

Rapport Seine-Aval 4



ICHTYO

Structuration spatio-temporelle
des assemblages d'espèces de poissons
dans l'estuaire de la Seine.

Etat actuel et incidences du paysage
aquatique sur la fonctionnalité des habitats.



Duhamel S., Feunteun E.



Octobre 2012

GIP Seine-Aval
Pôle Régional des Savoirs
115 Bd de l'Europe
76 100 - Rouen

tel : 02 35 08 37 64
<http://www.seine-aval.fr>

Structuration spatio-temporelle des assemblages d'espèces de poissons dans l'estuaire de la Seine

Etat actuel et incidences du paysage aquatique sur la fonctionnalité des habitats

Projet porté par la Cellule de Suivi du Littoral Normand

Responsable scientifique : Sylvain Duhamel

Avec la collaboration de :

Eric Feunteun (CRESCO – Dinard)

Sylvain Cerisier (GIP Loire-estuaire)

Nicolas Bacq (GIP SA)

Gwenola de Roton (CSLN)

Sébastien Mayot (CSLN)

Nicolas Gouneau (CSLN)

Thomas Lefrançois (CSLN)

Aurélien Berno (CSLN)

Pierre Balay (CSLN)



Rapport final – octobre 2012

Remerciements

Il est désormais rare en écologie, et encore plus en ichtyo-écologie, qu'une seule personne constitue la cheville ouvrière de l'ensemble des phases qui permettent l'aboutissement d'un projet scientifique, depuis la stratégie d'appréhension du terrain et les techniques d'échantillonnage, l'acquisition des données et leur traitement, jusqu'à la rédaction du rapport final.

Huit années d'échantillonnage et je ne sais combien de mois entiers dans cet estuaire portent leurs fruits... Je ne voudrai pas oublier tous ceux qui étaient là et m'ont aidé de près ou de loin...

... Tout d'abord à commencer ! Merci Alexis, merci Alain d'avoir été là, au bon endroit et au bon moment, pour me proposer de rejoindre la Cellule. Merci à Louis Alexandre Romaña, à François Leboulenger et à leur bienveillance lors de mes débuts au sein du programme Seine Aval.

... A entreprendre ensuite. Merci à tous les collègues sans qui tout cela n'aurait jamais été possible sur le terrain. Je pense notamment à Sébastien, Thomas, Nicolas... J'espère ne pas vous avoir écœurés de la pêche « scientifique » ; merci surtout à ceux qui sont encore présents, « toujours au taquet » comme tu dis Aurélien, sans jamais « se plaindre contre les éléments », comme toi Pierre... Merci à toi aussi Camille, je suis heureux d'avoir fait naître avec toi cette coque de noix dont tu prends soin aujourd'hui avec Eclat... La liste est longue de ceux qui m'ont accompagné aux prises avec les éléments naturels, les poissons ou les séries de données ; qu'ils trouvent tous ici l'expression de ma sincère gratitude.

... A innover aussi, dans des techniques de pêche dont personne ne parlait plus. Encore merci Alexis de m'avoir emmené en Loire pour importer en Seine ce fameux guideau qui semble faire aujourd'hui des émules... A avoir mises en œuvre ces pièges, si souvent réparés grâce à vous, patrons de pêche : Roger, son médicament et son fameux épervier ; Joël, sa barbe, son peigne et ses coups de sang... ; Stanislas, dit « le polak » ou « tonton cambouis » qui me supporte encore... ; Jacques et Boris.

... A m'encadrer et me guider dans l'approche méthodologique, que ce soit sur le terrain et pour le traitement des données. Je ne me serai jamais lancé dans une thèse si tu n'étais pas passé par là Eric. Merci pour ton accueil breton, ton empathie qui se passe de mots... surtout quand je n'y croyais plus.

... A me relayer avec tant d'efficacité et professionnalisme quand je ne pouvais plus suivre ; tu en sais quelque chose Gwenola...

... A m'encourager de différentes façons, souvent discrètes, avec un simple regard souriant. Merci de cela Christian. Le GIP SA « est dans la place » ! Je n'oublie pas non plus toutes les formes de discussion constructives avec vous Loïc, Céline, Nicolas, Stéphanie.

... A me consacrer un peu de temps, bien que peu impliqué dans ce projet, merci notamment à Sylvain Cerisier du GIP Loire-estuaire pour son exploitation du MNT.

Avertissement

Cette étude repose sur huit années de collecte d'informations sur les poissons de l'estuaire de la Seine, entrepris essentiellement dans le cadre du projet Port 2000 et du programme Seine Aval entre 2000 et 2008. Certains résultats acquis par l'équipe de la CSLN au cours de cette période n'en font pas partie et ont été dédiés, dans la continuité de cette recherche, au projet COLMATAGE d'une part, mais surtout au projet DEFHFIS d'autre part, centré sur la caractérisation transversale des assemblages d'espèces à l'aval de l'estuaire.

La première partie de ce rapport constitue le rapport final du projet ICHTYO. Il s'agit d'une synthèse du travail de recherche qui est développé dans les annexes 1 et 2, d'après la bibliographie compilée pour l'ensemble du document en annexe 3.

Afin de mieux appréhender dans son ensemble la répartition spatiale de l'ichtyofaune, la synthèse ne reprend pas en détails les données acquises sur les berges, séparément de celle en provenance des milieux profonds, qui ont déjà fait l'objet de rapports détaillés dans le cadre du programme Seine Aval. Cette synthèse focalise sur les principaux acquis à l'échelle de l'ensemble de l'estuaire et débouche sur une réflexion concernant les limites de l'échantillonnage des poissons en milieu estuarien, mais surtout sur les scénarii possibles d'évolution des habitats et de leur fonctionnalité vis-à-vis de l'ichtyofaune dans le contexte du changement climatique.

Table des matières

1. Introduction et objectifs du projet

1-1. Contexte de l'étude

1-2. Sources des données

1-2-1. Les données de captures de poissons

1-2-2. Les données environnementales

1-3. Problématiques soulevées

2. Organisation spatiale des assemblages d'espèces

2-1. Approche spatiale à l'échelle de l'ensemble de l'estuaire

2-2. Variabilité transversale des habitats et des assemblages

2-3. Fonctionnalités des habitats latéraux

2-4. Représentativité et limites de l'échantillonnage

2-4-1. Eaux douces tidales

2-4-2. Compartiment de l'estuaire salé

2-4-3. Optimisation de l'échantillonnage et stratégie d'observation à long terme

2-4-3-1. Assurer une meilleure représentativité des habitats rivulaires et de la colonne d'eau

2-4-3-2. Assurer la cohérence des engins mis en œuvre

3. Dynamique temporelle des espèces et des habitats

3-1. Le rôle majeur des débits fluviaux

3-2. Hypothèses d'évolution des habitats

3-3. Le rôle déterminant de la gestion humaine

1. Introduction et objectifs du projet

1-1. Contexte de l'étude

L'estuaire de la Seine est le plus grand estuaire à l'intérieur de la Baie de Seine orientale (Riou et al., 2001). Bien qu'il constitue une importante nourricerie potentielle pour les poissons plats, cet estuaire contribue relativement peu au stock de poissons plats de la Manche Orientale (Riou et al., 2001) tandis que l'on y observe une importante diminution des habitats intertidaux au cours du siècle dernier (Lesueur et al., 1999). Malgré l'importance de la nourriture disponible, des signes convergents de dégradation des habitats sont mis en évidence à proximité de l'embouchure tant sur leur capacité d'accueil que sur leur qualité (Gilliers et al., 2006 ; Le Pape et al, 2007 ; Rochette et al., 2010). De même, à l'échelle de l'ensemble de l'estuaire, les abondances des assemblages d'espèces de poissons apparaissent relativement pauvres et tendent à confirmer une situation paradoxale compte tenu de l'abondance des proies disponibles. Pour tenter de mieux comprendre une telle situation, cette étude a été conduite selon deux échelles spatiales distinctes, longitudinale et transversale, incluant l'ensemble de l'estuaire jusqu'à la limite de marée dynamique.

Ce projet s'inscrit dans la suite des apports de connaissance du programme Seine Aval, à l'issue des phases

1-2. Sources des données

1-2-1. Les données de captures de poissons

Cette étude reprend des données de captures de poissons collectées depuis 2000 dans la Seine, auxquelles s'ajoutent celles de 2006 de la Seine et de la Loire acquises lors des premiers inventaires exploratoires relevant de la Directive Cadre Européenne sur l'Eau (DCE) dans les masses d'eau de transition. Concernant l'estuaire de la Seine, la totalité des données a été acquise par la CSLN dans le contexte du projet Port 2000 d'une part (suivi de 2000 à 2008) ainsi que dans le cadre d'appel à projets de recherche du programme Seine Aval d'autre part (période 2002-2005).

Le jeu de données sur la Loire a été acquis par l'équipe du Professeur E. Feunteun et confié à la CSLN uniquement dans le but de permettre l'analyse comparative de deux grands estuaires français relativement proches géographiquement.

Pour l'ensemble des données, le traitement statistique constitue un travail original qui n'avait pas du tout été entrepris jusqu'alors. L'exploitation des données du suivi Port 2000 se déroule par phasage contractualisé qui ne permet pas d'envisager l'étude approfondie des variations pluriannuelles. Il en est de même pour les rendus associés au programme Seine Aval, relevant d'objectifs distincts lors de chaque phase, et dont aucun traitement global à l'échelle de l'ensemble de l'estuaire n'avait encore été entrepris.

1-2-2. Données environnementales

Chaque station fait l'objet d'un prélèvement d'eau au fond en fin de trait. Les paramètres mesurés sont la température de l'eau et la salinité. Pour l'étude des variations temporelles, les débits journaliers de la Seine depuis 1941 et les températures de l'eau mensuelles pour la période 2000 à 2008 ont été obtenus auprès du GIP Seine-Aval (<http://seine-aval.crihan.fr>). Les conditions météorologiques se rapportant à la vitesse et à la direction du vent au moment des prélèvements proviennent de la station météorologique du Cap de la Hève (N° 76552001 – altitude 100m). Les coefficients de marée des dates d'échantillonnage sont repris des catalogues du SHOM.

Pour l'analyse comparative Seine vs Loire, l'intégration de données spatiales quantitatives issues de modèles numériques de terrain (MNT) a été possible grâce à la collaboration du GIP Loire-Estuaire et du GIP Seine Aval, afin de tester le rôle de la quantité et de la nature des habitats disponibles sur l'organisation des assemblages d'espèces.

1-3. Problématiques soulevées

Le projet s'articule autour de trois grands axes :

- 1 - Comment s'organisent les peuplements ichtyologiques au sein des principaux habitats estuariens et quels en sont les facteurs responsables ?
- 2 - Quel est le rôle des estuaires pour certaines communautés de poissons encore peu étudiées à l'intérieur des estuaires ?
- 3 - Quel sont les particularités du paysage aquatique de l'estuaire de Seine et comment les patrons d'habitat contribuent-ils à une approche sur la fonctionnalité d'un habitat estuarien eu égard aux espèces et/ou assemblages d'espèces qui le colonisent ?

La gestion d'un écosystème estuarien repose sur la prise en compte de ses particularités physiques (géomorphologique, hydrologique) tout autant que de celles ayant trait à son organisation sur les plans chimique et biologique. En particulier, afin d'analyser les possibilités de restauration d'habitats aquatiques dans l'estuaire de la Seine, il importe tout d'abord de connaître la structure et la dynamique de l'ichtyofaune de cet estuaire tout autant que les processus qui régissent cette structuration dans l'espace, selon une représentation tri-dimensionnelle : longitudinale, transversale et verticale (question 1).

Outre cet aspect descriptif indispensable, il se pose en fait la question de connaître ce que signifie la présence d'un poisson en un endroit donné et donc de savoir si cette présence correspond à un ou plusieurs besoins vitaux de l'espèce (question 2 et 3).

Est-elle là pour se reproduire, pour se reposer, s'alimenter...en cours de déplacement entre habitat-ressource, ou tout simplement parce que les conditions environnementales lui conviennent?

Pour répondre à cette question, il convient non seulement de disposer d'un inventaire exhaustif des espèces présentes dans chacun des habitats, mais également de connaître parfaitement leur cycle biologique, leur écologie et traits d'histoire de vie en rapport avec l'estuaire de la Seine. En l'absence d'un tel niveau de connaissance, et bien que ce travail contribue à combler certaines lacunes sur ce plan, on est amené à formuler des hypothèses différentes. En raisonnant à minima, on peut penser que la présence d'une espèce ou d'un groupe d'espèces peut être considérée comme une indication en soit : le milieu lui convient à un moment donné. Il est donc raisonnable sur cette base, d'envisager l'étude des liens entre les caractéristiques de l'habitat et la présence de poissons (question 1). Il apparaît également que l'habitat revêt, de par son occupation par les poissons, une certaine potentialité pour répondre à l'un ou l'autre des besoins vitaux de ces occupants. La présence de l'espèce, l'étude de la variabilité de son occurrence et de son abondance, couplées à une analyse sur le(s) stade(s) auxquels le poisson fréquente cet habitat, apportent donc un certain niveau d'information sur les potentialités de fonctionnalités de cet habitat (question 2 et 3). L'approche par guildes fonctionnelles telles que définies par Elliott et al. (2007), transposée au niveau de l'estuaire de la Seine et harmonisée par rapport aux autres estuaires français, constitue cependant un complément indispensable pour atteindre l'objectif recherché. Elle est donc exploitée continuellement dans ce travail dans le but de déterminer pour quelle(s) fonction(s) écologique(s) essentielle(s) les différentes espèces fréquentent l'estuaire.

En second plan, d'autres problématiques se trouvent soulevées par cette recherche. Il s'agit tout d'abord de l'expérimentation de techniques d'échantillonnage dans des environnements réputés pour leurs contraintes multiples. La mise en œuvre d'une technique de pêche conduit en effet à se demander ce que signifie réellement l'échantillon collecté au sein de l'environnement. Cette réflexion est d'autant plus nécessaire si le jeu de données provient d'un échantillonnage composite. A un niveau plus global, est-ce que l'échantillonnage est représentatif des principales composantes ichtyologiques de l'écosystème et selon quelles dimensions spatiales ? Autrement dit, quel est le lien entre la procédure d'échantillonnage et l'image qui en résulte sur des distributions spatiales des poissons ? Ces aspects, qui peuvent paraître anecdotiques et dénués d'intérêt puisque les objectifs de recherche se situent généralement ailleurs en ichtyoécologie, n'en restent pas moins d'actualité. En effet, dans un contexte où l'on est amené à définir des indicateurs d'état écologique des masses d'eau de transition (DCEE), il convient de garder à l'esprit que le protocole d'échantillonnage de l'ichtyofaune et la rigueur avec lequel celui-ci est mis en œuvre, constituent le socle sur lequel repose l'indicateur d'état de santé, ceci quelles que soit les métriques employées pour son élaboration.

Les aspects originaux et novateurs de ce travail sont :

- 1- L'application de protocoles de pêche standardisés indispensables pour mieux comprendre la situation d'un grand estuaire fortement aménagé comparativement à un autre où la pression humaine sur les habitats est moindre. Ce premier retour d'expérience sur l'application de protocoles de pêche standardisés dans les masses d'eau de transition permet de suggérer des nouvelles pistes de réflexion pour la mise en place d'une stratégie d'observation à long terme dans l'estuaire de la Seine ;
- 2- Une approche basée sur les espèces classées en guildes fonctionnelles dont la robustesse et les limites sont testées dans l'analyse des relations entre l'ichtyofaune et les habitats estuariens ;
- 3- L'intégration des données spatiales quantitatives issues de systèmes d'informations géographiques (SIG) afin de tester le rôle de la quantité/nature des habitats disponibles sur l'organisation des assemblages d'espèces.

Les réponses majeures apportées par cette étude, après avoir exposées la complexité de l'échantillonnage des poissons dans les habitats estuariens, les limites méthodologiques issues des techniques de pêche et des pistes d'amélioration pour les recherches à venir, concernent l'organisation et la dynamique des assemblages d'espèces de poissons de l'estuaire de la Seine ainsi que leurs réponses à la variabilité spatiale et temporelle des conditions environnementales.

2. Organisation spatiale des assemblages d'espèces

Comprendre l'organisation des communautés suggère de distinguer différentes échelles d'observation. Soumis à des processus qui agissent selon de multiples échelles spatiales et temporelles, les patrons de distribution des assemblages d'espèces ne sont pas identiques à ceux observés à une autre échelle. Les variations spatiales à l'échelle de l'ensemble de l'estuaire sont la résultante de facteurs agissant ponctuellement au moment des campagnes de suivi des masses d'eau de transition (annexe 1). Cette notion transparaît lors de suivis temporels (annexe 2) qui intègrent à la fois des facteurs ponctuels au moment de l'échantillonnage, combinés à des facteurs agissant selon des échelles de temps plus grandes telles que les variations saisonnières et inter-annuelles. A l'embouchure de l'estuaire de la Seine, ces trois échelles temporelles interagissent plus ou moins étroitement sur les abondances de l'ichtyofaune et de celles des différentes guildes fonctionnelles.

2-1. Approche spatiale à l'échelle de l'ensemble de l'estuaire

Avec une centaine d'espèces recensées entre 2002 et 2005, la composition spécifique de l'ichtyofaune de l'estuaire de la Seine est dans l'ensemble d'un niveau globalement similaire à celui des autres grands estuaires européens de la zone Nord-Atlantique (Morin et al., 2011). Son organisation spatiale fait l'objet d'une classique succession d'espèces observée dans la plupart des estuaires, depuis les eaux marines jusque dans les eaux douces (Figure 1). L'approche conjointe de différents types d'habitats, à savoir ceux des berges et de la zone intertidale, couplée à celle des milieux plus profonds, à savoir le chenal principal, montre tout d'abord qu'il n'existe pas d'espace vacant, que ce soit sur le plan transversal ou longitudinal. En second lieu, les profils de fréquence d'occurrence des espèces vérifient clairement la notion de continuum entre les pôles amont et aval de l'estuaire. La succession longitudinale des espèces classée par guildes d'usage est classique, mais les niveaux de fréquence, atteignant 0,6 à l'aval pour les poissons d'origine marine (MMD), ne dépassent pas 0,25 pour les poissons d'eau douce migrants (FWM) et seulement 0,1 pour les poissons d'eau douce stricte (FWS) en amont de Rouen.

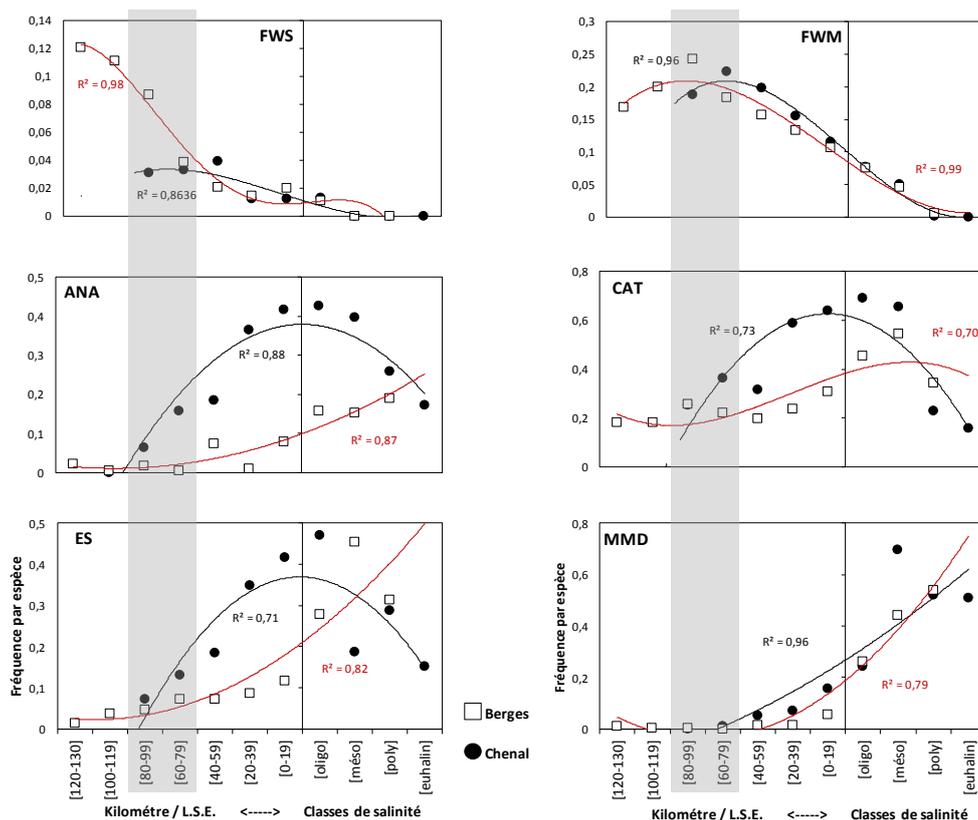


Figure 1 : Comparaison berges vs chenal de l'évolution longitudinale des fréquences d'occurrence moyennes de l'ichtyofaune classée en guildes d'usage (FWS = poissons d'eau douce strictes, FWM = poissons d'eau douce migrants, ANA = anadromes, CAT = catadromes, ES = résidents estuariens, MMD = poissons d'origine marine migrants estuariens dépendants). La zone grisée représente l'agglomération Rouennaise depuis La Bouille. Les données sont positionnées en abscisse selon leur distance à la limite de salure des eaux pour les eaux douces, et par classe de salinité dans l'estuaire salé.

Il existe enfin une différenciation transversale entre berge et chenal qui se traduit par, i) une fréquence d'occurrence significativement supérieure sur les berges pour les poissons FWS dans l'agglomération Rouennaise, ii) à l'inverse, ce paramètre est significativement supérieur dans le chenal des eaux douces tidales pour les poissons amphihalins (ANA) et jusqu'en domaine oligohalin pour les guildes CAT et ES. Pour les poissons d'eau douce (FWS et FWM), on s'étonne d'une raréfaction sur les berges de cette guildes à l'aval de Rouen comparativement au chenal (Figures 1 & 2).

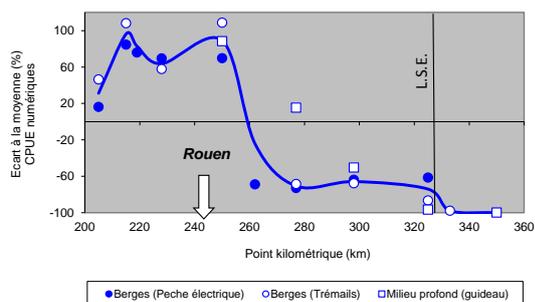


Figure 2 : Evolution longitudinale des écarts de CPUE numériques des poissons d'eau douce par rapport à la moyenne sur l'ensemble du domaine d'étude pour différentes techniques d'échantillonnage.

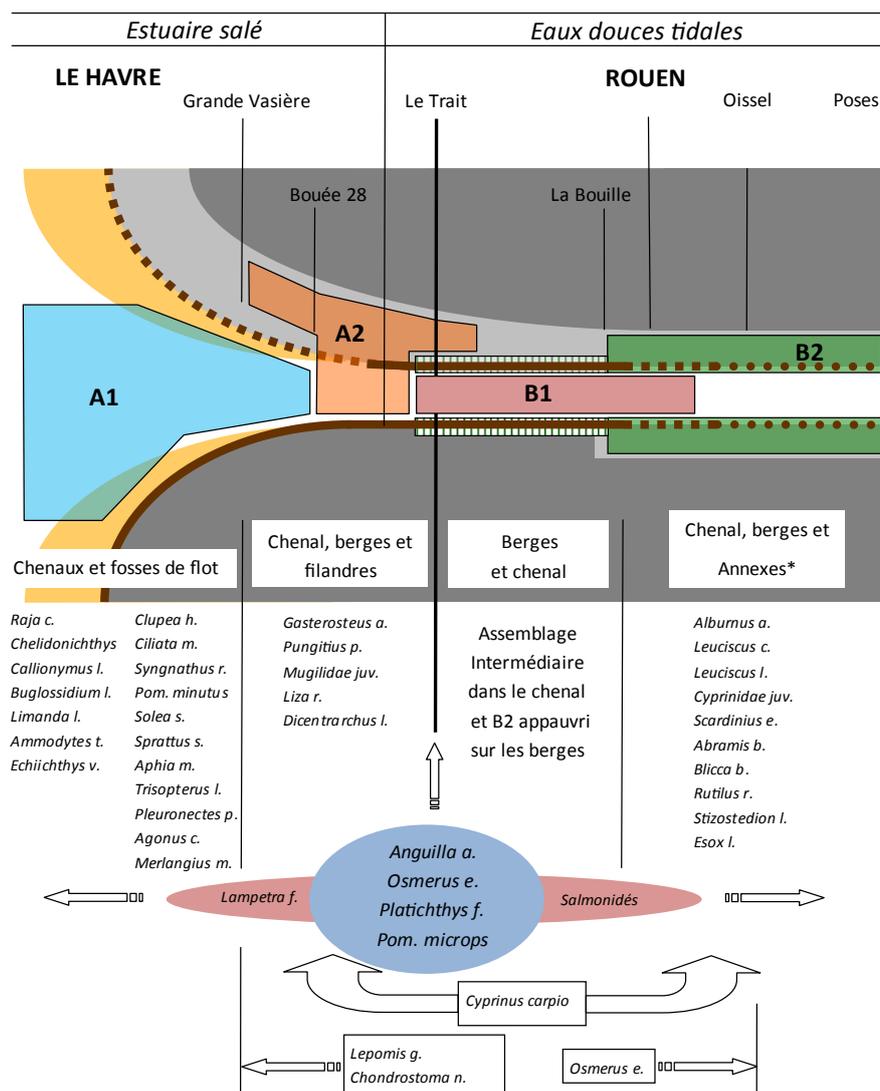


Figure 3 : Illustration synthétique des grands types d'assemblages d'espèces de poissons distingués sur la base de leur fréquence d'occurrence par station entre 2002 et 2005 à partir de différentes techniques de pêche et positionnement de chaque assemblage au sein des grands types d'habitats longitudinaux et transversaux. Les espèces présentées sont caractéristiques de chaque groupement de stations, mais n'en constituent pas la liste exhaustive. La position des stations n'est peu structurante pour les espèces estuariennes et amphihalines présentes sur toute l'aire d'étude. * = Bassins portuaires, bras secondaires, bras morts et confluences.

Sur la base des fréquences d'occurrence des espèces, quatre grands types d'assemblages sont spatialement mis en évidence (Figure 3). Les espèces caractéristiques du premier (A1) sont d'origine marine, depuis la Baie de Seine jusqu'aux abords du Pont de Normandie. Le pôle amont est caractérisé par les poissons d'eau douce (B2), avec une forte affinité pour les berges et les habitats connexes en amont de Rouen. Un appauvrissement des assemblages d'espèces d'eau douce est constaté sur les berges en aval de La Bouille jusqu'au Trait. A l'interface entre ces deux assemblages typiques, se situe un troisième (A2), depuis les eaux méso-halines jusque dans les eaux douces. Il remarquablement homogène sur le plan transversal et caractérisé par des poissons eury et

amphihalins (bar, mulot porc, épineche, épinochette) couplant des déplacements longitudinaux et transversaux associés à la marée. Le quatrième groupement singularise le chenal dans la partie aval des eaux douces tidales (B1). On peut le qualifier d'*intermédiaire*, dans la mesure où l'on y observe des espèces de chacune des guildes d'usage, excepté les poissons d'origine marine qui s'y raréfient rapidement.

La particularité de l'hydrosystème réside dans l'ampleur de la compression latérale des habitats au cours des deux derniers siècles, décelable surtout en aval de Rouen jusqu'à la mer. Les aménagements successifs, par leur effet de corsetage des masses d'eau, ont engendré un étirement progressif selon l'axe longitudinal et un glissement de la zone estuarienne vers la mer. Ce processus s'accompagne d'une « descente de matrice » des édifices biologiques, mise en lumière par l'organisation actuelle de l'ichtyofaune (Figure 4).

Dans la zone centrale fortement endiguée, les poissons d'eau douce ne disposent plus des habitats latéraux lors des écophases migratoires vers les eaux riches en nourriture de la zone salée. A l'homogénéisation du courant dans le chenal s'ajoute la disparition des zones d'eau calme rivulaires, tandis que l'hypoxie saisonnière constitue un facteur supplémentaire de déconnexion entre l'aval et l'amont de l'estuaire, expliquant ainsi la chute brutale de richesse et d'abondance des poissons d'eau douce en aval de Rouen (Duhamel et al., 2006).

A l'aval de l'estuaire, les connaissances acquises sur les habitats latéraux (Duhamel et al. non publié) témoignent de leurs fonctionnalités en tant que zones de transit et de frayère pour certains poissons d'eau douce (*Cyprinus carpio*). Cette guilda d'usage est toutefois confrontée à une double rupture de connexion des habitats, tant sur le plan longitudinal que transversal puisque la libre circulation avec les zones humides adjacentes n'est pas assurée.

Les poissons estuariens, à l'instar de nombreux estuaires sont très peu diversifiés. Dans l'estuaire aval, les plans d'eau de la plaine alluviale semblent être indispensables à l'accomplissement du cycle de vie (*Gasterosteus aculeatus*) avec de flux saisonniers importants dans les chenaux de marée. Dans la partie aval des eaux douces tidales, la zone de balancement de marée le long des berges fait l'objet de fortes concentrations de gobies (*Pomatoschistus microps*).

Parmi la guilda des migrateurs anadromes, la destruction des frayères de l'alse feinte, situées autrefois dans la région rouennaise, constitue la principale cause probable de l'absence de juvéniles. De même pour l'éperlan, les migrations de reproduction avaient lieu jusqu'à Elbeuf durant la première partie du XX^{ème} siècle (Morel, 1986), alors qu'aujourd'hui l'espèce devient rare en amont de Duclair (Gouneau, 2006).

On assiste au cours du temps à un glissement vers l'aval de l'aire de répartition de l'éperlan, espèce qui peut être considérée comme indicatrice puisqu'elle accomplit l'ensemble de son cycle biologique en estuaire.

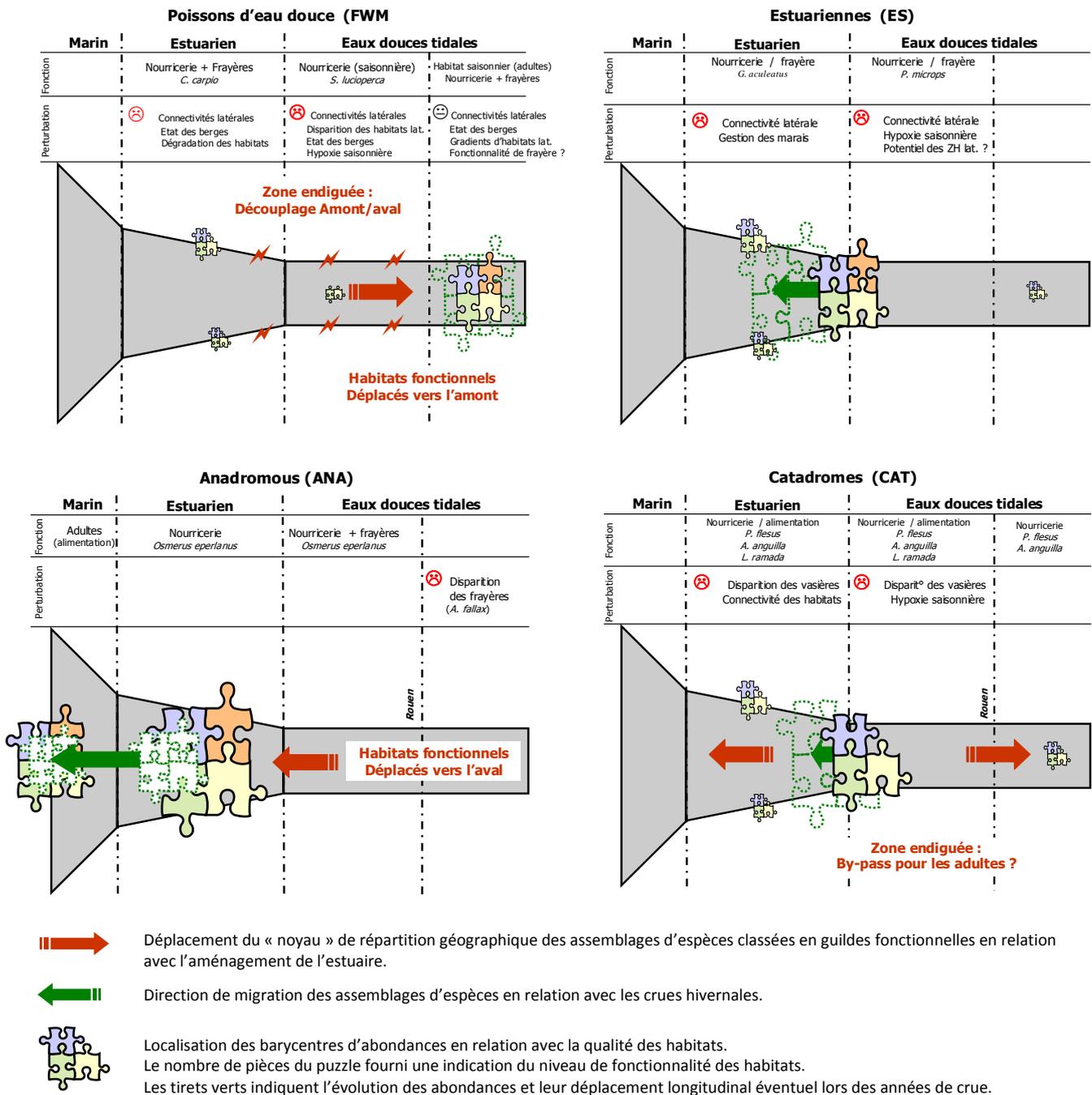


Figure 4 : Schémas conceptuels spatialisés des principales fonctions écologiques de l'estuaire de la Seine vis-à-vis de l'ichtyofaune classée en guildes fonctionnelles. Modifications longitudinale des « noyaux » d'abondance comparativement à d'autres estuaires moins aménagés et aux données locales anciennes (éperlan, poissons d'eau douce) et variabilité des abondances en lien avec celle des débits de fin d'hiver (crué décennale).

Les poissons catadromes (*P. flesus*, *A. anguilla*, *L. ramada*) colonisent l'estuaire jusqu'à sa limite amont, les abondances tendant toutefois à diminuer à partir de Rouen (Duhamel et al., 2005, 2006). Au printemps les jeunes flets (YoY) colonisent l'ensemble de l'estuaire sur le plan longitudinal, les plus petits individus provenant des vasières intertidales en amont d'Elbeuf (Duhamel et al, 2004). Le chenal constitue ensuite un habitat de transit pour l'espèce (juin-juillet). En fin d'été, ce poisson plat colonise les eaux du chenal de la partie aval du fleuve jusqu'à la fin du premier hiver (Duhamel et al, 2006). En aval de Rouen les conditions estivales d'hypoxie, aggravées par l'état des berges et des connexions latérales, offrent peu d'habitats vraiment propices au développement des juvéniles (anguille, flet) ainsi qu'aux populations en phase migratoire saisonnière d'alimentation (mulet porc).

Sur le plan longitudinal, environ deux tiers des habitats d'eau douce, soit environ la moitié de l'ensemble de l'estuaire, font l'objet d'une fonctionnalité écologique réduite vis-à-vis de l'ichtyofaune. Le paysage aquatique s'y assimile à un tuyau qui peut être envisagé en tant que *bypass* pour les espèces les plus dépendantes des eaux calmes (poissons d'eau douce), de la nature du fond et des proies associées (poissons benthiques).

Dans l'estuaire aval (Figure 5), les opérations successives de remblaiement et d'endiguements liées à la phase terminale de l'aménagement de l'estuaire (années 1960) ont aussi fortement modifié les habitats disponibles pour l'ichtyofaune, surtout dans les secteurs les plus internes méso à oligohalins où s'est produite une réduction drastique des habitats intertidaux (Rochette et al, 2010).

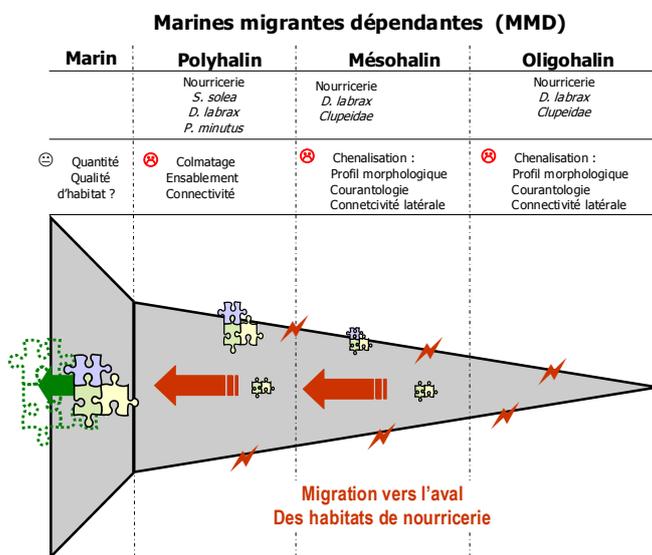


Figure 5 : Schémas conceptuels spatialisés des principales fonctions écologiques de la partie aval de l'estuaire de la Seine (zone de gradient de salinité et bouchon vaseux) vis-à-vis des poissons migrants d'origine marine les plus dépendants des habitats estuariens. Modifications longitudinales des « noyaux » d'abondances, i) en lien avec celle des débits de fin d'hiver (crue décennale), ii) comparativement aux données locales anciennes (éperlan, poissons d'eau douce) et à d'autres estuaires moins aménagés.

L'importance potentielle des eaux internes faiblement salées des estuaires est soulignée par certaines auteurs en tant que zones de prévalence des stades larvaires et des petits juvéniles d'espèces résidentes et d'origine marine (Wasserman & Strydom, 2011). De nombreux facteurs peuvent être mentionnés qui confèrent à ces secteurs hydrologiques un ensemble de conditions propices en tant que nurserie (Yagi et al., 2011). Comme l'évoquent Maes et al. dans l'Escaut (1998), la turbidité associée aux eaux méso-oligohalines est défavorable aux prédateurs qui chassent à vue. A cette fonction de refuge issue des caractéristiques hydrologiques de la masse d'eau s'associe celle des zones intertidales pour les poissons benthiques. L'accumulation des individus de très jeune âge vers les eaux fortement dessalées est probablement favorisée par les forts courants de marée tandis que les capacités de nage des jeunes poissons sont encore réduites. Quoi qu'il en soit, les zones de turbidité maximales font aussi l'objet de fortes abondances de proies de petites tailles (copépodes) qui assurent la croissance des poissons YoY. C'est probablement pour cet ensemble de raisons que les eaux mésohalines de certains estuaires européens font l'objet des plus fortes abondances de poissons (Nicolas et al., 2010), y compris pour les poissons benthiques à haute valeur marchande tels que la sole commune, à l'exemple de la Loire (Figure 6A).

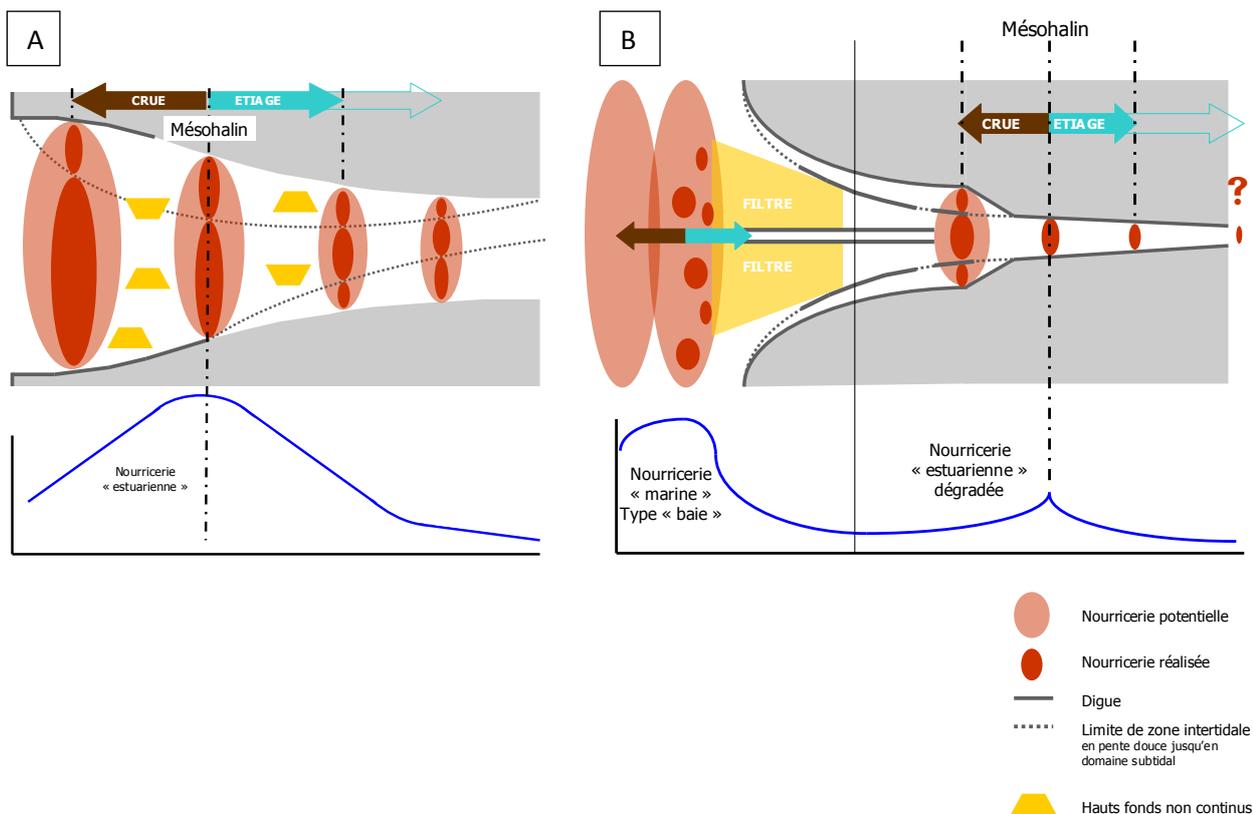


Figure 6 : Schéma conceptuel de la fonctionnalité de nurserie d'un estuaire peu aménagé (A) et d'un estuaire fortement aménagé par les endiguements et les infrastructures portuaires (B). Les courbes sur le graphe 2D illustrent l'évolution de l'abondance des espèces benthodémersales en rapport avec la qualité et la quantité des habitats essentiels.

A l'inverse de ce schéma, la structure longitudinale observée dans la Seine révèle des abondances maximales vers le débouché du fleuve en mer dans les eaux généralement euhalines, c'est-à-dire dans la zone dénommée aujourd'hui estuaire « marin ». Cette situation s'apparente plutôt à celle d'une baie (i.e. Baie de Somme ; Duhamel, 1996) qu'à celle d'un estuaire classique. Elle exprime une dégradation de la capacité d'accueil et de la fonctionnalité des habitats typiquement estuariens consécutivement au comblement sédimentaire des habitats intertidaux de l'estuaire moyen ainsi qu'à leur disparition presque totale dans la zone la plus interne. En renforçant « l'effet de chasse » naturel des sédiments par l'endiguement du fleuve, le comblement concomitant des habitats intertidaux latéraux a fini par induire l'« effet de chasse » conjoint des habitats essentiels de nourricerie vis-à-vis de certaines catégories de poissons (benthiques d'origine marine). Ces habitats essentiels se trouvent aujourd'hui pris en tenaille entre les bancs de sables qui tendent à obturer l'estuaire et les zones subtidales typiquement marines de la Baie de Seine (Figure 6B).

La dégradation des habitats s'accompagne d'une forte pollution des masses d'eau de transition par des composés métalliques, chimiques et organiques (Abarnou, 2000 ; Budzinski et al., 2006). Cette dégradation conjointe de la qualité de l'eau et des habitats peut engendrer des effets sur la composition des assemblages des stades larvaires de poissons (Mc Kinley et al. 2011), en favorisant certaines espèces par rapport à d'autres. Bien que l'on ne soit pas encore en mesure de connaître l'effet de certains polluants sur la composition des assemblages de poissons, cette étude montre que la modification des habitats (i.e. disparition des zones intertidales dans la partie amont de l'estuaire moyen) engendre un appauvrissement des poissons benthiques au profit des poissons pélagiques, signifiant également une tendance à la simplification des réseaux trophiques.

2-2. Variabilité transversale des habitats et des assemblages d'espèces

Elle diffère très nettement suivant que l'on se situe à l'amont (en amont de Rouen) ou dans la partie médiane de l'estuaire (Figures 7 & 8).

En amont de Rouen, les assemblages d'espèces, généralement dominés par les poissons d'eau douce, bénéficient de conditions environnementales très différentes en comparaison de celles que l'on rencontre plus à l'aval. Les conditions d'oxygénation de l'eau sont généralement meilleures, tandis que la turbidité et l'influence de la marée sont moindres. Les poissons bénéficient de périodes où les courants deviennent nuls à pleine mer, conditions favorables à de nombreux cyprinidés. A ceci il convient d'ajouter un niveau de naturalité des berges supérieur, qui confère à la diversification des micro-habitats. L'échelle spatiale de variabilité des espèces peut être faible, en rapport avec la nature du substrat (anguille, flet), la présence d'un affluent, voire même du taux d'ombrage fourni par la ripisylve.

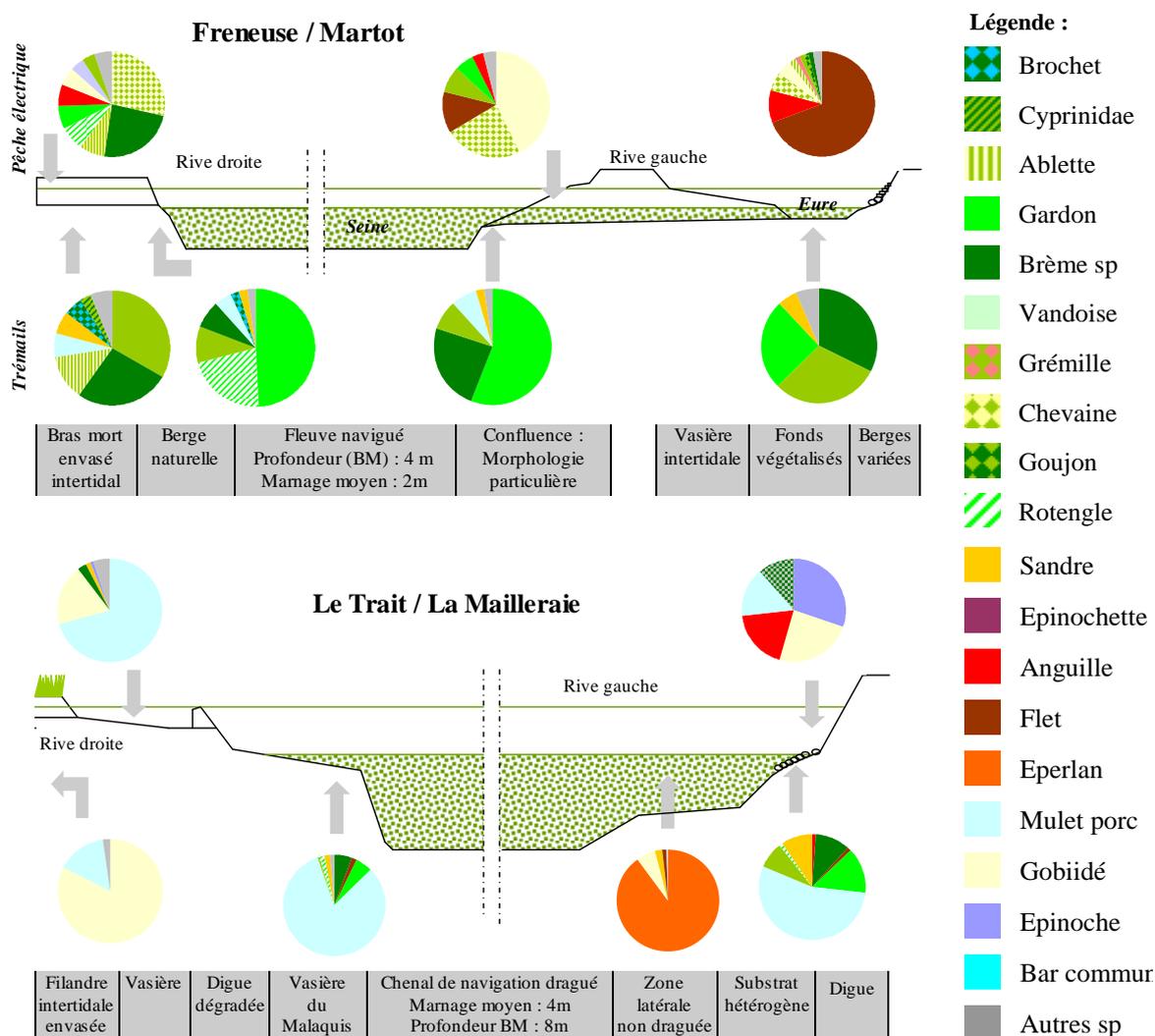


Figure 7 : Exemple de la variabilité transversale des assemblages d'espèces de poissons à partir de différentes techniques de pêche dans deux secteurs des eaux douces soumises à la marée en amont de Rouen (en haut) et en aval de Rouen (en bas).

En aval de Rouen, l'ichtyofaune du chenal devient plus abondante, dominée sur ce plan par l'éperlan. Elle diffère nettement de celle présente sur les berges et en zone intertidale, représentée surtout par le mulet porc et le gobie tacheté. A ce niveau de l'estuaire, le stade juvénile est prépondérant au sein des abondances totales, ce qui n'est pas le cas en amont de Rouen. En revanche, la variabilité longitudinale des espèces s'effectue sur une échelle plus grande, d'au moins une dizaine de kilomètres. Le cortège est fortement dominé par des poissons transients, adaptés aux conditions accrues de turbidité et de courants de marée et capables se nourrir dans la colonne d'eau et/ou près des berges au gré des déplacements de masses d'eau : amphihalins diadromes à comportement pélagique (éperlan), benthopélagique (mulet) ou suprabenthique (flet). Bien que présents, les poissons d'eau douce témoignent d'une situation apparemment paradoxale, le stade adulte étant prépondérant près des berges, alors que seuls les stades juvéniles (taille généralement inférieure à

10 cm) sont observés dans le chenal. Cette situation pose la question du degré de connectivité des rares zones de refuge pour les juvéniles, dont les performances de nage sont moindres, et du rôle possible de puits joué par le chenal, affaiblissant la fonctionnalité des eaux estuariennes vis-à-vis des jeunes poissons d'eau douce, à l'exception d'espèces prédatrices comme le sandre.

