *Syngnathus rostellatus*, *Dicentrarchus labrax*, *Mugil* spp., *Liza aurata* et *Sprattus sprattus* sont les espèces les plus fréquentes. En Europe, les marais salés et leurs chenaux ne sont inondés que lors des marées de grande amplitude. Par conséquent, les poissons ne peuvent envahir cet environnement que lors de courtes périodes d'immersion et aucune espèce ne peut être considérée comme résidente des marais salés. Toutefois, cette zone humide est colonisée par l'ichtyofaune lors de chaque marée pénétrant dans les chenaux et durant cette faible période, ils s'alimentent activement et exploitent la forte production primaire et secondaire. L'alimentation des mulets est composée d'une mixture de sédiments, de détritiques des halophytes des marais salés, de micro-invertébrés benthiques et de diatomées benthiques. Les gobies et les jeunes bars consomment les macro-invertébrés et plus particulièrement *Orchestia gammarellus*, un crustacé résident des marais salés. Cette communauté ichtyologique apparaît alors comme un transporteur de matière organique entre les marais salés et les eaux marines côtières et peuvent alors jouer un rôle significatif dans les budgets globaux en énergie des environnements côtiers comme la baie du Mont Saint-Michel. Nous avons aussi montré que ces marais salés peuvent être responsables d'une part importante de la croissance des jeunes bars du groupe 0 (entre 40 et 60% de leur croissance pondérale). Ces résultats confirment l'idée générale que ces zones humides jouent un rôle trophique et plus particulièrement de nourricerie significatif pour ces espèces euryhalines. Les différences de densités et de structure de population de ces espèces à l'intérieur de l'écosystème Mont Saint-Michel (vasières, tidales, estuaires et marais salés) réduisent les possibilités de compétitions trophiques. Mais, au sein de cette baie, les 3/4 des marais salés sont intensément pâturés par les moutons. Cet usage agricole cause d'importants impacts sur les structures d'habitats, spécialement pour *O. gammarellus*. Dans les zones pâturées, ce crustacé est alors remplacé par d'autres items alimentaires et les petits poissons prédateurs consomment moins. Par conséquent, les rôles trophique et de nourricerie des marais salés européens pour les poissons sont réduits. Cet exemple illustre que l'aménagement d'une zone pour promouvoir un composant de la biocénose peut avoir des répercussions négatives importantes pour d'autres espèces.

**Mots clef :** Marais salés Européen, poissons, *Liza*, *Pomatoschistus*, *Dicentrarchus labrax*, alimentation, nourricerie, flux de matières organiques, interactions trophiques.

---

## Ichthyofauna – macrotidal salt marsh relationships: the case of the Mont Saint-Michel Bay.

**Pascal LAFFAILLE**

University of Rennes 1, UMR 6553 EcoBio.

### Abstract

At least 100 fish species occur in the intertidal areas (estuaries, mud flats and salt marshes) of Mont Saint-Michel Bay (France). Between March 1996 and April 1999, 120 tides were sampled in a intertidal salt marsh creeks. A total of 31 species were caught. This community was largely dominated by mullets (*Liza ramada* represent 87% of the total biomass) and sand gobies (*Pomatoschistus minutus* and *P. lozanoi* represent 82% of the total numbers). These species were the most frequent together with *Gasterosteus aculeatus*, *Syngnathus rostellatus*, *Dicentrarchus labrax*, *Mugil* spp., *Liza aurata* and *Sprattus sprattus* were the most frequent species. In Europe, salt marshes and their creeks are flooded only during high spring tides. So, fishes only invade this environment during short submersion periods, and no species can be considered as marsh resident. But, the salt marsh was colonised by fish every time the tide reached the creek, and during the short time of flood, dominant fishes feed actively and exploit the high productivity. The mullets' diet was composed to a mixture of sediment, salt marsh detritus, micro-benthic invertebrates and benthic diatoms. Gobies and sea bass mainly feed on macro-invertebrates and especially *Orchestia gammarellus*, a salt marsh resident crustacean. These fish communities appear to be organic matter transporters from salt marshes to coastal marine waters and could play a significant role in the global energy budgets of coastal environments such as Mont Saint-Michel bay. Moreover, we showed that salt marshes enable an important part of growth of young of the year sea bass (between 40 to 60% of their growth). These results confirm that this kind of wetland plays an important trophic and nursery role. Differences in distribution densities and stages of these species into Mont Saint-Michel systems (tidal mud flats, estuaries and tidal salt marshes) can reduce the trophic competition. But in Mont Saint-Michel bay, three-quarters of salt marsh areas are intensively grazed by ewes. This grazing has caused important impacts on the habitat structure, especially for *O. gammarellus*. In grazed areas, this crustacean is replaced by other food item and fishes consume less food from the marsh. Consequently, trophic and nursery role of European salt marshes for fishes are reduced. This, and other examples, illustrates that management of wetlands to promote one component of their biota or use, involves reductions in other species and functions.

**Key words :** European salt marsh, fish, *Liza*, *Pomatoschistus*, *Dicentrarchus labrax*, feeding, nursery, organic matter fluxes, trophic interaction.