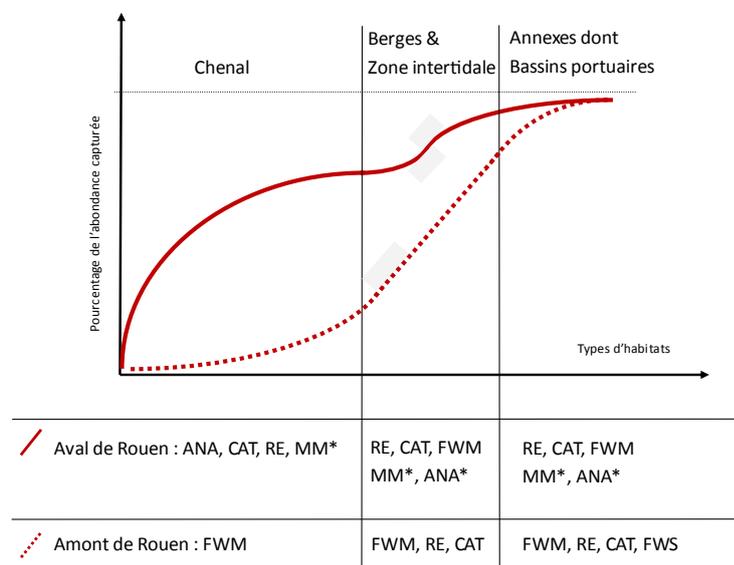


Figure 8 : Schéma conceptuel de l'évolution transversale de l'abondance numérique cumulée (%) de l'ichtyofaune depuis le centre du chenal vers la berge et les habitats aquatiques connexes (bras morts, bras secondaires, confluences, bassins portuaires du Grand Port Maritime de Rouen). Les guildes d'usage assignées d'un astérisque se rapportent uniquement à l'estuaire salé en aval d'Aizier (pk 323).

2-3. Fonctionnalités des habitats latéraux

La variabilité des facteurs hydrologiques et son incidence sur la distribution longitudinale des espèces sont bien connues, notamment en fonction de la salinité. Le rôle de ces facteurs sur la répartition transversale des espèces constitue l'un apport majeur de cette étude. Les espèces répondent différemment entre elles à la variabilité des conditions hydrologiques (Figure 9), mais cette variabilité existe aussi pour une même espèce en fonction de son stade de développement (stade larvaire, juvénile, adulte).

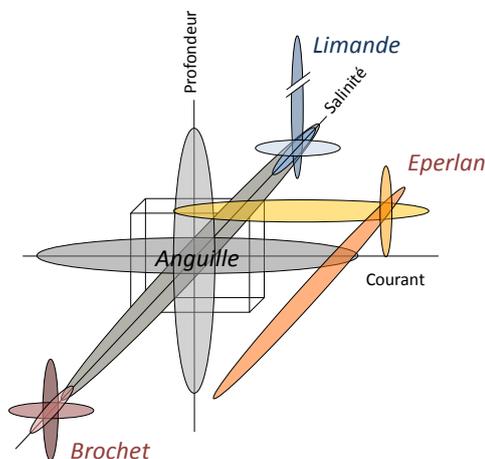


Figure 9 : Facteurs écologiques primaires régissant la distribution spatiale des poissons en milieu estuarien et exemple de réponse à leur variabilité pour quatre espèces appartenant à des guildes d'usage distinctes.

Ainsi l'anguille, le flet et le gobie tacheté semblent capables d'alterner des phases de présence dans le chenal et sur les berges jusqu'en zone intertidale, depuis l'amont jusqu'à l'aval de l'estuaire. D'autres espèces en revanche ne rencontrent pas les habitats rivulaires favorables à leur survie lors de leurs déplacements, liés à leur ontologie, ou en réponse à la variabilité des conditions environnementales ; et ce quelle que soit la fonction associée aux habitats, de nourricerie, d'aire de repos, d'alimentation ou de reproduction.

Pour les poissons d'eau douce, on peut citer pour exemple le cas du brochet, pour lequel des habitats de frayères ont été reconstitués récemment à l'amont de l'estuaire. Malgré la fonctionnalité apparente de ces aires de ponte, les eaux calmes, permanentes et riches en nourriture sont pratiquement absentes à proximité des frayères, illustrant ainsi le faible niveau de connectivité entre les habitats potentiellement fonctionnels. Il apparaît par ailleurs que la présence d'une espèce au sein des habitats latéraux ne garantit pas la fonctionnalité réelle de cet habitat. En période de fraie, on est ainsi amené à constater la reproduction de poissons d'eau douce dans des milieux qui n'offrent quasiment aucune possibilité de survie des œufs.

Dans l'axe principal, les espèces à faible performance de nage sont défavorisées, contraintes à parcourir plus ou moins passivement de grandes distances, notamment en période d'hypoxie, sans trouver la possibilité d'être au bon moment au bon endroit (Lévêque 1995). Ce processus explique en partie l'appauvrissement de l'ichtyofaune sur les berges en aval de Rouen sur plusieurs dizaines de kilomètres.

Dans la partie aval de l'estuaire, le comblement des zones intertidales envasées limitent les conditions d'accès aux juvéniles non seulement sur le plan spatial, mais aussi du point de vue temporel, en écourtant leur séjour. Ce phénomène conditionne l'avenir de certaines filandres et leur rôle de nourricerie pour les petits juvéniles. Il conditionne aussi l'accès aux adultes en phase de migration trophique, qui ne pénètrent plus dans les filandres dès lors que leur seuil d'accès dépasse une certaine altitude.

La pauvreté des habitats latéraux et des annexes hydrauliques, en diversité, en quantité ou en qualité est l'un des principaux facteurs susceptible de limiter l'abondance des espèces dans l'estuaire de la Seine. Les résultats obtenus permettent d'attester que la notion de biodiversité fonctionnelle d'un estuaire est intimement liée à celle de l'ensemble des habitats présents et corrélativement, qu'aucun d'entre eux ne peut être à lui seul représentatif de la situation générale. Autrement dit, à l'échelle d'un estuaire (i.e. la Seine), la notion de « bon état écologique » ne peut être abordée que par l'étude d'un seul type d'habitat.

Même si celui-ci est le mieux représenté sur le plan quantitatif, il ne fournit pas forcément une image correcte des différentes guildes d'usage, et des stades présents, du rôle réel de certains habitats, même si leur ampleur spatiale est très réduite.

En revanche la comparaison d'un même type d'habitat (i.e. chenal principal) entre plusieurs estuaires apporte des éléments indiscutables dans ce sens. L'approche comparative menée dans cette étude entre l'estuaire de la Seine et celui de la Loire atteste de niveaux d'abondance bien moindres en Seine pour les poissons benthiques, le rapport se situant entre 10 et 1000 suivant les espèces (Figure 10). Parmi les facteurs susceptibles d'expliquer les différences observées, le proxy se rapportant à l'ampleur des surfaces intertidales s'avère significatif pour la guildes des poissons benthiques. Les faibles abondances de sole et de flet dans le secteur mésohalin de l'estuaire de la Seine pourraient être rapportées à la quasi disparition des habitats favorables, à savoir les zones intertidales envasées et leur continuité vers le chenal dans les petits fonds subtidiaux.

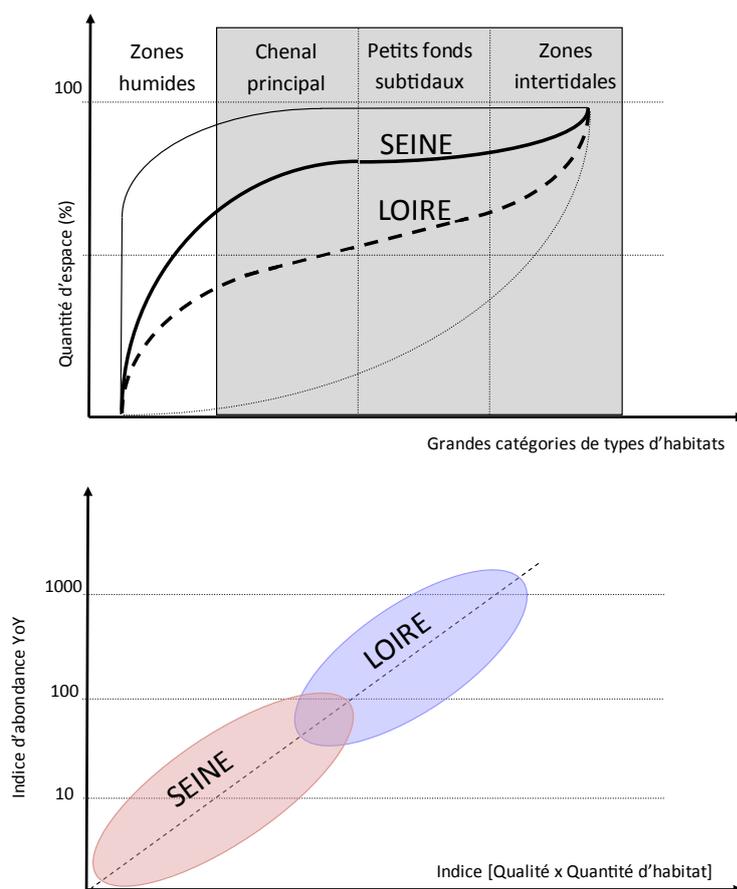


Figure 10 : Illustration théorique de la variabilité des courbes de distribution des grandes catégories d'habitats aquatiques estuariens (en haut) et des incidences sur les abondances de juvéniles YoY de poissons benthiques (en bas), à l'exemple de l'estuaire de la Seine et de la Loire (cf annexe 1).

2-4. Représentativité et limites de l'échantillonnage :

Les différentes campagnes de mesures et d'échantillonnage réalisées dans cette étude montrent l'importance de la variabilité spatiale et temporelle des assemblages d'espèces de poissons et celle de leur abondance au sein des habitats étudiés. Ces variations posent la question de la représentativité et de la significativité de tout prélèvement ponctuel de l'ichtyofaune, problème d'autant plus crucial dans un anthroposystème tel que l'estuaire de la Seine, dont les caractéristiques hydrologiques et morphologiques ont été modifiées par l'homme.

Parmi les facteurs responsables de l'hétérogénéité spatiale et temporelle (Tableau 1), nombre d'entre eux sont communs aux deux principaux compartiments estuariens en termes de masses d'eau, à savoir l'estuaire salé et les eaux douces tidales

Tableau 1 : Comparaison des facteurs de l'hétérogénéité spatiale et temporelle en milieu fluvial et en milieu estuarien.

	Estuaire salé	Eaux douces tidales
Spatial	Courant Substrat Oxygène dissous Salinité Bathymétrie Turbidité	Courant Oxygène dissous Substrat Profondeur Turbidité
Temporel	Circadien Cycle semi-diurne de la marée Saisonnier Annuel	Circadien Cycle semi-diurne de la marée Saisonnier Annuel

Sur le plan longitudinal, l'hétérogénéité au sein des masses d'eau peut être appréhendée à l'aide de protocoles d'échantillonnage simples destinés à fournir des jeux de données homogènes (DCEE « Eaux de transition »). En revanche, l'approche transversale en différents points de l'estuaire s'avère plus complexe et n'est pas détaillée dans cette étude. A l'exemple de l'estuaire de la Seine, cette hétérogénéité latérale peut être schématisée selon une mosaïque d'habitats (Figure 11) au sein desquels il existe également une grande variabilité de salinité, substrat, courant, bathymétrie/profondeur.

A chaque type d'habitat, peut être assigné un « signal » poisson, que ce soit au sein de la colonne d'eau ou aux abords du fond. L'hétérogénéité des conditions environnementales est susceptible d'engendrer une variabilité des assemblages de poissons depuis le chenal central jusque dans les marais adjacents (mares, H7), via les chenaux de marée (filandres ou bras morts, H6), les vasières latérales (H5) et les zones d'enrochements au niveau des digues (H3, H4). Ces différents types d'habitats ont aussi des fonctions écologiques potentielles allant de l'abri-zone de repos (H2, H3, H10), lieu de transit et de nourricerie (H1, H6), frayères (H7, H8), ou aire d'alimentation (H6).

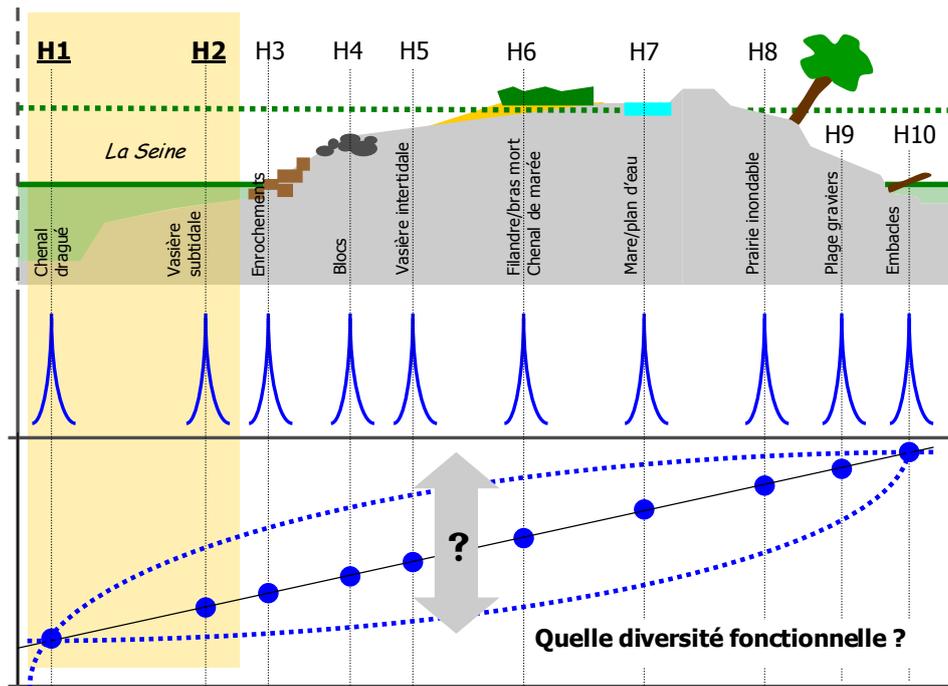


Figure 11 : Schéma conceptuel de l'évolution transversale de la biodiversité ichthyologique dans un estuaire macrotidal en fonction de la variabilité des habitats échantillonnés.

2-4-1. Eaux douces tidales

Elles se décomposent en deux secteurs très différents d'un point de vue hydro-morphologique. Dans la zone endiguée entre la limite de salure des eaux (LSE) et Rouen, les habitats rivulaires sont très réduits spatialement en raison du niveau élevé d'endiguement. Le creusement du chenal (tirant d'eau de 10,3m à assurer pour la navigation) induit une représentativité minimale de l'échantillonnage au sein de la colonne d'eau qui atteint 11 m en moyenne dans ce secteur (Figure 12 & 13). La strate échantillonnée sur le fond ne représente alors que 5% de la colonne d'eau en raison de l'impossibilité de se rapprocher des berges. Ce n'est pas le cas lorsque le système fait l'objet d'une configuration morphologique différente, à l'exemple de la Loire dont le coefficient d'échantillonnage est 24% en moyenne en amont de Nantes (Figure 3b). Bien que cette valeur ne soit pas très supérieure à celle de la Seine, le fait à retenir est l'accessibilité à des habitats latéraux tels que les bras secondaires, les zones d'abris à faible courant ou les chenaux de marée transverses en continuité avec le chenal principal. Dans le cas de la Seine, la compartimentation selon l'axe transversal induit de fortes discontinuités morphologiques liées aux aménagements. Ces ruptures peuvent être considérées comme une variable forçante du positionnement spatial de l'échantillonnage, dont les effets ne peuvent être exclus sur les résultats de pêche (Cf annexe 1).

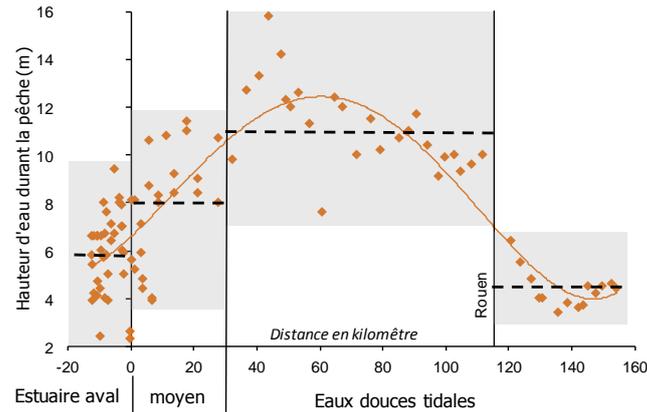


Figure 12 : Evolution longitudinale de la profondeur de la colonne d'eau mesurée dans la Seine lors des campagnes de pêche d'inventaire DCEE en 2006.

2-4-2. Compartiment estuarien : l'estuaire salé

Dans la Seine comme dans la Loire, l'hétérogénéité spatiale des assemblages d'espèces selon l'axe du fleuve s'explique en partie par les variations de salinité (et température), de profondeur et de concentration en oxygène dissous. Les abondances de poissons varient également de façon significative selon des descripteurs simples de l'état des habitats latéraux tels que le degré d'aménagement des berges ou encore l'ampleur des surfaces intertidales (Annexe 1). Dans l'estuaire de la Seine les habitats latéraux du domaine mésohalin n'ont pas été intégrés au plan d'échantillonnage pour les mêmes raisons que dans les eaux douces tidales, à savoir leur inaccessibilité avec la technique de pêche imposée (Figure 13).

Dans la Loire, le domaine mésohalin fait l'objet des plus fortes abondances de poissons plats juvéniles (Annexe 1) tandis que l'absence de digues permet le développement de vasières latérales jusqu'en domaine subtidal (Figure 13). Malgré l'existence d'un protocole d'échantillonnage standardisé à l'échelon national, cette étude montre clairement les limites méthodologiques en matière de stratégie d'échantillonnage des poissons à des fins de comparaison inter-estuaire. Elle pose également la question de l'interprétation de résultats issus d'un environnement ou « paysage » aquatique très différent, ceci malgré un positionnement longitudinal identique entre les estuaires étudiés. Dans la Seine et surtout dans les eaux douces tidales, l'homogénéité « contrainte » des habitats prospectés contribue à une sous-évaluation du niveau de biodiversité fonctionnelle, d'autant plus que le fond du chenal principal est très peu attractif en raison des courants alternatifs (entre 1 et 2 m. s⁻¹) et de la nature des fonds, le plus souvent abiotiques. Cette image doit être perçue comme une réduction de la réalité puisqu'elle n'intègre pas ou peu les dimensions transversales et verticales de l'ensemble de l'hydrosystème.

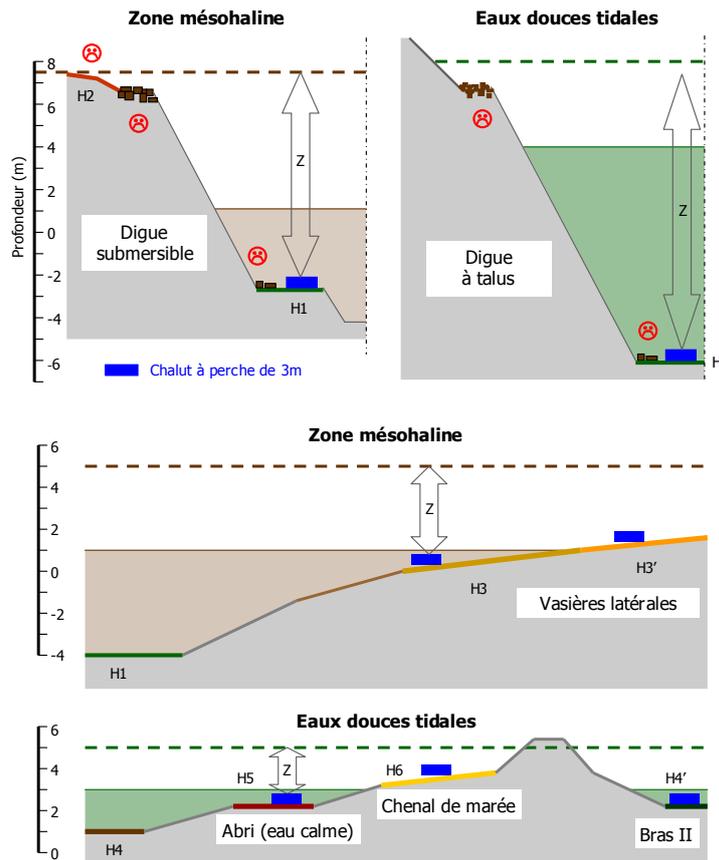


Figure 13 : Profils morphologiques schématisés dans les domaines mésohalins et dans les eaux douces tidales d'un estuaire fortement aménagé (Seine, en haut) en comparaison avec un estuaire qui l'est moins (Loire, en bas) et incidence sur la variabilité de l'échantillonnage figuré par un rectangle bleu.

A l'échelle de l'ensemble de l'estuaire, la notion de continuum écologique (Attrill & Rundle, 2002) est vérifiée dans cette étude sur le plan longitudinal, avec une succession d'assemblages d'espèces selon le gradient de salinité. Cette notion semble pouvoir s'appliquer aussi sur le plan transversal où il existe également d'importantes variations de ce paramètre (Figure 14).

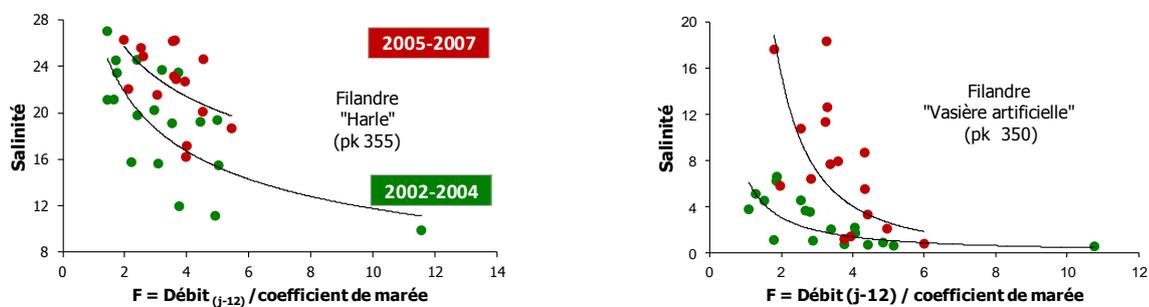


Figure 14 : Evolution temporelle de la salinité mesurée à mi-colonne au fond de deux filandres de la rive nord de l'estuaire de la Seine entre 2002 et 2007 en domaine polyhalin (à gauche) et mésohalin (à droite). Source : CSLN

2-4-3. Optimisation de l'échantillonnage et stratégie d'observation à long terme

Il semble illusoire dans le cadre d'un suivi à long terme de la biodiversité fonctionnelle, de vouloir construire un protocole pertinent pour l'ensemble des espèces présentes au sein de l'estuaire (Rotherham, 2007). Une approche qui s'appuie sur les principales fonctions écologiques de l'estuaire vis-à-vis des assemblages d'espèces semble plus pertinente dans une première approche. Dans ce but, il est néanmoins nécessaire de mieux connaître les liens entre les espèces et leurs habitats et ce, selon le double gradient longitudinal (salinité) et transversal (profondeur/submersion).

3.1. Assurer une meilleure représentativité des habitats rivulaires et de la colonne d'eau

L'un des principaux enjeux consiste à mieux considérer les habitats latéraux qui doivent être échantillonnés à l'aide de techniques de pêche adaptées. L'échelle spatiale d'observation reste l'estuaire dans son ensemble, au sens écologique du terme et pas seulement géographique. Cette notion prend d'autant plus de sens dans le contexte de changement climatique. A titre d'exemple, un suivi centré sur la fonctionnalité des habitats intertidaux localisés actuellement en domaine mésohalin n'aurait que peu d'intérêt si l'on accepte une tendance à l'augmentation de la salinité au cours du siècle et par conséquent une migration progressive de cette zone haline vers l'amont, dans des zones non couvertes par le suivi.

De même, la limite vers la mer des habitats « estuariens » essentiels pour l'ichtyofaune reste en suspens puisqu'il n'existe pas de définition claire et précise concernant leur délimitation « fonctionnelle » vers les eaux marines. En se rapportant aux résultats obtenus dans le cadre de cette étude, il apparaît que la fonctionnalité de nourricerie vis-à-vis des poissons de moins d'un an diminue assez rapidement en mer au-delà de la sonde -5m CMH.

Les habitats essentiels au cours des premiers mois de la vie d'espèces benthiques (*Solea solea*) se situent dans les eaux peu profondes du croissant externe (-3m à +3m CMH), en accord avec les travaux de Rochette et al. (2010) et jusqu'aux limites supérieures du domaine intertidal (+8m CMH) pour des poissons pélagiques comme *Dicentrarchus labrax* et *Clupea harengus*.

En raison de l'aménagement de la majeure partie de l'estuaire, le chenal et son importante colonne d'eau constitue un habitat de première importance, ne serait-ce que par les volumes d'eau concernés comparativement à ceux des habitats rivulaires. Dans les eaux douces tidales, le niveau de richesse spécifique présenté dans ce travail à partir du protocole DCEE apparaît très inférieur à celui qui résulte de travaux antérieurs menés également dans le chenal principal (Figure 15) à partir d'une technique de pêche différente : le guideau (Duhamel et al., 2005 ; Duhamel et al., 2006, non publié). Adopter une stratégie d'observation à long terme de la diversité fonctionnelle de l'ichtyofaune conduit par conséquent dans un premier temps à s'interroger sur les caractéristiques intrinsèques

des habitats de l'estuaire de Seine. Dans un second temps, leur fonctionnalité écologique potentielle doit être mise en évidence à partir de techniques de pêche susceptibles de fournir une image fiable des fonctionnalités « réalisées ».

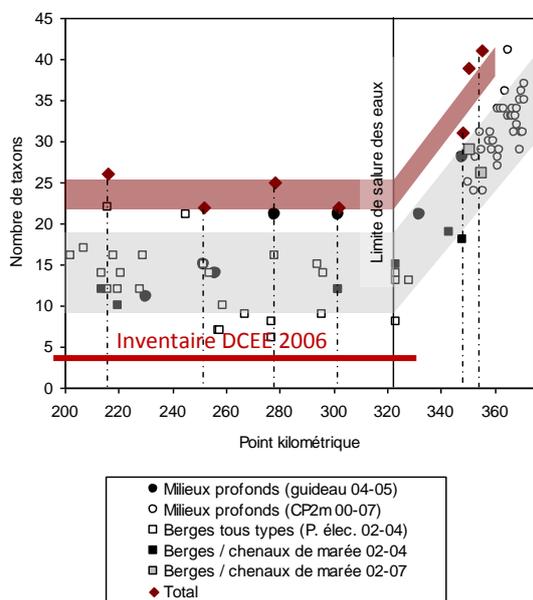


Figure 15 : Evolution longitudinale de la richesse spécifique de l'ichtyofaune de l'estuaire de la Seine dans le chenal et au niveau des berges à partir de différentes techniques de pêches mises en œuvre dans le cadre du programme Seine Aval entre 2002 et 2007. Le niveau moyen de richesse spécifique dans les eaux douces tidales à l'issue des premiers inventaires dans le cadre de la DCEE est illustré par le trait rouge. Source : CSLN

3.2. Assurer la cohérence des engins mis en œuvre

Le chalut à perche employé dans le cadre de la DCEE engendre une représentation biaisée de l'ichtyofaune pélagique puisqu'il ne capture que moins de la moitié des espèces recensées à partir d'un guideau (Figure 5).

Il ne semble donc pas raisonnable de se contenter de cette technique de pêche, autant d'un point de vue qualitatif que quantitatif, dans un environnement particulier tel que celui du chenal de la Seine.

La mise en œuvre du guideau est particulièrement adaptée au suivi de l'ichtyofaune circulante puisque cet engin fonctionne de façon passive en utilisant le courant. Cette technique a été éprouvée du point de vue scientifique dans d'autres grands estuaires Européens tels que l'Elbe (Thiel et al., 1995), mais aussi par des pêcheurs professionnels jadis en Seine et encore actuellement dans la Loire. Son dimensionnement (7m d'ouverture horizontale et 6m d'ouverture verticale) ainsi que son petit maillage rendent cette technique très performante pour le recensement des petites espèces et stades juvéniles de l'ichtyofaune qui circulent dans le lit mineur de la Seine. La fonction de nourricerie étant sans doute la principale assurée par les habitats estuariens vis-à-vis de l'ichtyofaune, se doter de ce genre de technique apparaît être un choix pertinent en complément du chalut à perche, surtout sur les fonds modifiés par les aménagements humains (dragages) et/ou connus pour la pauvreté de leur faune benthique.

Dans le domaine intertidal, les chenaux de marée (étiers, filandres, criches...) attirent l'attention de par leur position à l'interface entre le fleuve et les marais latéraux. On pourra se reporter pour ce type d'habitat aux techniques couplant l'utilisation de verveux et de filets maillants déjà rôdées sur de plusieurs sites depuis le littoral Loire-Atlantique (Parlier, 2006 ; Feunteun et al, 2007), via la Baie du Mont Saint Michel (Laffaille, 2000) jusqu'à l'estuaire de Seine (Duhamel et al, Programme Seine-Aval)

Assurer la cohérence des engins mis en œuvre signifie également celle des maillages de filets. Cet aspect revêt une importance particulière pour la comparaison, ne serait-ce que qualitative, des captures entre différents types d'habitats. L'expérience acquise dans l'estuaire de la Seine à ce sujet tend à montrer que les pics d'abondance des juvéniles concernent généralement des poissons de très petite taille ($L_f < 50\text{mm}$) souvent sous représentés lorsque le maillage est de 10mm de nœud à nœud. Les migrations ontogéniques d'un type d'habitat à l'autre suggèrent également de sélectionner le plus petit maillage possible afin de fournir une image correcte de la fonctionnalité des habitats dès les très jeunes stades. On préconise donc de se rapporter aux travaux mettant en œuvre un maillage de 5mm (nœud à nœud) et de veiller à cette uniformité entre les habitats (e.g. França et al., 2009 ; Laffaille et al., 2001 ; Duhamel et al., Programme Seine-Aval).

3. Dynamique temporelle des assemblages d'espèces et des habitats

3-1. Le rôle majeur des débits fluviaux

Les interactions entre les ichtyocénoses et l'environnement aquatique peuvent également être appréhendées en analysant la variabilité temporelle des assemblages d'espèces sur les principaux secteurs fonctionnels de l'estuaire en tant que nourricerie (Annexe 2). Outre le fait de montrer l'imbrication des échelles temporelles susceptibles d'influencer les observations à un moment donné, cette étude fait ressortir l'effet significatif de la variabilité des débits fluviaux sur la richesse spécifique et les abondances de l'ichtyofaune selon les principales tendances suivantes :

- Une augmentation de l'abondance totale et des guildes fonctionnelles MMD et CAT ainsi que des poissons planctonophages lors des années de fortes crues (2001) ;
- Une diminution de l'abondance de l'ichtyofaune pour l'ensemble des guildes d'usage ainsi que pour les poissons hyperbenthivores et planctonophages.

3-2. Hypothèses d'évolution des habitats

Malgré la régulation des débits qui caractérisent la Seine, la réactivité de l'ichtyofaune à la variabilité de ce paramètre montre des tendances similaires à celles observées dans d'autres estuaires européens et pose la question de l'avenir des fonctions écologiques de l'estuaire de la Seine dans le contexte de changement climatique (Figure 11). En effet, la réduction des débits fluviaux pourrait alors avoir des effets sur l'ensemble des composantes essentielles de fonctionnement de l'hydrosystème et renforcer son processus actuel de dégradation :

- En diminuant les surfaces d'habitats essentiels via notamment une réduction-contraction des zones les plus productives (Zone de turbidité maximale méso-oligohaline) et de leur déplacement spatial (migration vers l'amont).
- En réduisant la connectivité des masses d'eau estuariennes et de leur pélagos avec celles des eaux plus marines. Cette connectivité pourrait être d'autant plus réduite si les conditions d'oxygénation venaient à devenir limitantes lors de périodes caniculaires au niveau de la ZMT (Marchand, 1993).

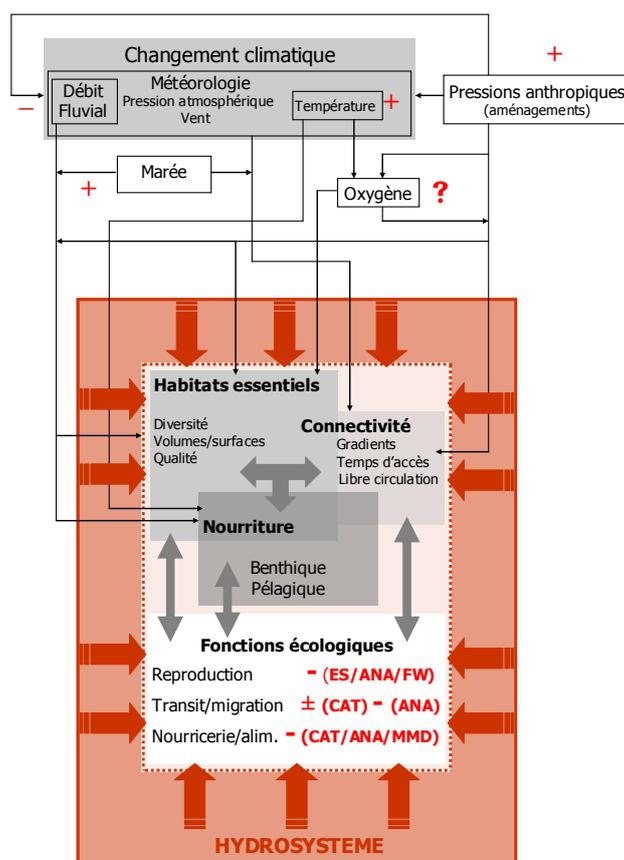


Figure 16 : Schéma conceptuel de l'évolution des fonctions écologiques vis-à-vis de l'ichtyofaune en lien avec les habitats essentiels et leurs modifications dans le contexte du maintien des pressions anthropiques associées au changement climatique. Les guildes écologiques les plus affectées par l'évolution sont mentionnées.

L'effet cumulé de ces processus engendrerait inévitablement des répercussions au sein des chaînes trophiques en diminuant par exemple le taux de rencontre proies prédateurs ou en affectant la coïncidence entre l'abondance/taille des proies et celle des prédateurs. En final, la fonctionnalité globale du système tend à diminuer de par la contraction globale des dynamiques spatiales et des interactions, avec des conséquences plus ou moins importantes sur l'ichtyofaune selon les guildes d'usage. Un tel constat incite d'autant plus à la réflexion que les pressions anthropiques sur les habitats essentiels restent fortes, qu'il s'agisse des aménagements à vocations portuaires ou de l'apparition de nouveaux contaminants au sein des masses d'eau incluant les antibiotiques et les œstrogènes (Dauvin, 2008).

Qu'il s'agisse d'événements naturels ou d'origines anthropiques, les modifications/perturbations subies par l'écosystème posent la question de sa résilience, avec une évolution qui peut s'orienter dans trois directions selon l'ampleur des événements (Figure 17).

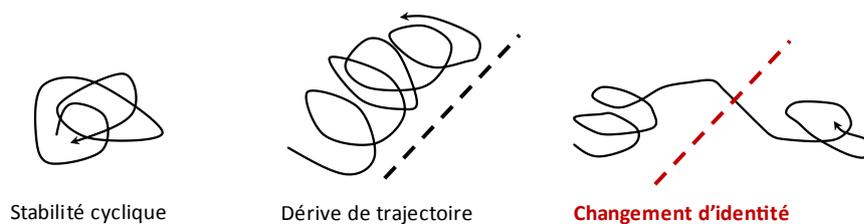


Figure 17 : Cas possibles d'évolution des systèmes sous influence des forçages (repris de Le Loc'h, 2004)

Les crues fluviales cycliques peuvent favoriser la stabilité du système par la fréquence régulière d'une « remise à zéro » de l'état des habitats (i.e. érosion des bancs et des vasières en cours de comblement) et un recalage biologique avec le signal fluvial. A l'inverse, la fermeture de l'estuaire par les bancs de sables (i.e. disparition de la Fosse Nord) à l'issue de trop longues périodes d'étiage pourraient engendrer une dérive de trajectoire voire un changement d'identité du système vers celle d'une baie ou d'un delta.

L'expertise scientifique constate un réchauffement global de la planète, observé depuis le début du 20^{ème} siècle (Houghton et al., 1996, 2001 ; IPCC, 2007). Les travaux plus récents menés à l'échelon régional tendent à confirmer cette tendance et établissent des projections pour l'avenir, que l'on reprend ici en tant qu'hypothèses de réflexion sur le devenir des habitats et de leurs fonctionnalités.

L'augmentation de la température s'accompagne d'une montée du niveau de la mer, modifiant ainsi le trait de côte et redistribuant l'énergie hydraulique à l'intérieur de l'estuaire (Ducharme et al., 2009).

A l'horizon 2100, la modélisation laisse également envisager une baisse des précipitations, un assèchement dû à l'augmentation de la température, qui se traduirait, entre autre par une baisse des débits de la Seine d'environ 28%. La conjugaison prévue de la hausse du niveau marin et de la baisse du débit de la Seine provoquerait une remontée du bouchon vaseux et du gradient de salinité vers l'amont, dont l'importance n'est pas déterminée (Ducharne et al., 2009).

3-3. Le rôle déterminant de la gestion humaine

Sur le plan transversal, les conséquences d'une montée du niveau de la mer et des masses d'eaux estuariennes sont mal connues. On ne sait par exemple pas exactement dans quelle mesure le comblement naturel accompagnerait ou non celui de la montée des eaux. Quoi qu'il en soit, en formulant l'hypothèse de l'existence de vastes zones latérales inondables, la gestion humaine du changement climatique devient une clef déterminante pour l'avenir des habitats piscicoles et de leur connectivité (Figure 18). Suivant les choix qui seront faits, le scénario le plus pessimiste verrait un cloisonnement accru entre le fleuve dans sa configuration actuelle et les terres adjacentes. A l'inverse, un repli stratégique se traduirait par la création de zones tampons inondables directement connectées au fleuve, contribuant ainsi à la création de nouveaux habitats fonctionnels pour l'ichtyofaune.

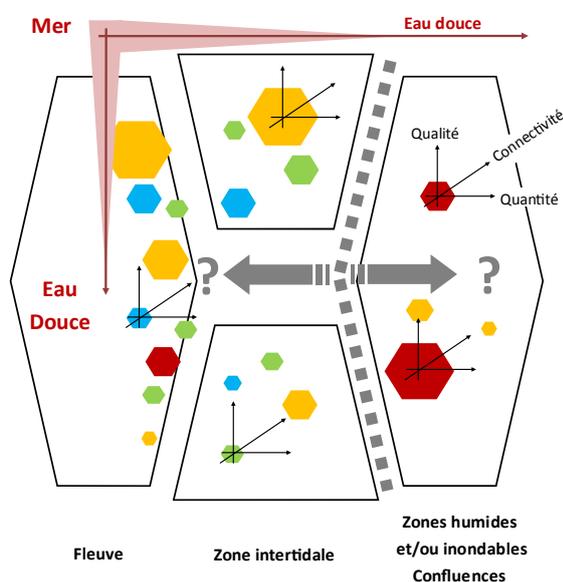


Figure 18 : Schéma conceptuel de la mosaïque des habitats estuariens vis-à-vis de l'ichtyofaune et de son devenir sur le plan transversale en fonction de la gestion humaine face changement climatique. Les couleurs de chaque habitat catégorisent les fonctions majeures de nourricerie, frayère, alimentation saisonnière et refuge. La fonctionnalité de chacun des habitats est assurée à la fois par sa qualité, sa quantité et sa connectivité avec les autres habitats essentiels.

Sur le plan longitudinal, les incidences du changement climatique sur les peuplements ichtyologiques restent difficiles à prévoir et suggèrent une grande prudence. En reprenant les hypothèses ci-dessus, on peut raisonnablement imaginer une différenciation accrue des dynamiques spatiales entre quelques espèces amphihalines les plus tolérantes aux contraintes

environnementales estuariennes et celles d'origine marine moins tolérantes et forcées de se cantonner sur une étroite frange de petits fonds bordant les vastes zones comblées par les sédiments (Figure 19A). Les mécanismes restent cependant très complexes et l'on ne sait pas dans quelle mesure des événements ponctuels comme les tempêtes, serait susceptible d'interférer sur les tendances d'évolution dans cette partie de l'estuaire.

Quoi qu'il en soit, la conjugaison d'une diminution du débit et celle d'une augmentation de la fréquence (voire de l'amplitude) des tempêtes de secteur ouest, contribueraient à la poursuite du comblement de l'embouchure. Ceci pourrait à terme, menacer l'estuaire de fermeture totale induisant une réduction drastique de sa fonctionnalité de nourricerie (Figure 19A). En se référant aux baies en cours de comblement avancé (Somme et Veys), les zones estuariennes les plus productives et typiques, généralement associées aux salinités des zones mésohalines, sont devenues marginales spatialement et coincées à l'amont de ces baies (généralement entre des digues). C'est le scénario qui attend peut être l'estuaire de la Seine : aboutir à un delta. Certains auteurs considèrent d'ailleurs que le *laisser faire* est une solution susceptible d'accompagner les effets du changement climatique (Smit et al., 2006)

En revanche, il est également possible d'envisager d'utiliser les processus connus mais en inversant leurs effets, principe qui a déjà été retenu et appliqué sur d'autres grands estuaires européens (Jongejan et al., 2008).

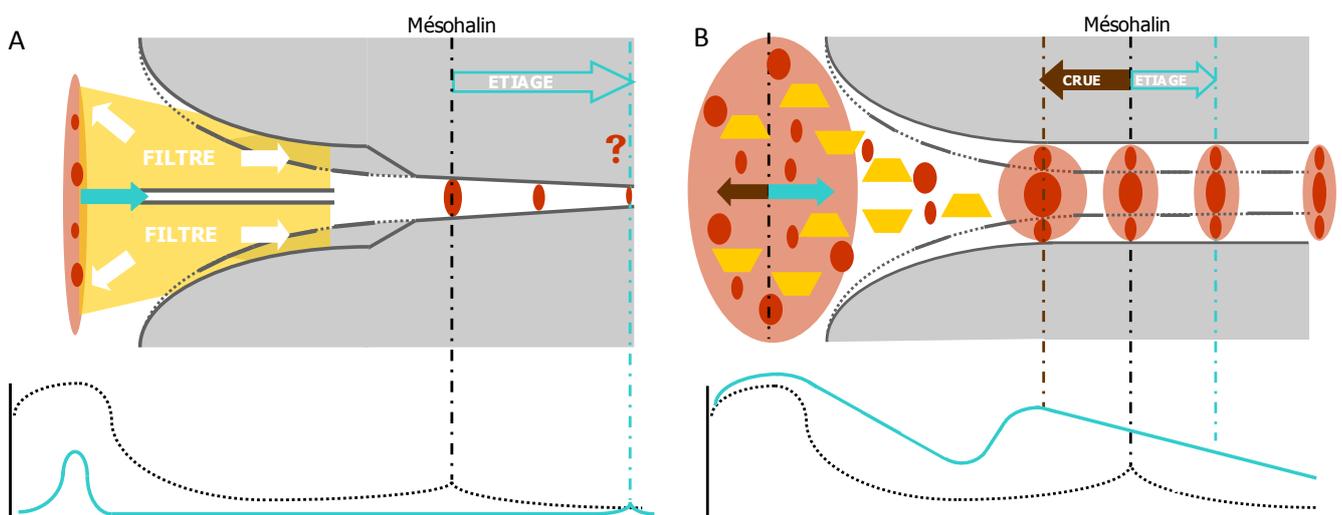


Figure 19 : Schéma conceptuel de l'évolution attendue selon le principe du « laisser faire », de la fonctionnalité de nourricerie d'un estuaire fortement aménagé et au stade évolutif avancé (A) et évolution possible en adoptant des mesures de réhabilitation des habitats estuariens essentiels en accompagnement du contexte de changement climatique (B). Les courbes sur le graphe 2D illustrent l'évolution de l'abondance des espèces benthodémersales en rapport avec la qualité et la quantité des habitats essentiels disponibles, y compris dans les masses d'eau mésohalines très productives.

Le rôle de la qualité, de la quantité et des connectivités entre habitats est bien illustré pour les poissons. De ce fait, la résilience offerte à d'importantes guildes fonctionnelles (MMD), peut contribuer à la résilience globale de l'écosystème (Ray, 2005). Alors que cette étude montre les principaux effets de la compartimentation de l'estuaire de Seine sur l'organisation spatiale de l'ichtyofaune, elle met également en lumière la réactivité des poissons à la variabilité des conditions environnementales et ce malgré le niveau élevé de pression humaine qui caractérise cet anthroposystème. Le décroisement latéral, outre le fait de restaurer le caractère estuarien (i.e. prairies halophiles) des zones humides, pourrait aussi contribuer à garantir de maintien de volumes oscillants et contribuer à limiter les effets attendus (apports sédimentaires) consécutifs à la baisse du débit fluvial. La gestion du débit de la Seine reste néanmoins un facteur essentiel et l'existence de crues, nécessaire pour maintenir en fonctionnement le réacteur biologique estuarien (Figure 19B).

On peut en final soulever un autre type de paradoxe qui fait de l'estuaire de la Seine un cas d'école, à savoir une tendance continue à la dégradation de certaines de ses fonctionnalités écologiques alors que se multiplient parallèlement les « couches » de protection dont bénéficie cet estuaire (ZPS, Réserve Naturelle Nationale, ZICO, Natura 2000, et plus récemment son intégration au sein du réseau national des Zones de Gestion Intégrée des Zones Côtières).

L'une des priorités est, avec l'appui des techniques relevant du génie écologique, de donner sens à ces multiples mesures de protection pour restaurer les habitats les plus dégradés (Figures 11 et 12). La gestion intégrée des écosystèmes estuariens, la définition des objectifs attendus et la planification à long terme ne sont pas de nouveaux concepts. Il existe des exemples de par le monde (<http://www.chesapeakebay.net/>) et en Europe dans l'estuaire de l'Escaut (Van den Bergh et al., 2005), qui montrent la possibilité de procéder à des actions de restauration et de soutien à la « santé écologique » de l'estuaire : ses ressources vivantes, ses habitats et ses relations trophiques, en les alliant avec les objectifs dédiés aux mesures de sécurité et les besoins de navigation pour les activités portuaires. Cette orientation est d'ailleurs l'une des priorités du plan de gestion global de l'estuaire de la Seine. En engageant une coordination plus étroite entre les principaux acteurs concernés, ce plan vise à améliorer le fonctionnement naturel et écologique de l'estuaire. Parmi ces orientations figurent celles de redonner des « espaces de liberté », de décroiser les habitats et de les gérer. Enfin, l'autre priorité consiste en la mise en place d'une stratégie d'observation à long terme de l'ichtyofaune qui intègre mieux les particularités des habitats de cet estuaire, notamment l'importance des zones profondes et l'ichtyofaune pélagique.

Liste des figures

Figure 1 : Comparaison berges vs chenal de l'évolution longitudinale des fréquences d'occurrence moyennes de l'ichtyofaune classée en guildes d'usage

Figure 2 : Evolution longitudinale des écarts de CPUE numériques des poissons d'eau douce par rapport à la moyenne sur l'ensemble du domaine d'étude pour différentes techniques d'échantillonnage.

Figure 3 : Illustration synthétique des grands types d'assemblages d'espèces de poissons distingués sur la base de leur fréquence d'occurrence par station entre 2002 et 2005 à partir de différentes techniques de pêche et positionnement de chaque assemblage au sein des grands types d'habitats longitudinaux et transversaux.

Figure 4 : Schémas conceptuels spatialisés des principales fonctions écologiques de l'estuaire de la Seine vis-à-vis de l'ichtyofaune classée en guildes fonctionnelles.

Figure 5 : Schémas conceptuels spatialisés des principales fonctions écologiques de la partie aval de l'estuaire de la Seine (zone de gradient de salinité et bouchon vaseux) vis-à-vis des poissons migrants d'origine marine et les plus dépendants des habitats estuariens.

Figure 6 : Schéma conceptuel de la fonctionnalité de nourricerie d'un estuaire peu aménagé et d'un estuaire fortement aménagé par les endiguements et les infrastructures portuaires.

Figure 7 : Exemple de la variabilité transversale des assemblages d'espèces de poissons à partir de différentes techniques de pêche dans deux secteurs des eaux douces soumises à la marée en amont de Rouen et en aval de Rouen.

Figure 8 : Schéma conceptuel de l'évolution transversale de l'abondance numérique cumulée (%) de l'ichtyofaune depuis le centre du chenal vers la berge et les habitats aquatiques connexes (bras morts, bras secondaires, confluences, bassins portuaires du GPMR).

Figure 9 : Facteurs écologiques primaires régissant la distribution spatiale des poissons en milieu estuarien et exemple de réponse à leur variabilité pour quatre espèces appartenant à des guildes d'usage distinctes.

Figure 11 : Schéma conceptuel de l'évolution transversale de la biodiversité ichtyologique dans un estuaire macrotidal en fonction de la variabilité des habitats échantillonnés.

Figure 12 : Evolution longitudinale de la profondeur de la colonne d'eau mesurée dans la Seine lors des campagnes de pêche d'inventaire DCEE en 2006.

Figure 13 : Profils morphologiques schématisés dans les domaines mésohalins et dans les eaux douces tidales d'un estuaire fortement aménagé (Seine, en haut) en comparaison avec un estuaire qui l'est moins (Loire, en bas) et incidence sur la variabilité de l'échantillonnage figuré par un rectangle bleu.

Figure 14 : Evolution temporelle de la salinité mesurée à mi-colonne au fond de deux filandres de la rive nord de l'estuaire de la Seine entre 2002 et 2007 en domaine polyhalin (à gauche) et mésohalin (à droite). Source : CSLN.

Figure 15 : Evolution longitudinale de la richesse spécifique de l'ichtyofaune de l'estuaire de la Seine dans le chenal et au niveau des berges à partir de différentes techniques de pêches mises en œuvre dans le cadre du programme Seine Aval entre 2002 et 2007.

Figure 16 : Schéma conceptuel de l'évolution des fonctions écologiques vis-à-vis de l'ichtyofaune en lien avec les habitats essentiels et leurs modifications dans le contexte du maintien des pressions anthropiques associées au changement climatique. Les guildes écologiques les plus affectées par l'évolution sont mentionnées.

Figure 17 : Cas possibles d'évolution des systèmes sous influence des forçages.

Figure 18 : Schéma conceptuel de la mosaïque des habitats estuariens vis-à-vis de l'ichtyofaune et de son devenir sur le plan transversale en fonction de la gestion humaine face changement climatique.

Figure 19 : Schéma conceptuel de l'évolution attendue selon le principe du « laisser faire », de la fonctionnalité de nourricerie d'un estuaire fortement aménagé et au stade évolutif avancé et évolution possible en adoptant des mesures de réhabilitation des habitats estuariens essentiels.

Liste des tableaux

Tableau 1 : Comparaison des facteurs de l'hétérogénéité spatiale et temporelle en milieu fluvial et en milieu estuarien.

Annexe I

Structure longitudinale des assemblages d'espèces de poissons :

Usage comparé des habitats

au sein de deux grands estuaires français

la Seine et la Loire

1. Introduction

Les estuaires sont des environnements essentiels pour les poissons notamment en tant que nourricerie, route de migration, site d'hivernage ou de reproduction (Elliott et al, 2007). A ce titre, les communautés de poissons apparaissent comme des éléments biologiques pertinents pour l'évaluation de la qualité des écosystèmes aquatiques estuariens (Elliott et al, 1988 ; Whitfield et Elliott, 2002 ; Harrison et Whitfield, 2004 ; Delpech et al, 2010). Dans ce contexte, le suivi du statut écologique des masses d'eau de transition¹ est entrepris à l'échelon européen (EU Water Framework Directive ; WFD – Directive 2000/60/EC ; Anonyme, 2000). Son application donne lieu en France à l'élaboration d'un indice-poisson, nouvel outil pour détecter les effets de la contamination sur les communautés de poissons (Delpech et al, 2010).

Outre les pressions anthropiques en rapport avec la contamination des masses d'eau, la perte progressive d'habitats constitue une sérieuse menace à la préservation des biotopes estuariens et à l'intégrité des estuaires dans leur ensemble (e.g. Cattrijsse et al, 2002 ; Le pape et al, 2007). Les assemblages de poissons estuariens sont sujets à d'importantes fluctuations de leur environnement. Une des possibilités d'identifier les liens entre l'environnement et les assemblages d'espèces consiste à établir des comparaisons entre différents sites (e.g. Harrison & Whitfield, 2006 ; Harrison & Whitfield, 2008 ; Sheaves & Johnston, 2009 ; Nicolas et al, 2010a). Les facteurs qui expliquent les patrons d'assemblages d'espèces peuvent combiner des échelles spatiales distinctes, à l'échelon local des habitats, interrégional ou selon des zones biogéographiques distinctes. Les particularités physiques et dimensionnelles de l'estuaire et de son embouchure apparaissent souvent comme déterminantes (Monaco et al, 1992 ; Vorwerk et al, 2003 ; Hoeksema et al, 2009 ; Nicolas et al, 2010a). Les variables écologiques à l'échelon de l'estuaire peuvent toutefois s'avérer être de meilleurs descripteurs des différences faunistiques que celles qui se rapportent à des critères de distinction entre régions (Sheaves & Johnston, 2009). Selon Peterson (2003), l'habitat à l'échelon local peut même devenir un facteur limitant quand ses composantes dynamiques (physico-chimiques) et stationnaires (structurelles) ne sont plus couplées pour offrir au necton ce dont il dépend lors d'une étape du cycle de vie, ou lorsque l'accès à l'habitat est perdu. Allant dans le même sens, Roy et al (2001) proposent d'intégrer une approche géomorphologique pour une meilleure compréhension holistique des estuaires. L'intérêt d'approche interdisciplinaire est bien souvent reconnu par la communauté scientifique mais certains habitats essentiels ne bénéficient pas de la protection nécessaire à la prévention de leur dégradation (Peterson et al, 2000).

¹ Eaux de surface de l'embouchure des rivières, partiellement salées en raison de leur proximité avec les eaux côtières mais influencées par les apports d'eau douce (WFD – Directive 2000/60/EC).

Les distributions d'espèces en relation avec leur habitat peuvent fournir des éléments de connaissances sur le type de processus écologiques qui régulent les populations estuariennes et les assemblages d'espèces (Pihl et al, 2002 ; Stunz et al, 2002), que ce soit à l'échelle des microhabitats (Allen & Baltz, 1997) ou bien selon de multiples échelles spatiales de variation de l'habitat (Meng & Cicchetti, 2005). La nécessité de conserver, non seulement la forme, mais surtout la fonction des habitats vis-à-vis des espèces est soulignée par Stoner (2003).

La fonction de nourricerie est l'une des principales assurées par les estuaires de la Mer du Nord et ceux de l'Atlantique européen (Whitfield & Elliott, 2002 ; Franco et al, 2008). Sur les habitats essentiels de nourricerie, les travaux réalisés sur certains poissons plats (e.g. *Solea solea*) montrent l'importance du substrat (Rogers, 1992), des conditions hydrologiques, sur l'accès aux habitats favorables (Marchand, 1991, 1993 ; Kostecki et al, 2010) ou encore de l'exposition et de la structure de l'habitat (Phil et Van der Veer, 1992). Des modèles d'aptitude des habitats ont par la suite été développés (Le Pape et al, 2003a ; Le Pape et al, 2007 ; Nicolas et al, 2007) ainsi que des indicateurs de qualité des habitats (Le Pape et al, 2003b ; Gilliers et al, 2006 ; Amara et al, 2009). Quoiqu'il en soit, les estuaires sont peuplés de nombreuses espèces plus ou moins dépendantes de la nature des fonds. Ils constituent des mosaïques complexes d'habitats n'ayant pas forcément tous la même fonction écologique vis-à-vis de l'ichtyofaune qui les colonise en tant que refuge, aire de croissance ou d'alimentation saisonnière, de migration ou de reproduction (Pihl et al, 2002). Le rôle fonctionnel des différents habitats estuariens et les liens qu'ils ont avec les assemblages d'espèces sont encore mal connus (França et al, 2009).

L'estuaire de la Seine est le plus grand estuaire mégatidal de la Manche. Il est qualifié d'estuaire « construit » par l'homme (Lafite & Romana, 2001) et fait l'objet de multiples sources de dégradation de son environnement, qu'il s'agisse de la qualité de l'eau (Billen et al, 2001), des niveaux de concentrations de nombreux contaminants (RNO, Ministère de l'Environnement <http://www.ifremer.fr/envlit/surveillance/rno.htm> ; Claisse, 1989 ; Claisse, 2000 ; Durou, et al, 2007) ou des profondes modifications de sa morphologie et de son hydrologie (Avoine, 1981; Lesourd, 2001 ; Delsinne, 2005 ; Dauvin, 2006).

Malgré l'existence d'une importante capacité d'accueil en tant que nourricerie, la Baie de Seine fait l'objet de faibles niveaux de concentration de juvéniles de sole et de plie comparativement à d'autres sites en Manche-est (Riou et al, 2001). A l'intérieur de l'estuaire, les pertes d'habitats au cours des deux derniers siècles sont responsables d'une diminution de 42% de la capacité d'accueil des juvéniles de sole (Rochette et al, 2010).

Des signes convergents indiquent que cette tendance perdure actuellement (Le Pape et al, 2007) alors que la qualité des habitats est faible en comparaison avec des estuaires moins contaminés (Gilliers et al, 2006 ; Amara et al, 2009).

Rochard et al. (1997) s'étonnent de la relative pauvreté de l'ichtyofaune de l'estuaire de la Seine au regard de l'abondance de la nourriture disponible. La rareté des espèces migratrices pourrait être attribuée à la destruction d'habitats estuariens (Dauvin & Desroy, 2005). La composition spécifique de cet estuaire est pourtant relativement proche de celle des deux autres grands estuaires français que sont la Loire et la Gironde (Nicolas et al, 2010a).

Ces auteurs mentionnent par ailleurs que les estuaires de la Seine et de la Loire, tous deux à régime mégatidal, se différencient de celui de la Gironde par l'importance des espèces estuariennes et des densités globales plus élevées. Les estuaires de la Seine et de la Loire sont en outre plus comparables sur le plan de leurs caractéristiques dimensionnelles et hydro-morphologiques, l'estuaire de la Gironde pouvant quant à lui être considéré comme un bras de mer. Alors que la Seine est connue pour la dégradation de son environnement, la Loire est en revanche l'un des rares fleuves français encore sauvage et les pertes d'habitats estuariens y sont limités comparativement au site normand (Cattrijsse et al, 2002). Ces deux estuaires sont proches sur le plan biogéographique mais font tous deux l'objet d'importantes activités industrialo-portuaires et d'un dragage permanent du chenal principal (Marchand & Elie, 1983 ; Anonyme, 2002).

La mise en place de protocoles d'échantillonnage standardisés dans le cadre de la DCE permet désormais d'envisager la comparaison de ces deux estuaires à partir de données homogènes afin de répondre aux questions suivantes :

En se basant sur des profils écologiques par guildes fonctionnelles (Elliott et al, 2007 ; Franco et al, 2008) issus du jeu de données acquis en 2006 lors des premiers recensements exploratoires à l'échelon national, l'objectif premier de ce chapitre est de vérifier si la structure des assemblages d'espèces confirme ou non l'existence de dysfonctionnement dans l'estuaire normand et le cas échéant, de caractériser les secteurs les plus concernés. Le second objectif est d'identifier à partir de quelques descripteurs simples des habitats disponibles, les causes possibles des différences observées. Ces éléments de connaissances sont indispensables pour déterminer i) si il existe un profil écologique de référence, notamment dans les eaux douces tidales, moins connues ii) si l'échantillonnage est un élément susceptible d'interférer sur les profils observés.

2. Matériel et méthodes

2.1. Caractéristiques des sites

Relativement proches sur le plan latitudinal, l'estuaire de la Seine (49° 21' N) et l'estuaire de la Loire (47° 15' N) appartiennent tous deux à la catégorie des estuaires macrotidaux selon Hayes (1975). Avec une amplitude de 8 m en Seine et 6 mètres en Loire, la marée engendre dans les deux systèmes des courants importants, pouvant atteindre respectivement 2,5 et 4 nœuds. La Loire est le plus long fleuve français avec un bassin versant de 115 000 km² couvrant 1/5^{ème} du territoire national. De moindre ampleur sur le plan spatial, le bassin versant de la Seine (79 000 km²) se distingue par sa population largement regroupée dans de grandes zones urbaines, et qui représente le quart de celle de l'ensemble du territoire. C'est également dans le bassin de la Seine que se trouvent concentrés 40% de l'activité industrielle et agricole et 50% du trafic fluvial (Lafite & Romaña, 2001).

Le débit moyen de la Seine est inférieur à celui de la Loire (respectivement 410 m³.s⁻¹ et 825 m³.s⁻¹) mais la principale différence sur ce plan réside dans le fait que la Seine est régulée par des barrages réservoirs implantés en amont de Paris (Garnier et al., 1998), alors que ce phénomène n'existe pas dans la Loire. De fait, les débits de la Loire ont une forte amplitude de variation saisonnière comparativement à la Seine avec des crues qui peuvent atteindre 5200 m³.s⁻¹. (un jour par an en moyenne sur 100 ans). Dans la Seine, les débits de pointe à plus de 2200 m³.s⁻¹ ont un caractère exceptionnel et surviennent uniquement lorsque des périodes de précipitations abondantes se produisent sur des sols déjà saturés (Guézennec, 1999). Le débit moyen mensuel est semblable entre les deux fleuves en été (200 m³.s⁻¹ en août dans la Seine et 150 m³.s⁻¹ dans la Loire) mais en hiver, la Loire atteint 1920 m³.s⁻¹ au mois de mars alors que le débit maximal n'est que de 700 m³.s⁻¹ en février pour la Seine. En revanche, les deux fleuves peuvent subir des conditions d'étiage très marqués avec des débits compris cette fois entre 40 m³.s⁻¹ (Seine) et 77 m³.s⁻¹ (Loire).

L'histoire de ces deux estuaires au cours du dernier siècle est commune à celle de nombreux autres en Europe et peut se résumer par l'impact plus ou moins important des activités humaines sur les habitats aquatiques estuariens. Les opérations de remblaiements et de dragages se traduisent par une perte de surface d'habitats qui est estimée à 46% dans la Seine entre 1670 et 2000 et 17% dans la Loire entre 1800 et 2000 (Cattrijsse et al., 2002). Les aménagements ont été destinés avant tout à l'amélioration des accès pour la navigation marchande aux grands ports que sont Rouen dans la Seine ainsi que Nantes et Saint-Nazaire-Donges sur la Loire (Figure I.1). L'ampleur de ces travaux et leurs conséquences sur le fonctionnement actuel des deux estuaires sont toutefois très différentes.

Dans l'estuaire de la Seine, ce sont les endiguements jusqu'à Rouen qui sont à l'origine de la perte des habitats aquatiques estuariens sur 120 km le long du fleuve. Ce processus reste d'ampleur limitée dans la Loire et ne concerne qu'une portion limitée à une quinzaine de kilomètres entre Le Pellerin et Nantes (Anonyme, 2002). L'estuaire de la Loire se distingue donc aujourd'hui de celui de la Seine par une moindre compartimentation latérale des habitats. Les surfaces intertidales y sont aujourd'hui estimées à 45 km² en aval de Nantes (Anonyme, 2002) alors que Delsinne (2005) évalue cette surface dans la Seine à 16 km² en aval du débouché de la Risle.

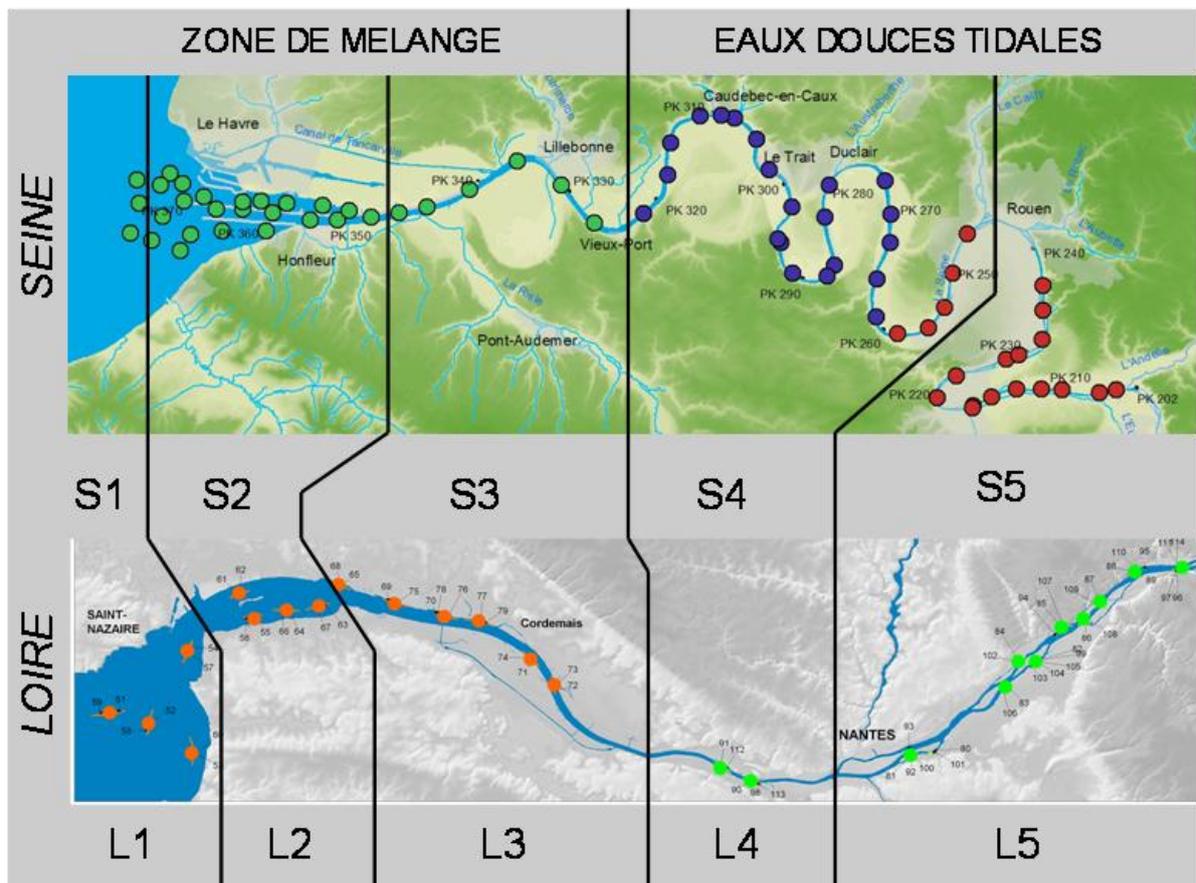


Figure I.1 : Localisation des stations d'échantillonnage de l'ichtyofaune en 2006 dans le cadre des inventaires expérimentaux de la DCEE dans l'estuaire de la Seine (haut) et celui de la Loire (bas). Sectorisation des deux estuaires selon des critères morphologiques, hydrologiques et dynamiques.

Les répercussions de ces aménagements sur le fonctionnement hydrologique et sédimentaire sont quant à elles très différentes d'un estuaire à l'autre. Dans la Seine, les digues ont permis d'améliorer les conditions de navigation jusqu'à Rouen par l'approfondissement du chenal et l'augmentation consécutive de l'effet de chasse des sédiments vers la mer.

Ces travaux ont engendré un déplacement conjoint du bouchon vaseux et de la limite du front de salinité (0,5) de 40 km vers l'aval du système (Avoine et al, 1981). On assiste actuellement à un processus continu de vieillissement de l'estuaire, qui tend à évoluer vers un delta de par la migration vers le domaine marin des zones d'accrétion de sédiments (Lesourd, 2000 ; Delsinne, 2005).

Dans la Loire, au contraire, entre la mer et Nantes, l'approfondissement du chenal et le comblement des zones intertidales adjacentes ont eu pour effet un abaissement de la ligne d'eau de basse mer et l'augmentation consécutive du marnage qui atteint désormais 6,2m à Nantes alors qu'il n'était que de 2,1 m en 1876. A ce processus est associé une remontée de 35 km du front salinité vers l'amont auquel s'ajoute celle de la limite de l'onde de marée fixée à Nantes en 1903 et qui atteint aujourd'hui Anetz 37 km en amont (Robin, 1992).

Malgré l'existence d'un bouchon vaseux dans les deux estuaires, celui de la Seine est nettement moins développé qu'en Loire sur le plan spatial (respectivement 20 et 40 km), mais surtout on n'y observe pas de phénomène de forte déficience en oxygène dissous associé à la dégradation de la matière organique et pouvant aller jusqu'à l'hypoxie (Marchand, 1993). Dans la Seine, la chute estivale du niveau d'oxygénation de l'eau se produit dans les eaux douces tidales sur une cinquantaine de kilomètres en aval de Rouen. Elle est due principalement à la nitrification de l'ammonium en provenance de l'agglomération parisienne (Billen & Poulin, 1999).

Des secteurs comparables des deux estuaires sur le plan morphologique, hydrologique et dynamique, peuvent être déterminés en reprenant les critères définis dans l'estuaire de la Seine par Lafite et al. (2004, 2005). Afin de conserver un niveau d'analyse pertinent entre les caractéristiques de ces tronçons et celle des assemblages d'espèces de poissons, seulement cinq tronçons sont sélectionnés dans cette étude parmi les sept décrits initialement (Tableau 1, figure 1). Dans le domaine externe, les tronçons S1 et L1 s'ouvrent vers la mer en domaine euhalin ; ils font l'objet d'apports sédimentaires fluctuants de vases et de sables et l'influence de la houle y est importante. Les tronçons S2 et L2 sont polyhalins, très ouverts sur la mer dans la Seine mais semi-fermés au droit de Saint Nazaire dans la Loire. Le domaine polyhalin de la Seine occupe la majeure partie de la zone de mélange des eaux (S1 à S3), le fleuve étant canalisé jusqu'entre les deux digues submersibles (+ 6 m CMH) à partir de Honfleur. Dans la Loire, c'est la zone mésohaline L3 la plus étendue sur le plan longitudinal. Ce tronçon Ligérien de 25 km est caractérisé par des berges naturelles envasées et riches en benthos (GIP Loire estuaire). Ce n'est pas le cas dans la Seine où la zone mésohaline occupe un espace réduit compris entre le débouché de la Risle et le Pont de Tancarville (7-8 km) bordé de digues d'enrochements jusqu'à la cote +6m CMH. Les vasières latérales qui subsistent au dessus de cette cote font l'objet d'une très forte instabilité due au batillage des navires marchands et possède une faune benthique très pauvre (Données CSLN non publiées).

Tableau I.1 : Caractérisation hydromorpho-sédimentaire des cinq tronçons définis dans l'estuaire de la Seine et de la Loire pour cette étude et localisation des zones de dragages d'entretien.

Tronçon	Définition HMS (débit fluvial régulé)	Limite géograph.	P max (CM / CMH)	L max	Gamme salinité	Couverture sédimentaire	Entretien chenal	Berges
Seine								
	<i>Lafite et al., 2004</i> SOURCE : <i>Lafite et al., 2004</i>	<i>GIP Seine Aval</i>	<i>GPMR/VNF</i>	<i>GIP Seine Aval</i>	<i>GIP Seine Aval</i>	<i>Lesourd, 2000</i>	<i>GPMR</i>	<i>GIP Seine Aval</i>
S 1	Forte influence de la houle, développement de bancs sableux.	Mer à Cap de la Hève	- 5,3 m	15 000 m	euhalin	sables & vases	oui	absentes
S 2	Zones intertidales, accélération des courants de marée, sédimentation, bouchon vaseux.	Cap de la Hève à Fatouville	- 5,3 m	15 000 m (1000 m)	polyhalin	sables & vases	oui	endiguement partie centrale
S 3	Chenal aménagé, bouchon vaseux, flot dominant, accélération des courants de marée.	Fatouville à Aizier	- 5,3 m	800 m	mésohalin à oligohalin	graviers & sables	oui	endiguements latéraux
S 4	Aménagement tubulaire du chenal, agitation par le batillage, flot à jusant dominant.	Aizier à Rouen	- 6,2 ± 0,7	450 m	limnique	absente sables	non	endiguements latéraux
S 5	Annexes hydrauliques, berges naturelles, jusant dominant, agitation par le batillage.	Rouen à Poses	0,5 à 2 m	350 m	limnique	sables graviers	non	Naturelles majoritaires
Loire (débit fluvial régulé)								
	<i>GIP Loire</i> SOURCE : <i>GIP Loire</i>	<i>GIP Loire</i>	<i>GIP Loire</i>	<i>GIP Loire</i>	<i>Robin, 1992</i>	<i>GIP Loire</i>	<i>GIP Loire</i>	<i>GIP Loire</i>
L 1	Développement de bancs de sables et vases, influence de la Houle.	Mer à Saint-Nazaire	-12,8 m	11 000 m	euhalin	sables & vase	oui	naturelles dominantes
L 2	Zones intertidales, flot dominant, sédimentation, bouchon vaseux.	Saint-Nazaire à Paimboeuf	- 4,7 m	3 300 m	polyhalin	vases	oui	naturelles & aménagées
L 3	Zones intertidales, bouchon vaseux, équilibre flot-jusant.	Paimboeuf à Le Pellerin	- 4,7 m	1 500 m	mésohalin à oligohalin	vases	non	naturelles dominantes
L 4	Aménagement du chenal, bouchon vaseux, équilibre flot-jusant.	Le Pellerin à Nantes	- 5,1 m	350 m	limnique	vases	non	endiguées
L 5	Annexes hydrauliques, berges naturelles, jusant dominant.	Nantes à Anetz	nc	250 m	limnique	sables graviers	non	naturelles

Les eaux douces tidales s'étendent sur 120 km dans la Seine et représentent 75% de la longueur totale de l'estuaire (160 km) pour environ 50% dans la Loire dont la longueur totale est de 105 km. Deux tronçons s'y distinguent dans chaque estuaire ; le premier (S4 et L4) possède la particularité d'être endigué pour chacun des deux sites. Ce tronçon, de taille relativement réduite dans la Loire, s'étend sur 80 km dans la Seine entre la limite de salure des eaux et Rouen, avec des berges bétonnées reposant sur un talus à forte pente. Le second (S5 et L5) s'étend vers la limite amont de chaque site. Il comprend des berges naturelles dans la Loire auxquelles s'ajoutent de nombreuses annexes hydrauliques (bras morts, bras secondaires). Dans la Seine, c'est seulement au sortir de l'agglomération rouennaise que les berges deviennent à dominantes naturelles, avec une portion d'une vingtaine de kilomètres jusqu'à Elbeuf comprenant îles et bras morts.

2.2. Caractéristiques hydrologiques des sites en 2006

En 2006, les deux fleuves font l'objet d'une crue printanière d'amplitude moyenne ($929 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ et $1868 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ respectivement dans la Seine et la Loire). Lors des campagnes d'échantillonnage, effectuées entre mai et octobre, les débits sont du même ordre de grandeur (Figure I.2). En comparaison avec les séries chronologiques disponibles, les campagnes d'échantillonnage ont eu lieu dans la Seine lors de débits similaires à la moyenne sur 50 ans, mais sensiblement inférieurs dans la Loire à la moyenne calculée sur 144 ans, le déficit étant de $245 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en mai et de $200 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en juillet (Feunteun et al, 2007).

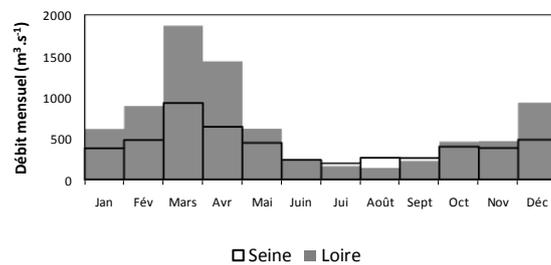


Figure I.2 : Evolution des débits mensuels de la Loire (à Montjean sur Loire) et de la Seine (à Poses) en 2006. Source : www.hydro.eaufrance.fr

En condition d'étiage, il existe une relation similaire pour les deux sites entre la distance à la mer (Figure I.3). L'évolution longitudinale n'est cependant pas tout à fait identique car l'estuaire de la Seine présente un amortissement de la salinité à son embouchure vers la mer qui n'existe pas dans la Loire. Les salinités les plus faibles en Seine en zones poly et euhaline se rapportent à la compartimentation de l'estuaire et à l'endiguement du chenal central, qui n'existe pas dans la Loire.

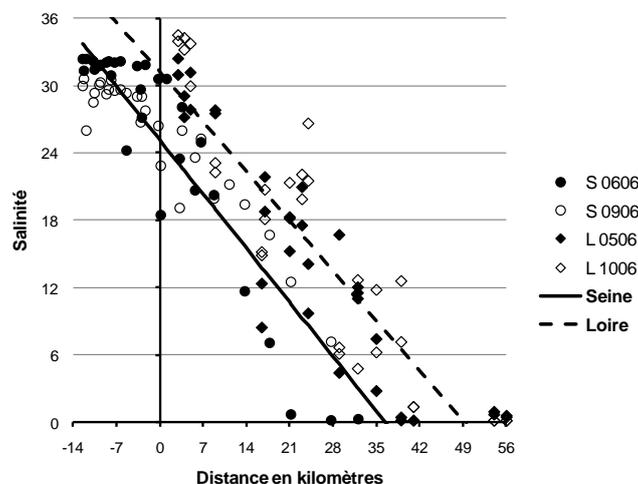


Figure I.3 : Comparaison des profils longitudinaux de salinité enregistrés dans la Seine et la Loire lors des campagnes d'échantillonnage de l'ichtyofaune de printemps et d'automne de 2006.

2.3. Procédure d'échantillonnage

Les campagnes de pêche exploitées dans ce chapitre ont été réalisées dans le cadre de la mise en œuvre de la Directive Cadre Européenne sur l'Eau (DCEE) dans les eaux de transition françaises. Elles font partie d'une première application d'un protocole standardisé d'échantillonnage de l'ichtyofaune mis en place par le Cemagref sur les façades Atlantique et Manche et décrit par Lepage et Girardin, (2005). Le grand chalut à perche (CP 3) a été utilisé pour l'ensemble de l'estuaire de la Seine alors qu'en Loire, Feunteun et al. (2007) ont employé le grand chalut en aval de Nantes (L1 à L4) mais le petit chalut (CP 1,6) dans les eaux douces tidales en amont de Nantes (Tableau I.2). Les maillages des deux engins de pêche ne sont pas identiques, le petit chalut ayant une maille de 10 mm étirés dans la poche alors qu'elle est de 20 mm étirés dans celle du grand chalut. Exceptées les masses d'eaux douces tidales échantillonnées au mois de juillet sur la Seine et la Loire, il existe un décalage temporel dans la zone de gradient de salinité, les prélèvements ayant lieu en mai et en octobre dans la Loire, mais en juin et septembre dans la Seine.

La stratégie d'échantillonnage diffère d'un site à l'autre, les traits de chalut dans la Loire étant systématiquement doublés en condition de flot et de jusant, limitant ainsi le nombre de stations comparativement à la Seine où chacune d'elles n'a fait l'objet que d'un prélèvement (Figure I.1, Tableau I.2).

Tableau I.2 : Principales caractéristiques des paramètres d'échantillonnage dans l'estuaire de la Seine et de la Loire en 2006 lors du premier inventaire standardisé à l'échelon national.

Site	Tronçon	Engin de pêche	Nbre stations	Nbre traits	Mois	Position chalutages	Prof.	±	Salinité	±
Loire	L 1	CP 3	4	8	mai + octobre	Mer	3,5	1,2	29,8	3,1
	L 2	CP 3	4	8	mai + octobre	Bord chenal + intertidal	3,6	1,2	17,7	3,4
	L 3	CP 3	6	12	mai + octobre	Bord chenal + intertidal	4,3	1,6	8,5	5,6
	L 4	CP 1,6	2	4	juillet	Chenal	4,4	0,5	0,68	0,2
	L 5	CP 1,6	10	22	juillet	Chenal + annexes	1,6	0,6	0,2	
Seine	S 1	CP 3	3	3	juin + septembre	Mer	5,4	0,8	30,5	1,0
	S 2	CP 3	22	22	juin + septembre	Bord chenal + intertidal	6,1	1,7	27,9	3,7
	S 3	CP 3	6	6	juin + septembre	Chenal	9,8	1,0	9,9	7,8
	S 4	CP 3	25	25	juillet	Chenal	11,2	1,8	0,2	
	S 5	CP 3	14	14	juillet	Chenal	4,30	0,6	0,2	

Chaque trait de chalut fait l'objet d'un relèvement de l'heure de début et de fin de pêche, les coordonnées GPS étant également notées en fin de filage et au moment de virer. Les paramètres hydrologiques communs mesurés dans chaque estuaire et pour chaque trait de chalut sont la température de l'eau, la salinité, le taux d'oxygène dissous et la profondeur moyenne de la colonne d'eau.

Les salinités moyennes enregistrées dans la zone de mélange lors des chalutages sont globalement représentatives des 5 domaines halins à échantillonner, depuis la zone euhaline (L1 et S1) à la zone limnique (L4, L5 et S4, S5). On note cependant une salinité moyenne relativement forte dans la zone polyhaline de l'estuaire de la Seine ($27,9 \pm 3.7$) comparativement à celle enregistrée dans la même zone pour la Loire ($17,7 \pm 3.4$).

Chaque trait a une durée de 15 minutes pour être conforme au protocole standardisé avec une durée minimale de 10 minutes consécutives. Ces conditions ont généralement pu être remplies dans la Seine à l'exception de quelques cas. Dans la Loire, la majorité des traits a une durée de 20 minutes dans le secteur aval et l'on note une variabilité importante du temps de pêche dans les eaux douces tidales, compris entre 5 et 24 minutes (moyenne = $10,6 \pm 5$ minutes). Les poissons sont triés à bord, identifiés, pesés et mesurés au mm près (longueur à la fourche). Les petites espèces et les juvéniles font l'objet d'un sous échantillonnage si nécessaire. Lorsque toutes ces opérations ne peuvent être effectuées entre deux traits de chalut en raison du volume des captures ou du rejet (algues, bouts de bois, coquilles, végétation...), les poissons sont seulement triés parmi les rejets et conditionnés au congélateur pour traitement ultérieur au laboratoire.

2.4. Traitement des données

Chaque espèce est classée selon les guildes écologiques définies par Elliott & Dewailly (1995), Elliott & Hemingway, (2002), Elliott et al., (2007) et revue par Franco et al. (2008). Cette approche se base sur les 3 aspects fonctionnels principaux de l'écologie de l'ichtyofaune dans les eaux de transition : (1) la façon dont les poissons utilisent l'estuaire durant le déroulement de leur cycle biologique, (2) leurs préférences et stratégies d'alimentation, (3) leur reproduction (Elliott & Hemingway, 2002). Les connaissances disponibles au niveau européen montrent d'une part que les espèces qui se reproduisent dans les estuaires sont peu nombreuses (Thiel et al, 1995) et l'on connaît encore peu d'autre part leurs relations avec les habitats de reproduction ainsi que les caractéristiques de ces habitats.

C'est pourquoi cette étude se base sur les deux guildes essentielles descriptives des grands traits d'histoire de vie des poissons dans l'environnement estuarien, à savoir tout d'abord leur mode d'usage et de présence au sein des habitats utilisés en tant que nourricerie, zones d'alimentation ou de transit pour la migration et, en second lieu à leur mode d'alimentation (Tableau I.3). En effet, bien que l'opportunisme soit un phénomène connu de l'alimentation des poissons dans ce type d'écosystème (Elliott et Hemingway, 2002, Elliott et al., 2007), il existe toutefois des facteurs intrinsèques (e.g. contraintes morphologiques et comportementales) et extrinsèques avec l'environnement et avec d'autres membres de la communauté qui influencent à la fois l'origine et la nature de l'alimentation. L'identification de groupes trophiques permet de distinguer les principaux types de nourriture exploités par les poissons dans l'environnement estuarien et rend possible une approche de la fonctionnalité des habitats au regard de cette typologie.

Tableau I.3 : Définition des guildes écologiques et écotrophiques des poissons présents dans les estuaires et utilisées dans cette thèse.

Guildes écologiques	
Espèces marines stricte (MS)	Incursions exceptionnelles dans les estuaires. L'estuaire ne semble pas jouer de rôle d'habitat essentiel pour ces espèces.
Espèces marines opportuniste (MMO)	Reproduction en mer, espèces apparaissant régulièrement dans les estuaires : lieu d'alimentation pouvant être important lors de certaines phase du cycle de vie des poissons appartenant à cette catégorie.
Espèces marines dépendantes (MMD)	Reproduction en mer et colonisation active de l'estuaire, en grand nombre à des fins trophiques, principalement ou exclusivement au stade juvénile. Les habitats estuariens colonisés sont considérés comme essentiels pour les espèces de cette guildes.
Espèces estuariennes (ES)	Cycle biologique entièrement accompli dans les estuaires, espèces capables de se déplacer sur la totalité des eaux de transition.
Espèces anadromes (ANA)	Reproduction en eau douce et croissance en mer ou à proximité de l'estuaire.
Espèces catadromes (CAT)	Reproduction en mer et colonisant les cours d'eau pour des périodes allant de plusieurs saisons à plusieurs années.
Espèces d'eau douce (FW)	Reproduction en eau douce et faisant des incursions plus ou moins rares et périodiques dans les estuaires à des fins trophiques ou de reproduction
Guildes écotrophiques	
Benthivores (B)	S'alimente principalement sur la faune benthique et épibenthique.
Hyperbenthivores à tendance zooplanctivores (HZ)	S'alimente juste à la surface du fond surtout à partir de petits invertébrés mobiles et de zooplancton.
Hyperbenthivores à tendance piscivore (HP)	S'alimente juste à la surface du fond surtout à partir d'invertébrés mobiles de plus grande taille et/ou de poissons
Planctivores (PL)	S'alimente principalement sur le zooplancton et occasionnellement sur le phytoplancton présent dans la colonne d'eau.
Autres	Regroupe des poissons susceptibles de changer de catégorie au cours de leur croissance ou ayant une alimentation composite basée sur au moins deux guildes.

Le classement en guildes écologiques et écotrophiques se réfère plus spécifiquement aux catégories définies par Elliott et al. (2007) et Franco et al. (2008). Aucune correction n'est apportée pour les guildes écologiques, qui prennent en compte les connaissances spécifiques locales acquises sur l'un ou l'autre des deux sites. En revanche pour les guildes trophiques, on se base sur des travaux non publiés réalisés dans la Seine par Mouny (1998), Bessineton et al. (1999) et Mahé (2002).

Les abondances numériques par espèce sont exprimées par station en nombre d'individus par hectare (10 000 m²). Les profils longitudinaux de répartition des abondances numériques par guildes sont établis dans un premier temps en distinguant celles de printemps et d'automne dans la zone de gradient de salinité ainsi que celle d'été dans les eaux douces. Les calculs statistiques ont été réalisés à partir du logiciel Excel 2007 et XLSTAT2010. La normalité des échantillons a été vérifiée par le test de Kolmogorov-Smirnov en utilisant les tables corrigées de Lilliefors. Afin de comparer les sites selon leur richesse spécifique et leur abondance numérique par zone haline, l'ANOVA et l'analyse post-hoc basée sur le test t de Bonferroni ont été employés. Lorsque les conditions d'application de l'ANOVA n'étaient pas vérifiées, cette procédure a été remplacée par le test de comparaison multiple non paramétrique de Kruskal-Wallis.

L'étude des relations susceptibles d'exister entre les abondances numériques et les paramètres environnementaux est conduite tout d'abord en considérant le jeu de données initial, auquel est confronté celui des variables environnementales enregistrées au moment de la pêche, à savoir la salinité, le taux d'oxygène dissous, la température et la profondeur de la colonne d'eau. Dans un second temps, des informations complémentaires sur les habitats, acquises dans la zone de gradient de salinité des deux sites, sont prises en compte au sein de chaque tronçon (Cf Tableau I.1) afin d'étudier i) l'influence respective de certaines caractéristiques morphologiques des deux estuaires ii) celle de la variabilité transversale de la position des stations entre le centre du chenal principal et les berges. Il s'agit pour les descripteurs d'habitats (1) des surfaces intertidales exprimées en hectares et définies comme étant comprises entre 0 m et 5,86 m CM dans la Loire et 0 m à 7,5 m CMH dans la Seine ; (2) du rapport entre les surfaces de petits fonds compris entre 0 et -2m et celles allant de -2 m à la profondeur maximale du chenal de navigation, (3) du degré d'aménagement des berges exprimé par le pourcentage par tronçon de longueurs de berges aménagées, (4) du rapport de la différence entre la cote bathymétrique moyenne de chaque trait et la cote bathymétrique maximale du chenal sur la cote bathymétrique maximale :

$$\Delta Z \text{ pêche} = \frac{Z \text{ pêche} - Z \text{ max chenal (cote de dragage)}}{Z \text{ max chenal}}$$

Ce rapport varie de 0 à 1 si tous les traits de chaluts ont été faits entre la cote de profondeur maximale du chenal principal et le zéro des cartes marines locales. Il tend vers 0 si la cote bathymétrique moyenne du trait est égale à la profondeur maximale du chenal et tend vers 1 si le trait de chalut est fait sur le 0 des cartes marines locales. En revanche, on obtient une valeur supérieure à 1 si le trait de chalut est réalisé en domaine intertidal. La cote maximale du chenal de navigation est la cote de dragage autorisée pour l'entretien à la charge des Grands Ports Maritimes de Nantes Saint Nazaire et de Rouen. Les sources de données bathymétriques proviennent du GIP Loire estuaire pour la Loire et du Grand Port Maritime de Rouen pour la Seine (levés de 2006).

L'Analyse Factorielle de Correspondances (AFC) est employée sur données transformées en racine carrée de manière à illustrer de façon synthétique les variabilités d'abondances entre les deux estuaires. L'Analyse en Composante Principale (ACP) sur les données normalisées est employée pour représenter graphiquement les corrélations entre les descripteurs d'habitats avec les abondances numériques des assemblages d'espèces classées en guildes. Afin de réduire l'influence des espèces très abondantes par rapport aux espèces rares, les indices de densité sont également normalisés $\ln(Dens+1)$. Les calculs se basent sur la moyenne de la campagne de printemps et de celle d'automne dans la zone de gradient de salinité des deux estuaires pour les variables environnementales enregistrées au moment de la pêche tout autant que pour les Captures par Unité d'Effort (CPUE). L'ACP est combinée avec la Classification Ascendante Hiérarchique (CAH), de façon à établir des groupements de stations de pêche selon leur similarités environnementales. La méthode d'agrégation sélectionnée est celle de Ward, basée sur la matrice de distance euclidienne.

3. Résultats

3.1. Composition des assemblages d'espèces de poissons dans la Seine et dans la Loire

La composition du cortège d'espèces et leurs abondances sont comparées distinctement dans la zone de gradient de salinité des deux sites et dans les eaux douces tidales (Tableau I.4), ceci en raison de la différence d'engins de pêche employés dans la Loire entre ces deux secteurs.

Le nombre total de taxons est très similaire à l'aval des deux sites avec 31 taxons dans la Seine et 34 dans la Loire. En revanche dans les eaux douces tidales, la richesse est supérieure dans la Loire avec 16 taxons pour seulement 6 dans la Seine. Dans l'ensemble, 22 taxons sont communs aux deux estuaires sur un total de 52. Les principaux sont *Anguilla anguilla*, *Sprattus sprattus*, *Osmerus eperlanus*, *Trisopterus luscus*, *Dicentrarchus labrax*, *Callionymus lyra*, *Pomatoschistus sp.*, *Platichthys flesus*, *Pleuronectes platessa* et *Solea solea*.

Dans la zone d'influence de la salinité, la contribution en nombre de taxons par guildes diffère significativement entre les deux sites, qu'il s'agisse du classement sur les guildes d'usage ($\chi^2 = 3,1$, $P > 0,05$) ou de celui relatif au type de ressource alimentaire ($\chi^2 = 4,6$, $P > 0,05$). Les espèces d'origine marine sont les plus diversifiées représentant 67,7 % et 58,8 % de la richesse totale respectivement dans la Seine (21 taxons) et la Loire (20 taxons). Les guildes ES (respectivement 5 et 4 taxons), CAT (respectivement 2 et 3 taxons) et ANA (2 taxons pour chaque site) sont également du même ordre de grandeur. La dissemblance provient en fait de la guildes FW, nettement plus diversifiée dans la Loire (5 taxons, 14,7 %) que dans la Seine (1 taxon, 3,2 %). Celle qui se rapporte aux guides trophiques provient surtout des poissons ayant une alimentation composite « Autres », avec 7 taxons dans la Loire (20,6%) pour seulement 1 taxon dans la Seine.

La comparaison basée sur les abondances numériques par guildes fonctionnelle indique aussi une différence significative entre chaque estuaire (Spearman $r = 0,46$, $P > 0,05$). Bien que les espèces d'origine marine (MMD + MMO + MS) soient dominantes dans la Seine (67,2 %) et dans la Loire (47,0 %), on note que les poissons MMD sont plus importants dans la Loire (42 %) que dans la Seine (34,8 %). A l'inverse, les espèces MMO et MS sont mieux représentées dans la Seine (respectivement 23,9 % et 8,5 %) que dans la Loire (4,6 % et 0,3 %). Les poissons ANA, CAT et ES représentent chacun environ 10 % des abondances dans l'estuaire aval de la Seine mais dans la Loire, la guildes CAT constitue à elle seule 33,7% de l'abondance totale alors que les guildes ES et ANA sont inférieures à 2%.

En revanche, la contribution de la guildes FW est négligeable dans la Seine (0,07 %) alors qu'elle est de 16,2% dans la Loire. Les deux estuaires diffèrent aussi pour le classement en guildes trophiques des abondances numériques (Spearman $r = -0,30$, $P > 0,05$). L'ichtyofaune de la Loire est dominée par un grand nombre de poissons benthivores B (70,8 %), associés dans une moindre mesure aux poissons de type « autres » (17,0 %) et à ceux de type hyperbenthivores à tendance zooplanctonophages HZ (7,5 %). Dans cet estuaire, les poissons planctonophages PL ne représentent que 2,0 % de l'abondance totale, mais ils constituent la principale guildes trophique de l'estuaire de la Seine (41,0 %), associés aux poissons de type B (28,2 %) et HZ (20,3 %). Les poissons de type « autres » sont négligeables dans l'estuaire normand (0,01 %).

La situation dans les eaux douces tidales est également très contrastée, qu'il s'agisse des guildes écologiques (Spearman $r = 0,60$, $P > 0,05$) ou trophiques (Spearman $r = 0,20$, $P > 0,05$). Les poissons CAT sont les plus abondants dans la Seine (89,9 %) alors que dans la Loire la guildes très dominante est celle des poissons FW (95,6%). Sur le plan trophique, les eaux douces tidales de la Seine sont presque totalement occupées par les poissons de type B (53,1 %) et HP (45,7 %). Dans la Loire, la répartition place les poissons de type « autres » en première position (61,3 %) suivis par ceux de types PL (26,0 %) et B (10,6 %).

Tableau I.4 : Liste des espèces de poissons capturées dans la Seine et dans la Loire en 2006 durant les campagnes exploratoires de mise en œuvre de la DCEE dans les masses d'eau de transition et représentée par leur appartenance aux guildes fonctionnelles écologiques (EUFG) et trophiques (FMFG) ainsi que leurs abondances numériques moyennées pour la campagne de printemps et d'automne dans la zone de gradient de salinité (aval des deux estuaires).

FMFG : Feeding Mode Functional Group		EUFG : Estuarine Use Functional Group									
Familie	Espèce/taxon	EUFG	FMFG	Seine		Loire					
				Aval	Amont	Aval	Amont				
				ind.ha ⁻¹	±	ind.ha ⁻¹	±	ind.ha ⁻¹	±	ind.ha ⁻¹	±
Petromyzonidae	<i>Lampetra fluviatilis</i>	ANA	Autres	0,0	± 0,3			1,9	± 14		
Rajidae	<i>Raja clavata</i>	MS	HP	0,2	± 1,6			0,4	± 3		
Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i>	CAT	HP	21,5	± 82	124	± 251	57	± 176	10	± 21
Esocidae	<i>Esox Lucius</i>	FW	HP					0,3	± 2		
Clupeidae	<i>Clupea harengus</i>	MMD	PL	39,1	± 108						
	<i>Sprattus sprattus</i>	MMD	PL	20,1	± 53			5,0	± 10		
	<i>Clupeidae spp</i>	MMD	PL	35,8	± 163			7,9	± 31		
Cyprinidae	<i>Alburnus alburnus</i>	FW	PL							232	± 842
	<i>Barbus barbus</i>	FW	B							61	± 202
	<i>Alburnoides bipunctatus</i>	FW	PL							2,3	± 8,5
	<i>Blicca bjoerkna</i>	FW	Autres					369	± 1709	142	± 198
	<i>Abramis brama</i>	FW	Autres		1,9 ± 5			0,2	± 1	131	± 158
	<i>Brème sp</i>	FW	Autres							4,2	± 13
	<i>Leuciscus idus</i>	FW	Autres							0,6	± 2,78
	<i>Rutilus rutilus</i>	FW	Autres		1,9 ± 4			0,0	± 0,3	273	± 1230
	<i>Gobio gobio</i>	FW	B							10	± 25
Cobitidae	<i>Ictalurus melas</i>	FW	HP					0,4	± 3		
Engraulidae	<i>Engraulis encrasicolus</i>	MMO	PL					2,3	± 11		
Osmeridae	<i>Osmerus eperlanus</i>	ANA	PL	39,1	± 58	0,2	± 1	30	± 80	0,4	± 2
Gadidae	<i>Trisopterus luscus</i>	MMO	HZ*	29,3	± 74			82	± 257		
	<i>Merlangius merlangus</i>	MMO	HP*	13,1	± 28						
Lotidae	<i>Ciliata mustela</i>	MMO	HZ	1,0	± 2,9			11	± 33		
Merlucciidae	<i>Merluccius merluccius</i>	MS	HP					0,7	± 4		
Gasterosteidae	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	ES	HZ	0,1	± 0,5			1,9	± 14	0,9	± 4
Syngnathidae	<i>Hippocampus hippocampus</i>	MS	B	0,1	± 0,4						
	<i>Syngnathus acus</i>	MS	B	0,0	± 0,3			0,0	± 0,3		
	<i>Syngnathus rostellatus</i>	ES	HZ	0,1	± 0,7						
Triglidae	<i>Trigla lyra</i>	MS	B					0,0	± 0,3		
	<i>Chelidonichthys lucernus</i>	MS	B	0,5	± 1,9						
Agonidae	<i>Agonus cataphractus</i>	MS	B	5,6	± 27						
Percidae	<i>Stizostedion lucioperca</i>	FW	HP	0,3	± 2	30	± 67			6,0	± 11
Moronidae	<i>Dicentrarchus labrax</i>	MMD	HZ	5,3	± 17			58	± 153		
Carangidae	<i>Trachurus trachurus</i>	MS	HP					0,9	± 5		
Mullidae	<i>Mullus surmuletus</i>	MS	B					0,3	± 2		
Mugilidae	<i>Chelon labrosus</i>	MMO	Autres					0,0	± 0,3		
	<i>Liza aurata</i>	MMO	Autres					9,2	± 58		
	<i>Liza ramada</i>	CAT	Autres					7,7	± 24	1,5	± 7
Labridae	<i>Symphodus roissali</i>	MS	B					0,0	± 0,4		
Trachinidae	<i>Echiichthys vipera</i>	MS	HP	0,3	± 1,5			0,8	± 5		
Callionymidae	<i>Callionymus lyra</i>	MS	B	5,7	± 23			3,3	± 0,3		
Gobiidae	<i>Aphia minuta</i>	MMO	PL	4,2	± 10						
	<i>Pomatoschistus minutus</i>	ES	HZ	29,3	± 104			1,4	± 8		
	<i>Pomatoschistus microps</i>	ES	HZ	0,3	± 2			0,7	± 4		
	<i>Pomatoschistus sp.</i>	ES	HZ	2,9	± 13			16	± 38	2,3	± 11
Scophthalmidae	<i>Psetta maxima</i>	MS	HP	0,1	± 0,4						
	<i>Scophthalmus rhombus</i>	MS	HP	0,0	± 0,4						
Pleuronectidae	<i>Limanda limanda</i>	MS	B	5,0	± 21						
	<i>Platichthys flesus</i>	CAT	B*	16,9	± 45	180	± 356	704	± 1205	25	± 71
	<i>Pleuronectes platessa</i>	MMO	B*	32,8	± 102			0,7	± 3		
Soleidae	<i>Buglossidium luteum</i>	MS	B*	11,2	± 69						
	<i>Dicologlossa cuneata</i>	MS	B					0,6	± 3		
	<i>Solea solea</i>	MMD	B*	17,2	± 54			906	± 2308		
Total taxa	52			33		41					
Total CPUE (ind./hectare)				337	± 493	338	± 573	2281	± 4077	902	± 2067

* Classement selon travaux effectués dans l'estuaire de la Seine :

P. microps et *P. minutus* (Mouny, 1998); *Solea solea*, *Platichthys flesus*, *Pleuronectes platessa*, *Trisopterus luscus*, *Merlangius merlangus* (Bessineton, 1999);

Buglossidium luteum (Mahé, 2002)

3.2. Structure longitudinale des assemblages d'espèces

3.2.1. Richesse et abondance totale

Dans la zone de gradient de salinité, les distributions spatiales de richesse taxinomique diffèrent significativement au printemps (Test de Kolmogorov-Smirnov : $D = 0,366$, $p = 0,009$). Dans la Loire, la richesse est remarquablement stable avoisinant 6 taxons par station. Dans la Seine elle tend à augmenter vers l'embouchure, comprise entre 4 taxons au pôle amont proche de la Limite de Salure des Eaux (LSE) et 9 taxons à l'aval de l'estuaire (Figure I.4). En automne, le profil est relativement similaire à la situation de printemps mais les distributions ne diffèrent pas (Test de Kolmogorov-Smirnov : $D = 0,231$, $p = 0,196$).

En situation printanière les CPUE numériques totales diffèrent elles aussi significativement entre les deux sites (Test de Kolmogorov-Smirnov : $D = 0,83$, $p < 0,0001$). Les secteurs oligohalin et mésohalin de la Loire font l'objet de valeurs significativement supérieures comparativement à la Seine et aux autres zones halines (Tableau I.5). Les CPUE maximales atteignent en effet 23 265 ind.ha⁻¹ dans la Loire en domaine mésohalin alors que dans la Seine, les CPUE les plus élevées dans la même zone ne sont que de 1 281 ind.ha⁻¹. La situation automnale est plus homogène avec des distributions qui ne diffèrent pas significativement entre les zones halines (Tableau I.5) et des valeurs dans la Loire qui deviennent inférieures à celles de la Seine.

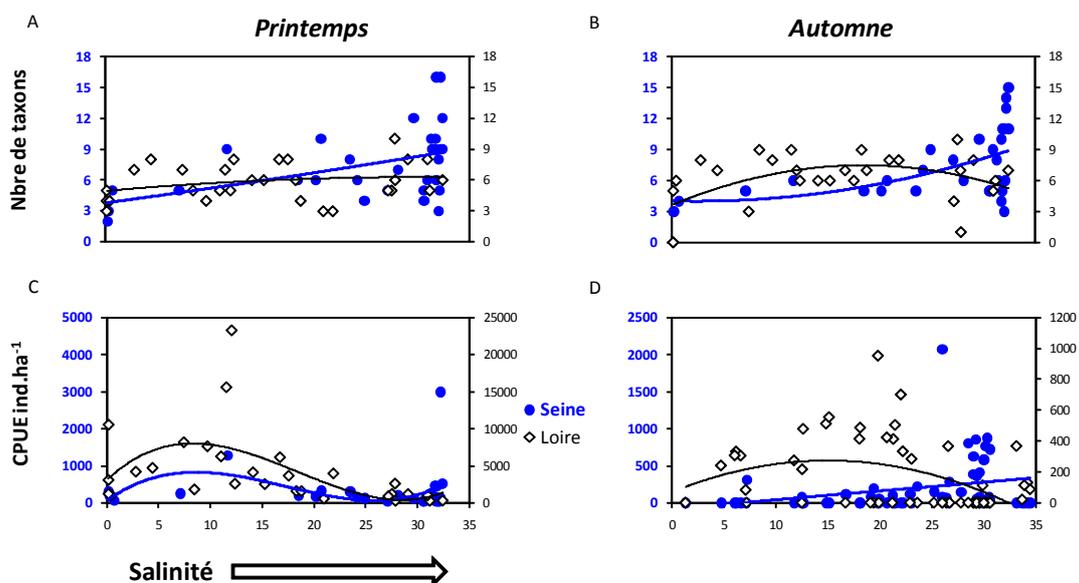


Figure I.4 : Evolution longitudinale pour les campagnes de printemps et d'automne 2006 de la richesse spécifique (A & B) et des abondances numériques exprimées en CPUE (C & D) de l'ichtyofaune totale par trait de chalut en fonction de la salinité mesurée dans la Seine (ordonnée de gauche en gras) et dans la Loire (ordonnée de droite). Courbe de tendance polynomiale d'ordre 2 pour la Seine (bleue) et la Loire (noire).

Dans les eaux douces, la richesse taxinomique estivale de la Seine est très homogène avec des valeurs le plus souvent proches de 3 taxons par station (Figure I.5). Cette situation diffère significativement de celle de la Loire (Test de Kolmogorov-Smirnov : $D = 0,486$, $p < 0,0001$) dont les valeurs augmentent vers la limite de marée dynamique (L.M.D.), comprises entre zéro taxon à la LSE et huit taxons au pôle amont d'échantillonnage.

Dans ce type d'habitat, les abondances numériques de la Seine sont aussi significativement différentes de celles de la Loire (Test de Kolmogorov-Smirnov : $D = 0,355$, $p = 0,039$) où l'on observe un maximum de $10\,224 \text{ ind. ha}^{-1}$ au pôle amont, suivi d'une tendance à la diminution vers l'aval. Dans la Seine, les valeurs les plus élevées ($2\,805 \text{ ind. ha}^{-1}$) se rapportent à la région rouennaise (60 % du linéaire) mais sont remarquablement faibles en amont de cette limite jusqu'au barrage de Poses.

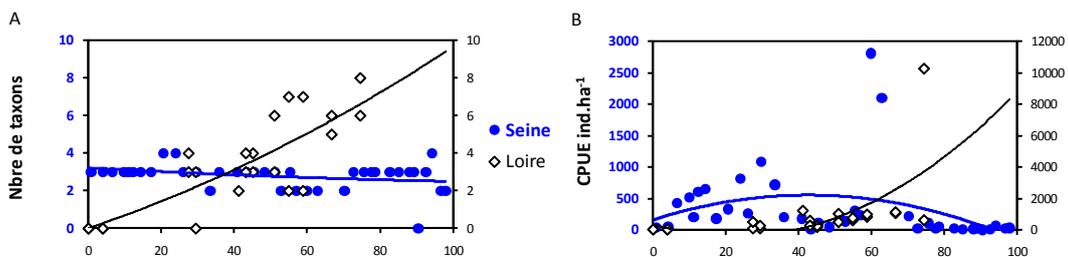


Figure I.5 : Evolution longitudinale en été 2006 dans les eaux douces tidales de la Seine et de la Loire de la richesse spécifique (A) et des abondances numériques exprimées en CPUE (B) de l'ichtyofaune totale par trait de chalut en fonction de la distance kilométrique exprimée en pourcentage entre la limite de salure des eaux (L.S.E. = 0) et la limite de la marée dynamique (L.M.D. = 100). Courbe de tendance polynomiale d'ordre 2 pour la Seine (bleue) et la Loire (noire).

3.2.2. Guildes écologiques

Profils longitudinaux dans la zone de gradient de salinité (Figure I.6)

Comparativement à la Seine, les poissons d'eau douce (FW) de la Loire sont plus abondants dans la zone soumise à l'influence de la salinité avec des valeurs significativement supérieures en domaine oligohalin au printemps (Tableau I.5) et un maximum à $11\,795 \text{ ind. ha}^{-1}$ en domaine mésohalin. Cette guildes reste présente à l'aval de l'estuaire de la Loire en automne mais les abondances deviennent faibles, expliquant l'absence de différence significative avec la Seine.

Les poissons estuariens (ES) ont des abondances plus faibles au printemps qu'en automne, mais lors des deux campagnes, l'estuaire de la Seine révèle des densités généralement supérieures à celles de la Loire, significatives en domaine mésohalin au printemps.

Les abondances printanières des poissons anadromes sont du même ordre de grandeur dans les deux estuaires (environ 100 ind.ha⁻¹), le domaine mésohalin de la Seine présentant toutefois des valeurs significativement plus élevées avec un pic à 434 ind.ha⁻¹. En automne, les densités restent à un niveau relativement stable dans la Seine mais diminuent considérablement dans la Loire pour devenir inférieures à 5 ind.ha⁻¹.

En revanche, c'est dans le domaine mésohalin de la Loire que la guildes des catadromes est significativement la plus abondante lors des deux campagnes avec un maximum à 6492 ind.ha⁻¹ au printemps.

Tableau I.5 : Résultats des tests non paramétriques de Kruskal Wallis pour comparer les CPUE numériques (Nbre d'ind.ha⁻¹ normalisés) de l'ichtyofaune classée en guildes écologiques dans la Seine et la Loire en fonction des zones halines puis dans les eaux douces.

		Guildes écologiques				Résultats des tests de comparaison multiples	
		n	dl	p			
Zone de gradient de salinité	CPUE numériques printemps	FW	59	7	38,64	< 0,0001	Loire [oligohalin] ≥ Autres secteurs
		ES	59	7	16,95	0,018	Seine [mésohalin] ≥ Autres secteurs
		ANA	59	7	20,18	0,005	Seine [mésohalin] ≥ Autres secteurs
		CAT	59	7	39,02	< 0,0001	Loire [mésohalin] ≥ Autres secteurs
		MMO	59	7	11,83	0,106	Pas de différence
		MMD	59	7	33,31	< 0,0001	Loire [mésohalin] ≥ Autres secteurs
		MS	59	7	21,73	0,003	Seine [euhalin] ≥ Autres secteurs
		Toutes guildes	59	7	41,49	< 0,0001	Loire [oligohalin] = Loire [mésohalin] ≥ Autres secteurs
	CPUE numériques automne	FW	58	6	13,42	0,037	Pas de différence
		ES	58	6	7,92	0,244	Pas de différence
		ANA	58	6	43,27	< 0,0001	Seine [mésohalin] = Seine [polyhalin] ≥ Autres secteurs
		CAT	58	6	26,97	0,0001	Loire [mésohalin] ≥ Autres secteurs
		MMO	58	6	20,69	0,002	Seine [euhalin] ≥ Autres secteurs
		MMD	58	6	28,04	< 0,0001	Seine [euhalin] = Loire [polyhalin] ≥ Autres secteurs
MS		58	6	13,16	0,041	Pas de différence	
Toutes guildes	58	6	15,89	0,014	Pas de différence		
Eaux douces	CPUE numériques	ANA	61	1			Nombre de données insuffisant
		CAT	61	1	13,93	0,0002	Seine > Loire
	Toutes guildes	FW	61	1	12,38	0,0004	Loire > Seine
		ES	61	1	3,63	0,057	Pas de différence

Pour les poissons d'origine marine, l'estuaire de la Loire présente globalement des CPUE numériques printanières très supérieures à celles de la Seine, dues à la guildes des poissons migrants dépendants des estuaires (MMD). Alors que dans la Seine, le maximum n'est que 1 204 ind.ha⁻¹, il atteint dans la Loire jusqu'à 16 664 ind.ha⁻¹ en domaine mésohalin, zone haline significativement la plus abondante à cette saison. Les poissons de cette guildes migrent vers l'aval au cours de l'été et lors de la campagne d'automne. Ce sont les secteurs polyhalin de la Loire et euhalin de la Seine qui correspondent aux CPUE numériques significativement les plus élevées.

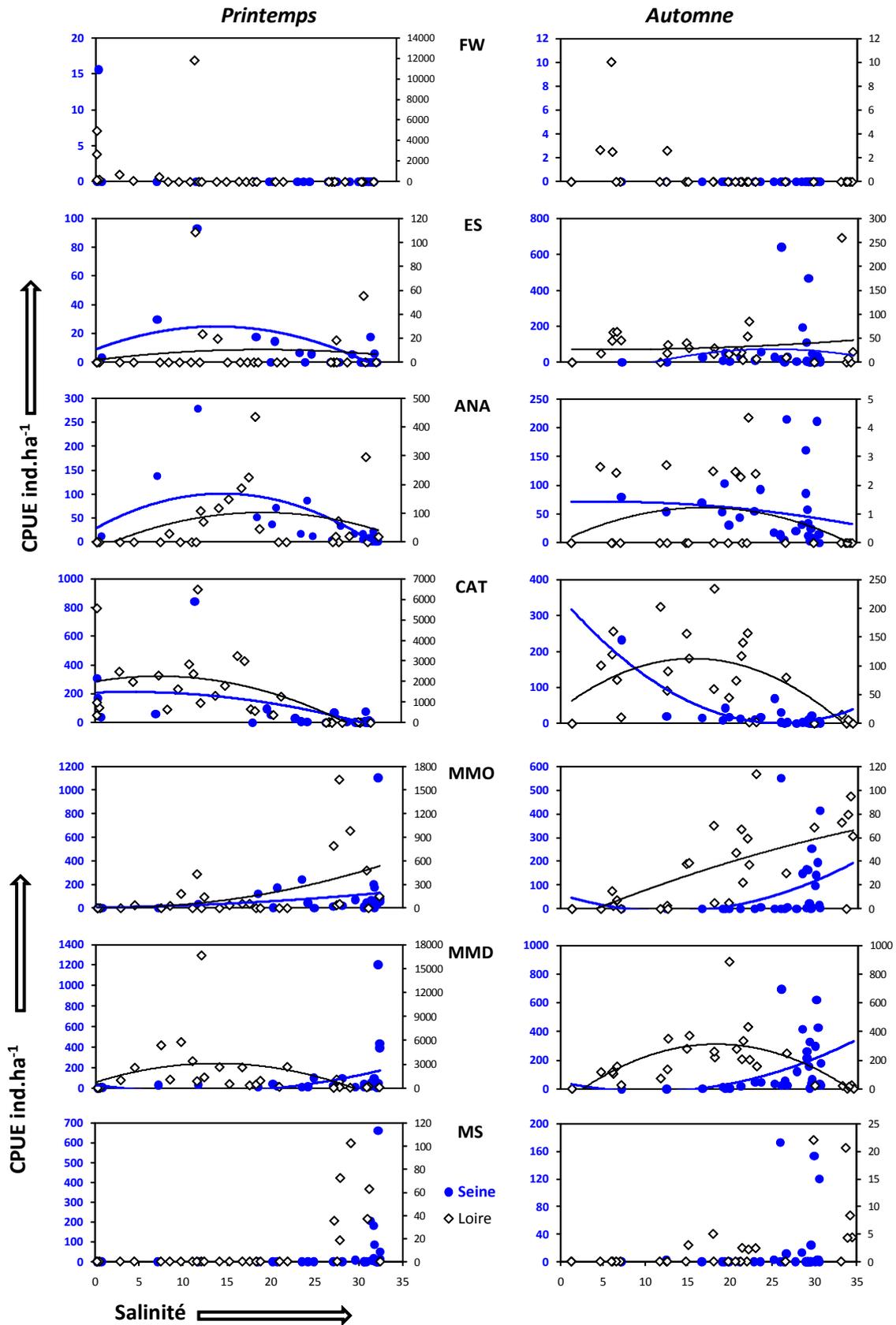


Figure I.6 : Evolution longitudinale des abondances numériques (ind.ha⁻¹) par guildes écologiques en fonction de la salinité. Courbe de tendance polynomiale d'ordre 2 pour la Seine (bleue) et la Loire (noire).

Les abondances relatives à la guildes des poissons migrants opportunistes (MMO) tendent à augmenter vers l'embouchure des deux estuaires mais sans différence significative au printemps, les deux sites ayant des valeurs maximales comprises entre 1000 et 2000 ind.ha⁻¹. En automne, elles sont significativement plus élevées dans le domaine euhalin de la Seine. Enfin, la guildes des espèces marines strictes (MS) est la moins abondante. Les CPUE numériques sont significativement supérieures dans la Seine au printemps en domaine euhalin (max = 662 ind.ha⁻¹) mais en automne, les deux estuaires ne font pas l'objet de différence significative.

Profils longitudinaux dans les eaux douces tidales (Figure I.7)

Les espèces estuariennes et anadromes sont faiblement représentées dans les eaux douces tidales des deux estuaires. Les poissons d'eau douce (FW) font l'objet de CPUE très supérieures dans la Loire, surtout dans la partie en amont de Nantes (40% du linéaire) et un maximum de 10 193 ind.ha⁻¹ au pôle amont. La tendance est inversée dans la Seine, les plus fortes abondances étant relatives au pôle aval (max = 269 ind.ha⁻¹). S'agissant des espèces catadromes (CAT), c'est la Seine qui fait l'objet des abondances significativement les plus élevées avec jusqu'à 2 805 ind.ha⁻¹ dans le port de Rouen. Les abondances de cette guildes tendent à devenir faibles dans la partie la plus amont de chaque estuaire (> 50% du linéaire dans la Loire ; > 70% du linéaire dans la Seine).

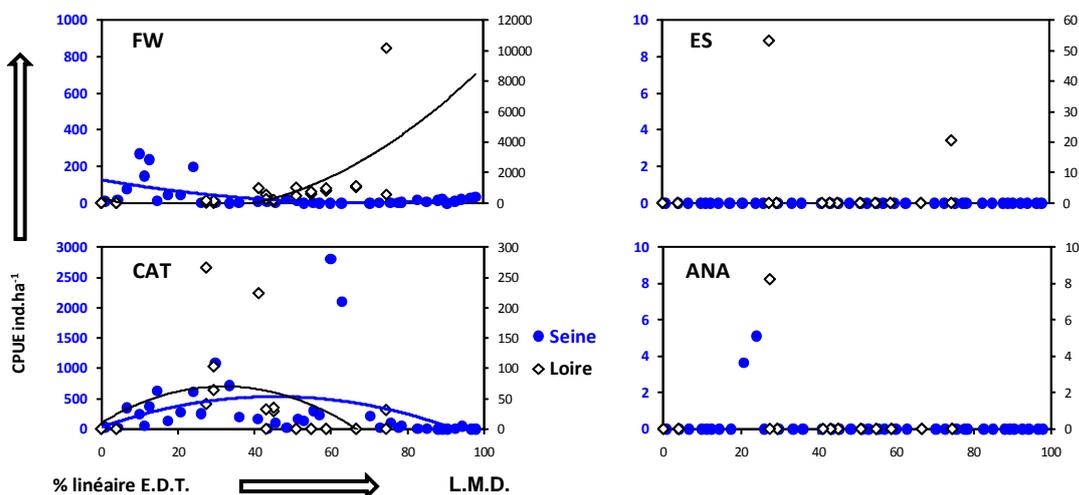


Figure I.7 : Evolution longitudinale des abondances numériques (ind.ha⁻¹) par guildes écologiques dans les eaux douces tidales (E.D.T.) depuis la limite de salure des eaux à gauche (L.S.E. = 0) jusqu'à la limite de marée dynamique (L.M.D. = 100). Courbe de tendance polynomiale d'ordre 2 pour la Seine (bleue) et la Loire (noire).

Approche par tronçon géographique

L'analyse factorielle de correspondances sur les données de la zone d'influence de la salinité rend compte de 70,8 % de la variabilité du nuage de points, les axes 1 et 2 contribuant respectivement à 45,8 % et 25,1 % (Figure I.8). La guildes qui structure le plus l'axe 1 est celle des poissons FW (60,4 %) et dans une moindre mesure celle des MMO (12,6 %). Sur l'axe 2, la contribution respective des différentes guildes est moins contrastée. Les deux principales sont MS (25,7 %) et FW (25,1 %), suivies de MMO (19,4 %) et CAT (16,7 %). La classification ascendante hiérarchique sur les CPUE produit quatre groupes. Le groupe A rassemble toutes les stations du tronçon S1, quelques unes du tronçon S2 et toutes sauf une pour le tronçon L1. Les tronçons L1 et S1 font l'objet d'abondances significativement supérieures aux autres tronçons pour les guildes MS et MMO (Tableau I.6). Dans ce groupe, la Loire se différencie par la prédominance des poissons MMO (62 %) alors que se sont les MMD qui correspondent aux plus fortes contributions dans la Seine (43 %). Le groupe B est fortement associé à la Seine (une seule station pour la Loire) et regroupe la majeure partie des stations du tronçon S2 où prédominent les ANA (26 %). Les groupes C et D, qui ne comprennent respectivement qu'une et deux stations de l'estuaire de la Seine, sont de ce fait franchement associés à l'estuaire de la Loire.

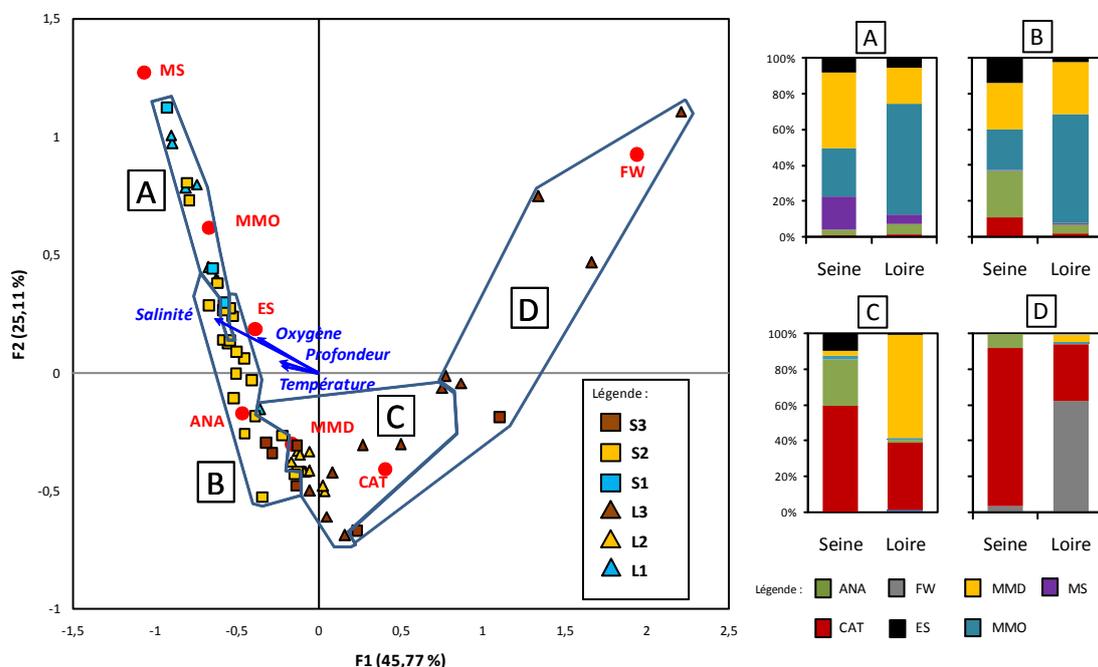


Figure I.8 : Représentation sur les plans 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances sur les CPUE numériques de l'ichtyofaune classée en guildes écologiques dans la zone de gradient de salinité de l'estuaire de la Seine et celui de la Loire (gauche) et illustration de la contribution (%) des différentes guildes au sein des groupements produits par la CAH sur les CPUE transformées par la racine carrée (droite). Les stations sont regroupées par code couleur sur l'AFC selon leur appartenance aux différents tronçons géographiques définis dans le texte.

Le groupe C englobe toutes les stations de L2 et la majorité de celles de L3, avec pour guildes dominantes les MMD (58 %), aux CPUE significativement supérieures dans le tronçon L2, celles des CAT l'étant quant à elles dans L2 et L3 (Tableau I.6). Le groupe D est caractérisé par l'abondance significativement supérieure des poissons FW dans le tronçon L3 comparativement aux autres. La variabilité des conditions environnementales entre les deux estuaires se rapporte surtout aux tronçons 2 et 3, avec dans la Seine des valeurs de salinité, oxygène dissous, température et profondeur supérieures à celles mesurées dans la Loire.

Tableau I.6 : Résultats des tests non paramétriques de Kruskal Wallis pour comparer les CPUE (Nbre d'ind.ha⁻¹ normalisé) de l'ichtyofaune classée en guildes écologiques dans la Seine et dans la Loire au sein des tronçons géographiques de la zone de gradient de salinité.

Guildes écologiques		n	dl	p		Résultats des tests de comparaison multiples
	FW	60	5	38,652	< 0,0001	L3 > Autres tronçons
	ES	60	5	2,09	0,837	Pas de différence
CPUE	ANA	60	5	14,542	0,013	Pas de différence
numériques	CAT	60	5	44,905	< 0,0001	L2 = L3 ≥ Autres tronçons
	MMO	60	5	25,644	0,0001	L1 = S1 ≥ Autres tronçons
	MMD	60	5	26,363	< 0,0001	L2 ≥ Autres tronçons
	MS	60	5	29,148	< 0,0001	L1 = S1 > Autres tronçons
	Toutes guildes	60	5	37,938	< 0,0001	L3 ≥ Autres tronçons

Dans les eaux douces, les tronçons L5 et S4 font l'objet d'abondances numériques significativement supérieures aux tronçons L4 et S5 (Tableau I.7). Dans la Seine, le niveau élevé d'abondance du tronçon S4 se rapporte à la guildes CAT mais ce sont les poissons FW qui, dans le tronçon 5 de la Loire, expliquent la différence entre les deux sites.

Tableau I.7 : Résultats des tests non paramétriques de Kruskal Wallis pour comparer les CPUE (Nbre d'ind.ha⁻¹ normalisé) de l'ichtyofaune classée en guildes écologiques dans les eaux douces de la Seine et de la Loire.

Guildes écologiques		n	dl	p		Résultats des tests de comparaison multiples
	FW	61	3	31,18	< 0,0001	L5 > S5 = L4 = S4
	ES	61	3	4,5	0,213	pas de différence
CPUE	ANA	61	3	1,47	0,690	pas de différence
numériques	CAT	61	3	31,76	< 0,0001	S4 > S5 = L5 = L4
	Toutes guildes	61	3	34,3	< 0,0001	L5 = S4 > L4 = S5

La comparaison de la structure des assemblages d'espèces en guildes écologiques met en évidence les particularités de l'estuaire de la Seine en comparaison avec la situation ligérienne, qui se traduit successivement d'amont en aval par, i) une moindre richesse spécifique en poissons d'eau douce dans la partie la plus amont de l'estuaire (tronçon 5), cette guildes étant en outre peu abondante comparativement au même tronçon dans la Loire, ii) une tendance à la baisse des abondances vers l'aval en Loire (tronçon 4), allant jusqu'à l'absence de captures à l'approche de la L.S.E. ; cette tendance est inversée dans la Seine avec la guildes CAT très prédominante au sein des assemblages tandis que le tronçon S4 est fortement aménagé pour les besoins de la navigation vers le port de Rouen, iii) Une structure très différenciée dans les tronçons 2 et 3 de la zone d'influence de la salinité : la situation en Seine témoignant d'une quasi absence des FW en zone oligohaline mais surtout d'abondances remarquablement faibles des MMD, iv) Le cantonnement de cette guildes à l'embouchure de la Seine où sa contribution est maximale, alors que dans la Loire ce sont les MMO qui deviennent prépondérants (Figure I.9).

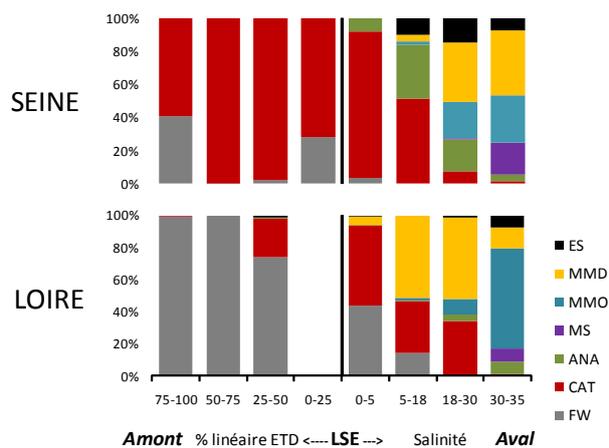


Figure I.9 : Comparaison de l'évolution longitudinale de la contribution par guildes écologiques aux abondances numériques moyennes par secteur dans les eaux douces tidales (EDT) et dans le gradient de salinité.

3.2.3. Guildes trophiques

Profils longitudinaux dans la zone de gradient de salinité (Figure I.10)

Dans la Seine, les poissons benthiques (B) occupent surtout le débouché de l'estuaire et la zone euhaline. Les densités y restent du même ordre de grandeur lors des deux campagnes, atteignant au maximum $1204 \text{ ind. ha}^{-1}$ au mois de juin. Dans la Loire, les concentrations les plus élevées ($20\,884 \text{ ind. ha}^{-1}$) correspondent à la zone mésohaline au mois de mai (Tableau I.8) et tendent à migrer ensuite vers l'aval, les plus fortes abondances se rapportant à la zone polyhaline au mois d'octobre. Bien que les CPUE numériques aient considérablement diminuées, elles restent supérieures à celles de la Seine lors de la seconde campagne.

Dans la Loire, les poissons de type hyperbenthivores à tendance zooplanctonophages (HZ) privilégient les secteurs mésohalins à euhalins, les densités y étant supérieures (max = 1672 ind.ha⁻¹) à celles de la Seine (max = 358 ind.ha⁻¹). Lors de la campagne d'automne, des CPUE numériques ont chuté dans la Loire et il n'existe pas de différence significative d'abondance entre les deux estuaires (Tableau I.7). On remarque cependant que les poissons de cette guildes sont plutôt centrés au débouché de la Seine alors que ce n'est pas le cas dans la Loire où des concentrations assez régulières sont observées jusqu'en domaine mésohalin.

Les abondances printanières de poissons Hyperbenthivores à tendance piscivores (HP) sont plus homogènes entre la Seine et la Loire avec des CPUE moyennes respectives de l'ordre de 100 à 200 ind.ha⁻¹. Sur chaque site, le maximum est centré en domaine mésohalin, avec une tendance à la diminution vers l'aval.

Tableau I.8 : Résultats des tests non paramétriques de Kruskal Wallis pour comparer les CPUE numériques (Nbre d'ind.ha⁻¹ normalisés) de l'ichtyofaune classée en guildes trophiques dans la Seine et la Loire en fonction des zones halines puis dans les eaux douces.

Zone de gradient de salinité	Guildes trophiques		n	dl	p	Résultats des tests de comparaison multiples	
	Zone de gradient de salinité	CPUE numériques printemps	PL	59	7		8,75
HP			59	7	21,77	0,003	Pas de différence
HZ			59	7	21,7	0,003	Loire [mésohalin] = Loire [euhalin] ≥ Autres secteurs
B			59	7	40,4	< 0,0001	Loire [mésohalin] ≥ Autres secteurs
Autres			59	7	39,89	< 0,0001	Loire [oligohalin] ≥ Autres secteurs
CPUE numériques automne		PL	58	6	44,52	< 0,0001	Seine [polyhalin] = Seine [euhalin] ≥ Autres secteurs
		HP	58	6	23,29	0,001	Seine [euhalin] ≥ Autres secteurs
		HZ	58	6	17,21	0,009	Pas de différence
		B	58	6	27,86	< 0,0001	Seine [poly.] = Loire [poly.] = Loire [més.] ≥ Autres secteurs
		Autres	58	6	7,31	0,293	Pas de différence
Eaux douces	CPUE numériques	PL	61	1	12,15	0,0005	Loire > Seine
		HP	61	1	14,78	0,0001	Seine > Loire
	Autres	HZ	61	1			Nombre de données insuffisant
		B	61	1	3,15	0,076	Pas de différence
		Autres	61	1	19,75	< 0,0001	Loire > Seine

En automne, les poissons de cette guildes sont peu abondants dans la Loire (max = 18 ind.ha⁻¹) tandis que, dans la Seine, les CPUE du domaine euhalin sont significativement plus élevées que dans les autres secteurs (Tableau I.8).

Dans la Seine, les poissons planctonophages (PL), comme ceux de type B et HZ, pénètrent peu à l'intérieur de l'estuaire comparativement à ceux de la Loire. Au printemps, il n'existe pas de différence significative entre les secteurs halins de chaque estuaire (Tableau I.8).

En automne, les abondances de la Seine sont significativement supérieures dans les zones poly à euhalines de l'ordre de 100 ind.ha⁻¹, alors qu'elles n'atteignent que 5 ind.ha⁻¹ dans la Loire.

Enfin, la guilde « autres » est quasiment absente de l'estuaire de la Seine. Dans la Loire, les abondances significativement supérieures concernent le domaine oligohalin et peuvent atteindre ponctuellement 12 227 ind.ha⁻¹ en zone mésohaline.

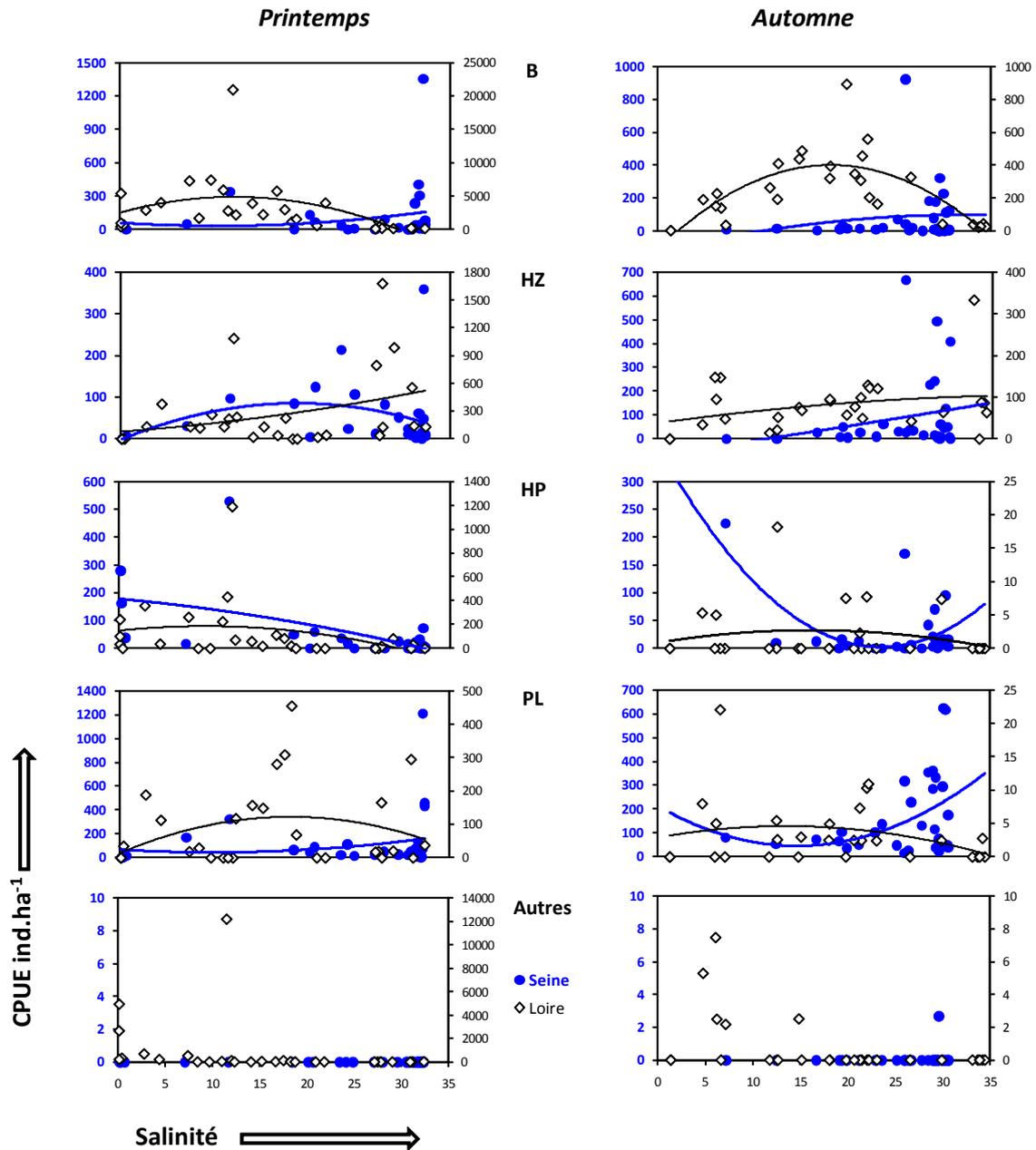


Figure I.10 : Evolution longitudinale des abondances numériques (ind.ha⁻¹) par guilde trophique en fonction de la salinité. Courbe de tendance polynomiale d'ordre 2 pour la Seine (bleue) et la Loire (noire).

Profils longitudinaux dans les eaux douces tidales (Figure I.11)

La guildes HZ est absente dans les eaux douces tidales, les principales guildes trophiques étant les poissons benthivores (B), les poissons hyperbenthivores à tendance piscivore (HZ) et la catégorie « autres ». Les poissons de type B sont généralement peu présents dans la partie la plus amont des deux estuaires mais leur abondance peut atteindre 1000 ind.ha⁻¹ dans leur partie centrale.

Les poissons de type HP sont peu abondants dans la Loire (20 ind.ha⁻¹) comparativement aux valeurs significativement supérieures en Seine avoisinant 250 ind.ha⁻¹ et jusqu'à 1265 ind.ha⁻¹ dans le port de Rouen.

Les poissons de type PL sont marginaux dans les eaux douces de l'estuaire de la Seine mais ils peuvent atteindre jusqu'à 4058 ind.ha⁻¹ dans la Loire au pôle amont de la zone d'échantillonnage.

La catégorie « autres » se compose ici essentiellement de cyprinidés rencontrés habituellement à l'aval des grands fleuves (cf Tableau I.4). Dans la Seine comme dans la Loire, l'abondance de ces poissons diminue vers l'aval. Leur abondance dans la Loire est significative jusque dans la zone centrale des eaux fluviales mais ce n'est pas le cas dans ce secteur pour la Seine. Dans cet estuaire, les CPUE, significativement plus faibles (max = 32 ind.ha⁻¹) que celles de la Loire (max = 6057 ind.ha⁻¹), correspondent seulement au pôle le plus en amont.

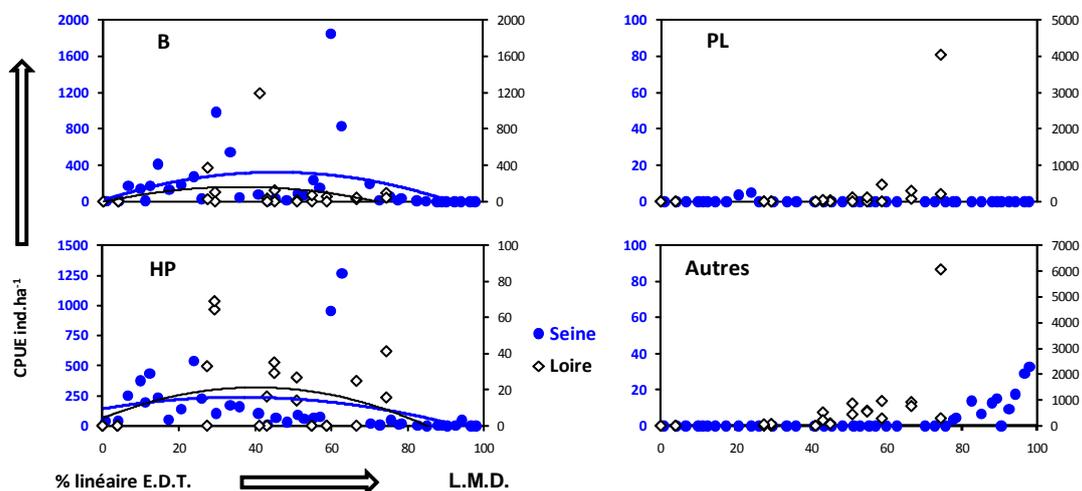


Figure I.11 : Evolution longitudinale des abondances numériques (ind.ha⁻¹) par guildes trophiques (voir définition dans le texte) dans les eaux douces tidales (E.D.T.) depuis la limite de salure des eaux à gauche (L.S.E. = 0) jusqu'à la limite de marée dynamique (L.M.D. = 100). Courbe de tendance polynomiale d'ordre 2 pour la Seine (bleue) et la Loire (noire).

Approche par tronçon géographique

Dans la zone de gradient de salinité, l'analyse factorielle des correspondances sur les abondances par guildes trophique extrait 76,7% de la variabilité totale dont 52,2 % sur le premier axe et 24,5% sur le second (Figure I.12). Les contributions maximales se rapportent sur l'axe 1 à la guildes « Autres » (69%) et sur l'axe 2 aux guildes B (45%) et PL (32%). La classification ascendante hiérarchique dégage 6 groupements, le premier d'entre eux (A) étant caractéristique de la prépondérance des poissons PL dans le tronçon S2 de l'estuaire de la Seine. Les groupes suivants (B) et (C) englobent des stations des deux estuaires qui se rattachent essentiellement aux tronçons 1 et 2. L'estuaire de la Loire se différencie par la contribution élevée des poissons HZ, surtout dans le secteur L1 (groupe B) où les CPUE de cette guildes sont significativement supérieures à celles des autres tronçons (Tableau I.9). Le groupe D isole deux stations du secteur S3 où les abondances de poissons HP sont maximales. Le groupe E se rapporte quant à lui à l'estuaire de la Loire avec la plupart des stations des tronçons L2 et L3, fortement dominées (88 %) par les poissons de type B. Le groupe F se rattache aussi à l'estuaire de la Loire, caractérisé cette fois par la contribution élevée (67,5%) des poissons « autres » sur les stations les plus amont du tronçon L3.

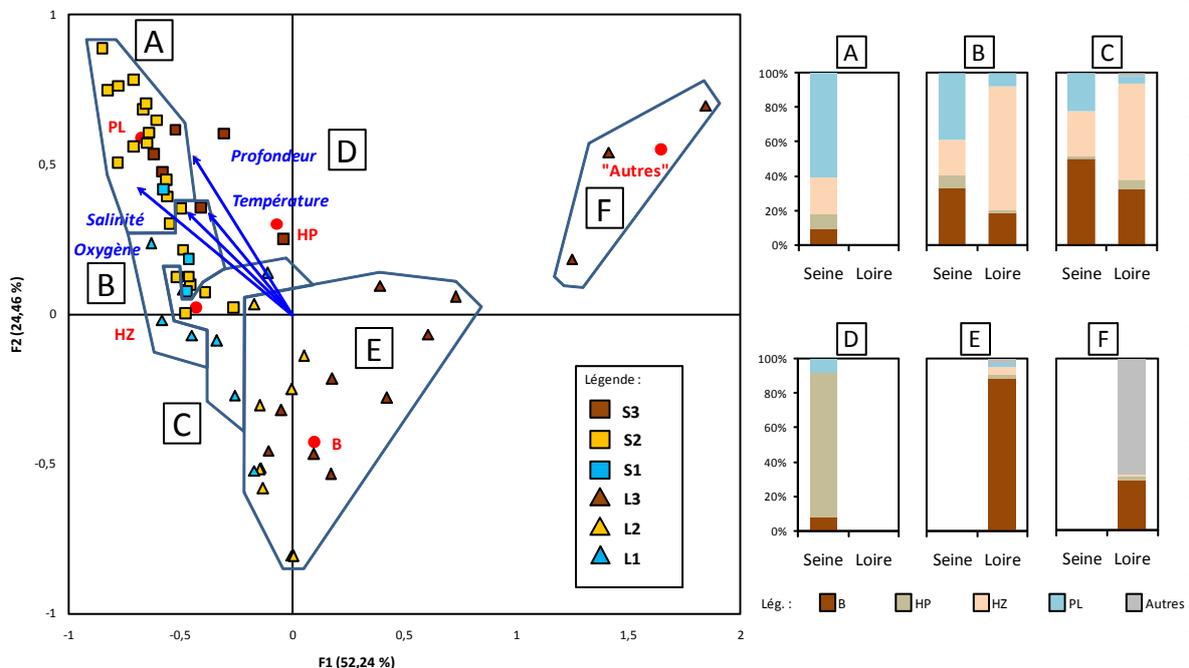


Figure I.12 : Représentation sur les plans 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances sur les CPUE numériques de l'ichtyofaune classée en guildes trophiques dans la zone de gradient de salinité de l'estuaire de la Seine et celui de la Loire (gauche) et illustration de la contribution (%) des différentes guildes au sein des groupements produits par la CAH (droite). Les stations sont regroupées par code couleur sur l'AFC selon leur appartenance aux différents tronçons géographiques définis dans le texte.

Tableau I.9 : Résultats des tests non paramétriques de Kruskal Wallis pour comparer les CPUE (Nbre d'ind.ha⁻¹ normalisé) de l'ichtyofaune classée en guildes trophiques au sein des tronçons géographiques de la zone de gradient de salinité.

Guildes écologiques		n	dl		p	Résultats des tests de comparaison multiples
CPUE numériques	PL	60	5	17,39	0,004	S1 = S2 ≥ Autres tronçons
	HZ	60	5	17,83	0,003	L1 ≥ Autres tronçons
	HP	60	5	17,45	0,004	L3 = S3 ≥ Autres tronçons
	B	60	5	41,420	< 0,0001	L2 = L3 ≥ Autres tronçons
	Autres	60	5	36,05	< 0,0001	L3 ≥ Autres tronçons

Dans les eaux douces, l'analyse factorielle de correspondances (Figure I. 13) rend compte de 86,8 % de la variabilité totale, dont 71,5% sur l'axe 1. La classification ascendante hiérarchique produit deux grands groupes. Le premier rassemble la totalité des stations du tronçon S4 et quelques stations du tronçon L5 où prédominent les poissons de type B. Les abondances des guildes B et HP sont significativement supérieures dans le tronçon S4 comparativement aux autres tronçons (Tableau I.9). A l'intérieur du second groupe, deux sous groupes sont distingués, le premier (B2) se rapportant à la Loire et aux abondances des poissons de type « autres », significativement les plus élevées dans le tronçon L5. Le second (B1) correspond aux stations des tronçons L4 et S5 composées majoritairement de poissons de type HP.

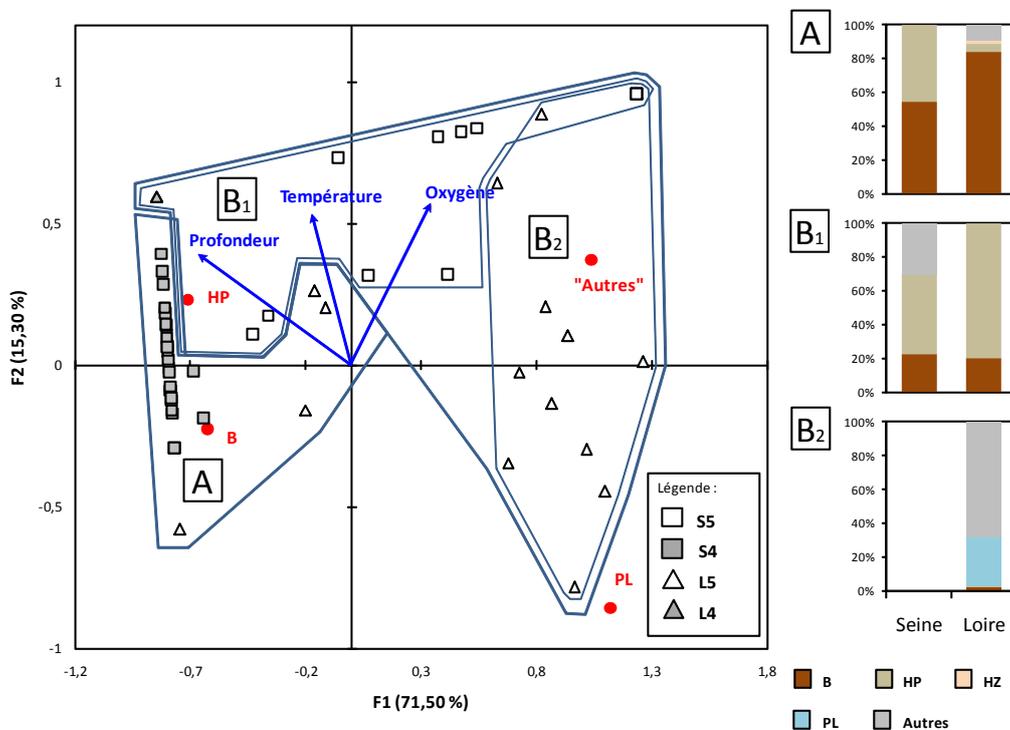


Figure I.13 : Analyse factorielle des correspondances sur les CPUE numériques de l'ichtyofaune classée en guildes trophiques dans les eaux douces de la Seine et de la Loire. Les stations sont regroupées par code couleur selon leur appartenance aux différents tronçons géographiques définis dans le texte.

Tableau I.9 : Résultats des tests non paramétriques de Kruskal Wallis pour comparer les CPUE (Nbre d'ind.ha⁻¹ normalisé) de l'ichtyofaune dans les eaux douces tidales de l'estuaire de Seine et de celui de la Loire.

Guildes trophiques		n	dl		p	Résultats des tests de comparaison multiples
CPUE numériques	PL	61	3	17,64	0,001	L5 > S5 / L5 > S4
	HP	61	3	38,79	< 0,0001	S4 > S5 = L5 = L4
	HZ	61	3	4,5	0,213	pas de différence
	B	61	3	22,2	< 0,0001	S4 > S5 = L5 = L4
	Autres	61	3	40,24	< 0,0001	L5 > S5 = L4 = S4

Les analyses multivariées précisent la différenciation des deux estuaires à partir des guildes trophiques. Dans les eaux douces, l'estuaire de la Seine se démarque par, i) l'absence de poissons planctonophages, ii) une composante « autres » très faible et réduite sur le plan spatial comparativement à celle observée dans la Loire jusqu'en zone oligohaline, iii) l'importance étonnante de la guildes B dans le tronçon S4 : secteur aménagé et presque totalement endigué. Dans la zone de gradient de salinité la contribution de cette guildes est en revanche remarquablement faible comparativement à celle obtenue en Loire sur les tronçons 2 et 3. Au final, l'organisation longitudinale des assemblages d'espèces classées en guildes écologiques peut être résumée de la façon suivante pour chaque estuaire (Figure I.14) :

Succession depuis la mer vers la LMD pour la Seine : PL/B → PL / HZ → HP / B → HP / Autres

Succession depuis la mer vers la LMD pour la Loire : HZ → B → B / Autres → Autres / PL

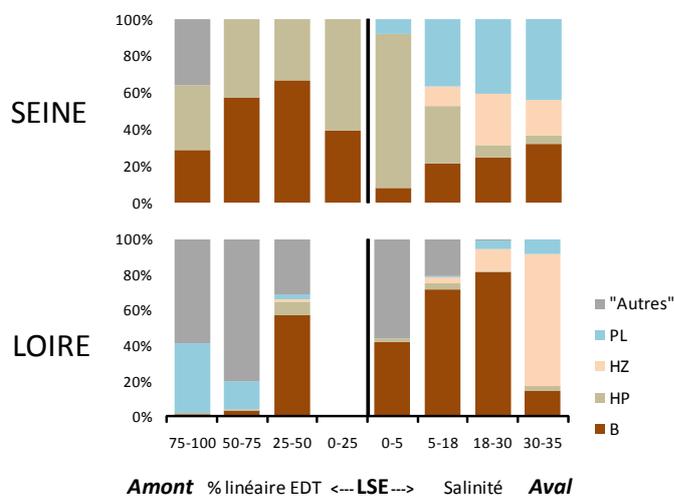


Figure II.14 : Comparaison de l'évolution longitudinale de la contribution (%) par guildes trophiques aux abondances numériques moyennes par secteur dans les eaux douces tidales (EDT) et dans la zone de gradient de salinité.

3.2.4. Sur les principales espèces

L'approche par guildes est complétée par une analyse sur les abondances des 18 principales espèces de l'ichtyofaune commune aux deux estuaires qui représentent respectivement 93 % et 98 % des abondances totales de la Seine et de la Loire.

L'analyse factorielle des correspondances réalisée sur les abondances exprimées en CPUE pour cette sélection d'espèces explique 45,8% de la variance totale dont 27,6% sur l'axe 1 et 18,2% sur l'axe 2 (Figure I.15). Les espèces qui structurent l'axe 1 sont tous des poissons d'eau douce (FW). Il s'agit de *Abramis brama* (22,4%), *Alburnus alburnus* (12,7%), *Rutilus rutilus* (12,5%) et *Blicca bjoerkna* (10,9%). Les plus fortes contributions à l'axe 2 correspondent à *Anguilla anguilla* (29,6%), *Platichthys flesus* (16,5%) et *Stizostedion lucioperca* (14,1%). Six groupes sont produits par la classification sur les données transformées en $\log(x+1)$. Le premier (A) révèle une certaine similarité entre les deux estuaires avec 9 espèces communes, mais l'estuaire de la Loire se différencie par une contribution élevée du gadidé *T. luscus* sur le tronçon L1 (Figure I.16).

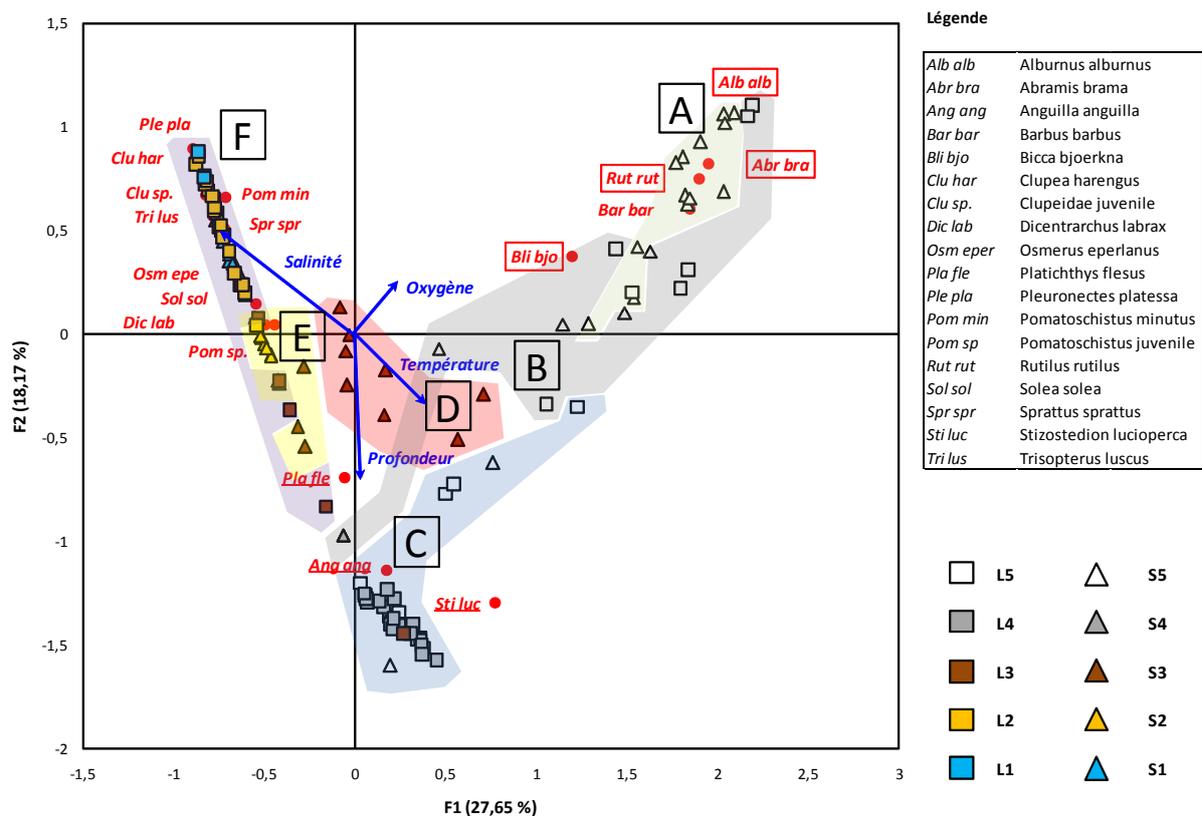


Figure I. 15 : Représentation sur les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances (AFC) basée sur les CPUE moyennes de printemps et d'automne (tronçons 1 à 3) et les CPUE estivales (tronçons 4 & 5) des 18 principales espèces de l'ichtyofaune échantillonnée dans la Seine et la Loire en 2006. Les groupements des stations sont illustrés par des trames de couleurs différentes et sont obtenus par une classification ascendante hiérarchique sur la matrice des CPUE (transformation racine carrée).

Les groupes B et C se rattachent uniquement à l'estuaire de la Loire. Le groupe B, associé au tronçon L2 se différencie par la prépondérance de *S. solea* et *P. flesus*. Ces deux espèces sont également dominantes dans le groupe C mais se placent en retrait par rapport au cyprinidé *B. bjoerkna* sur la majorité des stations du tronçon L3. Le groupe D rassemble toutes les stations du tronçon S4 et deux stations du tronçon L5, avec dans la Seine *P. flesus* (53%) et *A. anguilla* (37%), cette dernière contribuant à 80% dans abondances de ce groupe dans la Loire. Le groupe E se rattache surtout aux tronçons S5 avec *R. rutilus* et *A. brama* et à quelques stations du tronçon L5 où ces deux espèces sont également présentes mais en retrait par rapport à *B. barbatus* qui représente 60% des CPUE de ce groupe. Enfin, le groupe F individualise à nouveau la Loire et la majorité des stations du tronçon L5 auxquelles sont associés les poissons d'eau douce *R. rutilus*, *A. alburnus*, *B. bjoerkna* et *A. brama*.

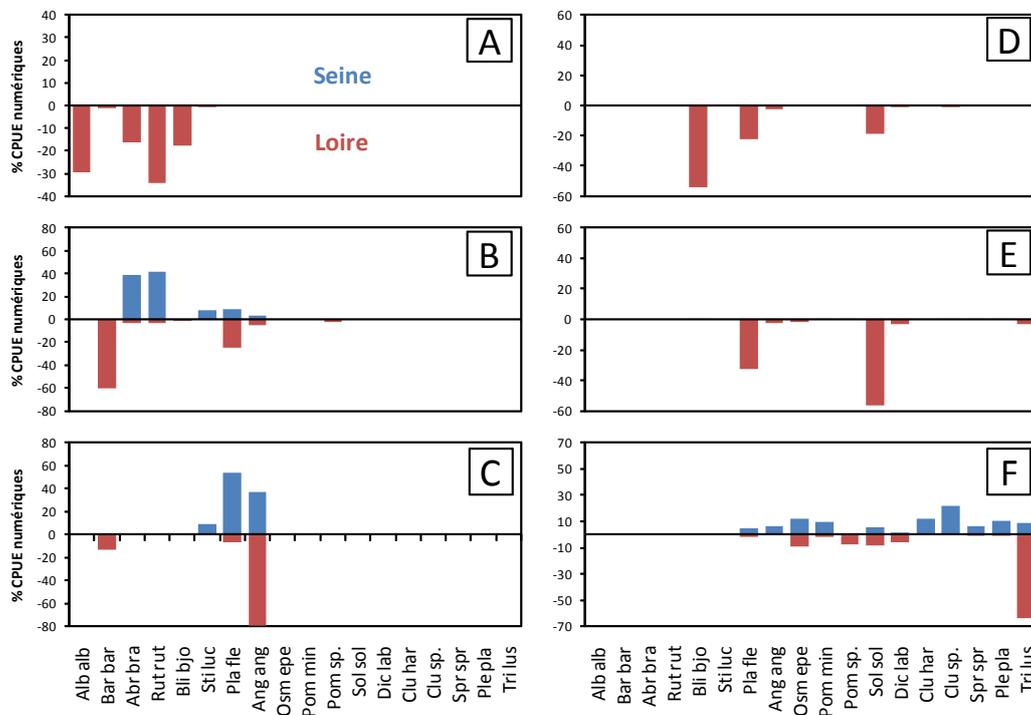


Figure I.16 : Comparaison de la structure des assemblages d'espèces entre la Seine (bleu) et la Loire (rouge) pour les 6 groupements issus de la CAH sur les CPUE numériques des 18 principales espèces.

3.3. Variations de la taille des poissons

Dans la Seine comme dans la Loire, les populations d'*O. eperlanus* échantillonnées au printemps se composent principalement des individus *Youngs of the Year* (YoY) et de ceux âgés d'un à deux ans (Figure I.17A). Dans la Seine, les juvéniles YoY ne sont pas encore capturés le 7 juin, alors que leur taille moyenne dans la Loire est de $57,9 \pm 5,4$ mm au milieu du mois de mai (Tableau I.10).

De même, les distributions des cohortes précédentes témoignent à cette saison de tailles visiblement inférieures dans la Seine comparativement à celles observées dans la Loire. Cette tendance semble se vérifier lors de la campagne d'automne mais les effectifs en Loire deviennent faibles.

Dans les deux estuaires, les populations de *Dicentrarchus labrax* au printemps sont aussi constituées d'individus d'un à deux ans, c'est-à-dire de juvéniles dont les tailles modales sont inférieures à 200mm (Figure I.17B). Les jeunes YoY représentent une large majorité des effectifs dans la Loire en automne avec une taille moyenne de $116,3 \pm 16,6$ mm. En revanche, ils sont encore mal échantillonnés dans la Seine où leur taille moyenne ($68,5 \pm 13,4$ mm) est nettement inférieure.

Pour *S. solea*, les stades juvéniles des groupes zéro à deux sont présents au printemps dans les deux estuaires, les individus du groupe 1 étant dominants avec une taille moyenne de $133,4 \pm 18$ mm dans la Seine et $142,7 \pm 20,8$ mm dans la Loire (Figure I. 17C & Tableau I.10). Les poissons nouvellement recrutés sont mal échantillonnés sur les deux sites en raison de leur petite taille. Les distributions ne sont pas identiques (Test de Mann & Whitney ; $p = 0,042$) avec une taille moyenne de 23 ± 17 mm dans la Seine et de $41,4 \pm 8,4$ mm dans la Loire. En automne, les individus du groupe 0 prédominent mais les distributions diffèrent également entre les deux estuaires (Mann & Whitney ; $p < 0,0001$). La taille moyenne dans la Seine a augmenté pour atteindre $92,9 \pm 10,6$ mm en septembre, le taux de croissance absolu étant évalué à $0,76 \text{ mm.j}^{-1}$. Dans la Loire, la taille moyenne est de $130,5 \pm 19,4$ mm au mois d'octobre, ce qui correspond à un taux de croissance estival de $0,55 \text{ mm.j}^{-1}$.

Tableau I.10 : Tailles moyennes (Longueur à la fourche) des principales espèces capturées dans la Seine et la Loire et calcul du taux de croissance absolu (AGR) lorsque les effectifs sont suffisants.

Espèce / groupe d'âge	Seine						Loire							
	07-juin			06-sept			AGR mm.j ⁻¹	16-mai			24-oct			AGR mm.j ⁻¹
n	Lf (mm)	±	n	Lf (mm)	±	n		Lf (mm)	±	n	Lf (mm)	±		
<i>O. eperlanus</i> G0	0			186	53,3	11,0	**	58	57,9	5,4	1	*	*	**
	G1+	213	136,2	33,8	200	168,2	22,4	*	24	166,8	26,3	6	*	*
<i>A. anguilla</i>	83	309,9	63,0	53	334,3	77,9	**	91	299,0	47,6	12	297,5	54,0	**
<i>D. labrax</i> G0	0			2	68,5	13,4	**	0			149	116,3	16,6	**
	G1	60	117,6	11,2	21	167,8	33,7	0,55	*	*	*	*	*	*
<i>S. solea</i> G0	2	23,0	17,0	88	92,9	10,6	0,76	80	41,4	8,4	728	130,5	19,4	0,55
	G1	73	133,8	18,0		*	**	818	142,7	20,8		*		**
<i>P. flesus</i> G0	25	40,16	5,7	57	70,2	16,4	0,33	517	43,2	6,3	466	95,1	17,1	0,32
<i>T. luscus</i> G0	214	80,7	11,0	140	110,9	13,7	0,33	34	64,0	9,8	306	166,5	26,3	0,63

* Effectif insuffisant ou chevauchement des cohortes, lecture graphique imprécise

** Croissance du groupe d'âge non mesurable d'après les distributions graphiques

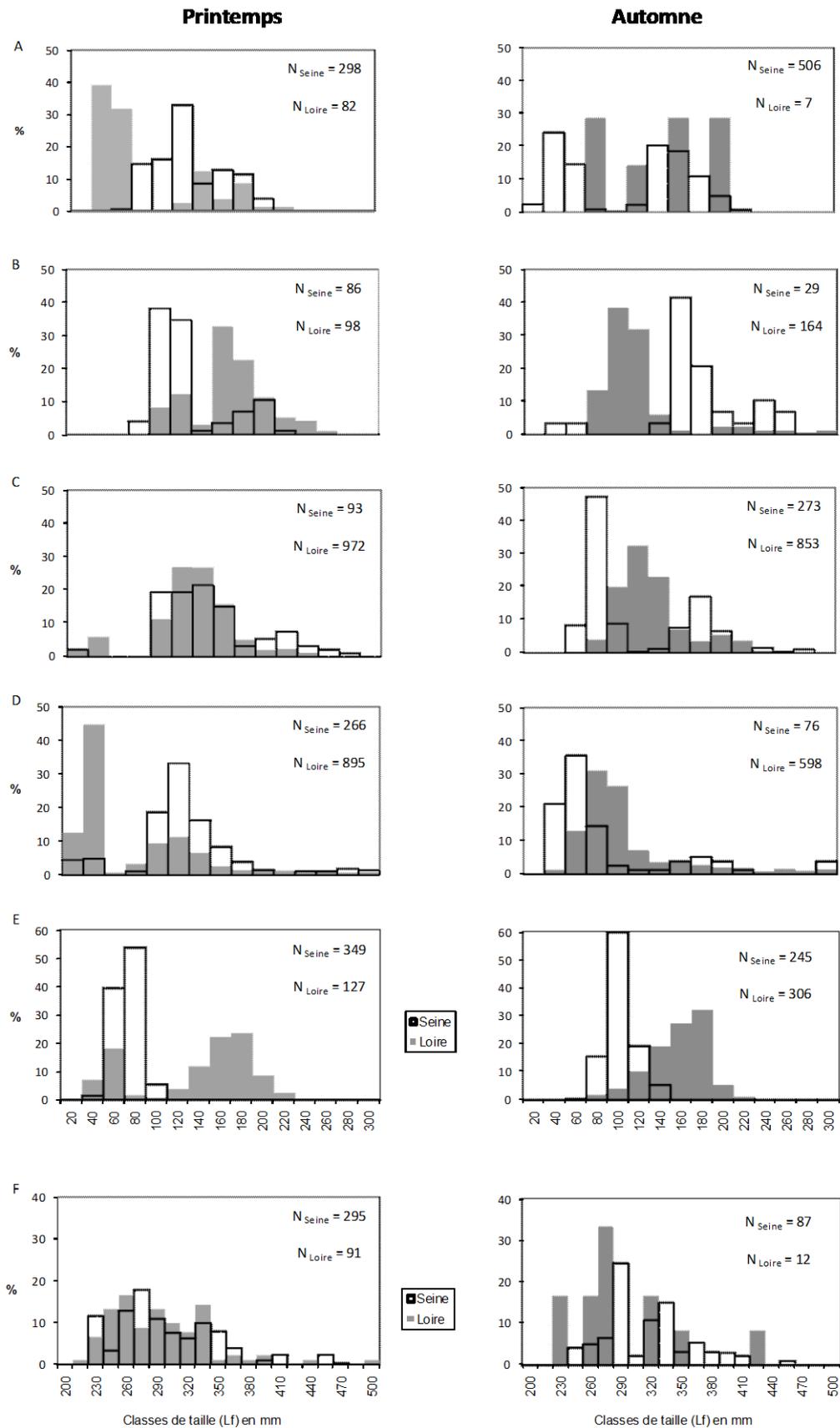


Figure II.17 : Histogrammes de distributions en taille (fréquence %) des principales espèces communes aux estuaires de Seine (contour noir) et de Loire (grisé) échantillonnées respectivement en juin puis septembre et mai puis octobre 2006. (A) *O. eperlanus*, (B) *D. labrax*, (C) *S. solea*, (D) *P. flesus*, (E) *T. luscus*, (F) *A. anguilla*.

Les stades juvéniles sont aussi très prépondérants au sein des populations de *P. flesus* mais les adultes sont également présents à partir de 200mm, notamment dans la Seine (Figure I.17D). Au printemps, la taille moyenne des YoY est de $40,16 \pm 5,7$ mm dans la Seine et de $43,2 \pm 6,3$ mm dans la Loire, les distributions n'étant pas égales (Mann & Whitney, $p < 0,0001$). Au mois de septembre, la taille moyenne des YoY atteint $70,2 \pm 16,4$ mm dans la Seine, soit un AGR évalué à $0,33\text{mm.j}^{-1}$ (Tableau I.10). Malgré une distribution significativement différente dans la Loire (Mann & Whitney ; $p < 0,0001$) et une taille moyenne au mois d'octobre nettement supérieure ($95,1 \pm 17,1$ mm), l'AGR de $0,32 \text{ mm.j}^{-1}$, est tout à fait similaire à celui de la Seine.

Les juvéniles YoY de *T. luscus* constituent la seule cohorte représentée au mois de juin dans la Seine alors qu'au mois de mai dans la Loire, cette cohorte est minoritaire par rapport aux individus G1 (Figure I.17E). Au printemps, les jeunes du groupe 0 ont des distributions différentes (Mann & Whitney ; $p < 0,0001$), et une taille moyenne respective de $80,7 \pm 11$ mm et de $64 \pm 9,8$ mm dans la Seine et la Loire. Dans la Seine, le taux de croissance est de $0,33\text{mm.j}^{-1}$ pour une taille moyenne de $110,9 \pm 13,7$ mm au mois de septembre, soit une croissance très inférieure à celle observée dans la Loire avec $0,63\text{mm.j}^{-1}$ et une taille moyenne au mois d'octobre de $166,5 \pm 26,3$ mm.

Les populations d'*A. anguilla* sont elles aussi majoritairement constituées de stades juvéniles dont la taille est inférieure à 350mm (Figure I.17F). Les distributions ne sont pas significativement différentes au printemps (Mann & Withney ; $p = 0,54$) et en automne (Mann & Whitney ; $p = 0,052$). Les tailles moyennes sont également très proches, avoisinant 300 mm sur les deux sites.

Dans la zone de gradient de salinité de la Loire, les tailles moyennes des populations de poissons d'eau douce correspondent à des individus au stade juvénile (Tableau I.11). La catégorie des YoY est peu représentée pour les brèmes *A. brama* et *B. bjoerkna* dont les individus sont, selon toute vraisemblance, en cours de seconde année (Cowx, 1983). L'âge de la maturité d'*A. alburnus* est très variable (1 à 4 ans selon Keith et Allardi, 2001) mais la taille moyenne relativement faible ($51,5 \pm 11,5$ mm) incite à penser que les jeunes ablettes présentes à l'aval de l'estuaire de la Loire ne se sont pas encore reproduites.

Tableau I.11. : Caractéristiques en taille des poissons d'eau douce dans la zone d'influence de la salinité de la Loire

Espèces	Mai					Octobre				
	N	Lt	±	mini	maxi	N	Lt	±	mini	maxi
<i>Abramis brama</i>						78	117,6	78,3	55	566
<i>Blicca bjoerkna</i>	253	117,7	51,0	33	275					
<i>Alburnus alburnus</i>						318	51,5	11,5	25	97
<i>Esox lucius</i>	1	75,0		75	75					
<i>Ictalurus melas</i>	1	85,0		85	85	13	78,8	47,9	40	190
<i>Rutilus rutilus</i>						8	89,4	35,6	40	137
<i>Stizostedion lucioperca</i>						1	229,0		229	229

Dans les eaux douces tidales en été, les populations de poissons de la Loire sont aussi très largement constituées de stades juvéniles, comme en témoigne le tableau I.12. En revanche ce n'est pas le cas dans la Seine où les rares Cyprinidés ont des tailles caractéristiques des stades adultes. Les eaux du chenal principal sont toutefois colonisées de façon significative par *S. lucioperca* dont les tailles moyennes caractérisent des individus YoY.

Tableau I.12 : Caractéristiques en taille des poissons d'eau douce dans les masses d'eau douces tidales de la Seine et de la Loire

Espèces / taxons	LOIRE					SEINE				
	N	Lt (mm)	±	mini	maxi	N	Lt (mm)	±	mini	maxi
<i>Abramis brama</i>	139	141,3	58,0	55	462	19	253,9	103,8	95	490
<i>Blicca bjoerkna</i>	155	171,2	59,9	52	351					
Brème sp	7	109,3	26,6	80	150					
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	3	96,7	8,1	92	106					
<i>Alburnus alburnus</i>	110	77,3	11,8	37	108					
<i>Barbus barbus</i>	39	100,7	142,0	30	590					
<i>Gobio gobio</i>	7	71,3	11,7	53	80					
<i>Ictalurus melas</i>	5	132,6	32,7	110	189					
<i>Leuciscus idus</i>	1	65,0		65	65					
<i>Rutilus rutilus</i>	57	61,4	50,2	35	320	19	235,9	39,1	170	355
<i>Stizostedion lucioperca</i>	8	128,6	39,2	98	221	207	51,2	12,8	35	205

3.4. Structure des habitats et relations avec les assemblages d'espèces

3.4.1 A l'échelle de l'ensemble des deux estuaires

Les deux premiers axes de l'analyse en composante principale (ACP) sur les variables environnementales (valeurs moyennes pour les campagnes de printemps et d'automne) extraient 91 % de la variance totale, la contribution de l'axe 1 étant de 51 % et celle de l'axe 2 de 40 %.

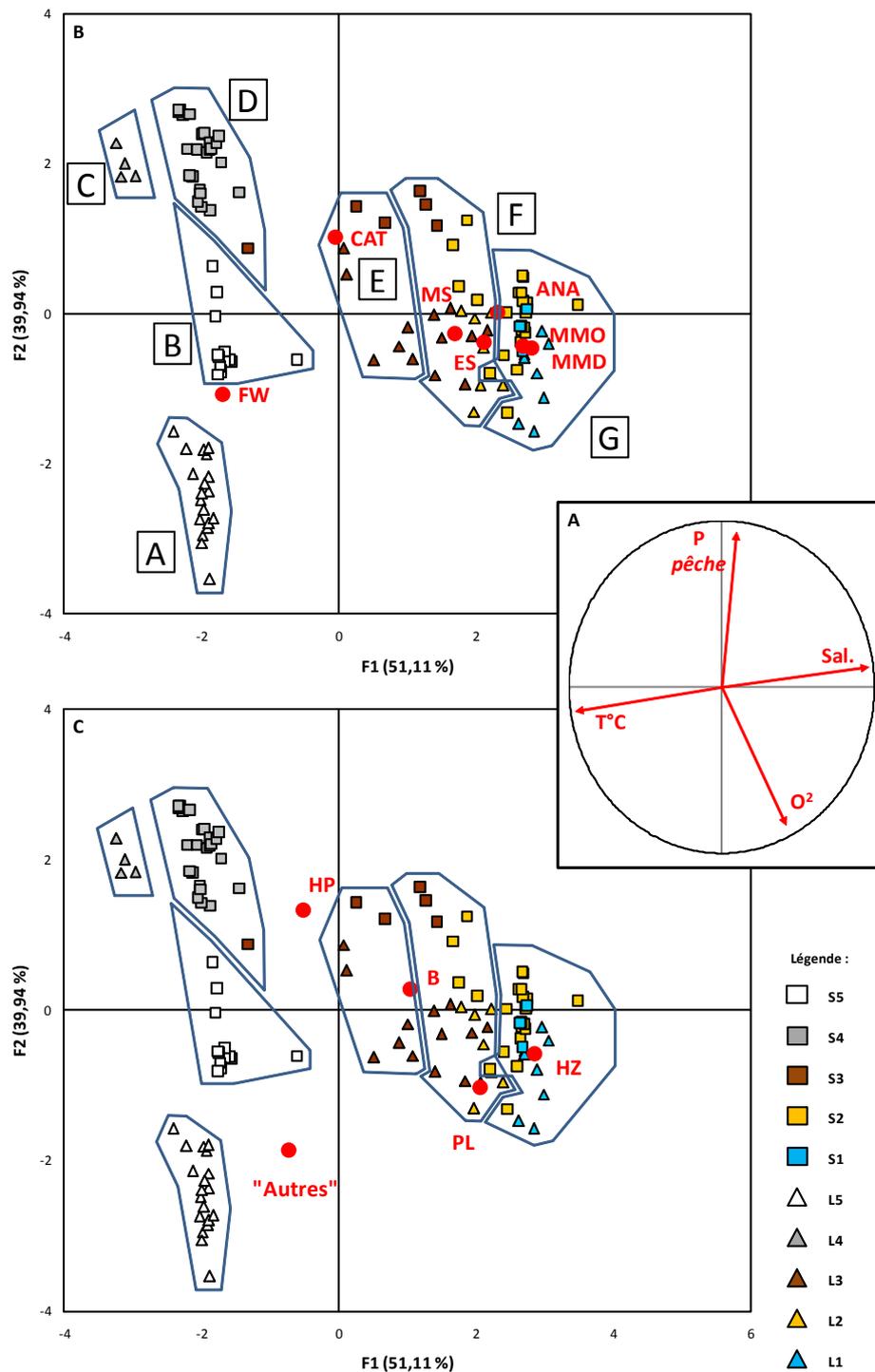


Figure I.18 : (A) Cercle de corrélations sur les deux premiers axes de l'ACP (91 % de l'inertie totale) des variables environnementales mesurées au moment des campagnes de pêche sur l'ensemble des stations de l'estuaire de la Seine et de la Loire. La longueur des vecteurs associés à chaque variable correspond à leur contribution absolue pour la détermination des axes. (B & C) Représentation des observations (stations) selon les groupements obtenus par la classification avec la méthode de Ward à partir de la matrice de distance de Bray & Curtis et positionnement des variables supplémentaires que sont respectivement les CPUE numériques moyennes des guildes écologiques puis trophiques. Les stations sont regroupées par code couleur selon leur appartenance aux différents tronçons géographiques définis dans le texte.

La classification ascendante hiérarchique sur la matrice de données normalisées aboutit à la distinction de 7 groupes de stations qui distinguent plus ou moins les deux estuaires suivant les tronçons géographiques (Figure I.18). La salinité et la température de l'eau sont les deux paramètres les plus fortement corrélés à l'axe 1, avec des contributions respectives de 46% et 45 %. La profondeur de la colonne d'eau au moment de la pêche est corrélée positivement à l'axe 2 (54 %) tandis que la teneur en oxygène dissous l'est négativement (43 %).

A l'amont dans les eaux douces, le groupe A isole l'ensemble des stations du tronçon L5 (Loire) caractérisées par les valeurs les plus élevées en température ($27,0 \pm 0,5$ °C, Figure I. 19) et en oxygène dissous ($9,0 \pm 2$ mg.l⁻¹), mais les plus faibles profondeurs ($1,6 \pm 0,5$ m). Le groupe B rassemble toutes les stations du tronçon S5 (Seine) avec une augmentation sensible de la profondeur ($4,4 \pm 0,8$ m). Le groupe C est associé au tronçon L4, c'est à dire aux quatre prélèvements (deux stations) faisant l'objet des plus faibles teneurs en oxygène dissous ($0,3 \pm 0,07$ mg.l⁻¹) et de l'absence de capture de poissons. Les valeurs en oxygène dissous ne sont guère plus élevées dans le groupe D ($2,3 \pm 1$ mg.l⁻¹), associé presque exclusivement au tronçon S4 et une profondeur maximale ($11,2 \pm 1,7$ m).

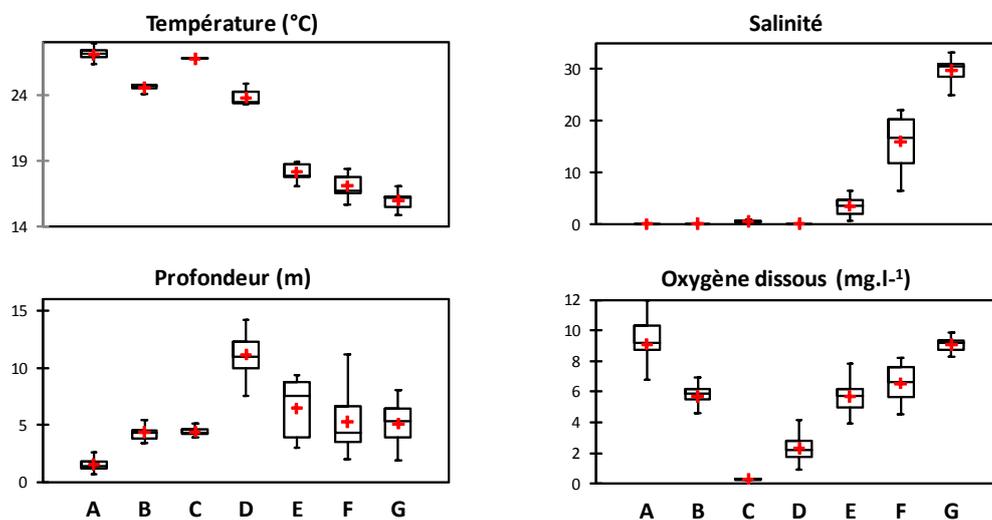


Figure I.19 : Diagrammes en boîte à moustache des groupements issus de la classification ascendante hiérarchique réalisée sur les variables environnementales (moyenne pour les campagnes de printemps et d'automne) mesurées en 2006 lors des échantillonnages de l'ichtyofaune dans la Seine et la Loire.

Dans la zone d'influence de la salinité, les trois groupes issus de la classification font l'objet d'une baisse sensible de la température de l'eau comparativement aux eaux douces tidales. Que se soit pour le groupe E, F ou G, la dissociation des deux estuaires est moins évidente, associant en nombre

variable des observations de chacun des deux sites. Le groupe E caractérise la zone oligohaline ($3,6 \pm 2$), comprenant seulement deux stations de l'estuaire de la Seine.

L'ensemble des stations des tronçons L2 et L3 sont incluses dans les groupes E et F, les salinités de ce dernier groupe identifiant le domaine mésohalin ($16 \pm 4,7$). Une grande majorité des stations du tronçon S2 sont intégrées au dernier groupe (G) associées aux tronçons L1 et S1 avec les salinités les plus élevées ($29,7 \pm 2,1$) mais les températures les plus faibles ($16 \pm 0,7$ °C).

Les corrélations de rang de Spearman entre les descripteurs de l'ichtyofaune classée en guildes fonctionnelles et les variables environnementales montrent l'existence de corrélations significatives (Tableau I.13 & Figure I.18). La teneur en oxygène et la salinité font l'objet d'une relation positive avec les guildes écologiques ANA, ES, MS, MMO, MMD. Ces mêmes guildes sont en revanche toutes reliées négativement à la température de l'eau. En se basant sur la CAH produite à partir des variables environnementales, l'analyse de la contribution des assemblages d'espèces au sein des groupes F et G (Figure I.20) indique que les principales espèces (> 10%) dans la Seine sont *O. eperlanus* (ANA) *P. flesus* et *A. anguilla* (CAT), *P. minutus*, *C. harengus* et *Clupeidae sp* (MMD), *T. luscus* et *P. platessa* (MMO). Dans la Loire, il s'agit de *P. flesus* (CAT), *S. solea* (MMD), *T. luscus* (MMO) et *B. bjoerkna* (FW).

La guildes CAT est corrélée négativement avec l'oxygène mais positivement avec la profondeur. Cette relation se rapporte essentiellement à l'estuaire de la Seine et aux caractéristiques des habitats du tronçon S4 (groupe D de la classification), avec pour espèces dominantes *P. flesus* et *A. anguilla*, que l'on retrouve également dans le groupe E pour les stations de l'estuaire de la Seine (Figure I.20). A l'intérieur de ce groupe, la contribution de *P. flesus* est moindre dans la Loire et c'est *B. bjoerkna* (FW) la principale espèce.

Outre une relation négative logique avec la salinité, il existe un lien positif entre l'abondance des poissons FW, les faibles profondeurs et la température de l'eau, qui se rapporte cette fois aux observations de l'estuaire de la Loire dans le tronçon L5 (groupe A) et aux fortes contributions de *R. rutilus*, *A. alburnus*, *B. bjoerkna* et *A. brama* (Figure I.20).

Sur le plan trophique, les poissons PL et HZ, liés aux salinités élevées et aux fortes teneurs en oxygène, correspondent à la partie aval des deux estuaires (groupes F et G). La composante PL se rapporte franchement à l'estuaire de la Seine (*O. eperlanus*, *C. harengus* et *Clupeidae*) tandis que les poissons HZ, bien que représentés dans la Seine, sont plus fortement associés à la Loire (*T. luscus*). Il en est de même pour la guildes des poissons B de part le niveau de contribution de *S. solea* dans les groupes F et G et *P. flesus* dans le groupe F.

On remarque que la guildes des poissons B ne montre pas de relation significative avec l'oxygène ou la profondeur. A l'inverse la guildes HP, dont *A. anguilla* est l'espèce la plus représentative, ne révèle pas de lien avec la salinité ou la température mais la relation est positive avec la profondeur et négative avec l'oxygène, caractérisant essentiellement les habitats du tronçon S4 (groupe D).

Tableau I.13 : Matrice de corrélation (r de Spearman, n = 121) établie entre les moyennes par station (printemps – automne) des variables hydrologiques mesurées lors des campagnes d'échantillonnage de l'ichtyofaune dans la Seine et la Loire (teneur en oxygène dissous, salinité, température, profondeur), et les moyennes par station des abondances numériques normalisées pour les assemblages d'espèces classées en guildes écologiques et trophiques.

	Variables	Oxygène	Salinité	Température	Profondeur
Guildes écologiques	FW	-0,02	-0,74	0,60	-0,23
	CAT	-0,46	-0,05	-0,15	0,27
	ANA	0,26	0,68	-0,64	0,07
	MS	0,41	0,60	-0,58	-0,06
	MMO	0,45	0,80	-0,80	-0,09
	MMD	0,39	0,79	-0,82	-0,14
	ES	0,28	0,60	-0,60	-0,09
Guildes trophiques	B	-0,09	0,19	-0,38	0,06
	HP	-0,45	-0,16	0,01	0,48
	HZ	0,41	0,79	-0,79	-0,18
	PL	0,57	0,52	-0,46	-0,21
	"Autres"	0,34	-0,44	0,39	-0,62

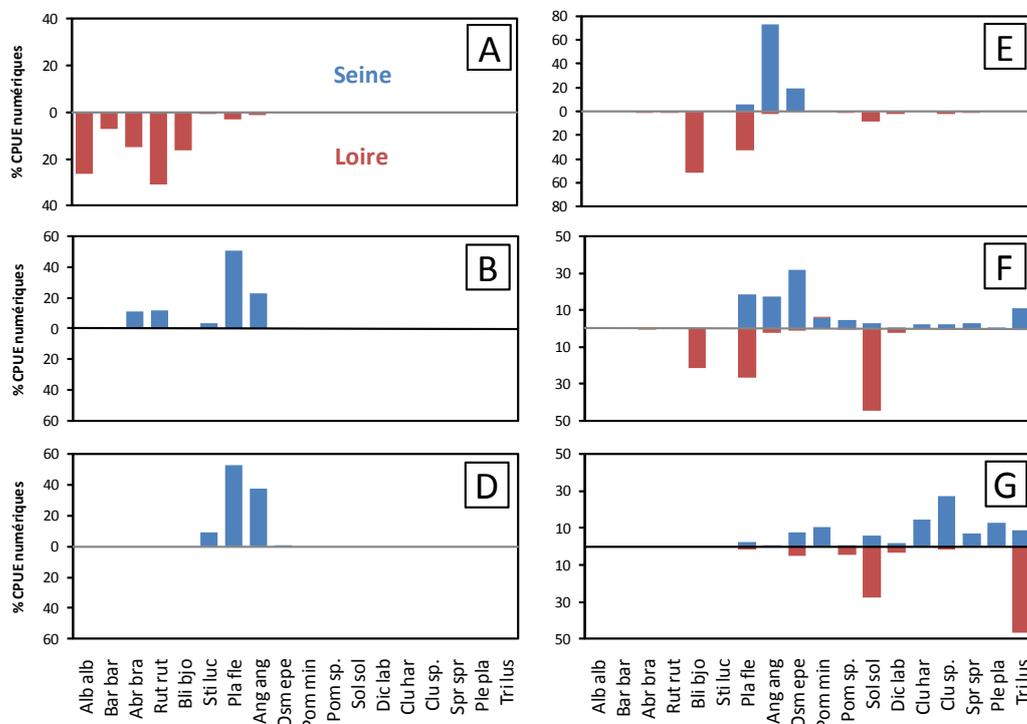


Figure I.20 : Comparaison de la structure des assemblages d'espèces entre la Seine (bleu) et la Loire (rouge) pour les groupements issus de la CAH sur les variables environnementales mesurées lors des campagnes de pêche.

3.4.2. Dans la zone de gradient de salinité

La comparaison des deux écosystèmes est précisée dans leur zone de gradient de salinité par les variables complémentaires descriptives de la morphologie des deux estuaires. Ces nouvelles données, ajoutées aux mesures hydrologiques effectuées au moment de l'échantillonnage des poissons font l'objet d'une ACP dont les deux premiers axes expliquent 72 % de la variance totale, la CAH produisant quant à elle 7 groupes d'observations. L'axe 1 restitue 38,4 % de l'inertie totale, en corrélation avec l'oxygène dissous (31 %), la salinité (21,7 %), le rapport bathymétrique Rpf/gf (21,4 %) et la profondeur (19,2 %). Salinité et profondeur sont également corrélées à l'axe 2, mais c'est la surface intertidale qui constitue le paramètre le plus structurant sur cet axe (35 %).

Les groupes A et B sont discriminés surtout par la profondeur élevée (respectivement $9,8 \pm 1$ m et $8,7 \pm 0,9$ m, Figure I.22) et de faibles valeurs de Rpf/gf (respectivement 0,08 et $0,17 \pm 0,07$). Le groupe A correspond à la plupart des stations du tronçon S3, avec une forte contribution des poissons amphihalins CAT (*P. flesus* et *A. anguilla*) et ANA (*O. eperlanus*). Le groupe B correspond aux plus faibles salinités ($0,6 \pm 0,2$) et ne comprend qu'une seule station de l'estuaire de la Seine avec *A. anguilla* et *P. flesus*. Dans la Loire, la principale espèce de ce groupe est *B. bjoerkna*.

Les groupes C, D et E se rapportent à l'estuaire de la Loire et aux tronçons L2 et L3, caractérisés par les pourcentages les plus élevés en surface intertidale (respectivement 0,36, 0,36 et 0,51) mais les plus faibles profondeurs (respectivement $3,8 \pm 0,7$, $3,8 \pm 0,8$ et $3,6 \pm 1,1$ m). Dans ces trois groupes, les principales espèces sont *S. solea* et *P. flesus*, auxquelles il faut ajouter *B. bjoerkna* dans le tronçon L3. On remarque que les groupes C et D ont des berges totalement non aménagées alors que le groupe E s'individualise quant à lui par la valeur maximale de Rpf/gf (0,88).

Le groupe F isole dans la Seine le tronçon S2 avec des caractéristiques de profondeur ($6,14 \pm 1,7$ m) supérieures à celles du tronçon L2 en Loire ($3,6 \pm 1,1$ m). A l'inverse, le pourcentage de surface intertidale (0,24) et de Rpf/gf (0,40) sont moindres comparativement à la Loire dans le même tronçon (respectivement 0,51 et 0,88). Les principales espèces sont différentes de celles du tronçon L2 et sont dans l'ordre décroissant de contribution aux abondances Clupeidae sp et *C. harengus*, *O. eperlanus*, *P. platessa*, et *T. luscus*.

Enfin, le groupe G englobe les stations des tronçons L1 et S1, correspondant aux valeurs maximales de salinité ($30,04 \pm 2,5$) et de teneur en oxygène ($9,2 \pm 0,4$ mg.l⁻¹). Il s'individualise aussi par l'absence d'aménagement des berges, des valeurs minimales pour la température ($15,6 \pm 0,5$ °C) et par le pourcentage en surface intertidale ($0,14 \pm 0,09$).

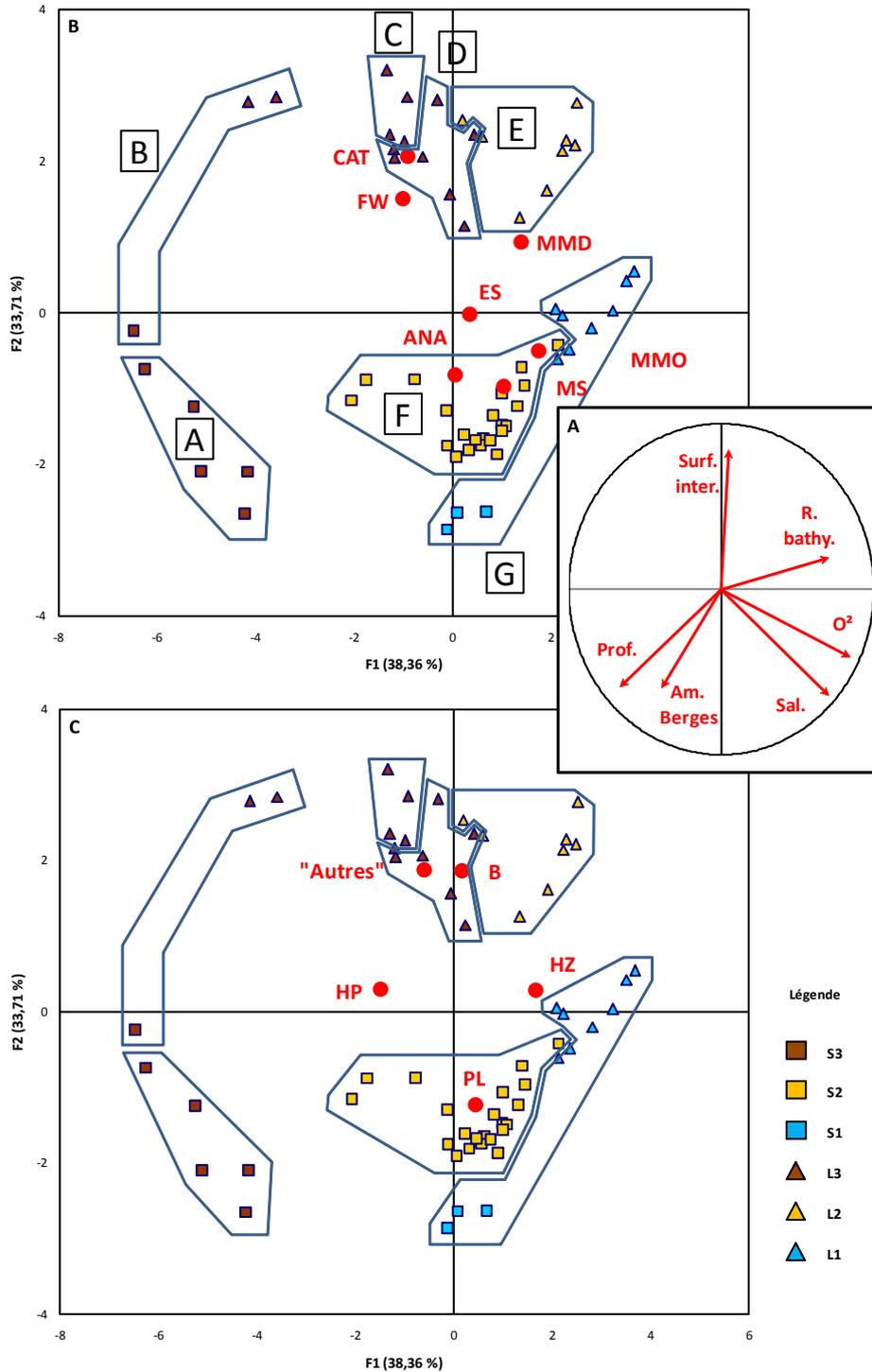


Figure 1.21 : (A) Cercle de corrélations sur les deux premiers axes de l'ACP (% de l'inertie totale) des variables environnementales mesurées au moment des campagnes de pêche et de quelques descripteurs de la morphologie des habitats dans la zone d'influence de la salinité de l'estuaire de la Seine et de la Loire (Surf. Inter. = surface intertidale, R. bathy. = rapport bathymétrique entre la surface des fonds de [0 à -2m] et la surface de la profondeur du chenal de navigation, Am. Berges = % aménagement des berges). La longueur des vecteurs associés à chaque variable correspond à leur contribution absolue pour la détermination des axes. (B & C) Représentation des observations (stations) selon les groupements obtenus par la classification avec la méthode de Ward à partir de la matrice de distance de Bray & Curtis et positionnement des variables supplémentaires que sont respectivement les CPUE numériques moyennes des guildes écologiques puis trophiques. Les stations sont regroupées par code couleur selon leur appartenance aux différents tronçons géographiques définis dans le texte.

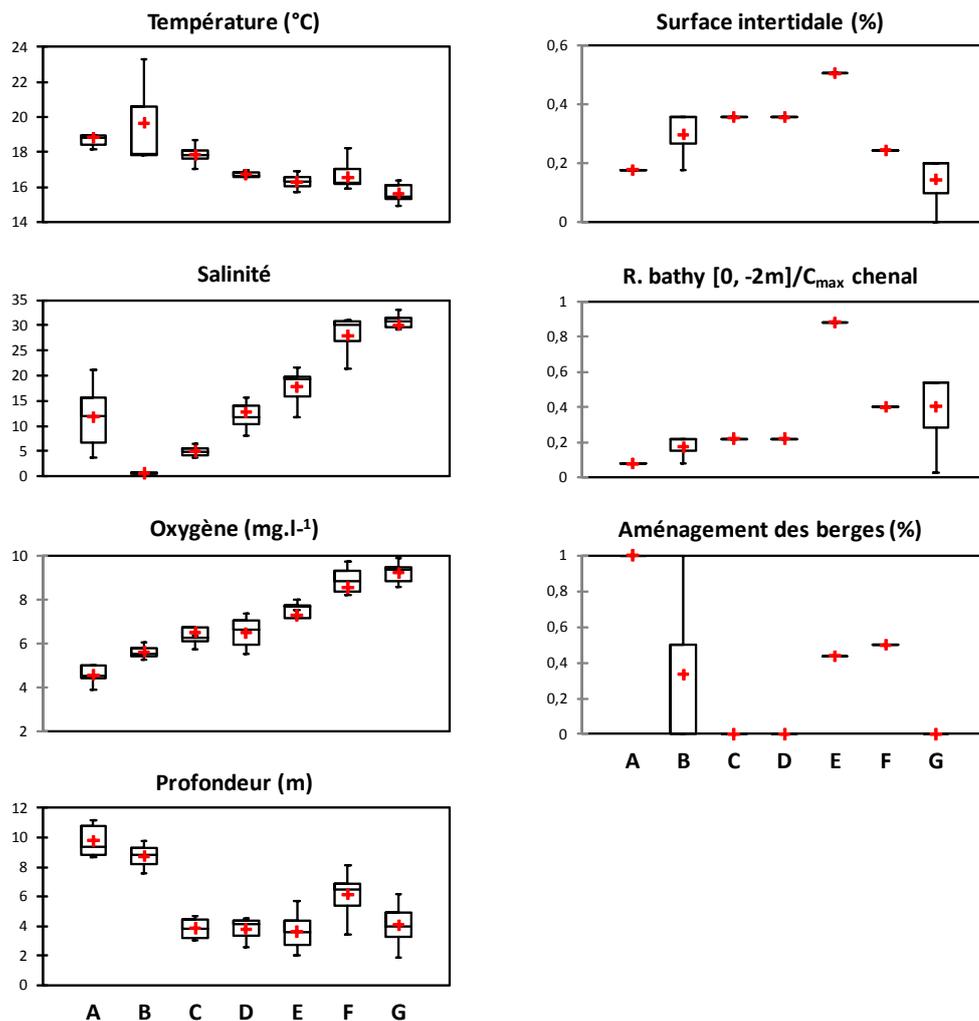


Figure I. 22 : Diagrammes en boîte des groupements issus de la classification ascendante hiérarchique réalisée sur la matrice des variables environnementales mesurées en 2006 lors des échantillonnages de l'ichtyofaune dans la Seine et la Loire (moyenne pour les campagnes de printemps et d'automne) auxquelles sont ajoutées des paramètres descriptifs de la morphologie des habitats.

Dans ce secteur, les assemblages d'espèces, bien que révélant certains points communs, ont des structures globalement différentes. En effet, les Clupeidae sp, *C. harengus*, *P. minutus*, *P. platessa* et *T. luscus* sont les plus structurantes en Seine, mais il s'agit surtout dans la Loire de *T. luscus* et *S. solea*.

Les gradients hydrologiques mesurés au moment des prélèvements influencent de façon significative la répartition longitudinale des CPUE numériques des assemblages d'espèces classés en guildes fonctionnelles (Tableau I.14). A cette échelle d'observation plus restreinte, on remarque une relation négative avec la salinité et l'oxygène pour les guildes écologiques FW et CAT. La relation est du même type vis-à-vis de la profondeur pour les guildes MMO et MMD. En revanche, les corrélations positives des poissons MMO et MS avec la salinité et l'oxygène sont plus classiques.

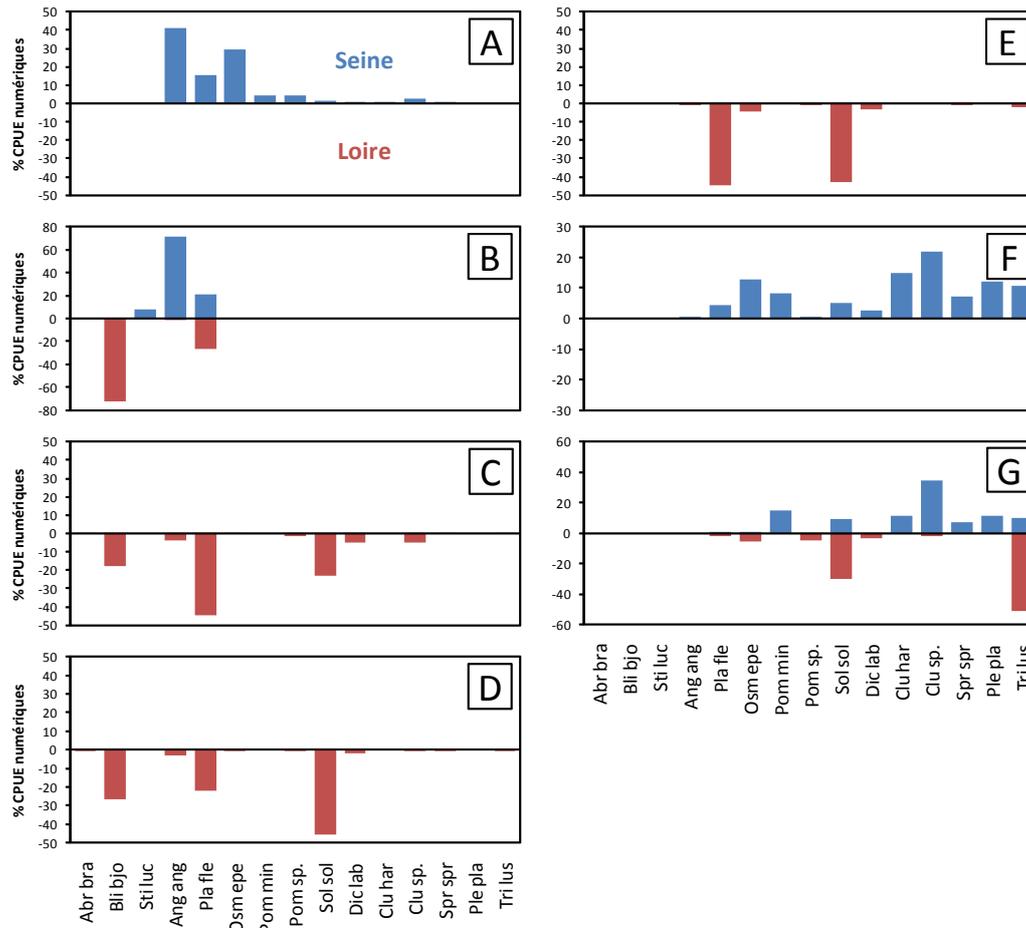


Figure I.23 : Comparaison de la structure des assemblages d'espèces entre la Seine (bleu) et la Loire (rouge) pour les groupements issus de la CAH sur les variables environnementales dans la zone d'influence de salinité des deux sites.

Tableau I.14 : Matrice de corrélation (r de Spearman, $n = 60$) établie entre les moyennes par station (printemps – automne) des variables hydrologiques mesurées lors des campagnes d'échantillonnage de l'ichtyofaune dans zone d'influence de la salinité de la Seine et la Loire (teneur en oxygène dissous, salinité; température, profondeur), les descripteurs de la morphologie des habitats (voir définition dans le texte) et les moyennes par station des abondances numériques normalisées pour les assemblages d'espèces classées en guildes écologiques et écotrophiques.

	Variables	Surf. Inter.	R. bathy	Am. Berges	Oxygène	Salinité	Profondeur	ΔZ
Guildes écologiques	FW	0,34	-0,43	-0,41	-0,42	-0,63	-0,10	0,17
	CAT	0,63	-0,15	-0,29	-0,67	-0,80	-0,23	0,30
	ANA	-0,05	0,16	0,45	-0,10	0,09	0,21	-0,10
	MS	-0,40	0,20	-0,23	0,55	0,63	-0,12	-0,22
	MMO	-0,17	0,37	-0,23	0,46	0,57	-0,27	-0,13
	MMD	0,50	0,19	-0,50	0,02	-0,06	-0,60	0,57
	ES	0,02	0,00	-0,07	-0,08	-0,02	-0,11	0,03
Guildes trophiques	B	0,58	0,00	-0,64	-0,34	-0,45	-0,43	0,32
	HP	0,01	-0,48	-0,01	-0,48	-0,40	0,24	-0,17
	HZ	0,06	0,25	-0,47	0,17	0,17	-0,55	0,32
	PL	-0,19	-0,05	0,31	0,13	0,33	0,10	-0,15
	"Autres"	0,56	-0,14	-0,50	-0,36	-0,55	-0,36	0,35

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$

Excepté pour la guildes ES, des corrélations significatives existent également entre la morphologie des habitats et chacune des autres guildes écologiques. L'abondance des poissons FW, CAT et MMD tend à augmenter à l'intérieur des tronçons comprenant de vastes zones intertidales (L2). Il est logique qu'à l'inverse, ces mêmes guildes fassent l'objet d'une relation négative avec le degré d'aménagement des berges.

S'agissant des guildes trophiques, les corrélations négatives avec la salinité et l'oxygène correspondent aux guildes B, HP et « Autres », la guildes PL étant la seule à être reliée positivement avec la salinité. Les abondances numériques des guildes B et « autres » sont négativement influencées par l'augmentation de la profondeur, mais elles le sont positivement par l'importance des surfaces intertidales et parallèlement par un moindre degré d'aménagement des berges. La profondeur et le niveau d'aménagement des berges ont des effets semblables sur la guildes HZ à celui des guildes précédentes.

On remarque enfin que la position transversale de l'échantillonnage (ΔZ) est un paramètre à prendre également en considération. Le fait de se rapprocher de la berge et d'échantillonner sur des cotes bathymétriques voisines de la zone de balancement de marée influence de façon positive les abondances numériques des guildes écologiques CAT et MMD ainsi que celles des guildes trophiques B, HZ et « autres ».

Les faibles salinités et teneurs en oxygène dissous caractérisent l'amont des deux sites mais dans ce secteur, l'ampleur des surfaces intertidales et celle des berges naturelles se rapportent essentiellement à l'estuaire de la Loire (Figures I.21 & I.22), corrélées positivement aux abondances de *B. bjoerkna* et *P. flesus* (Tableau I.15). Alors que *B. bjoerkna* semble peu réactive aux variations de profondeur, *P. flesus* et *A. brama* sont quant à elles plus abondantes dans de faibles colonnes d'eau et pour une cote bathymétrique faible par rapport à la cote bathymétrique maximale du chenal (ΔZ proche de 1). Deux autres espèces dont les plus fortes abondances proviennent aussi de la Loire, à savoir les MMD *S. solea* et *D. labrax*, sont moins sensibles à la teneur en oxygène mais sont aussi corrélées positivement avec les vastes surfaces intertidales, les berges naturelles, les faibles colonnes d'eau et un ΔZ proche de 1.

A l'inverse, *C. harengus* provient seulement de l'estuaire de la Seine. Son abondance est corrélée positivement avec la salinité, la teneur en oxygène, la profondeur et l'aménagement des berges, mais négativement avec l'ampleur de la surface intertidale.

Pour les espèces estuariennes du genre *Pomatoschistus*, on remarque des relations inversées entre les deux estuaires. Dans la Loire, l'abondance de *Pomatoschistus sp* est corrélée positivement avec les faibles colonnes d'eau et les tendances sont identiques à celles de *S. solea*, *D. labrax* et *P. flesus* pour les caractéristiques morphologiques des habitats connexes et la position transversale de l'échantillonnage par rapport à l'axe du chenal (ΔZ). Dans la Seine, les tendances obtenues pour *P. minutus* sont identiques à celles de *C. harengus*, les abondances de cette espèce étant toutefois les seules à augmenter de manière significative vers le centre du chenal et la cote bathymétrique maximale (ΔZ).

Tableau I.15 : Matrice de corrélation (r de Spearman, n = 60) établie entre les moyennes par station (printemps – automne) des variables hydrologiques mesurées lors des campagnes d'échantillonnage de l'ichtyofaune dans zone d'influence de la salinité de la Seine et la Loire (teneur en oxygène dissous, salinité; température, profondeur), les descripteurs de la morphologie des habitats (voir définition dans le texte) et les moyennes par station des abondances numériques normalisées pour les principales espèces de chacun des deux estuaires.

Variables	Surf. Inter.	R bathy	Am. Berges	O ²	Salinité	Profondeur	ΔZ	
FW	<i>Blicca bjoerkna</i>	0,39	-0,36	-0,46	-0,33	-0,16	0,19	
	<i>Abramis brama</i>	0,21	-0,20	-0,25	-0,20	-0,30	-0,28	0,32
	<i>Stizostedion lucioperca</i>	-0,19	-0,19	0,22	-0,18	-0,22	0,21	-0,18
CAT	<i>Anguilla anguilla</i>	0,28	-0,41	-0,02	-0,69	-0,70	0,09	0,08
	<i>Platichthys flesus</i>	0,68	-0,06	-0,39	-0,56	-0,72	-0,34	0,36
ANA	<i>Osmerus eperlanus</i>	-0,09	0,19	0,50	-0,04	0,13	0,23	-0,15
ES	<i>Pomatoschistus minutus</i>	-0,39	-0,15	0,43	0,15	0,40	0,45	-0,40
	<i>Pomatoschistus sp.</i>	0,38	0,23	-0,31	-0,26	-0,39	-0,44	0,36
MMD	<i>Solea solea</i>	0,54	0,26	-0,57	-0,12	-0,19	-0,57	0,54
	<i>Dicentrarchus labrax</i>	0,51	0,24	-0,31	-0,02	-0,28	-0,55	0,72
	<i>Clupea harengus</i>	-0,30	-0,09	0,53	0,28	0,53	0,39	-0,23
	<i>Sprattus sprattus</i>	0,01	0,16	0,09	0,36	0,37	-0,11	0,05
	<i>Clupeidae sp.</i>	-0,23	-0,30	0,10	0,16	0,27	0,09	-0,11
MMO	<i>Pleuronectes platessa</i>	-0,33	0,05	0,07	0,43	0,61	0,08	-0,25
	<i>Trisopterus luscus</i>	-0,17	0,47	-0,18	0,40	0,57	-0,15	-0,21

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$

4. Discussion

4.1. Structure des assemblages d'espèces

4.1.1. Richesse taxonomique et effet latitudinal ?

A l'échelon européen, Nicolas et al (2010) n'observe pas d'effet significatif de la latitude sur la richesse spécifique de 135 estuaires du Nord-Est Atlantique. Malgré un nombre de taxons tout à fait comparable entre la Seine et la Loire pour les poissons d'origine marine, les résidents estuariens et les espèces diadromes, il existe pour les poissons d'origine marine une variabilité taxonomique qui peut être mise en relation avec la répartition biogéographique des espèces. En effet, la Loire se situe approximativement à la limite latitudinale entre les assemblages de poissons de la zone Atlantique-Méditerranée et celle de la zone Atlantique Nord-Est (Briggs, 1974 ; Wheeler, 1978).

De fait, certaines espèces observées uniquement en Seine sont typiques de l'Atlantique Nord-Est telles que *Clupea harengus* et *Agonus cathaphractus* (Whitehead, et al, 1986 ; Froese & Pauly, 2004 ; Power & Atrill, 2002). En revanche, d'autres comme *Buglossidium luteum* et *Dicologlossa cuneata* sont classées en tant qu'espèces de la partie sud du Golfe de Gascogne (Hermant et al, 2010). En comparant les résultats de cette étude avec ceux de Marchand et Elie dans la Loire (1983), on remarque en 2006 la disparition de deux espèces à savoir *Merlangius merlangus*, l'une des principales espèces démersales en Loire au début des années 1980 et *Limanda limanda*, plus rarement observée dans l'estuaire ligérien. Les observations ponctuelles faites dans le cadre de cette étude doivent être resituées dans le contexte tendanciel du réchauffement climatique (Perry et al, 2005) constaté également dans le Golfe de Gascogne (Poulard & Blanchard, 2005 ; Desaunay et al, 2006 ; Hermant et al, 2010). Ce dernier pourrait en effet expliquer l'apparition de certaines espèces en Loire telle que *D. cuneata*, absente en 1983, mais en augmentation dans le golfe de Gascogne (Hermant et al, 2010). A l'inverse, d'autres espèces s'en trouveraient pénalisées comme *L. limanda*, *Pleuronectes platessa* (Desaunay et al, 2006 ; Hermant et al, 2010) et *M. merlangus* (Poulard & Blanchard, 2005). Au vu des abondances significatives observées en Seine pour *B. luteum*, son absence en Loire est plus surprenante.

Selon Mahé, (2002), la salinité et la nature du substrat seraient les principaux facteurs susceptibles d'expliquer la variabilité géographique des abondances de ce poisson plat au débouché des principaux fleuves du Golfe de Gascogne.

L'effet de la latitude sur la composition qualitative des assemblages d'espèces d'origine marine est donc visible et ne peut être ignoré, y compris pour une variabilité latitudinale relativement réduite. Les espèces concernées étant généralement marginales en abondance, ce facteur n'a que peu d'effet sur la structure quantitative des assemblages d'espèces.

4.1.2. Abondances et limites de l'approche par guildes fonctionnelles :

L'intérêt d'utiliser les guildes fonctionnelles ne semble plus à démontrer au vu de la multiplication des travaux exploitant désormais cette démarche à travers le monde. Pour autant, qu'il s'agisse d'appréhender le fonctionnement des estuaires vis-à-vis de l'ichtyofaune selon une approche comparative ou bien d'exploiter les guildes fonctionnelles à l'échelle d'un seul estuaire, la pertinence des résultats repose toujours en final sur le degré de flexibilité d'assignation d'une espèce au sein d'une guildes ou d'une autre (Thiel et al, 2003 ; Lobry et al, 2003 ; Elliott et al, 2007 ; Franco et al, 2008 ; Nicolas et al, 2010b). Les résultats de cette étude résultent donc aussi d'un choix liminaire sur le classement des espèces au sein des guildes d'usage et de type de ressource alimentaire. En effet, les estuaires de la Loire et de la Seine ne bénéficient pas du même niveau de connaissance sur l'écologie des espèces présentes (e.g. gobiidés et espèces sans intérêt commercial).

P. flesus, est ici classé en tant qu'espèce CAT en référence au classement réalisé par le groupe d'expert national dans le cadre de la déclinaison française de la DCE « masses d'eau de transitions ». On peut agréer ce classement dans la mesure où les recherches effectuées tant en Manche qu'au niveau de l'estuaire de la Loire (Masson, 1987) montrent que les sites de ponte sont effectivement situés en mer (Masson, 1987 ; Van der Land, 1991 ; Grioche, 1998). Pour cette raison ce classement semble plus judicieux que celui en résident estuarien ES (e.g. Elliott et al, 1990 ; Elliott & Devailly, 1995 ; Elliott & Hemingway, 2002 ; Lobry et al, 2003 ; Selleslagh et al, 2009). Toutefois, comme le mentionnent Elliott et al (2007), il n'existe pas de certitude que l'espèce ait obligatoirement besoin d'une phase en eau douce pour accomplir son cycle biologique.

On peut alors considérer *P. flesus* comme une espèce d'origine marine dépendante des estuaires (MMD) lors de sa phase juvénile, ce classement étant aussi proposé par Thiel & Potter (2001), Martinho et al (2007), Franco et al (2008) ou encore Franca et al (2009). L'assignation du gobiidé *P. minutus* au sein de la guildes ES est également tout à fait discutable, notamment au vu des travaux de Mouny (1998) dans la Seine qui montrent que les larves proviennent de la mer. *P. minutus* pourrait donc être rangé au sein de la guildes MMD comme le proposent aussi Franco et al (2008). Toutefois, en l'absence dans la Loire du même niveau de connaissance sur cette espèce, on a utilisé ici le même référentiel que pour *P. flesus*, à savoir le classement « DCEE ».

Les incertitudes qui subsistent à l'échelon local sur l'assignation des espèces au sein des guildes fonctionnelle contribuent à affaiblir l'approche fonctionnelle à l'échelle d'un estuaire. Ce sujet est d'autant plus sensible lorsqu'on exploite également les guildes trophiques, qui reposent sur des travaux fastidieux rarement entrepris sur chaque estuaire et encore moins sur chacune des espèces inventoriées. Ainsi *P. flesus* est identifié en tant qu'espèce benthophage (B) par Franco et al (2008), mais en tant que « invertebrate feeder » (IF) par Lobry et al, (2003) et França et al (2009). Elliott et al, (2007) soulignent quant à eux le caractère opportuniste de l'espèce, c'est-à-dire sa capacité à s'alimenter à partir de différentes sources de nourriture (e.g. benthos endogé, crevettes épibenthiques, zooplancton), comme le mentionnent Masson (1987) et Costa et Elliott (1991).

Le classement sur les guildes d'usage effectué à l'échelon national dans le cadre de la DCE engendre une « globalisation » ayant forcément pour conséquence d'accroître les sources d'imprécision car une espèce est classée dans la même guildes quel que soit l'environnement. En particulier les notions de catadromie et de résidence estuarienne semblent être à affiner, à l'exemple de *P. minutus*, *P. flesus*, mais aussi de *A. anguilla*, à propos de laquelle la phase de croissance en rivière ne semble pas obligatoire (Tsukamoto et Arai, 2001 ; Tsukamoto et al, 2002). Afin de rendre l'approche par guildes plus performante, il serait intéressant, sur la base des travaux de Elliott et al, (2007), d'entreprendre une révision et une standardisation du classement selon des échelles biogéographiques plus restreintes que celles de l'Europe entière ou d'un pays, comme le mentionnent également Nicolas et al (2010b).

S'agissant de l'exploitation des guildes trophiques pour l'étude fonctionnelle des écosystèmes estuariens, on ne peut que reprendre les conclusions de Pasquaud et al (2008), qui mettent en exergue l'intérêt du couplage entre les méthodes basées sur l'analyse d'isotopes stables et celles plus classiques de la lecture directe de contenus stomacaux.

4.1.3. Pertinence des profils écologiques pour l'approche fonctionnelle des estuaires : un usage apparemment différencié des habitats présents

Les récents travaux réalisés à l'échelon européen comparent de façon quantitative les structures globales d'assemblages d'espèces entre les estuaires (Selleslagh et al, 2008 ; Nicolas et al, 2010ab) mais elles n'incorporent pas une approche spatialisée basée par exemple sur l'analyse de profils longitudinaux (e.g. Pomfret et al, 1991 ; Albaret et al, 2004) ou de différents types d'habitats (França et al, 2009).

La principale différence structurelle de l'ichtyofaune des estuaires de la Seine et de la Loire, qu'il s'agisse de la richesse taxinomique ou des niveaux d'abondances, s'exprime dans cette étude au travers de la guildes des poissons d'eau douce (FW). L'influence de l'aire biogéographique de répartition des espèces n'a toutefois pas d'effet sur cette guildes puisque les deux bassins hydrographiques appartiennent au même ensemble de l'ouest de la France (Pont et al, 2006).

La contribution des espèces FW à la richesse totale est de 9,1 % dans l'estuaire de la Seine, soit un résultat conforme à la situation « moyenne » des grands estuaires atlantiques européens (9 %) constatée par Nicolas et al, 2010b). En revanche, cette guildes est très diversifiée dans la Loire et sa contribution à la richesse totale (29,1 %) s'avère être du même ordre de grandeur que celle observée par Thiel et al, (2003) dans la partie saumâtre de l'estuaire de l'Elbe (24,1 %).

Selon Elliott et al, (2007), il est nécessaire de distinguer les espèces d'eau douce qui migrent souvent dans les estuaires (Fresh Water Migrants) de celles qui surviennent accidentellement dans ces systèmes (Fresh Water Stragglers). Cet éclairage permet de constater l'absence de FWS dans la Seine alors que cette guildes d'usage s'avère relativement diversifiée dans la Loire avec *Esox lucius*, *Barbus barbus*, *Alburnoides bipunctatus*, *Gobio gobio* et *Ictalurus melas*.

Selon Nicolas et al (2010b), les poissons d'eau douce, lorsqu'ils sont présents, ne représentent généralement qu'une fraction marginale des abondances totales (14,6 %), ce pourcentage étant d'environ 10 % dans les grands estuaires. Dans l'estuaire de la Seine, les FW ne contribuent qu'à 5,5 % des densités totales mais à l'inverse, l'estuaire de la Loire se démarque à nouveau par la contribution élevée de cette guildes d'usage (34,2 %).

A l'aval de l'estuaire ligérien, les eaux faiblement salées (oligohalines) sont en outre caractérisées par d'importantes densités de *Blicca bjoerkna*, déjà signalées par Marchand (1993) dans cet estuaire. Dans les eaux tidales oligohalines de l'estuaire de la Weser, Schuchardt et al (1993) mentionnent l'association de cette espèce avec *Abramis brama* et *Alburnus alburnus*. La transition d'espèces qui caractérise le domaine oligohalin est aussi souligné dans la Tamise, par Araujo et al, (1999), avec des assemblages dominés par les Cyprinidés à l'amont (*Rutilus rutilus*, *Leusciscus cephalus*, *Gobio gobio*) et les espèces euryhalines résidentes, diadromes et d'origine marine à l'aval. Les résultats obtenus en Seine s'écartent de ce schéma car les Cyprinidés sont totalement absents de la zone oligohaline et ne sont recensés qu'en amont de Rouen, c'est-à-dire uniquement dans le tiers supérieur du linéaire des EDT.

Dans les estuaires, la variabilité des abondances des poissons FW et diadromes (ANA, CAT) est généralement reliée à celle des apports d'eau douce (Potter & Hyndes, 1999 ; Thiel & Potter, 2001 ; Elliott et al, 2007 ; Martinho et al, 2007). Les conditions climatiques des estuaires atlantiques du sud de l'Europe engendrent des apports d'eau douce réduits expliquant ainsi la quasi absence des poissons FW en comparaison avec les systèmes plus au nord (Thiel et al, 2003 ; Franco et al, 2008 ; Nohrén et al, 2009 ; Nicolas et al, 2010b). Les résultats obtenus ne sont pas en contradiction avec cette tendance puisque en 2006, l'estuaire de la Seine fait l'objet de débits de fin d'hiver nettement inférieurs à ceux de la Loire.

Quoi qu'il en soit, à cette pauvreté apparente de l'estuaire de la Seine vis-à-vis des poissons FW correspond une contribution numérique très élevée des poissons CAT (54,2%) comparativement à la Loire (27,2%) et à la moyenne à l'échelon européen (22 %) mentionnée par Nicolas et al, (2010b). L'analyse par le prisme des guildes trophiques tend à confirmer un usage différencié des eaux douces tidales entre ces deux estuaires. L'apparente rareté en Seine des poissons planctonophages (PL) telle qu'*Alburnus alburnus* pose la question de la disponibilité du zooplancton consécutivement à la prolifération de certains mollusques filtreurs tel que *Corbicula fluminea* (Vincent & Brancotte, 2000 ; Brancotte & Vincent, 2002).

De même, la rareté de la macrofaune benthique du chenal aménagé entre la Mer et le port de Rouen (bij de Vaate et al, 2007 ; Costil, 1998ab) incite à confirmer une grande flexibilité alimentaire des poissons CAT qui se nourrissent dans ce secteur (e.g. Elliott et al, 2007 ; Pasquaud et al, 2008), à savoir *Platichthys flesus* et *Anguilla anguilla*. Ceci confère aux Eaux Douces Tidales (EDT) de la Seine une forte prépondérance de la chaîne trophique pélagique et hyperbenthique que l'on ne retrouve pas dans la Loire.

Malgré le peu de connaissances actuelles sur les assemblages d'espèces au sein des EDT, cette étude montre que ces habitats vérifient la notion d'écozone définie dans les estuaires par Attrill & Rundel (2002), dont Greenwood (2007) confirme la pertinence pour les communautés de necton. Considérée sous cet angle, il apparaît clairement que la notion d'habitats essentiels identifiés à l'aval des estuaires pour leur rôle de nourricerie (Beck et al, 2001 ; Stoner, 2003 ; Able, 2005) se prolonge également dans les eaux douces tidales. En effet, ce secteur hydrologique répond aussi à la définition d'une nourricerie dans le sens de son concept classique (Bergman et al, 1988, Pihl et al, 2002) :

« Ensemble d'espaces ou de subhabitats (e.g. zones subtidales, intertidales, bras morts, roselières... présents au sein de l'habitat générique « eaux douces tidales ») plus ou moins restreints et où les juvéniles d'une espèce passent un temps limité de leur cycle de vie pendant lequel ils sont spatialement et temporairement séparés des adultes. Leur survie y est améliorée par des conditions optimales pour l'alimentation, la croissance et/ou le refuge vis-à-vis des prédateurs. »

Cette définition est intéressante car elle permet d'inclure des habitats qui comportent des densités importantes de juvéniles, ce malgré une très faible contribution par unité de surface au recrutement des adultes (Beck et al., 2001 ; Cattrijsse & Hampel, 2006). Cet aspect suscite d'autant plus d'attention dans un contexte de discussion sur les stratégies de restauration. Ainsi, à l'exemple de la Loire, la prépondérance des stades juvéniles au sein des populations des principaux Cyprinidés tend à confirmer pour cette guildes d'usage la fonction de nourricerie des EDT estuariennes, y compris dans les eaux faiblement salées (oligohalin).

Dans la Seine, on peut s'étonner de l'absence de juvéniles de Cyprinidés. Quoi qu'il en soit les EDT de l'estuaire Normand peuvent être qualifiés d'habitats essentiels de nourricerie i), saisonniers pour les YoY de *Stizostedion lucioperca* (Cette étude ; Keith & Allardi, 2001 ; Thiel & Potter, 2001), ii), durant l'ensemble de la première année pour *Platichthys flesus* (Duhamel, données non publiées ; Freitas et al, 2009 , 1991, Kerstan, 1991 ; Beaumont & Mann, 1984) iii), pendant toute la phase de croissance pour *Anguilla anguilla* faisant l'objet d'une tactique de résidence dans les habitats estuariens (Tabouret et al, 2010 ; Costa et al, 2008 ; Daverat & Thomas, 2006 ; Feunteun et al, 2003).

Les assemblages d'espèces d'origine marine (MM) sont généralement dominants dans les grands estuaires européens avec une contribution de 32 % (Nicolas et al, 2010b). Les deux sites étudiés s'écartent faiblement de cette situation moyenne, la contribution des MM en Seine étant plutôt inférieure (30,8 %) alors que celle de cette catégorie dans la Loire est à l'inverse sensiblement supérieure (37,0 %). On retrouve également une très nette prépondérance des stades juvéniles qui caractérise l'importance des habitats estuariens en tant que nourricerie (e.g. Elliott & Dewailly, 1995 ; Potter & Hyndes, 1999, Costa et al, 2002 ; Elliott et al, 2007 ; Courrat et al, 2009).

Outre le fait que les abondances numériques des poissons migrants d'origine marine MM et des MMD soient dans la Seine respectivement 5,5 et 8,3 fois inférieurs à ceux de la Loire, la contribution de la guildes des MMD témoigne toutefois d'une structure relativement similaire puisqu'elle est de 35 % dans la Seine et de 43 % dans la Loire. Le second fait marquant de cette étude réside surtout dans le fait que les poissons benthophages représentant 70 % des abondances en Loire mais seulement 28 % en Seine.

A l'inverse, les contributions des poissons planctonophages sont respectivement de 2% et de 41 %. On retrouve en Seine une situation qui peut s'apparenter dans une certaine mesure avec celle de l'estuaire de l'Escaut également soumis à de fortes pressions anthropiques (Meire et al, 2005). On y retrouve en effet une prévalence des poissons planctonophages et une situation non optimale pour les poissons benthophages comparativement à des sites proches moins aménagés (Hamerlynck et al, 1993 ; Hamerlynck & Hostens, 1994).

Sur le plan spatial, les abondances maximales correspondent au domaine mésohalin à polyhalin dans la Loire mais au domaine poly à euhalin dans la Seine. Le secteur mésohalin de la Loire fait l'objet de fortes concentrations de juvéniles au printemps, principalement en poissons MMD qui tendent à migrer au cours de leur croissance estivale vers l'embouchure. Dans cet estuaire, les zones maximales de concentrations en juvéniles semblent stables au cours du temps puisqu'en 1993, Marchand y décrit déjà le même type d'organisation spatiale.

Bien que ce schéma ne soit pas vérifié dans tous les estuaires, la modélisation de l'organisation intra estuarienne des assemblages de poissons (Nicolas et al, 2010b) confirme l'importance du secteur mésohalin qui correspond aux maxima d'abondances totales avec de fortes concentrations de poissons d'origine marine. En dépit de pressions humaines multiples, l'estuaire de l'Escaut fait l'objet de la même tendance y compris pour des poissons benthiques tels que *S. solea* et *P. flesus* (Hostens, 2000). Cette organisation suggère que les espèces les plus dépendantes des estuaires et qui y pénètrent jusque dans les masses d'eau faiblement salées y trouvent les habitats appropriés pour leurs déplacements quotidiens associés aux phases d'alimentation et de repos.

4.2. Influence des facteurs environnementaux sur les patrons de répartition spatiale

De nombreux facteurs influencent la répartition spatiale des poissons dans les estuaires tidaux et leurs effets ont été examinés dans le monde entier, surtout par rapport à la salinité, à la température (e.g. Whitfield, 1994 ; Morin et al, 1992 ; Marshall & Elliott, 1998 ; Shervette, et al, 2007), à la turbidité . (e.g. Blaber & Blaber, 1980 ; Cyrus & Blaber, 1987) ou encore à la marée (e.g. Beyst et al., 2002 ; Greenwood & Hill, 2003 ; Childs et al, 2008). La multiplicité des variables environnementales auxquelles réagissent les poissons (Bruslé & Quignard, 2004) peut faire l'objet d'un classement selon trois grandes catégories. La première a trait aux caractéristiques climatiques de l'écorégion dans laquelle se situe l'estuaire étudié (e.g. température, débits fluviaux, marnage...) ; la deuxième concerne les particularités physiques, morphologiques et hydrologiques des habitats disponibles (e.g. quantité et diversité d'habitats, pressions anthropiques...) et la troisième se rapporte aux facteurs biotiques (e.g. reproduction, migration, sélection d'habitat...).

4.2.1. Température et variabilité des périodes de pontes

Les différences de taille moyenne entre les deux estuaires sont confirmées pour les poissons les plus abondants et communs aux deux estuaires. En premier lieu, ces écarts peuvent être rapportés à la variabilité des périodes de pontes des poissons sur les deux façades maritimes, qui engendrent un décalage des périodes de colonisation des habitats estuariens (Costa et al, 2002 ; Miller & Skilleter, 2006 ; Vinagre et al, 2009). Ce phénomène n'est pas sans incidence sur les densités de juvéniles observées de façon ponctuelle, comme le souligne également Courat et al (2009). A titre d'exemple, les larves de *P. flesus* colonisent l'estuaire de la Loire au mois d'avril (Masson, 1987), mais seulement au mois de mai en Manche orientale (Grioche, 1997). Il en est de même pour *D. labrax*, dont on considère que deux unités populationnelles sont à distinguer entre le Golfe de Gascogne et la Manche (Fritch, 2005). Selon Parlier (2006), les jeunes YoY issus des pontes en Manche sont plus jeunes que ceux du Golfe de Gascogne avec un décalage pouvant aller jusqu'à trois mois, c'est-à-dire des dates d'éclosion de fin février pour les captures faites dans les marais salés de l'estuaire de la Loire, mais seulement de fin mai pour celles issues du même type d'habitat en Seine. Dans la Loire, les jeunes *D. labrax* ont une taille moyenne en fin d'été (Lf) de $116,3 \pm 16,6$ mm, qui diffère peu des observations de Parlier en 2003 dans les chenaux de marée de ce même estuaire ($111,9 \pm 17,5$ mm). Au mois de septembre dans la Seine, tout se passe comme si la nouvelle cohorte privilégiait encore les chenaux de marée à pleine mer, la taille moyenne en 2003 ($49,65 \pm 8,97$ mm) étant nettement plus faible que celle de la Loire, expliquant ainsi les faibles effectifs de YoY capturés en limite inférieure des estrans lors de la seconde campagne de 2006.

Bien que peu d'information existe sur les périodes de pic de colonisation par les poissons FW dans les eaux douces tidales des estuaires, les différences de température observées lors des campagnes estivales incitent à penser que ce facteur engendre le même type de conséquences sur les abondances. De plus, cette source de biais peut se trouver accentuée si les échantillonnages se déroulent plus précocément sur l'estuaire dont la latitude est la plus élevée, ce qui est le cas pour la campagne d'automne.

4.2.2. Effet de la qualité de l'eau : l'oxygène dissous

A l'échelle de l'ensemble des deux estuaires, les poissons d'origine marine MM et anadromes ANA font l'objet d'une corrélation positive classique avec l'oxygène. En revanche il est étonnant que les poissons d'eau douce ne fassent l'objet d'aucune corrélation sur ce plan, tandis que les CAT sont corrélés négativement, comme l'observent également Meng & Ciccetti (2005) pour *P. flesus*.

Dans la zone de gradient de salinité, la répartition des poissons FW et CAT est corrélée négativement avec l'oxygène, suggérant ainsi que l'estuaire faisant l'objet de moins bonnes conditions d'oxygénation soit paradoxalement le plus densément peuplé. A la lumière des profils longitudinaux par guildes, on remarque que les poissons FW voient leurs densités diminuer vers l'aval des EDT dans la Loire alors que la tendance est inversée dans la Seine.

Pour les poissons CAT, les abondances les plus faibles en Seine proviennent du secteur le plus amont, également le mieux oxygéné. Une chute importante des densités est localisée dans la zone centrale, à l'aval de Rouen sur une quarantaine de kilomètres. L'évolution est différente dans la Loire avec un pic d'abondance localisé approximativement au centre de la zone d'étude, en amont de Nantes. Ces profils écologiques sont à mettre en relation avec ceux des teneurs en oxygène qui font apparaître une remarquable coïncidence spatiale entre les zones d'hypoxie et les plus faibles densités de poissons. Les valeurs minimales dans les zones concernées sont de $1,6 \pm 0,45 \text{ mg.l}^{-1}$ en Seine et de $0,30 \pm 0,08 \text{ mg.l}^{-1}$, dans la Loire en aval de Nantes sur une dizaine de kilomètres (tronçon L4).

Les poissons présents en milieu estuarien deviennent généralement stressés pour des teneurs en oxygène dissous inférieures à $4,0 \text{ mg.l}^{-1}$ (Poxton & Allouse, 1982 ; Marchand, 1993 ; Hamerlynck et al, 1993 ; Maes et al, 1998) malgré une variabilité importante suivant les espèces (Wannamaker & Rice, 2000). Dans les eaux douces cyprinicoles, la réglementation (Anonyme, 1973) fixe comme valeur guide une teneur minimale de 4 mg.l^{-1} . La survie au bout de 84 heures à 20°C n'est plus assurée pour *P. fluviatilis* en dessous de $1,25 \text{ mg.l}^{-1}$ et en dessous de $3,75 \text{ mg.l}^{-1}$ pour *C. carpio*.

Les conditions d'hypoxie n'ont pas la même origine dans les deux estuaires (Billen et Poulin, 1999 ; Marchand, 1993) mais sont récurrentes en condition estivale lorsque les eaux sont les plus chaudes et que d'autres facteurs (débit, turbidité, marée) agissent de façon concomitante pour accentuer l'impact de la dégradation de la qualité de l'eau (Billen & Poulin, 1999 ; Feunteun et al, 2007). Les chutes estivales d'oxygénation de l'eau constituent une barrière à la circulation des poissons qui n'a cependant pas la même incidence dans les deux estuaires. Dans la Seine, cela se produit uniquement dans les eaux douces tidales, c'est-à-dire en dehors de la nourricerie pour les poissons marins. Quoiqu'il en soit, les guildes affectées communément dans les deux estuaires sont les FW et les amphihalins (CAT & ANA). Cela se traduit par une chute des abondances (Seine), voire une disparition localisée de l'ichtyofaune lors des périodes les plus critiques (Loire). Les poissons de ces guildes évitent la zone d'hypoxie (Maes et al, 1998) et la circulation des espèces migratrices peut être bloquée (Möller & Scholz, 1991).

Dans la Loire, Marchand (1993) décrit ce phénomène comme étant aussi à l'origine d'une limitation de la fonction de nourricerie des eaux saumâtres, en bloquant comme dans la Weser (Maes et al, 1998) la pénétration des poissons MM vers les eaux les plus dessalées. Ces conditions peuvent aussi empêcher les déplacements des FWM et les contraindre à éviter la zone de stress (;) et dans le cas présent, à rester à l'aval de l'estuaire tant que la teneur en oxygène dissous n'est pas suffisante. Comme le démontrent Eby et al (2005), les périodes d'hypoxie altèrent la qualité des habitats estuariens de trois façons : i) cantonnement des poissons dans les eaux peu profondes mieux oxygénées, ii) contraction des habitats appropriés qui contraignent les poissons à se concentrer dans les zones spatialement réduites ayant pour conséquence possible une baisse de la croissance densité-dépendante, iii) mortalité accrue de la ressource alimentaire dans les eaux plus profondes les plus exposées à l'hypoxie.

4.2.3. Effet de la profondeur de la colonne d'eau

Dans les eaux douces, la profondeur moyenne de la colonne d'eau en Loire (L5) est de $1,6\text{m} \pm 0,6$ alors qu'elle est en Seine (S5) de $4,3\text{m} \pm 0,6$. Ceci expliquerait la corrélation négative avec les poissons FW. En effet il est désormais connu que les caractéristiques physiques et morphologiques des berges en milieu dulcicole peuvent procurer lorsqu'elles restent à l'état naturel des zones de frayères et de croissance pour les juvéniles (Schiemer & Spindler, 1989 ; Roux et Copp, 1993 ; Pont & Persat, 1990 ; Copp, 1997). Dans l'estuaire de la Seine la chenalisation de EDT contribue à réduire la quantité et la qualité des habitats disponibles jusqu'à sa limite amont (Cattrijsse et al, 2002 ; Morin, 2011). Ce n'est pas le cas dans la Loire où en amont de Nantes, le fleuve n'est quasiment plus navigué en été avec des berges entièrement naturelles et de nombreuses annexes hydrauliques (bras secondaires ou bras morts).

En revanche, dans les EDT, la corrélation positive des densités de CAT avec la profondeur est à relier à la situation de l'estuaire de la Seine dans le tronçon S4 jusqu'à Rouen. Le « corsetage » du fleuve par les endiguements couplés à son approfondissement ($P = 11,2\text{m} \pm 1,8$) confère à ce tronçon une particularité que l'on ne retrouve pas en Loire ($P = 4,4\text{m} \pm 0,5$). Ceci traduit le fonctionnement du système normand à la faveur d'un petit nombre d'espèces adaptées aux forts courants de marée (e.g. *P. flesus* et *A. anguilla*) et susceptibles d'alterner phases de repos et d'alimentation dans ce type d'environnement.

Dans la zone de gradient de salinité, ce ne sont pas les mêmes guildes qui sont les plus sensibles à ce paramètre : ce sont les poissons MMO et MMD dont les densités diminuent lorsque la profondeur augmente.

Cette relation est identique à celle que met en évidence Courat et al (2009) sur les densités de juvéniles MM pour 13 estuaires français. Ces auteurs interprètent les résultats du modèle numérique comme représentatifs d'un gradient longitudinal d'augmentation de la profondeur entre l'influence des eaux continentales et celle des eaux marines. A l'exemple de cette étude, il est toutefois possible que ce gradient soit inversé, comme c'est le cas dans la Seine (Spearman $r = -0,63$, $p = 0,0002$), alors que dans la Loire la relation n'est pas significative. L'état de la marée fait varier la hauteur de la colonne d'eau de façon d'autant plus significative que le marnage est important. Par ailleurs, la partie amont de la zone de gradient de salinité est caractérisée dans les deux estuaires par un resserrement naturel du fleuve, une augmentation des courants de marée, auxquels s'ajoutent dans la Seine des dragages réguliers destinés à entretenir la cote bathymétrique du chenal de navigation. La nécessité d'éviter les chalutages lors des plus forts courants (réduction de l'efficacité de l'engin sur le fond) incite à cibler l'échantillonnage de part et d'autre de la pleine mer qui, en Seine fait l'objet d'une « tenue du plein » d'environ deux heures.

Ces éléments contribuent à expliquer l'augmentation de la colonne d'eau en Seine sur le plan longitudinal, ce facteur se conjuguant alors à l'état de la marée pour influencer sur la position longitudinale de certaines espèces à l'intérieur de l'estuaire (Childs et al, 2008). Il conviendrait également de considérer les caractéristiques transversales de la morphologie des fonds. En effet, les gradients bathymétriques selon cet axe sont aussi susceptibles d'influencer directement ou indirectement (variabilité du courant à l'approche des berges) les distributions spatiales des assemblages d'espèces de par l'existence d'une plus ou moins grande diversité d'habitats (Allen & Baltz, 1997 ; França et al, 2009). Ainsi, dans les eaux douces tidales, plusieurs types de paysages aquatiques peuvent coexister et caractériser les zones rivulaires (Pihl et al, 2002) tels que les vasières, les roselières, les chenaux de marée (bras morts) ou différents types d'annexes hydrauliques. La rareté des Cyprinidés dans le chenal principal au niveau de l'agglomération rouennaise jusqu'à Elbeuf peut être mise en relation avec l'existence d'annexes hydrauliques (y compris les bassins portuaires), plus favorables aux poissons d'eau calme comparativement au chenal principal (Nicolas & pont, 1995 ; Thales et al, 1996 ; Copp, 1997 ; Stevens et al, 2010).

L'existence d'une corrélation négative significative entre les densités de poissons benthophages (B) et hyperbenthophages à tendance zooplanctonophages (HZ) et la profondeur tendrait alors à vérifier le peu d'intérêt des chenaux profonds pour ces guildes fonctionnelles, d'autant que les zones les plus profondes peuvent aussi être les plus mal oxygénées, comme c'est le cas en Loire en automne.

Toutefois Ryer et al (2010) testent l'hypothèse de refuge des eaux peu profondes pour les poissons plats et concluent que la profondeur absolue est un critère moins important que le caractère approprié ou non de l'habitat pour les juvéniles.

4.2.4. Effets de la morphologie des habitats rivulaires et zones connexes au chenal central :

A l'échelon européen, Cattrijsse et al (2002) estiment que durant le vingtième siècle, la surface totale d'une sélection de 22 estuaires a été réduite de 51%. Selon Elliott & Taylor (1989) et Mc Lusky et al, (1992), la perte de ces habitats est plus prononcée dans les zones peu profondes et son effet est disproportionnellement élevé. Contrairement à la Loire dont le cours du lit reste libre à l'embouchure, l'endiguement total de celui de la Seine a accéléré la formation d'importants bancs de sables latéraux auxquels s'ajoutent des dépôts de dragages permanents (Dauvin et al, 2006). Cette morphologie induite par les aménagements, outre le fait de générer des habitats sableux peu riches en benthos (Duhamel, 2001 ; Dauvin et al, 2006 ; Costa-Dias et al, 2010), engendre aussi des changements au sein de l'ichtyofaune (Young & Potter, 2003 ; Le Page et al, 2007 ; Rochette et al, 2010). L'accrétion permanente de ces bancs peut limiter la pénétration des poissons marins (Costa-Dias et al, 2010), expliquant ainsi que leur concentration maximale corresponde à la limite externe de la zone d'étude.

Cette étude montre néanmoins que les effets de l'aménagement des berges sur les assemblages d'espèces de la zone saline semblent nuancés. L'abondance des poissons FW, CAT et MMD s'en trouve réduite mais celle des ANA (*O. eperlanus*) est corrélée positivement aux endiguements. Ce poisson pélagique est en réalité peu dépendant des écotones latéraux, sa principale source de nourriture (zooplancton) se trouvant abondamment dans le chenal principal (Lardeux, 1986). L'effet négatif des berges aménagées sur la guildes CAT est étonnante, ses abondances maximales correspondant dans la Seine au tronçon le plus dégradé (S4). A ce niveau d'analyse, les guildes d'usage ne peuvent être exploitées de façon pertinente car elles risquent de fausser l'interprétation des résultats. En effet, les poissons CAT regroupent principalement deux espèces *A. anguilla* et *P. flesus*, dont les comportements au sein des masses d'eau de transition semblent différents. *P. flesus*, bien qu'ayant des affinités pour les estrans meubles riches en benthos (Summers, 1979 ; Masson, 1987) semble capable en Seine de séjourner en milieu profond et adoptent un comportement de transport tidal sélectif (Duhamel et al, 2006). Il n'en est pas de même pour le genre *Anguilla* car selon Silberschneider et al (2004), *A. australis* témoignerait de réelles préférences pour les substrats estuariens constitués d'enrochements, habitats très bien représentés dans le tronçon S4 de la Seine au pied des digues.

Ainsi, la morphologie liée aux différents degrés d'aménagements engendre des effets sur les communautés de necton rivulaires (Bilkovic et al, 2008). On observe dans le cas présent que les vastes zones intertidales limitrophes au chenal principal sont significativement favorables aux poissons des guildes FW, CAT et MMD, ce qui représente 86% de l'ichtyofaune totale pour les deux sites.

Les poissons benthophages, dont *S. solea* et *P. flesus* représentent à eux seuls 96% des abondances, sont significativement plus abondants à proximité des vasières intertidales, de même que *D. labrax* et les juvéniles du genre *Pomatoschistus*. Dans la Loire, ce type d'habitat peu profond est encore bien représenté en zone mésohaline, assimilé à une nourricerie saisonnière pour *S. solea* (Marchand et Elie, 1983). La disponibilité plus élevée des proies sur les zones de nourricerie tend à être reconnue (Nicolas et al, 2007 ; Vinagre et al, 2006 ; Wouters & Cabral, 2009) tandis que les juvéniles de *S. solea* et *P. flesus* témoignent d'un niveau de chevauchement élevé concernant leur alimentation et leur répartition spatiale, celle-ci étant maximale dans les eaux peu profondes (Vinagre et al, 2005). La corrélation des abondances numériques de *S. solea* avec le ratio petits fonds $[0m -2m]/[-2m - Zmax]$ est en accord avec les résultats de Rochette et al, (2010) qui modélisent les densités maximales des juvéniles pour les cotes bathymétriques comprises entre -3m et +3m (CMH). En Seine, les zones subtidales comprises entre 0 et -2m ne représentent que 7,8% de la zone subtidale dans le tronçon S3, l'essentiel de cette surface étant localisée dans le secteur oligohalin. En revanche, c'est en secteur mésohalin que se situent en Loire la majeure partie des 22% de petits fonds présents en L3.

La coexistence d'habitats structurellement propices et d'une ressource alimentaire adéquate contribue à améliorer la *fitness* des juvéniles sur les nourriceries (e.g. Laffaille et al, 1998 ; Laffaille et al, 2001 ; Stunz et al, 2002 ; Amara et al, 2007). Cependant le bon type d'habitat rivulaire (non altéré) n'est cependant pas suffisant pour assurer un haut niveau santé de l'écosystème (Partyka et al, 2008). Ces auteurs soulignent la nécessité de considérer l'habitat au sein de l'ensemble du paysage environnant et notamment le degré de connectivité des différents habitats entre eux. Ainsi, malgré une morphologie favorable, certains habitats ont parfois un très faible potentiel de colonisation par la faune. C'est le cas des petits fonds de l'estuaire de la Seine (S3), essentiellement sableux et presque dépourvus de faune benthique en raison des forts courants de marée. La connectivité longitudinale mais aussi transversale entre les habitats est déterminante dans les estuaires macrotidaux comme la Seine et la Loire, i) les poissons fréquentant les zones intertidales à pleine mer ayant besoin de refuges de basse mer, ii) de par l'existence de migrations vers les eaux plus profondes lorsque la taille des poissons augmente (Jones, 2002).

Dans l'estuaire de la Seine, la fragmentation latérale des habitats par les endiguements renforce le différentiel bathymétrique et hydrologique (courants) entre les milieux intertidaux résiduels et subtidaux. Cette fragmentation au détriment des zones intertidales peut conduire à une homogénéisation des communautés (Thrush et al, 2008), comme cela semble être le cas dans la zone mésohaline de l'estuaire de la Seine.

4.3. Effets de la variabilité du protocole d'échantillonnage

Certaines études insistent sur la nécessité de prendre en compte les effets des protocoles d'échantillonnage et les caractéristiques des estuaires sur les métriques ichtyologiques (Whitfield & Elliott, 2002 ; Mouillot et al., 2006 ; Roset et al., 2007). A l'exemple de la Seine et de la Loire, les prélèvements doivent donc être ciblés temporellement sur les pics d'abondances des juvéniles à l'échelon local, à défaut de quoi les abondances de l'estuaire le plus tardivement colonisé (Seine) peuvent se trouver fortement sous estimées. Néanmoins, Nicolas et al. (2010b) soulignent les avancées dans ce domaine dans le contexte d'application de la DCEE dans les masses d'eau de transition, notamment sur les engins de pêche employés, l'effort et les périodes d'échantillonnage. A l'exemple de cette étude, les EDT n'ont toutefois pas été échantillonnées avec le même engin puisqu'il s'agit du chalut à perche de 3m dans la Seine mais de celui d'1,6m dans la Loire, les maillages dans la poche étant aussi différents.

Cette différence peut être mise en relation avec l'écart important de profondeur de la colonne d'eau dans les EDT. Le petit chalut, de moindre poids (Le page & Girardin, 2005) peut être tracté à partir d'une embarcation légère de type zodiac alors que ce n'est pas le cas du chalut à perche de 3m. Les difficultés de navigation avec un chalutier en amont de Nantes sont probablement à l'origine des choix effectués. Il est toutefois indéniable qu'avec ce genre d'équipement, les eaux peu profondes des berges sont accessibles en Loire, alors qu'elles ne le sont pas dans la Seine avec un chalutier dont le tirant d'eau est de 1,7m.

Cet aspect est mis en évidence également dans la zone salée des deux estuaires échantillonnée cette fois avec le même engin. Le différentiel de cote bathymétrique sur la station de pêche et celle du chenal de navigation (ΔZ) est nettement supérieur en Loire qu'en Seine. Cette variabilité se trouve être corrélée positivement aux densités de poissons CAT (*P. flesus*) et MMD (*S. solea* et *D. labrax*) ainsi que sur le plan trophique aux poissons de type B, HZ et « Autres » (*A. brama*). L'influence de la position transversale des stations de pêche sur les abondances observées ne peut donc pas être exclue bien que l'endiguement de la Seine ne permette pas d'échantillonner dans les mêmes conditions que dans la Loire.

4.4. Etat actuel de l'estuaire de la Seine

Selon l'indice Poisson mis au point par Delpech et al, (2010), l'estuaire de la Seine se classe à l'avant dernier rang des 13 principaux estuaires français et c'est la Baie du Mont Saint Michel qui semble représenter le site de référence sur les métriques des assemblages d'espèces sélectionnées. Le score obtenu par la Baie du Mont Saint Michel apparaît discutable en raison i) de sa typologie de baie plus que de celle d'un estuaire, ii) d'apports d'eau douce très faibles, iii) de la quasi absence d'échantillonnage en zone subtidale. Si l'on ne tient pas compte de ce site c'est l'estuaire de la Loire qui obtient le meilleur classement. La difficulté de caractériser un estuaire « de référence » apparaît à nouveau au terme de cette étude. En effet, dans quelle mesure peut-on qualifier la situation ichtyo-écologique de l'estuaire de la Loire comme étant satisfaisante alors que ce travail rappelle les effets négatifs d'épisodes récurrents d'hypoxie sur sa fonctionnalité en tant que nurserie ?

Volontairement complémentaire à l'approche basée sur les pressions de contamination de Delpech et al (2010), cette étude met en exergue le rôle de la dégradation des habitats de l'estuaire de la Seine (pression d'aménagement sans doute la plus élevée par km² d'habitats estuariens) sur son mauvais état écologique.

Quatre aspects ressortent successivement de cette approche comparative :

- La fonctionnalité de corridor écologique est clairement mise en évidence bien que l'hypoxie saisonnière constitue vraisemblablement un frein à la libre circulation de l'ichtyofaune dans certains secteurs. Toutefois la richesse spécifique des eaux douces tidales est très faible et seul un nombre réduit d'espèces très tolérantes (principalement *P. flesus*, *A. anguilla*) remonte l'estuaire jusqu'à sa limite en amont.
- L'estuaire de la Seine semble faire l'objet d'une remarquable pauvreté en poissons d'eau douce. En se référant à la liste de référence pour les EDT² élaborée pour l'estuaire de l'Escaut par Breine et al, (2010), il apparaît que 70,6% des espèces n'ont pas été recensés en Seine dans le cadre de cette étude. Cela signifie-t-il que ces espèces en sont réellement absentes ? Est-ce que les juvéniles fréquentent des habitats qui n'ont pu être prospectés à partir du protocole « DCE » ? La profondeur et les courants de marée peuvent expliquer l'absence des Cyprinidés d'eau calme dans le chenal principal. Quelle est cependant la fonctionnalité des habitats rivulaires non prospectés dans cette étude ? Qu'en est-il de l'effet du batillage en Seine sur les juvéniles (Wolter et al, 2003 ; 2004) sachant que ce sont parfois plus de 40 convois par jour qui transitent entre Rouen et Poses ?

² Eaux douces tidales

Même si les habitats rivulaires sont relictuels dans certains secteurs, leur étude demeure d'un grand intérêt car même fragmentés, ces habitats peuvent contribuer de façon significative à la connectivité longitudinale et transversale de l'ensemble de la mosaïque.

- La dégradation de la fonctionnalité de nourricerie vis-à-vis des poissons marins est tendancielle et démontrée à l'aval de l'estuaire vis-à-vis de certains poissons plats (e.g. Le Pape et al, 2007 ; Rochette et al, 2010) et 38,5% des espèces de référence en zone haline n'y ont pas été recensées en 2006. Cette étude apporte un éclairage complémentaire et montre que la nourricerie est aujourd'hui spatialement prise « en étau ». Les endiguements en domaine mésohalin ont anéanti la capacité d'accueil de cette zone haline vis-à-vis des juvéniles de poissons plats alors qu'en Loire, sa contribution semble de premier ordre depuis près de 30 ans. Les possibilités d'extension des habitats essentiels de nourricerie vers l'aval semblent limitées, le système ayant atteint aujourd'hui un état de maturité avancé, devenant peu à peu un delta.

Les outils développés par la communauté scientifique permettent d'évaluer l'état de santé ichtyo-écologique des estuaires. La perspective d'atteindre le bon potentiel écologique suggère toutefois de prendre en compte, outre les pressions de contamination, des paramètres relatifs aux pressions directement exercées sur les habitats telles que la perte des habitats aquatiques estuariens et des zones intertidales depuis le début du 20^{ème} siècle, le score « benthos » y compris les « bruits de fond » permanents des activités humaines telles que les dragages et la navigation.

- La ponctualité de cette étude débouche sur la nécessité d'une meilleure approche de la variabilité temporelle des assemblages d'espèces (saisonniers et inter-annuels) et celle de compléter l'étude de la fonctionnalité des habitats en intégrant l'échantillonnage des zones rivulaires.

Annexe II

Evolution temporelle des assemblages d'espèces de poissons

A l'aval d'un estuaire aménagé :

Effets des facteurs hydrologiques et météorologiques

1. Introduction

Les conditions hydrologiques et physicochimiques des écosystèmes estuariens fluctuent sans cesse au cours du temps selon des échelles variables, allant de quelques heures (conditions tidales ou météorologiques), quelques mois (saisons), à plusieurs années (Mc Lusky, 1989). Malgré cela, les estuaires sont de grande importance pour de nombreuses espèces de poissons d'origine marine ou continentale (eau douce) ; ils jouent le rôle de nourricerie et abritent des habitats essentiels pour le renouvellement des populations de poissons marins et constituent des zones de transit incontournables pour les poissons migrateurs anadromes et catadromes (e.g. Blaber et al., 1989 ; Elliott et Dewailly, 1995).

A l'échelle de quelques mois à quelques années, les patrons temporels d'occupation par les poissons des habitats estuariens de nourricerie sont probablement les mieux connus jusqu'à présent. L'importance respective des fluctuations saisonnières et interannuelles dans la variabilité de la composition des espèces est souvent discutée (Potter et al., 1986. ; Maes et al., 1998 ; Methven et al., 2001 ; Thiel & Potter, 2001 ; Hagan & Able, 2003), aboutissant dans certains cas à une mise en évidence très claire de la prévalence de l'amplitude de variations saisonnières sur celle des variations interannuelles (Lobry et al., 2003).

Les problématiques environnementales récentes à l'échelon européen, (Directive Cadre Européenne sur l'Eau, Directive Cadre Stratégie Milieu Marin) et à l'échelon planétaire (changement climatique) conduisent depuis quelque temps à s'interroger sur la définition de situation de référence (Lobry et al., 2003) mais surtout à une meilleure compréhension des fluctuations interannuelles d'abondances des stocks d'espèces exploitées (Poulard & Blanchard, 2005 ; Brander, 2007 ; Rijnsdrop et al., 2009), y compris celles qui se rapportent aux stades juvéniles dans les estuaires (Attrill & Power, 2002). De fait, les évolutions à l'échelle pluriannuelle retiennent de plus en plus l'attention mais les informations de ce type sont encore fragmentaires au sujet des poissons dans les habitats estuariens. Parmi les données acquises, le suivi de centrales de production d'électricité est l'une des principales sources d'informations en Europe du Nord. La réactivité des peuplements de poissons aux fluctuations de température et à l'évolution de la qualité de l'eau (i.e. oxygène dissous) a pu y être montrée sur une période d'une dizaine d'années (Araujo et al., 2000 ; Power et al., 2000). A une échelle temporelle plus grande (30 ans), le changement climatique contribue lui aussi à l'évolution de l'abondance de certaines espèces (Henderson, 2007 ; Henderson & Bird ; 2010).

D'origine climatique ou anthropique, la variabilité interannuelle des débits fluviaux sur les abondances de poissons est un sujet peu abordé en tant que tel jusqu'au début des années 2000. Les travaux se multiplient ensuite rapidement sur ce thème, ce qui illustrent l'importance de ce facteur. Kimmerer (2002) propose un modèle conceptuel simple où les précipitations, et par conséquent les apports d'eau douce dans les estuaires, engendrent des modifications d'ordres physiques, chimiques et biologiques. Des effets sont soulignés également en ce qui concerne les modifications du paysage, de l'action des vagues et de l'activité solaire (Sklar & Browder, 1998). Plus généralement, trois catégories représentant respectivement les facteurs abiotiques, la réponse biologique et les conséquences économiques sont proposées dans le modèle de Meyneke en 2006. Dans son modèle, les conséquences négatives des réductions d'apports en eau douce au cours d'épisodes de sécheresse (e.g. Longue période de NAO positive) affectent non seulement la zone estuarienne mais aussi l'environnement côtier adjacent à de multiples niveaux, y compris les stocks exploités et la politique des pêches (Figure II.1).

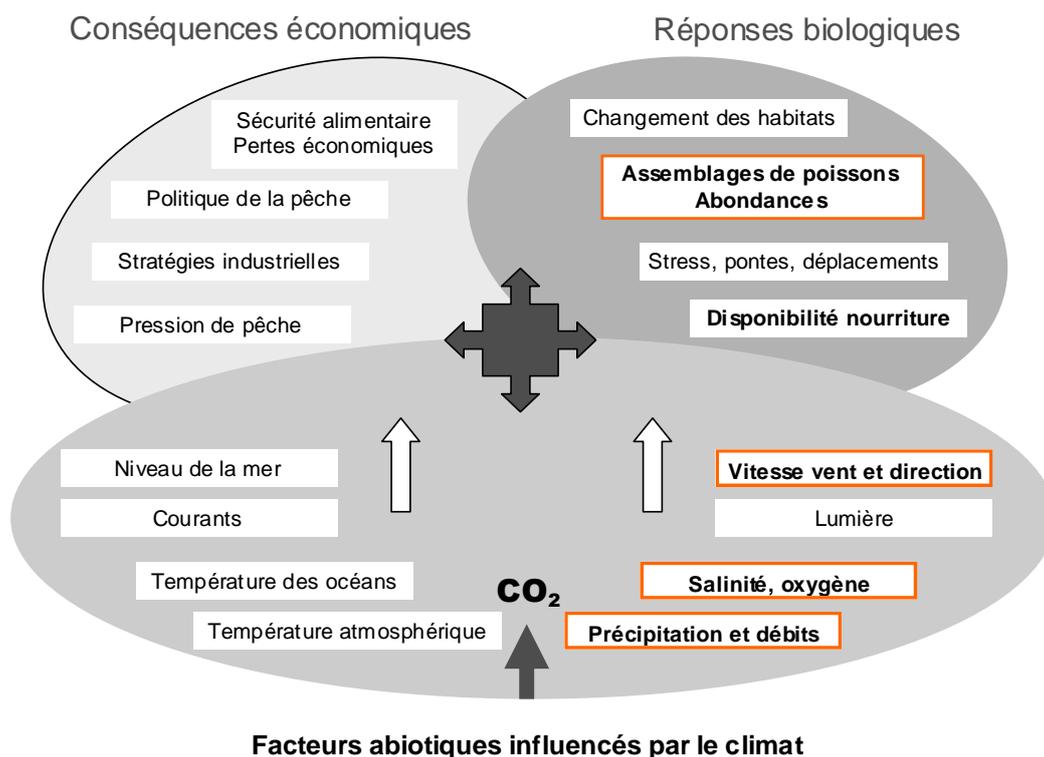


Figure II.1. : Modèle conceptuel (d'après Meynecke, 2006) des interactions complexes entre les espèces de poissons dépendantes des estuaires et les facteurs abiotiques dépendants du climat. Les problématiques abordées dans cette étude sont encadrées en couleur.

En effet, ce phénomène peut conduire à des conséquences multiples du point de vue biologique en affectant tous les niveaux trophiques par : i) une réduction de la qualité de l'eau (Pearce & Schumann, 2001), ii) des changements plus ou moins importants au sein des communautés benthiques (Attrill et al., 1996 ; Attrill & Power, 2000), zooplanctoniques (Islam & Tanaka, 2007 ; Marques et al., 2007), et ichtyologiques. Au Portugal, il a été montré que l'effet d'une réduction des apports en eaux douces sur les poissons se traduit par des effets notables au niveau des assemblages d'espèces (Costa et al., 2007 ; Martinho et al., 2007 ; Baptista et al., 2010), de la production des poissons résidents (Dolbeth et al., 2008), mais aussi du recrutement des juvéniles au sein des habitats estuariens de nurricerie (Vinagre et al., 2007 ; Vinagre et al., 2009 ; Martinho et al., 2009). Corollairement et faisant suite à de longues périodes de faibles débits, des apports d'eau douce brutaux peuvent engendrer une soudaine et très forte turbidité, aux conséquences néfastes sur la fonction de nurricerie (Gonzalez-Ortegon, 2010).

A ces effets s'ajoutent ceux des activités humaines, qui, au cours du siècle dernier ont particulièrement affecté les grands estuaires de l'Europe de l'Ouest au (Mc Lusky & Elliott, 1989 ; Cattrijsse et al., 2002). Cette tendance reste d'actualité dans de nombreux cas, à tel point qu'il devient parfois difficile au sein de tels anthroposystèmes de faire la part entre la variabilité d'origine naturelle et celle induite par l'homme (Elliott & Quintino, 2007).

L'estuaire de la Seine constitue un bon exemple à ce sujet car, de par son importance au niveau national, il se trouve particulièrement perturbé dans sa partie aval par l'extension des activités industrielles et portuaires, l'aménagement et l'entretien de son chenal pour la navigation, le développement d'infrastructures routières telles que le Pont de Normandie et plus récemment l'extension du Grand Port Maritime du Havre et le projet « Port 2000 » qui est venu s'implanter en 2005 sur la rive nord de l'estuaire (Dauvin, 2002 ; Dauvin et al, 2006).

Faisant partie des mesures compensatoires du projet, de nombreux suivis écologiques ont été entrepris pour étudier l'impact de Port 2000, l'un d'entre eux étant consacré spécifiquement à la crevette grise ainsi qu'aux juvéniles de poissons (de Roton et al., non publié). Le protocole de suivi est élaboré en adoptant la stratégie d'échantillonnage recommandée par Underwood (1992, 1994) de façon à inclure la variabilité spatiale (plusieurs stations dont certaines pouvant servir de références), saisonnière (plusieurs fois dans l'année) et interannuelle, c'est à dire avant, pendant et après l'aménagement.

Parmi les composantes biologiques qui composent les chaînes trophiques dans l'estuaire de la Seine, les peuplements benthiques sont étudiés depuis de nombreuses années tandis que plusieurs études ont été conduites sur le suprabenthos à l'occasion de la première étape du programme Seine-Aval (Mouny et al., 1998 ; Zouhiri et al., 1998 ; Dauvin et Desroy, 2005). Le travail le plus récent sur cette thématique se rapporte à l'impact de Port 2000 (Dauvin et al., 2010). Il aboutit finalement à mettre en exergue la difficulté d'attribuer les changements biologiques observés à l'effet de l'aménagement, ceci en raison d'une forte variabilité des débits de la Seine au cours des 9 années de suivi.

Les connaissances sur la dynamique temporelle des assemblages ichtyologiques restent en revanche faibles dans cet estuaire, les travaux sur les poissons s'intéressant jusqu'à maintenant surtout à la fonctionnalité des habitats essentiels de nourricerie vis-à-vis de certains poissons plats (Riou et al., 2001) dont principalement la sole (Gilliers et al., 2004ab ; Gilliers et al., 2006)

L'objectif général de cette étude est d'analyser l'évolution temporelle de l'ichtyofaune au cours de neuf années de suivi initiées en 2000 dans l'ensemble de l'estuaire aval (32 stations) en ayant recours à une exploitation des données basée sur le regroupement d'espèces aux comportements semblables : les guildes fonctionnelles définies par Elliott et Dewailly (1995) et adaptées par Franco et al., en 2008.

Deux questions sont traitées plus particulièrement :

- 1) En utilisant les guildes fonctionnelles écologiques et trophiques, comment s'exprime la fonction de nourricerie de l'estuaire de la Seine et comment cette fonction a-t-elle évolué au cours des dix dernières années au regard des assemblages d'espèces, de leurs richesses et de leurs abondances ? Quels sont les effets de variables hydrologiques et météorologiques sur l'évolution des principales guildes et quelles sont leurs significations dans le contexte de changement climatique ?
- 2) Pour une espèce anadrome pélagique : *Osmerus eperlanus*, dont les abondances ne sont plus significatives que dans l'estuaire de la Seine et de la Loire et qui à ce titre, peut être considérée comme emblématique à l'échelon national ; à quoi se rapportent les fluctuations d'abondances et de croissances depuis la récente réapparition de l'espèce dans l'estuaire de la Seine ?

2. Matériels et méthodes

2.1. Site d'étude

Selon la classification de Fairbridge (1980), reprise par Elliott & Mc Lusky (2002), l'aire d'étude se situe majoritairement dans l'estuaire marin c'est-à-dire dans la partie la plus en aval de l'estuaire (Figure II.2). Elle est délimitée vers la mer par une cote bathymétrique comprise entre -5m et -10m (cote marine du Havre ou CMH). La partie située à l'est de Honfleur se classe en revanche dans l'estuaire moyen, défini en tant que zone de mélange entre les eaux douces et salées. Sur le plan transversal, cette partie de l'estuaire se compose de trois secteurs distincts. La partie centrale comprend le chenal principal d'écoulement du fleuve, d'une largeur avoisinant 1000m et d'une profondeur pouvant atteindre 15m en pleine mer de vive-eau. Ce chenal, presque entièrement bordé par des digues, est plus profond dans sa partie sud régulièrement draguée pour les besoins de la navigation marchande vers Rouen : port maritime de l'estuaire fluvial à 120 km de la mer. De part et d'autre de ce chenal, les secteurs nord et sud sont occupés chacun par un chenal secondaire qui évolue entre des estrans meubles. La fosse nord s'étend plus profondément dans l'estuaire, jusqu'en amont du Pont de Normandie. Elle comprend sur son versant nord une vaste zone intertidale constituée de vasières (slikke) et de marais (schorre), qui s'étend entre Port 2000 et la limite est du secteur d'étude.

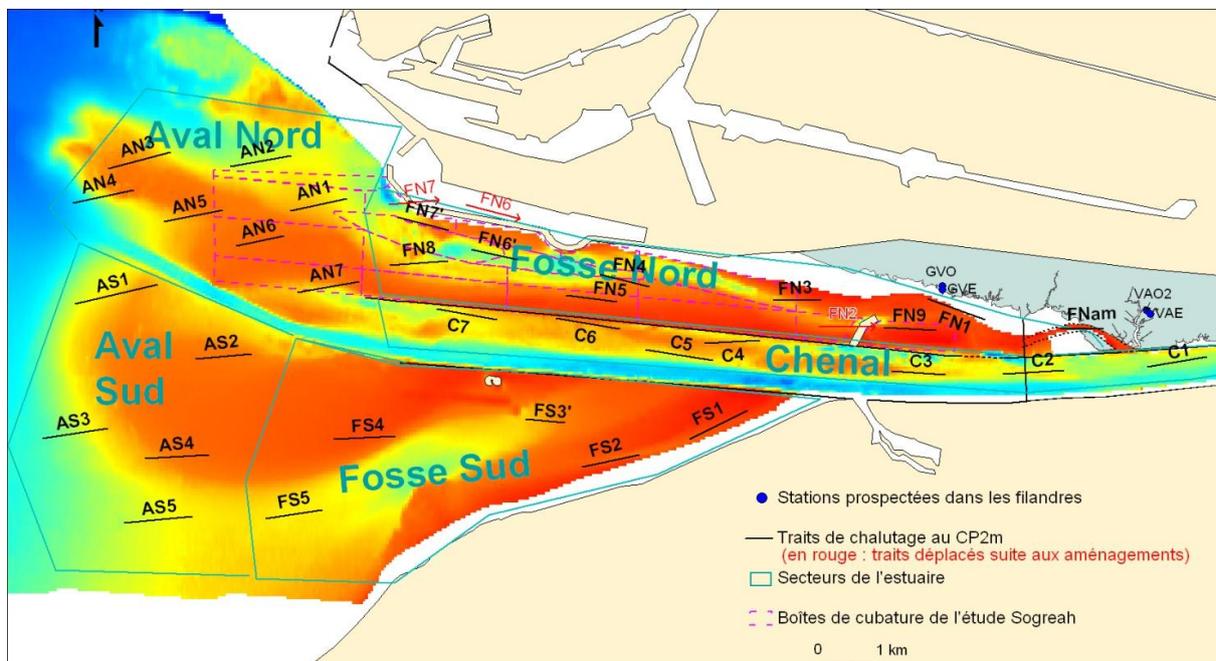


Figure II.1 : Cartographie de la zone d'étude à l'aval de l'estuaire de la Seine et position des stations d'échantillonnage.

Le fonctionnement hydro-sédimentaire de l'estuaire aval est richement renseigné dans la littérature scientifique (e.g. Vigarié, 1963 ; Germaneau, 1968 ; Avoine, 1981 ; Lesueur, 1999, Thouvenin et al., 1999 ; Lesourd, 2000, 2001 ; Delsinne, 2005 ; Deloffre, 2005). On rappelle simplement que la couverture sédimentaire, dominée par les sables et vases, est très variable dans l'espace et dans le temps. Les facteurs qui contrôlent la dynamique hydro-sédimentaire à l'embouchure sont la marée, le régime du fleuve et les conditions météorologiques (houle).

2.2. Procédure d'échantillonnage

Les stations de pêche sont définies de façon à étudier en premier lieu l'évolution de la fosse nord dans le contexte de l'extension Grand Port Maritime du Havre. Il s'agit en second lieu d'envisager une approche globale de cette partie de l'estuaire, permettant de relativiser les observations faites dans la fosse nord par rapport à d'autres secteurs tels que la fosse sud. Trente deux stations sont disposées sur les fonds meubles de l'estuaire aval dont 15 en fosse nord, 7 en bordure du chenal central et 10 dans la fosse sud (Figure II.2). Deux stations ont dû être déplacées consécutivement aux travaux d'aménagement. Il s'agit des stations FN6 et FN7, décalées vers le sud (FN6' et FN7'), en dehors de la nouvelle enceinte portuaire. La station FN2 a été également déplacée vers l'est, cette fois en liaison avec les mesures d'accompagnement du projet à vocation environnementale et la création d'un épi au droit de la digue submersible nord du chenal principal.

Les prélèvements sont centrés sur la période de colonisation de l'estuaire par les juvéniles de poissons, soit une campagne par mois de mai à octobre. Des campagnes d'automne et d'hiver ont également eu lieu lors des deux premières années, destinées à préciser la variabilité des niveaux d'abondance à l'échelle de l'ensemble d'une année. Excepté en 2000 et 2002 (tableau 1), l'étude se base sur six campagnes saisonnières du mois de juin 2000 au mois d'octobre 2008.

Les pêches ont lieu uniquement de jour lors de marées de coefficient moyen à partir d'un chalutier professionnel de 9m de long. Les fosses nord et sud sont prospectées depuis l'aval en condition de flot vers l'amont en condition de pleine mer, dont l'étale se prolonge durant 2 à 2h30. La partie centrale endiguée est prospectée à pleine mer et en début de jusant. L'engin de pêche est un chalut à perche de 2m muni d'un bourrelet à bagues et chaîne avec un maillage dans la poche de 5mm de côté. Il ne comporte pas de racasseur. Chaque station fait l'objet d'un prélèvement unique de 10minutes à 2,5 nœuds à contre courant, soit une distance moyenne de 800m et une surface d'environ 1 600m². Tous les poissons sont triés à bord.

Le dénombrement, les mesures de poids et de taille sont également faits à bord, excepté pour les petites espèces et les stades juvéniles inférieurs à 40mm qui sont conservés au frais avant d'être conditionnés au congélateur à -20°C. Les mesures de taille (longueur à la fourche LF) sont effectuées au mm près.

2.3. Données environnementales

Chaque station fait l'objet d'un prélèvement d'eau au fond en fin de trait. Les paramètres mesurés sont la température de l'eau et la salinité. Les débits journaliers de la Seine depuis 1941 et les températures de l'eau mensuelles pour la période 2000 à 2008 ont été obtenus auprès du GIP Seine-Aval (<http://seine-aval.crihan.fr>). Les conditions météorologiques se rapportant à la vitesse et à la direction du vent au moment des prélèvements proviennent de la station météorologique du Cap de la Hève (N° 76552001 – altitude 100m).

2.4. Analyse des données

Les informations relatives aux descripteurs hydrologiques et météorologiques sont caractérisées pour chaque prélèvement. Les valeurs se rapportant au débit et au vent sont par conséquent identiques pour toutes les stations échantillonnées le même jour.

Les débits moyens annuels sont calculés sur la base des données journalières mesurées au barrage de Poses (limite amont de l'estuaire à 160km de la mer). Afin d'estimer les apports réels dans l'estuaire aval au moment des campagnes de pêche, les valeurs sont corrigées en fonction de l'abaque de durée d'écoulement moyen du débit entre Poses et Tancarville (Dupont, 2001).

Les données relatives au vent correspondent aux mesures horaires au sein d'une plage journalière comprise entre 04h et 19h. La direction du vent en degrés/rose de 360° est transformée en degrés radians puis décomposées en vecteurs ouest-est (sinus de l'angle) et sud-nord (cosinus de l'angle).

La structure des communautés a été analysée en se basant sur les guildes écologiques et écotrophiques définies par Elliott & Dewailly (1995), Elliott et al. (2007), modifiées par Franco et al. (2008), ce qui permet de regrouper les espèces suivant des traits communs de leur usage des habitats estuariens : espèces marines adventices (MS), espèces marines migrantes (MM), espèces anadromes (ANA), catadromes (CAT), résidentes (ES) et poissons d'eau douce (FW). Dans cette étude, les poissons migrants d'origine marine ont été dissociés en deux guildes distinctes, les espèces marines dépendantes des estuaires (MMD) et les espèces marines opportunistes (MMO).

S'agissant du type de ressource alimentaire exploitée par l'ichtyofaune, la classification s'avère plus délicate dans la mesure où un certain nombre d'espèces peuvent appartenir à des guildes différentes au cours de leur cycle de vie. Afin de simplifier cette approche, seulement quatre guildes trophiques ont été retenues parmi les 8 définies par Franco et al. (2008).

Il s'agit des espèces benthivores (B), englobant les poissons microbenthivores et les macrobenthivores qui se nourrissent sur le fond d'organismes benthiques, épibenthiques ou hyperbenthiques, espèces planctonophages (PL) s'alimentant de zooplancton dans la colonne d'eau, espèces hyperbenthivores à tendance zooplanctonophage (HZ) se nourrissant juste sur ou au dessus du fond surtout d'invertébrés mobiles et de zooplancton, espèces hyperbenthivores à tendance piscivores (HP) exploitant des proies plus grandes y compris des poissons.

Les données se rapportant à l'ichtyofaune sont exprimées dans un premier temps par les moyennes pour chaque campagne en richesse spécifique ainsi qu'en abondance numérique (nombre d'individus par 10 000m² et pondérale (g de poids frais pour 10 000m²). Les incertitudes de détermination qui subsistent pour certaines espèces (Clupéidés, Gobiidés) en dessous de 40mm (Lf) ont conduit à distinguer cette catégorie dans la liste faunistique.

Afin de tester l'hypothèse de l'influence des conditions hydroclimatiques antérieures à la période de suivi sur les niveaux d'abondance de l'ichtyofaune lors de la saison « chaude », les moyennes mensuelles des débits et des températures de l'eau des mois de février à mai puis de fin d'hiver (mars-avril), au printemps (avril-mai) et au moment du suivi (juin-octobre) sont étudiées par année dans un second temps au regard des maximum d'abondances numériques par guildes pour chaque année. Une approche similaire est conduite pour l'étude de la variabilité interannuelle de l'abondance numérique et du taux de croissance des juvéniles d'éperlan.

Les juvéniles d'éperlan nés dans l'année en cours (i.e. G0 ou YoY) ont une gamme de taille qui est déterminée par les histogrammes de distribution d'effectifs par classe de taille pour chaque campagne. La taille moyenne est ensuite calculée pour la gamme de taille correspondante au G0. Le taux de croissance absolu (AGR mm.jour⁻¹) est déterminé entre chaque campagne à partir du moment où la nouvelle cohorte est suffisamment bien représentée sur la zone d'étude. Bien qu'il eut été intéressant de comparer la croissance en condition naturelle de l'éperlan à une croissance maximale en condition d'élevage (alimentation *ad libitum*), comme cela a été fait pour d'autres espèces (poissons plats), aucune information à ce sujet ne semble exister pour cette espèce, probablement à cause des difficultés à la maintenir vivante dès lors qu'elle est capturée.

Les analyses statistiques ont été réalisées à partir des logiciels Excel 2007 et XLSTAT10.

L'ANOVA et le test de comparaison par paire de Tuckey (HSD) ont permis l'analyse temporelle des variables environnementales et des descripteurs biologiques. Lorsque, malgré la transformation des données, les conditions d'application de l'ANOVA s'avéraient trop sévèrement violées, (hétéroscédaticité significative mise en évidence par le test de Barlett), l'ANOVA non paramétrique de Kruskal-Wallis a été utilisée, suivie du test non paramétrique de comparaison multiple de Dun.

Parmi des méthodes d'analyse multivariée, l'Analyse Factorielle de Correspondance (AFC) a tout d'abord été employée pour visualiser la variabilité temporelle saison/années des abondances moyennes i), par guildes écologiques et ii), pour les principales espèces. Les abondances maximales annuelles par guildes ont ensuite été calculées pour l'étude des différences entre les années. Dans ce cas, une matrice de similarité a été élaborée en utilisant le coefficient de Bray-Curtis, suivie de l'ordonnement graphique des données à partir d'une nMDS (non metric multidimensional scaling). Le regroupement des années a été réalisé par une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) en utilisant la distance de Bray-Curtis et la méthode d'agrégation du lien moyen. L'Analyse en Composante Principale (ACP) basée sur les variables environnementales a été retenue pour représenter graphiquement les corrélations entre les abondances par guildes écologiques et les facteurs hydrologiques et météorologiques (débit fluvial, température de l'eau, salinité, coefficient de marée, vitesse de vent, direction de vent).

Pour les AFC et les ACP, les analyses se basent sur les données moyennes transformées en $\log(x+1)$. Le regroupement des observations est réalisé par une CAH basée cette fois sur la distance euclidienne comme coefficient de dissimilarité et la méthode d'agrégation de Ward .

Les corrélations de rang de Spearman ont été calculées respectivement entre les abondances de poissons et les paramètres environnementaux successivement pour i), les guildes écologiques et ii), les dix principales espèces de la communauté. Pour toutes les analyses statistiques, le seuil de signification des tests est $\alpha = 5\%$.

3. Résultats

3.1. Conditions environnementales

Variables hydrologiques

Entre le 1^{er} janvier 2000 et le 31 décembre 2008, le débit moyen du fleuve est de $532 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, soit légèrement supérieur à la moyenne de $457 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ au cours des 50 dernières années. Le régime hydrologique de la Seine est de type pluvio-océanique, c'est-à-dire qu'une pluviométrie importante est la condition nécessaire pour avoir de forts débits. Toutefois, le niveau des nappes souterraines et la réponse du bassin versant jouent également un rôle car les forts débits peuvent aussi être associés à une saturation hydrique des sols précoce en automne (Delsinne, 2005). En se rapportant à une année hydrologique de mai à mai, les années 2000, 2001 et 2002 se dissocient nettement des autres (Figure II.3A.), avec des crues de fin d'hiver nettement supérieures à la moyenne sur 50 ans et un débit de pointe journalier de $2280 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ à la fin du mois de mars 2001. Par la suite les crues hivernales oscillent plus ou moins autour de la moyenne depuis 1958, les années 2005, mais surtout 2004, faisant toutefois l'objet d'un déficit notable. Au cours des mois de mars à mai 2004 les valeurs mensuelles, comprises entre 358 et $428 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ sont même inférieures au débit moyen sur 50 ans. L'année 2003 se démarque en été par les valeurs minimales de débit en condition d'étiage, à rapporter à la canicule estivale qui a marqué la France.

Dans un estuaire, il est logique que la salinité et le débit soient deux variables inversement corrélées. La sélection d'un seul de ces deux paramètres pourrait donc s'avérer suffisante pour étudier la variabilité de l'influence du fleuve sur les assemblages de poissons. On a cependant conservé ces deux descripteurs car la répartition des stations de pêche sur les 3 compartiments physiques de l'estuaire (i.e. fosse nord, fosse sud et partie centrale endiguée) concerne des masses d'eau très différenciées sur le plan de leur influence directe de la Seine, mais aussi de la mer. Dans cette étude, on considère que la salinité mesurée à un instant donné intègre en outre l'état de la marée au moment du prélèvement, son amplitude ainsi que les conditions météorologiques de vent en vitesse et direction. C'est semble-t-il pour cette raison que les valeurs enregistrées en 2000, 2001 et 2002, bien qu'étant généralement plus faibles que celles des autres années, font l'objet de fortes variations, comprises entre 22,8 en octobre 2000 et 31,1 en septembre 2002 (Figure II.3.B). A contrario, les années 2004 et 2005 font l'objet de niveaux de salinité élevés, respectivement $28,9 \pm 3,2$ et $29,2 \pm 2,6$, les écarts type étant alors les plus faibles.

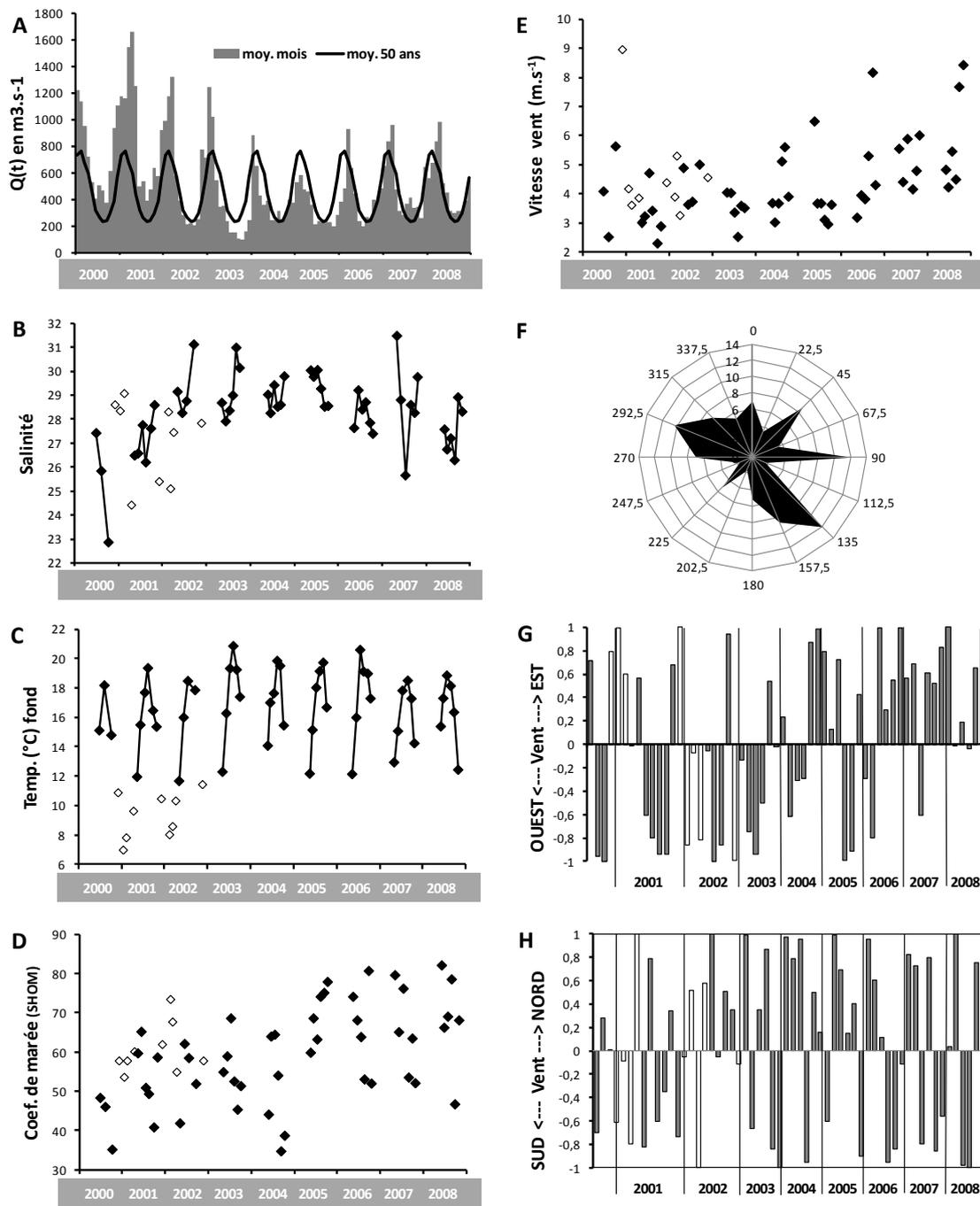


Figure II.3. : Série temporelle des facteurs environnementaux enregistrés lors des campagnes d'échantillonnage. A, débit fluvial mesuré à Poses (Source : GIP Seine Aval) ; B, salinité de l'eau au fond ; C, Température de l'eau au fond ; D, coefficient de marée moyen ; E, vitesse moyenne du vent ; F, rose des vents ; G, direction du vent vecteurs Est-Ouest ; H, direction du vent vecteurs Nord-Sud.

En ce qui concerne la température de l'eau mesurée au fond (Figure II.3.C), les plus fortes augmentations ont généralement lieu entre les mois de mai (11,7 à 15,4°C) et juillet (17,6 à 20,6°C), suivies par un pic estival qui se produit suivant les années au mois de juillet (2002, 2006, 2008), août (2001, 2003, 2004 et 2007) ou septembre (2005). Les valeurs maximales dépassent rarement 20°C excepté en 2003 (20,9°C) et 2006 (20,6°C).

Les fluctuations en début et en fin de suivi annuel dépendent vraisemblablement en partie de la date d'échantillonnage dans le mois et en octobre, les températures les plus froides correspondent aux campagnes faites en fin de mois, alors que les plus chaudes à celles en début de mois. Les températures minimales enregistrées en 2001 et 2002 correspondent aux mois de janvier 2001 (7°C) et février 2002 (8°C). Ces valeurs sont à mettre en relation avec les forts débits de ces deux années et traduisent des hivers doux et pluvieux.

Les pêches se sont déroulées lors de coefficients de marée compris entre 34 (septembre 2004) et 82 (mai 2008), avec une situation moyenne correspondant à des marées de morte eau (coefficient 60 ± 14). Bien que l'amplitude de la marée apparaisse plus importante à partir de 2005 (figure II.3.D.), seules les années 2005 et 2008 font l'objet de différences significatives avec les années 2000 et 2004 (ANOVA, dl = 8, F = 3,919, p < 0,002).

Variable météorologique : le vent

S'agissant du vent, une large majorité des campagnes de pêche a été réalisée pour des vitesses moyennes inférieures à 5 m.s^{-1} (Figure II.3.E). A partir de 2004, la fréquence des vents de vitesse supérieure à la moyenne des 58 campagnes ($4,4 \text{ m.s}^{-1} \pm 1,7$) tend à augmenter mais seule l'année 2008 diffère significativement des années 2001 et 2003 (ANOVA, dl = 8, F = 2.633, p < 0,02). L'hodographe des directions (Figure II.3.F.) révèle la prédominance des vents de direction orientés à l'est et au nord (respectivement 56% et 54%) par rapport aux vents de secteur ouest et sud. Au sein du secteur ouest, ceux en provenance du nord-ouest sont plus fréquents que ceux de sud-ouest (respectivement 28% et 16%). L'augmentation des vitesses à partir de 2005 est à mettre en relation avec une fréquence accrue des vents de secteur est par rapport à ceux de secteur ouest (Figures II.3. G & H). De même, la fréquence des vents de secteur nord est moindre en 2000 et 2001 comparativement aux années 2004 et 2005.

Des corrélations significatives existent entre les différentes variables étudiées (Tableau II.1). Les relations sont négatives entre le débit et la salinité, le débit et la température, la température et le vent nord-sud. Les relations positives correspondent à la salinité et le vent ouest-est, la vitesse du vent et le vent est-ouest.

Tableau II.1. Matrice de corrélation (r de Pearson, seuil de signification $r=0,29$ pour $p=0,05$, $n=49$) établie entre les variables hydrologiques et météorologiques

Variables	Q(t) $m^3.s^{-1}$	Sal. (fond)	Coef marée	T° C (fond)	V Vent $m.s^{-1}$	Vent E-O	Vent N-S
Q(t) $m^3.s^{-1}$	1						
Sal. (fond)	-0,364	1					
Coef marée	-0,107	0,027	1				
T° C (fond)	-0,424	-0,033	0,014	1			
V Vent $m.s^{-1}$	-0,135	0,022	0,080	-0,180	1		
Vent E-O	0,042	0,361	-0,054	-0,217	0,494	1	
Vent N-S	0,029	0,171	-0,009	-0,299	-0,194	-0,003	1

3.2. Assemblages ichtyologiques

3.2.1. Composition des assemblages d'espèces

A l'issue des 9 années de suivi et des 49 campagnes de mai à octobre sur lesquelles se basent cette étude, l'ichtyofaune de l'estuaire aval de la Seine se compose de 69 espèces appartenant à 34 familles (Tableau II.2). Les plus abondantes sont d'origine marine, représentant en moyenne 89,5% des CPUE numériques (73% des CPUE pondérales). Au sein de cet ensemble, la guildes des poissons marins dépendants des estuaires (MMD) est la moins diversifiée (7 taxons), mais regroupe à elle seule 68% des effectifs (35% des biomasses). Son principal représentant aux CPUE numériques est *Pomatoschistus minutus* (26,7%), accompagné des Clupéidés *Clupea harengus* et *Sprattus sprattus* (respectivement 7,2% et 5,3%) et dans une moindre mesure de *Solea solea* (3,9%). Les dix premiers rangs du classement sur les abondances numériques comprennent aussi des poissons d'origine marine opportunistes (MMO), tels que *Trisopterus luscus* (5,3%), *Aphia minuta* (4,4%) et *Pleuronectes platessa* (2,9%). Les poissons anadromes (ANA) représentent 7% de l'abondance moyenne mais sont très largement dominés par une seule espèce, à savoir *Osmerus eperlanus* (99,9% des CPUE numériques de cette guildes). Ceux qui sont catadromes (CAT), marginaux au sein des effectifs représentent en revanche 15% des biomasses, avec pour principale espèce *Anguilla anguilla*.

Une large majorité du cortège (60%) est composée d'espèces marines strictes (MS), c'est-à-dire par des poissons qui ne fréquentent l'estuaire aval que de façon exceptionnelle ($FO < 5\%$) et avec des niveaux d'abondance généralement très faibles. Au sein de cette guildes, *Buglossidium luteum* et *Limanda limanda* retiennent l'attention du fait de leur contribution notable aux abondances moyennes (respectivement 2,0% et 1,9%). Les poissons résidants en estuaire (ES) sont très peu diversifiés et ne comprennent qu'une espèce dont les CPUE numériques avoisinent 1% : *Pomatoschistus microps* ; les autres étant *Syngnathus rostellatus* (0,7%) et *Gasterosteus aculeatus* (0,01%). Les poissons d'eau douce, marginaux dans le secteur d'étude, ne sont pas pris en compte dans les analyses sur les assemblages d'espèces.

Sur le plan trophique, le classement pour les espèces qui représentent plus de 0,1% des CPUE numériques moyennes place en première position les poissons hyperbenthivores à tendance zooplanctonophages (ZB = 50%) suivies par les planctonophages (PL = 34%), les espèces benthiques (B = 15%) et enfin ceux qui sont hyperbenthivores à tendance piscivore (HP), avec seulement 0,9%. Les poissons qui n'ont pas été classés au sein des quatre guildes sélectionnées représentent respectivement 0,07% et 0,17% du total des CPUE numériques et pondérales.

3.2.2 Variations saisonnières et interannuelles

Il existe des corrélations significatives entre les descripteurs d'abondance du peuplement de poissons. On retrouve une classique relation positive entre abondances et biomasses pour les CPUE totales ainsi que pour chacune des mêmes guildes entre elles, qu'il s'agisse du classement selon les critères écologiques ou trophiques.

Lorsqu'elles existent, les corrélations significatives entre deux guildes différentes sont le plus souvent positives (ANA vs MS, CAT vs MMO, CAT vs ES ; CPUE num. HZ vs CPUE num. PL, CPUE pond. HP vs CPUE pond. HZ) traduisant ainsi une certaine similarité de l'évolution temporelle des CPUE numériques et/ou pondérales de ces guildes au cours de la période de l'étude. Les relations négatives concernent les CPUE numériques de la guildes ANA et les CPUE pondérales de la guildes CAT d'une part et les CPUE numériques de la guildes MMD et les CPUE pondérales de la guildes MS d'autre part.

Tableau II.2 Liste taxonomique des taxons recensés lors des campagnes de pêche de juin 2000 à octobre 2008 dans l'estuaire aval de la Seine. Seules les campagnes de mai à octobre sont prises en compte. Pour la signification des guildes, voir texte. Nc = taxon non classé et non intégré aux calculs.

Taxons et guildes écologiques		Famille	Gilde trophique	CPUE numérique Moy. N/10 000m ²	CPUE pondérale Moy. g/10 000m ²	Fréquence d'occurrence (%)
Poissons d'eau douce (FW)						
1	1	Cottus gobio	nc	0,01 ± 0,2	0,00 ± 0,0	0,1
2	2	Perca fluviatilis	B	0,00 ± 0,2	0,00 ± 0,0	0,1
3	3	Stizostedion lucioperca	HP	0,03 ± 0,5	0,07 ± 1,4	0,3
Catadromes (CAT)						
4	1	Anguilla anguilla	HP	2,00 ± 7,0	256 ± 903	16,9
5	2	Liza ramada	nc	0,09 ± 2,7	8,69 ± 198	0,5
3	3	Mugilidae juv.	nc	0,05 ± 0,9	0,02 ± 0,3	0,5
6	4	Platichthys flesus	B*	28,8 ± 73	1087 ± 2550	61,3
Anadromes (ANA)						
7	1	Lampetra fluviatilis	Petromyzonidae	0,10 ± 0,9	4,77 ± 49	1,5
8	2	Osmerus eperlanus	Osmeridae	134 ± 428	966 ± 1905	68,0
Résidents estuariens (ES)						
9	1	Gasterosteus aculeatus	Gasterosteidae	0,11 ± 1,0	0,02 ± 0,2	1,5
10	2	Pomatoschistus microps	Gobiidae	19,8 ± 274	18,5 ± 224	21,8
11	3	Syngnathus rostellatus	Syngnathidae	13,6 ± 57	6,98 ± 26	37,6
Marines strictes (MS)						
12	1	Belone belone	Belonidae	0,02 ± 0,3	0,01 ± 0,2	0,3
13	2	Buglossidium luteum	Soleidae	38,1 ± 197	167 ± 797	21,4
14	3	Callionymus lyra	Callionymidae	10,4 ± 51	139 ± 777	12,3
15	4	Chelidonichthys gurnardus	B	0,01 ± 0,4	0,57 ± 19	0,1
16	5	Chelidonichthys sp.	B	0,00 ± 0,2	0,00 ± 0,0	0,1
17	6	Ctenolabrus rupestris	Labridae	0,01 ± 0,3	0,13 ± 3,7	0,2
18	7	Echiiichthys vipera	HP	1,98 ± 11	28,8 ± 174	8,8
19	8	Gobius gasteveni	Gobiidae	0,22 ± 4,3	0,17 ± 3,2	0,6
20	9	Gobius niger	nc	0,01 ± 0,3	0,10 ± 2,3	0,2
21	10	Gobius paganellus	Gobiidae	0,02 ± 0,4	0,03 ± 0,7	0,3
22	11	Gobiusculus flavescens	Gobiidae	0,05 ± 0,7	0,02 ± 0,3	0,6
23	12	Hippocampus hippocampus	B	0,01 ± 0,3	0,05 ± 1,3	0,2
24	13	Hyperoplus lanceolatus	Ammoditidae	0,02 ± 0,4	0,47 ± 8,4	0,4
25	14	Labrus bergylta	Labridae	0,01 ± 0,2	0,12 ± 4,2	0,1
26	15	Limanda limanda	B	36,9 ± 169	209 ± 984	24,3
27	16	Liparis liparis	Cyclopteridae	0,08 ± 0,8	0,07 ± 0,8	1,1
28	17	Liparis montagui	B	0,02 ± 0,4	0,01 ± 0,3	0,3
29	18	Mullus surmuletus	Mullidae	0,03 ± 0,5	0,29 ± 7,5	0,5
30	19	Myoxocephalus scorpius	Cottidae	0,06 ± 1,9	0,25 ± 7,8	0,1
31	20	Parablennius gattorugine	B	0,01 ± 0,3	0,06 ± 1,6	0,2
32	21	Pegusa lascaris	Soleidae	0,07 ± 0,7	0,91 ± 14	1,1
33	22	Pholis gunnellus	B	0,06 ± 0,8	0,26 ± 4,0	0,7
34	23	Pollachius pollachius	HP	0,22 ± 1,7	8,06 ± 67	2,6
35	24	Pomatoschistus lozanoi	Gobiidae	0,74 ± 14	0,97 ± 17	1,1
36	25	Pomatoschistus pictus	nc	0,03 ± 0,6	0,02 ± 0,5	0,4
37	26	Psetta maxima	Scophthalmidae	0,05 ± 0,6	22,1 ± 368	0,8
38	27	Raja clavata	Rajidae	1,30 ± 6,0	82,6 ± 345	9,8
39	28	Sardina pilchardus	PL	0,05 ± 0,6	3,63 ± 53	0,8
40	29	Scomber scombrus	HP	0,05 ± 1,1	12,6 ± 284	0,5
41	30	Scophthalmus rhombus	HP	0,34 ± 1,7	14,9 ± 128	4,8
42	31	Scyliorhinus canicula	HP	0,00 ± 0,1	2,02 ± 79	0,1
43	32	Scyliorhinus stellaris	HP	0,00 ± 0,1	2,47 ± 97	0,1
44	33	Sparus aurata	B	0,00 ± 0,1	0,32 ± 12	0,1
45	34	Spinachia spinachia	Gasterosteidae	0,01 ± 0,2	0,03 ± 0,9	0,2
46	35	Spondyliosa cantharus	Sparidae	0,03 ± 0,6	0,40 ± 9,9	0,3
47	36	Symphodus roissali	B	0,02 ± 0,3	0,02 ± 0,3	0,3
48	37	Symphodus melops	Labridae	0,01 ± 0,2	0,01 ± 0,4	0,2
49	38	Syngnathus acus	Syngnathidae	0,02 ± 0,7	0,27 ± 9,8	0,1
50	39	Taurulus bubalis	HP	0,62 ± 6,2	4,24 ± 50	2,8
51	40	Trachurus trachurus	HP	1,00 ± 18	9,58 ± 177	2,6
52	41	Trisopterus minutus	Gadidae	0,30 ± 3,2	5,45 ± 70	1,8
53	42	Zoarces viviparus	B	0,00 ± 0,1	0,02 ± 0,8	0,1
Marine opportunistes (MMO)						
54	1	Agonus cataphractus	B	34,5 ± 158	33,3 ± 131	36,2
55	2	Ammodytes tobianus	PL	3,14 ± 20	25,3 ± 204	14,5
56	3	Aphia minuta	Gobiidae	84,6 ± 372	66,4 ± 293	59,1
57	4	Atherina presbyter	Atherinidae	0,02 ± 0,3	0,11 ± 2,2	0,3
58	5	Chelidonichthys lucernus	B	4,84 ± 35	38,2 ± 172	19,8
59	6	Ciliata mustela	HZ	9,74 ± 25	145 ± 433	36,2
60	7	Engraulis encrasicolus	PL	0,13 ± 1,7	0,42 ± 5,3	1,2
61	8	Liza aurata	nc	0,00 ± 0,1	0,10 ± 4,0	0,1
62	9	Merlangius merlangus	HP*	13,8 ± 64	160 ± 612	31,7
63	10	Pleuronectes platessa	B*	54,5 ± 184	737 ± 2608	46,1
64	11	Trisopterus luscus	HZ*	101 ± 343	1376 ± 4384	55,7
Marines dépendantes (MMD)						
65	1	Clupea harengus	PL	137 ± 1214	186 ± 809	52,6
	2	Clupeidae sp.	PL	176 ± 1353	47,7 ± 352	37,0
66	3	Dicentrarchus labrax	HZ	4,90 ± 26	185 ± 680	16,9
67	4	Pomatoschistus minutus	HZ*	507 ± 1191	693 ± 1571	83,8
	5	Pomatoschistus sp.	HZ*	298 ± 979	75,7 ± 257	63,0
68	6	Solea solea	B*	74,0 ± 266	1752 ± 3523	72,0
69	7	Sprattus sprattus	PL	101 ± 501	160 ± 745	57,2

* Classement selon travaux effectués dans l'estuaire de la Seine :

P. microps et *P. minutus* (Mouny, 1998); *S. solea*, *P. flesus*, *P.*, *Trisopterus luscus*, *Merlangius merlangus* (Bessineton, 1999); *Buglossidium luteum* (Mahé, 2002)

- *Guildes écologiques*

Les évolutions relatives aux richesses taxonomiques et aux abondances annuelles sont clarifiées par l'étude des profils temporels durant les neuf années de la période d'étude. Ils montrent une succession au cours de la saison chaude, de pics d'occupation des habitats meubles de l'estuaire aval (Figures II.3 & II.4). Les pics les plus élevés correspondent aux MMD avec une première augmentation de la richesse entre 2000 et 2003. L'année 2004 est la moins bonne sur ce plan, suivie d'une nouvelle augmentation jusqu'en 2008. L'année 2004 est également associée aux abondances numériques et pondérales les plus faibles pour cette guildes alors que les plus fortes valeurs apparaissent en 2000 et 2008 sur le plan numérique, mais en 2006 en biomasse.

En second plan, les MMO ont une richesse relativement similaire à celle des MMD, sans tendance particulière au cours de la période. Les pics d'abondances tendent en revanche à décroître, surtout pour les CPUE numériques. L'année 2003 se démarque pour cette guildes par les plus forts indices de densité et de biomasse tandis que les valeurs les plus faibles correspondent à l'année 2004.

Malgré un très faible niveau de richesse, la guildes ANA se situe au troisième plan en abondance. Les années 2000 à 2002 témoignent des niveaux les plus faibles pour les trois descripteurs, suivies par une forte augmentation à partir de 2003, surtout pour les CPUE numériques. Celles-ci tendent ensuite à diminuer jusqu'en 2008 mais ce n'est pas le cas des CPUE pondérales qui restent à un niveau élevé au cours de cette seconde phase de l'étude. Relativement semblable à celui des ANA, le schéma d'évolution des MS présente une première phase de 2000 à 2002 avec les plus faibles richesses et abondances, à laquelle succède une augmentation à partir de 2003.

Dans l'ensemble, les richesses et abondances les plus faibles se rapportent aux guildes CAT et ES. Les CAT font l'objet d'un pic maximal d'abondance numérique en 2000 auquel s'ajoute l'année 2001 pour les biomasses, mais celles-ci diminuent ensuite pour atteindre leur minimum en 2004, y compris en richesse taxinomique. Les trois descripteurs retrouvent par la suite une situation plus ou moins proche de celle du début de l'étude. La richesse taxinomique des ES évolue de façon assez similaire à celle des CAT, mais ce n'est pas le cas des abondances, aux pics très irréguliers dans le temps et d'amplitude également très variable, le principal se rapportant uniquement à l'année 2001.

A l'exception des CAT, dont les plus fortes abondances numériques et pondérales peuvent correspondre à la saison hivernale, les autres guildes font généralement l'objet de valeurs plus faibles à cette saison, surtout les poissons d'origine marine (MMO, MMD et MS).

- *Guildes trophiques*

Considérant le nombre et la biomasse de prédateurs pour lesquels la ressource alimentaire est de même type, la principale guildes trophique est celle des poissons hyperbenthivores – zooplanctonophages (HZ) avec les pics les plus élevés lors des années 2003 et 2008 pour les CPUE numériques, mais en 2000, 2001 et 2002 pour les CPUE pondérales. Les poissons planctoniques (PL), dont le niveau de richesse est du même ordre de grandeur, se situent au second rang en abondance. Pour ces deux guildes, l'évolution des CPUE numériques est assez semblable avec des minima en 2004. Ce n'est pas le cas pour les biomasses, les moindres CPUE pondérales correspondant aux années 2000, 2001 et 2002 pour Les PL, mais aux années 2004 à 2008 pour les HZ. Les poissons benthivores (B) ont des pics de richesse et d'abondance numériques qui tendent à augmenter durant l'ensemble de la période, les plus faibles étant identifiés en 2000, 2001 et 2002, tandis que les plus élevés correspondent à 2006 et 2008. Exprimés en biomasse, les pics de moindre amplitude de cette guildes sont observés quant à eux en 2003, 2004 et 2005. Enfin, les poissons à tendance piscivore HP ne montrent pas de tendance particulière avec un seul pic de forte amplitude en 2000.

Comme pour les guildes écologiques, la saison hivernale est particulièrement défavorable à la richesse et l'abondance numérique des PL, à l'abondance numérique des HZ et B. En revanche l'abondance pondérale peut rester non négligeable à cette saison (PL, HZ), voire faire l'objet de pics dont les niveaux sont comparables à ceux de la saison chaude (B, HP).

Pour l'ensemble de l'ichtyofaune, les CPUE numériques diffèrent entre les années, celle de 2004 étant significativement inférieure aux autres (Tableau II.3A). Il en est de même pour la guildes ES et l'on peut penser que la différence significative constatée pour MMO et MMD par le test non paramétrique ($p = 0,022$ pour MMO et $p = 0,024$ pour MMD) se rapporte également à l'année 2004 en raison de l'importante contribution de ces deux guildes à l'abondance totale, et ce malgré l'absence de différence à l'issue du test de comparaison multiple. Du point de vue trophique, les faibles abondances de l'année 2004 concernent de façon significative les poissons HZ (Tableau II.3B)

Les résultats obtenus sur les guildes ANA et MS confirment les tendances observées sur les profils temporels (Figure II.3) avec des abondances significativement supérieures à partir de 2003 en comparaison avec les trois premières années de l'étude (ANA) et significativement inférieures en 2001 et 2002 (MS). La guildes trophique B fait l'objet d'abondances significativement plus faibles en 2001.

En ce qui concerne la variabilité entre les mois, le mois de mai correspond, pour l'ensemble de l'ichtyofaune à des abondances numériques plus faibles significativement par rapport aux autres, la principale guildes écologique à l'origine de ce constat étant celle des MMD.

En revanche, ce sont les mois de fin d'été et début d'automne qui se rapportent aux CPUE significativement les plus faibles pour les guildes écologiques MMO (septembre), ES (octobre) et CAT (septembre et octobre).

Tableau II.3 : Résultats des tests non paramétriques de Kruskal Wallis pour évaluer l'effet mois puis année distinctement sur les CPUE numériques moyennes par campagne (CPUE en nbre d'ind.ha-1) et normalisées (transformation $\log(x+1)$) sur l'ichtyofaune répartie en guildes écologiques (A) et guildes trophiques (B).

A	Variable	n	Effet		p	Tests de comparaison multiple
	CAT	49	mois	28,37	< 0,0001	Sept. = Oct. ≤ autres mois
		49	année	15,05	0,058	Pas de différence
	ANA	49	mois	11,36	0,045	Pas de différence
		49	année	30,26	0,000	2000 = 2001 = 2002 ≤ autres années
	ES	49	mois	16,08	0,007	Oct. ≤ Autres mois
		49	année	17,63	0,024	2004 ≤ Autres années
	MMO	49	mois	17,78	0,003	Sept. ≤ autres mois
		49	année	17,84	0,022	Pas de différence
	MMD	49	mois	19,41	0,002	Mai ≤ Autres mois
		49	année	17,67	0,024	Pas de différence
	MS	49	mois	2,37	0,796	Pas de différence
		49	année	31,59	0,000	2001 = 2002 ≤ Autres années
	Toutes Guildes	49	mois	14,56	0,012	Mai ≤ Autres mois
		49	année	20,83	0,008	2004 ≤ Autres années
B	Variable	n	Effet		p	Tests de comparaison multiple
	B	49	mois	11,61	0,040	Pas de différence
		49	année	25,4	0,001	2001 ≤ Autres années
	HZ	49	mois	13,93	0,016	Mai ≤ Autres mois
		49	année	22,24	0,004	2004 ≤ Autres années
	HP	49	mois	8,02	0,155	Pas de différence
		49	année	20,24	0,009	Pas de différence
	PL	49	mois	24,76	0,000	Mai ≤ Autres mois
		49	année	5,64	0,688	Pas de différence

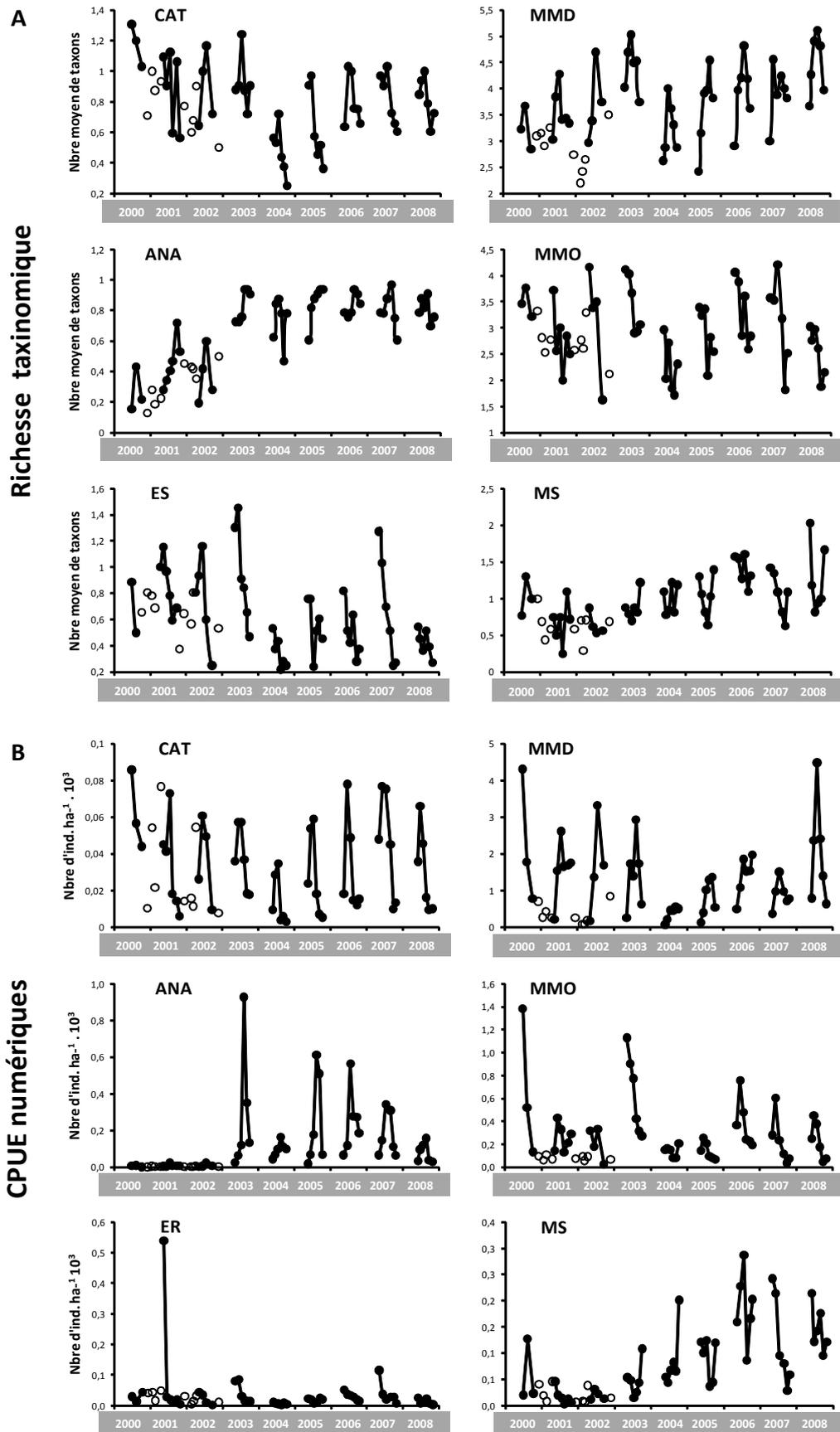


Figure II.3. Evolution temporelle de l'ichtyofaune classée en guildes écologiques, de la richesse spécifique (A), des abondances numériques (B) et pondérales (C) entre juin 2000 et octobre 2008 (courbe noire) et lors des campagnes hivernales de 2000 à 2002 (cercles blancs).

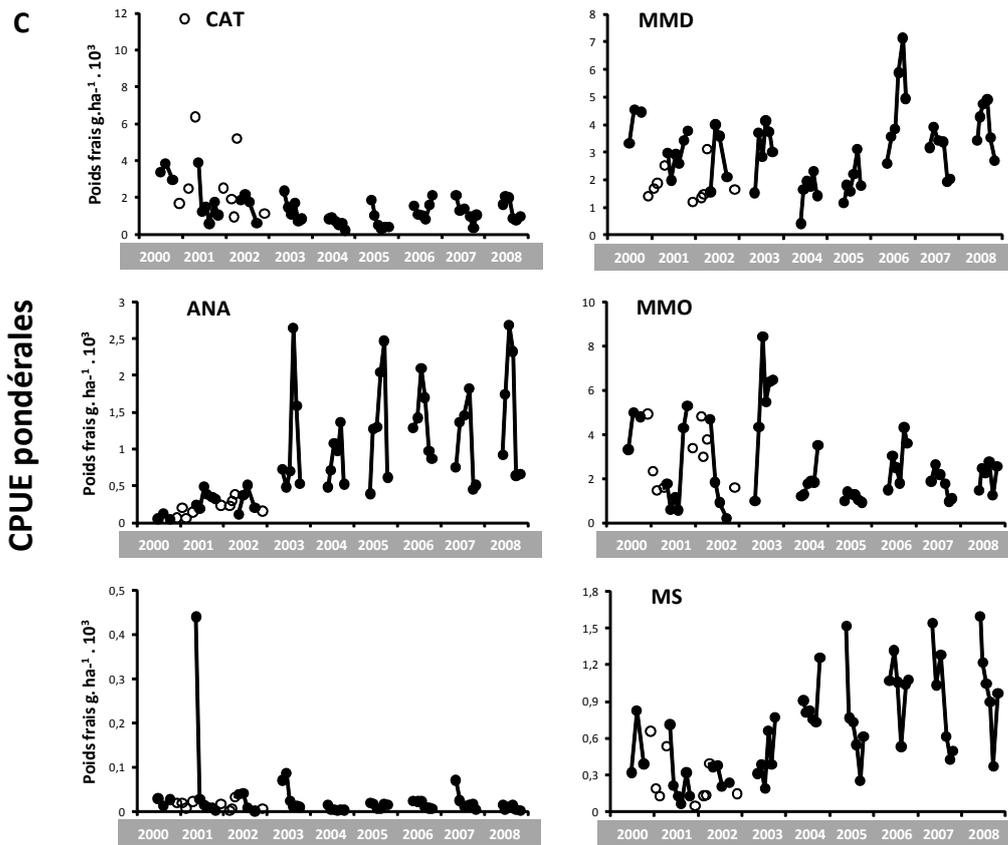


Figure II.3 : suite

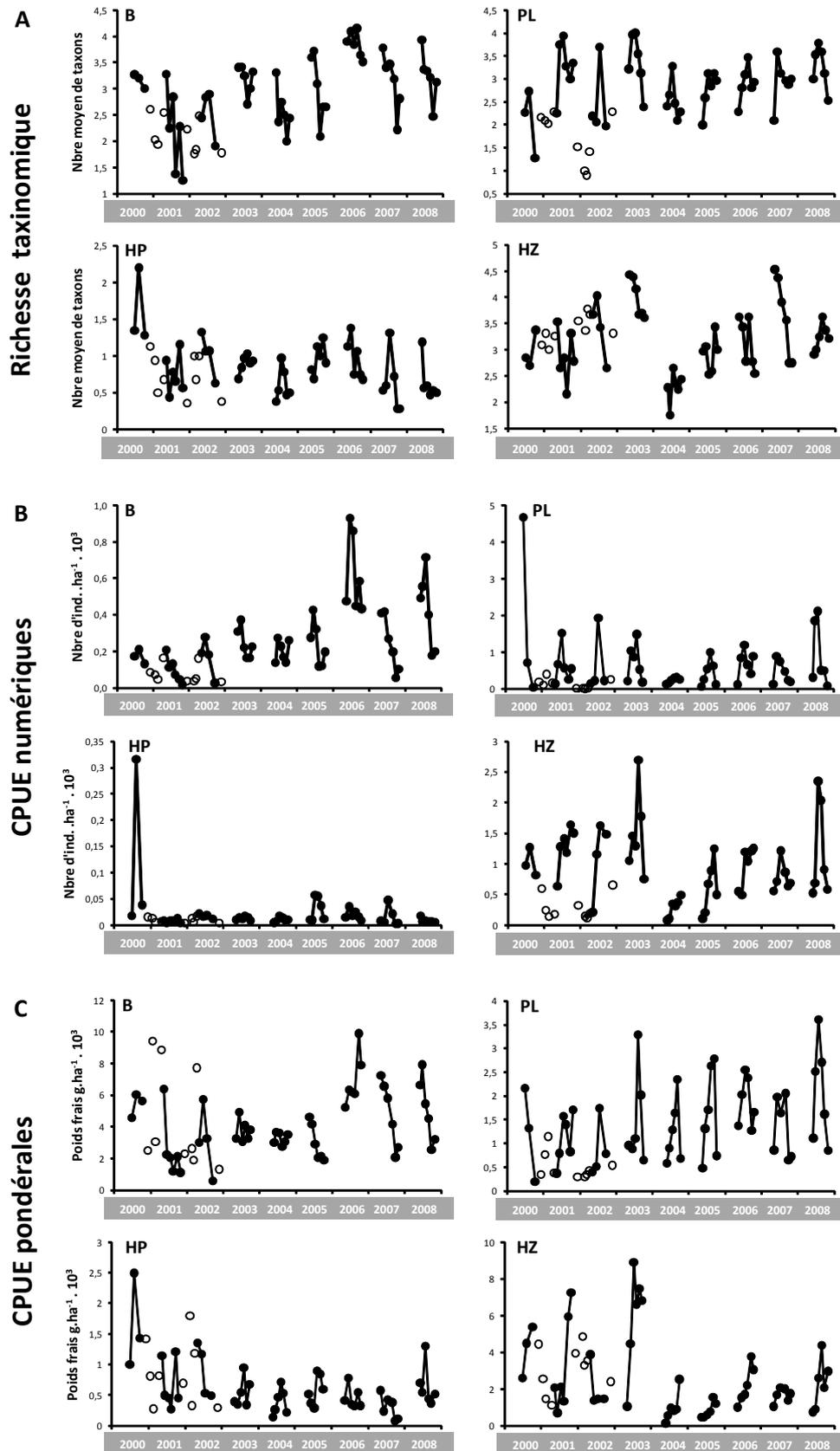


Figure II.4 : Evolution temporelle pour les 49 campagnes d'échantillonnage de l'ichtyofaune classée en guildes trophiques, de la richesse spécifique (A), des abondances numériques (B) et pondérales (C) entre juin 2000 et octobre 2008 (courbes noirs) et lors des campagnes hivernales de 2000 à 2002 (cercles blancs). (B) benthiques ; (HP) hyperbenthivores - piscivores; (PL) planctonophages ; (HZ) hyperbenthivores - zooplanctonophages.

3.2.3. Saisonnalité

L'estuaire aval est colonisé par l'ichtyofaune de façon graduelle au cours de la saison chaude. Au mois de mai, les CPUE numériques de l'ensemble des guildes écologiques sont les plus faibles (Figure II.5A), dominées par les MMO et MMD tandis que l'on note également lors de ce mois une contribution maximale des ES. A partir du mois de juin jusqu'en octobre, les MMD représentent une large majorité des effectifs, leur contribution maximale (78%) apparaissant au mois de septembre, leur typologie trophique révélant une contribution dominante des HZ et PL (Figure 5B). Les MMO conservent la seconde position jusqu'au mois de juillet mais ils sont supplantés au mois d'août par les ANA jusqu'au mois de septembre, pour revenir au second rang en octobre.

Le détail par guildes écologiques montre que la plus précoce à occuper l'estuaire semble être celle des ES, dont le principal taxon contributeur est *Pomatoschistus microps* (Figure II.5C). L'écart entre les CPUE numériques moyennes et la médiane indique une forte disparité des valeurs à la fois sur le plan temporel, mais aussi spatial, puisque cette espèce est surtout associée à la partie amont du domaine d'étude et au chenal principal. Au mois de juin, c'est *Plathichthys flesus* qui structure en grande partie le pic d'abondance des CAT alors qu'à la même période se produit aussi le pic d'abondance des MMO, avec pour principaux représentants *Aphia minuta* et *Trisopterus luscus*. Le mois de juillet correspond aux plus forts effectifs des MMD avec *Pomatoschistus minutus*, suivi au mois d'août par celui des ANA et *Osmerus eperlanus*. Les MS sont les seuls à présenter une distribution temporelle qui semble être bimodale, avec deux périodes de plus fortes abondances, celle du mois de mai et celle du mois d'octobre. Cette guildes se caractérise aussi par une forte disparité temporelle des abondances, celles-ci étant réduites sur le plan spatial du fait que les espèces concernées pénètrent peu à l'intérieur de la zone d'étude. La cinétique d'occupation observée sous l'angle des guildes trophiques (Figure II.5.D) indique que ce sont les poissons de type B et de type PL, dominés par *Solea solea* et *Limanda limada* pour le premier et par les Clupéidés pour le second, qui exploitent en premier la ressource alimentaire disponible aux mois de juin et juillet. A partir de ce mois, le relai est pris ensuite progressivement par les HZ (*Pomatoschistus minutus*) et les HP (*Merlangius merlangus*) jusqu'au mois d'août, le pic des HP étant plus court dans le temps que celui des HZ.

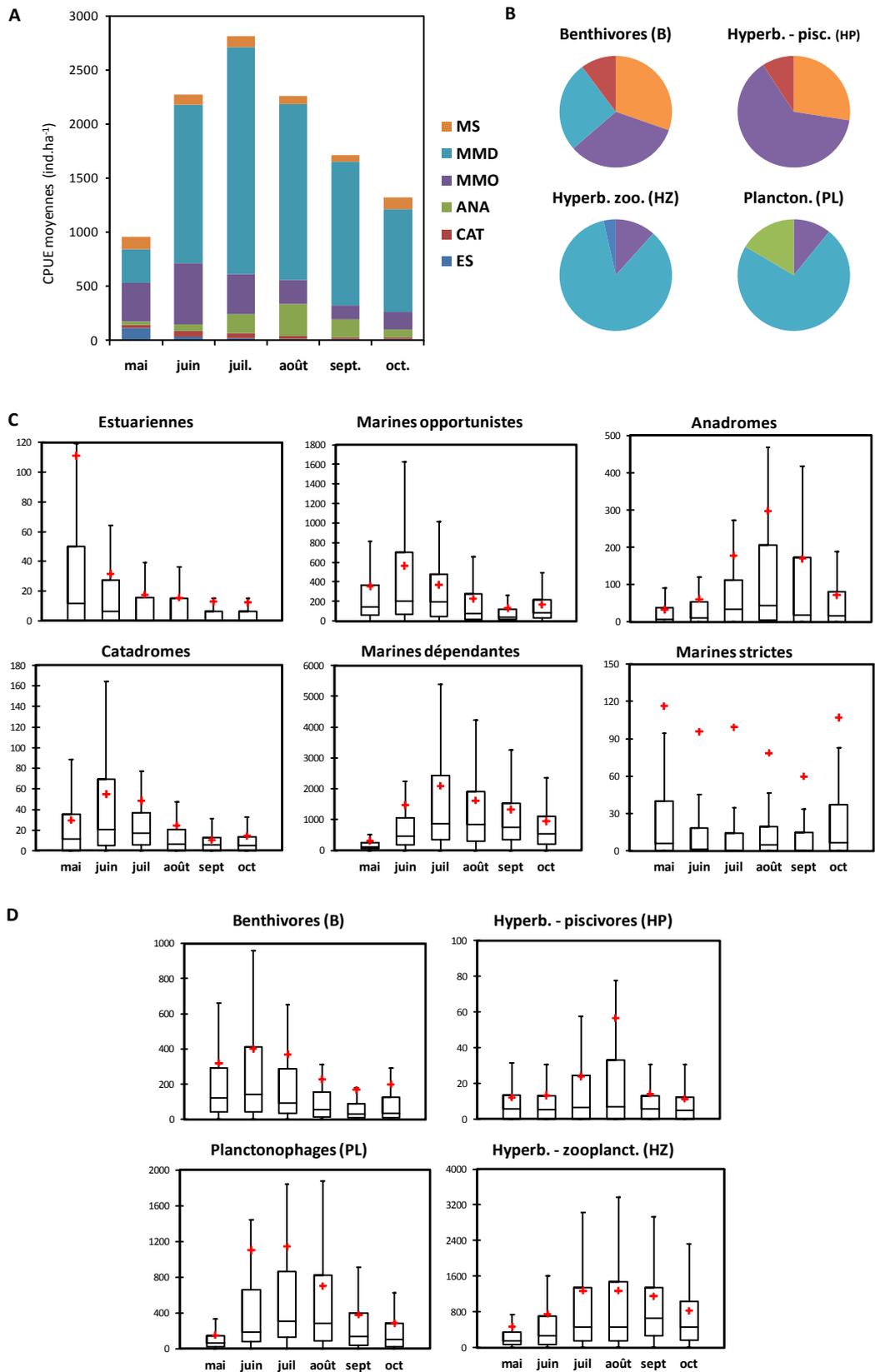


Figure II.5 : Abondances mensuelles (CPUE moyennes en ind./ha⁻¹) du mois de mai à octobre pour le cumul des différentes guildes écologiques (A) et représentation de leur contribution moyenne au sein des quatre principales guildes trophiques (B). Diagrammes en boîtes par guildes écologiques (C) et trophiques (D) des abondances numériques moyennes mensuelles (croix rouge), de leur médiane (barre centrale), premier et troisième quartile.

3.2.4. Evolution de la structure des assemblages d'espèces (CPUE numériques)

L'AFC sur les abondances par guildes écologiques est conduite sur les 49 campagnes de pêche réalisées depuis juin 2000 jusqu'en octobre 2008. Elle permet une approche synthétique de la variabilité entre les mois et les années. Les trois premiers axes dégagent 88% de la variance dont 54,5% pour l'axe 1 et 22% pour l'axe 2 (Figure II.6A). Les plus fortes contributions des guildes écologiques sur l'axe 1 sont celles des ANA (52%) et ES (20%) tandis que sur l'axe 2 ce sont les MMD (47%) et à nouveau les ES (32%). A l'issue de la classification ascendante hiérarchique, 3 grands groupements sont identifiés au sein des observations (mois-année). On retrouve ces 3 ensembles, presque identiques à l'issue du même type d'analyses effectuées cette fois sur les 22 principales espèces (Figure II.6B).

Les groupes A et B dissocient les campagnes de printemps (mai - juin) de celles d'été jusqu'au début de l'automne (juillet – octobre) au cours des années 2003 à 2008. Le groupe A correspond aux plus fortes CPUE numériques des ANA ($228 \pm 202 \text{ ind. ha}^{-1}$, Figure II.7A), mais du point de vue spécifique les maxima sont à relier non seulement à *Osmerus eperlanus*, mais aussi à d'autres espèces d'origine marine que sont *Limanda limanda* ($58 \pm 46 \text{ ind. ha}^{-1}$), *Callionymus lyra* ($15 \pm 11 \text{ ind. ha}^{-1}$) et *Chelidonichthys lucernus* ($8 \pm 13 \text{ ind. ha}^{-1}$, Figure II.7B). Le groupe B s'individualise surtout au regard des maxima d'abondance des MMO ($525 \pm 318 \text{ ind. ha}^{-1}$) et principalement celles de *Pleuronectes platessa* ($111 \pm 90 \text{ ind. ha}^{-1}$), *Buglossidium luteum* ($96 \pm 60 \text{ ind. ha}^{-1}$) et *Agonus cataphractus* ($79 \pm 80 \text{ ind. ha}^{-1}$).

Le troisième groupe, C, sépare en revanche les années 2000 à 2002 par rapport à 2003 – 2008 (groupes A & B) et l'on y retrouve une différenciation entre les mois de mai 2001 et 2002 (groupe C2) et ceux de fin de saison chaude que sont octobre 2001 et septembre 2002 (groupe C1). Bien que les CPUE moyennes des MMD soient également fortes dans le groupe A (Figure II.7A), c'est dans le groupe C et particulièrement C1, que le maximum est identifié ($2407 \pm 748 \text{ ind. ha}^{-1}$). On y remarque les CPUE les plus élevées pour *Pomatoschistus minutus* ($1239 \pm 173 \text{ ind. ha}^{-1}$), *Sprattus sprattus* ($304 \pm 260 \text{ ind. ha}^{-1}$) et *Dicentrarchus labrax* ($12 \pm 10 \text{ ind. ha}^{-1}$, Figure II.7B), la contribution de ces espèces sur l'axe 2 étant parmi les plus importantes.

Les guildes ES et CAT sont en revanche associées plutôt au groupe C2 (respectivement $120 \pm 188 \text{ ind. ha}^{-1}$ et $50 \pm 19 \text{ ind. ha}^{-1}$) mais leurs abondances sont également notables dans le groupe B. Du point de vue spécifique, c'est *Pomatoschistus microps* qui caractérise principalement le groupe C2 malgré ses moindres abondances ($78 \pm 148 \text{ ind. ha}^{-1}$).

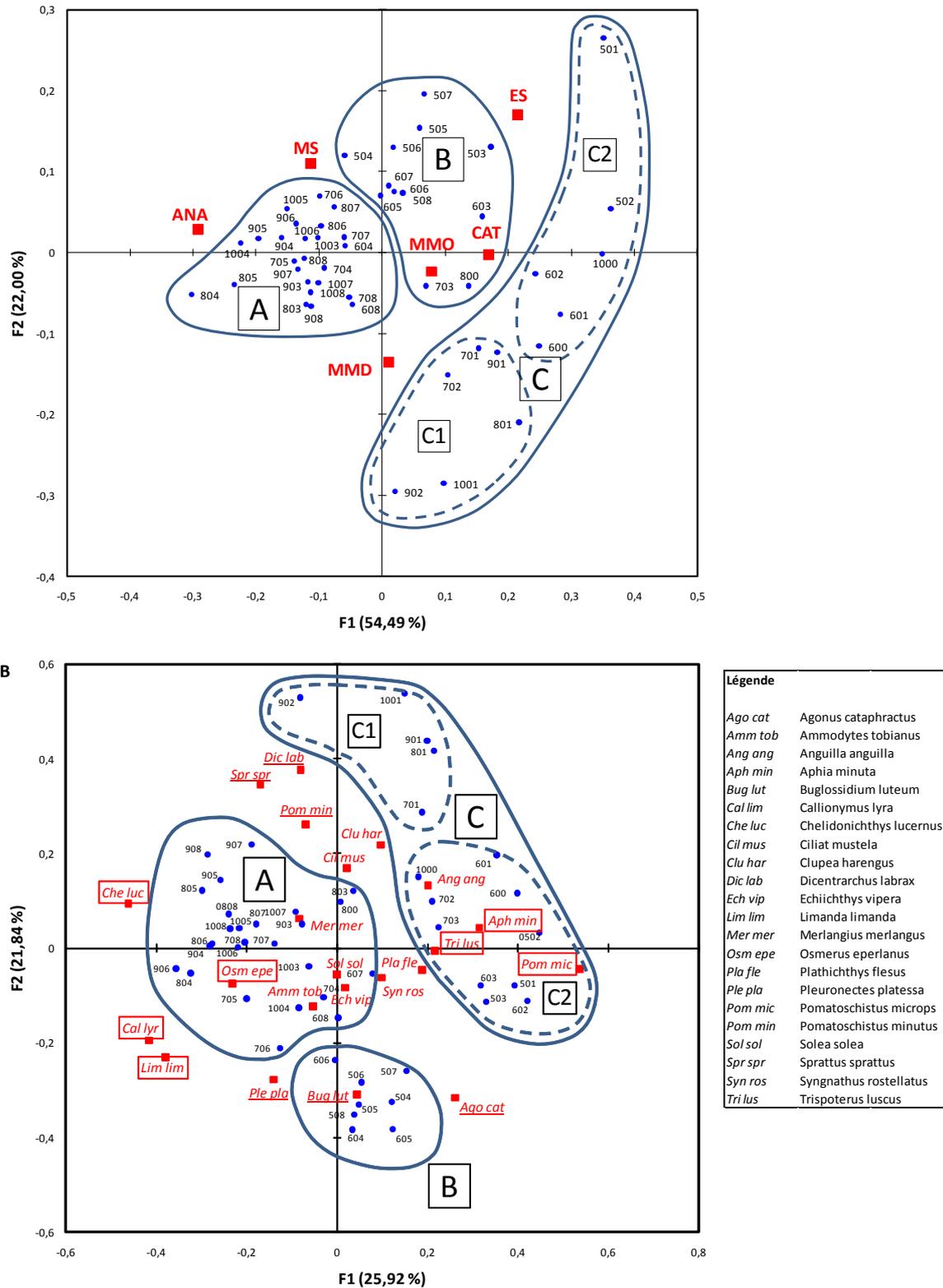


Figure II.6 : Représentation sur les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle de correspondance (AFC) basée sur les CPUE numériques moyennes normalisées (log (x+1)) de chacune des 49 campagnes d'échantillonnage de poissons entre juin 2000 et octobre 2008 sur les assemblages d'espèces classées en guildes écologiques (A) et sur les 22 espèces principales représentant plus de 0,1% de l'abondance totale (B). Les espèces contribuant le plus à l'axe 1 sont encadrées, celles qui le sont sur l'axe 2 sont soulignées. Les groupements des observations (mois-années) sont obtenus à partir de leurs coordonnées sur les deux premiers axes par classification ascendante hiérarchique (CAH) en utilisant la méthode de Ward.

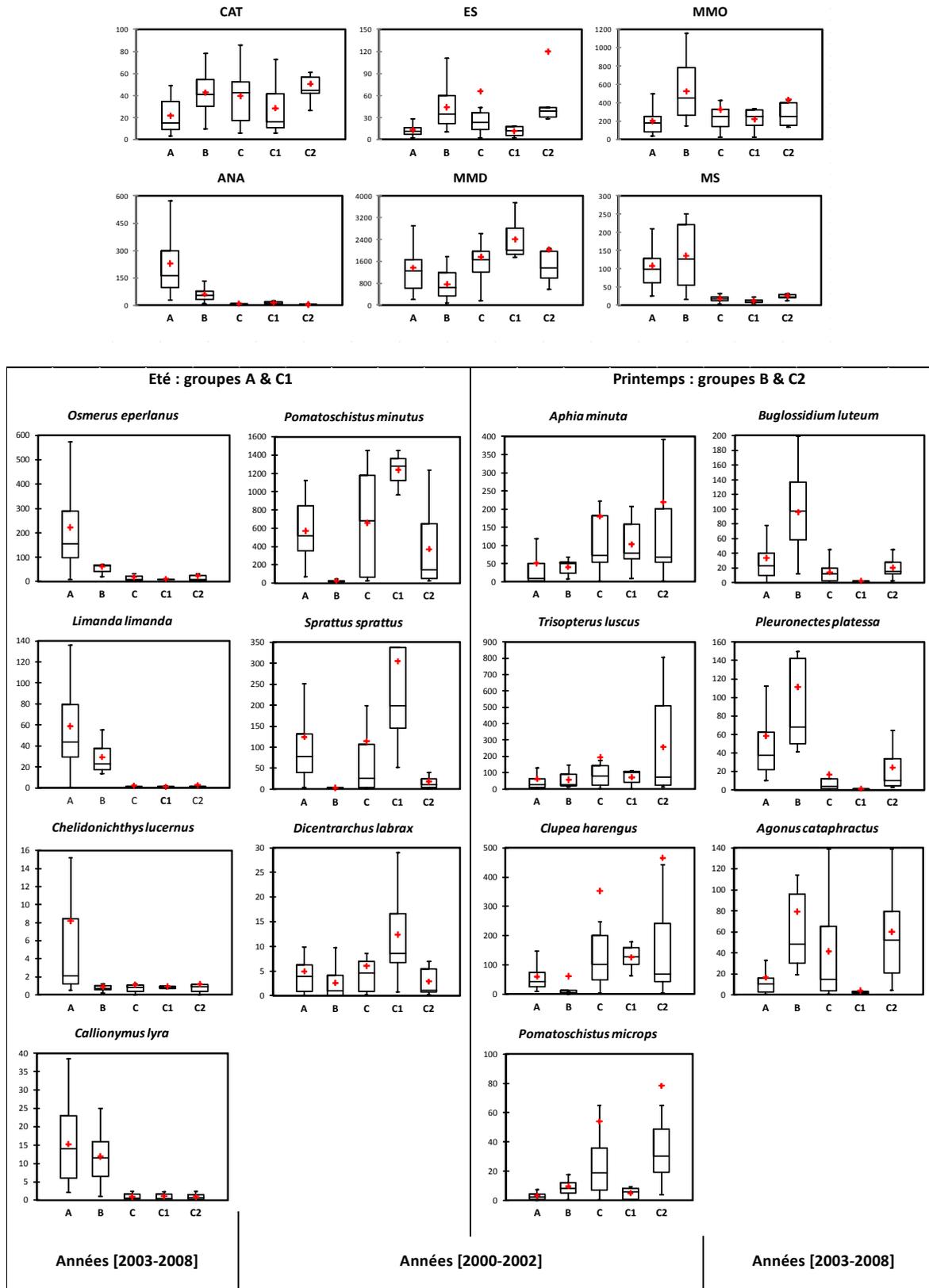


Figure II.7 : Diagrammes en boites des CPUE moyennes (ind.ha⁻¹) calculées pour les groupements issus de la classification (CAH) à partir des coordonnées des observations de l'analyse factorielle de correspondance (AFC) sur les assemblages d'espèces classées en guildes écologiques (A) puis sur celles de l'AFC basées sur les principales espèces qui structurent la représentation du nuage de points sur les plans 1 et 2 (B).

La MDS et la classification ascendante hiérarchique établie sur les CPUE numériques maximales annuelles des différentes guildes écologiques permettent de confirmer et de préciser les différences entre les années (Figure II.8). La période 2000-2002 est à nouveau clairement opposée sur le diagramme à celle des années 2003 à 2008 (Figure II.8A) du fait des différences qui se rapportent aux guildes ANA et MS (Figure II.8B). L'isolement de l'année 2000 par la classification trouve sa signification de par les CPUE numériques exceptionnellement élevées pour les guildes CAT, MMD et MMO en juin 2000, à relativiser toutefois compte tenu du moindre nombre de campagnes de pêches (trois) comparativement aux autres années (six). A l'opposé sur le diagramme de la MDS, le regroupement des années 2004 et 2005 correspond au contraire aux plus faibles abondances des guildes MMD, MMO, CAT et ES.

Au final, l'évolution de la structure des assemblages d'espèces peut être abordée pour les deux grandes périodes identifiées au cours de l'étude par la réalisation de diagrammes rang-fréquence (Figure II.9). *P. minutus* est associé à *C. harengus*, *A. minuta* et *S. sprattus* au sein des quatre premiers rangs pour les années 2000-2002. Bien que *P. minutus* continue à occuper le premier rang par la suite, sa fréquence chute de 54% en 2001-2002 à environ 40% à partir de 2003. Le second rang reste occupé par *C. harengus* durant toute l'étude excepté en 2004-2005 où il est remplacé par *O. eperlanus*. Ce dernier modifie la structure des assemblages pour la période 2003-2008 en occupant désormais le troisième rang, suivi de *T. luscus*, tandis que *S. sprattus* et *A. minuta* sont relégués respectivement aux 6^{ème} et 8^{ème} rangs. Ce changement s'accompagne d'un meilleur positionnement de certains poissons MMD telle que *S. solea* au 7^{ème} rang en 2000-2002 mais qui se place au 5^{ème} rang en 2003-2008.

Le regroupement par guildes des principales espèces indique l'absence d'évolution pour les espèces MMO, avec une contribution stable d'environ 13%. En revanche, le pourcentage des poissons MMD diminue entre les années les plus humides et les plus sèches de 78,7% en moyenne pour 2000-2002 à 53,7% pour les années 2004-2005. La contribution des espèces MS est nulle lors des trois premières années mais augmente en 2004-2005 pour atteindre 7,4%. L'abondance numérique de certaines espèces tend à évoluer de façon semblable (Tableau II.4). C'est le cas par exemple de poissons d'origine marine comme *Clupea harengus* et *Trisopterus luscus* ou encore de *Pleuronectes platessa* et *Solea solea*. En revanche, ces deux dernières sont corrélées négativement avec *Aphia minuta* tandis que *Osmerus eperlanus* l'est aussi avec *P. platessa* et l'ensemble des Clupéidés. L'appartenance d'espèces corrélées entre elles peut conduire à l'existence d'une possible compétition vis-à-vis de la ressource alimentaire.

Cette possibilité n'existe pas entre les poissons plats (B) et *A. minuta* (PL), et bien que théoriquement possible entre *C. harengus* et *O. eperlanus* (Courtois, 1982), la compétition semble limitée en été sur la zone d'étude. En effet, sur le plan saisonnier, le pic d'abondance de *C. harengus* se produit avant (juin) celui de *O. eperlanus* (août) et sur le plan interannuel, la corrélation négative entre le total des Clupéidés (*C. harengus* et juvéniles) et *O. eperlanus* traduit le fait que les deux espèces semblent plutôt alterner au cours du temps, une année favorable au recrutement de l'une s'avérant être plutôt défavorable à celui de l'autre.

L'analyse sur les guildes trophiques révèle une légère diminution de la contribution des poissons de type PL et HZ entre les deux grandes périodes identifiées (2000-2002 vs 2003-2008) mais la plus forte baisse se produit en comparant les moyennes des trois premières années avec celles de 2004 et 2005. Entre ces deux périodes, les contributions des poissons de type HZ et PL évoluent respectivement de 52,6% à 40% et de 38% à 29%. L'évolution inverse se produit pour les poissons de type B, avec une augmentation de 5,1% en 2000-2002 à 21,6% en 2004-2005.

Au final, le fait remarquable reste le changement de structure des assemblages d'espèces avec une diminution des poissons MMD au profit des ANA. Cette modification peut cependant être relativisée dans le sens où sur le plan trophique, elle ne semble avoir que peu d'incidence sur la pression totale exercée par l'ichtyofaune planctonophage sur la ressource alimentaire.

Tableau II.4 : Matrice de corrélation de rang de Spearman établie sur les CPUE numériques maximales annuelles pour les dix principales espèces de l'ichtyofaune entre juin 2000 et octobre 2008.

Variables	Pla fle	Osm epe	Aph min	Ple pla	Tri lus	Clu har	Pom min	Sol sol	Spr spr	Clup TOT
Pla fle	1,00									
Osm epe	-0,48	1,00								
Aph min	0,62	-0,72	1,00							
Ple pla	-0,22	0,67	-0,62	1,00						
Tri lus	0,63	0,07	0,42	0,13	1,00					
Clu har	0,62	-0,12	0,30	-0,12	0,80	1,00				
Pom min	-0,13	0,12	0,00	0,22	0,27	0,30	1,00			
Sol sol	-0,33	0,52	-0,62	0,88	-0,03	-0,13	0,52	1,00		
Spr spr	0,73	-0,30	0,55	-0,03	0,58	0,35	0,08	-0,22	1,00	
Clup TOT	0,63	-0,63	0,55	-0,07	0,42	0,53	0,43	0,10	0,48	1,00

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$

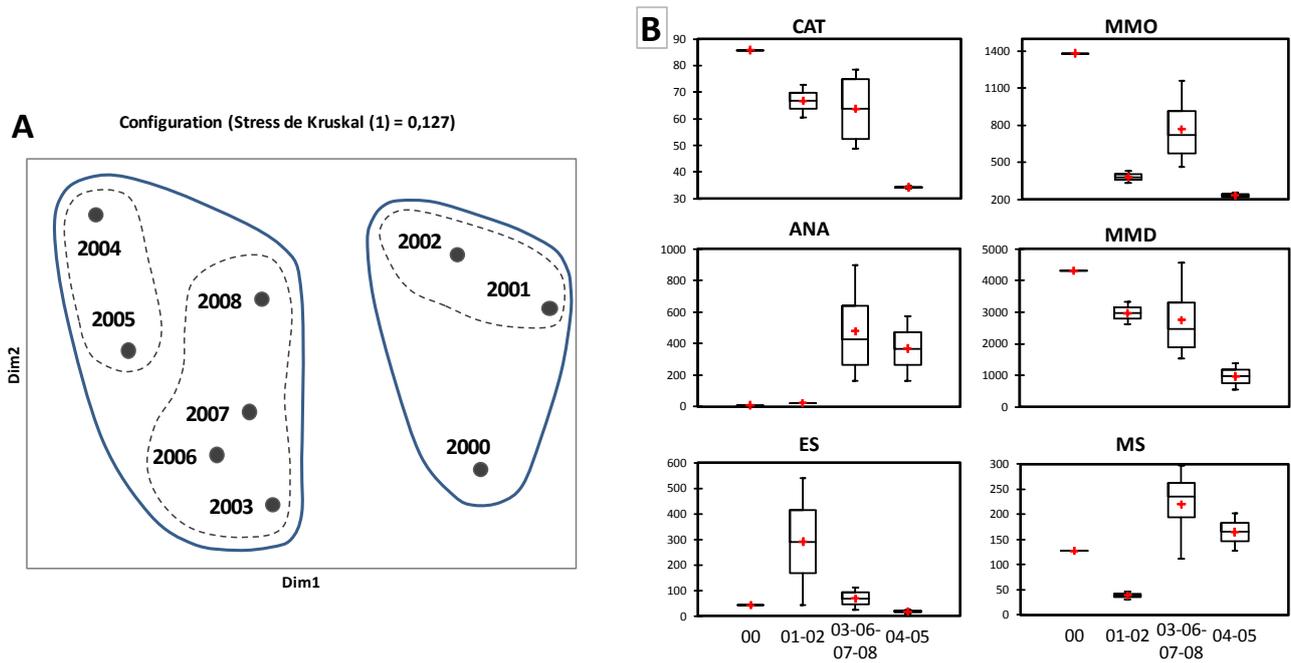


Figure II.8 : MDS sur les CPUE numériques maximales annuelles par guildes écologiques (A) et diagrammes en boîte des moyennes de CPUE max annuelles pour les quatre groupes issus de la classification ascendante hiérarchique (B).

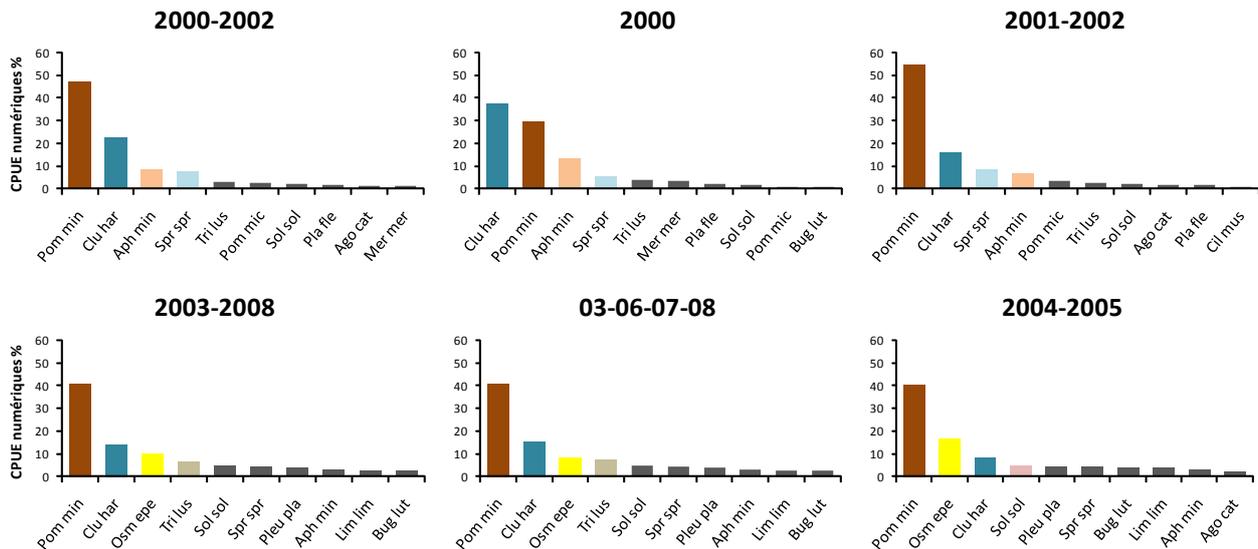


Figure II.9 : Diagrammes rang-fréquence sur les CPUE numériques moyennes des dix principales espèces pour l'ensemble des échantillons collectés entre 2000 et 2008 exprimées en % pour les périodes 2000-2002 (A) et 2003-2008 (B).

3.3. Relations entre les variables environnementales et les descripteurs de l'ichtyofaune

L'ACP sur les conditions environnementales des 49 campagnes de pêche restitue 47,9% de la variance totale (Figure II.10) et aboutit au partitionnement de 3 groupes d'observations (mois-années) calculés par la classification ascendante hiérarchique de leurs coordonnées sur les deux premiers axes. L'axe 1 (Figure II.10A) explique 25,1% de l'inertie totale et se trouve fortement corrélé avec deux paramètres fluctuant selon un rythme saisonnier et annuel : la température de l'eau (contribution de 33%) et le débit fluvial (contribution de 27 %). La seconde composante (22,8%) est mieux corrélée avec des paramètres susceptibles de se combiner pour fluctuer à l'échelle journalière, à savoir la salinité (29%) et le vent de direction est-ouest (25%) mais le débit reste un facteur qui structure aussi l'axe 2 (23%). Les groupements d'observations (Figure II.10B et 11) sont principalement discriminés par la température, le débit et la salinité. Le groupement A comprend la plupart des pêches faites au mois de mai lorsque la température est la plus faible ($15,3^{\circ}\text{C} \pm 2,3$) et les vents prépondérants de secteur est. Le groupe B est caractérisé par les températures maximales de l'été ($18,4^{\circ}\text{C} \pm 1,3$), les débits les plus faibles typiques de la période d'étiage ($236 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \pm 69$), les plus forts coefficients de marée (64 ± 10) et des directions de vent très variables. Le groupe C est associé quant à lui aux débits les plus élevés (633 ± 416), aux plus faibles salinités ($26,2 \pm 1,6$) et aux plus petits coefficients de marée (51 ± 10) avec des conditions de vent de secteur ouest mais de faible vitesse.

La variance expliquée par les deux premiers axes est relativement faible et incite à s'intéresser aux autres axes du nuage de point. Il apparaît que les axes 3 et 4 contribuent encore respectivement à 19,6% et 14,5% de l'ensemble de la variabilité du jeu de données. La variance restituée par une seconde ACP sur les axes 1 et 3 est de 44,7% (Figure II.12). Les paramètres les mieux corrélés avec l'axe 3 sont la direction du vent nord-sud et la salinité, avec des contributions respectives de 45% et 29% (Figure II.12A). L'axe 4 est quant à lui fortement structuré par le coefficient de marée avec une contribution de 77%.

Trois groupements sont à nouveau identifiés par la classification faite à partir des coordonnées des observations sur les plans factoriels 1 et 3 (Figure II.12B). Le groupement A est associé aux plus forts débits observés en début de printemps (mai) tandis que la température est encore relativement faible. Les vents de secteur est y sont les mieux représentés (Figure II.13). Les groupements B et C caractérisent tous deux les conditions estivales avec une température élevée et un débit minimal, la distinction de ces deux groupes étant principalement due aux conditions de vents de vitesse faible ($3,5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1} \pm 0,6$) et majoritairement de secteur nord pour B, mais surtout de secteur sud pour le groupe C, avec une vitesse plus élevée ($5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1} \pm 1,4$).

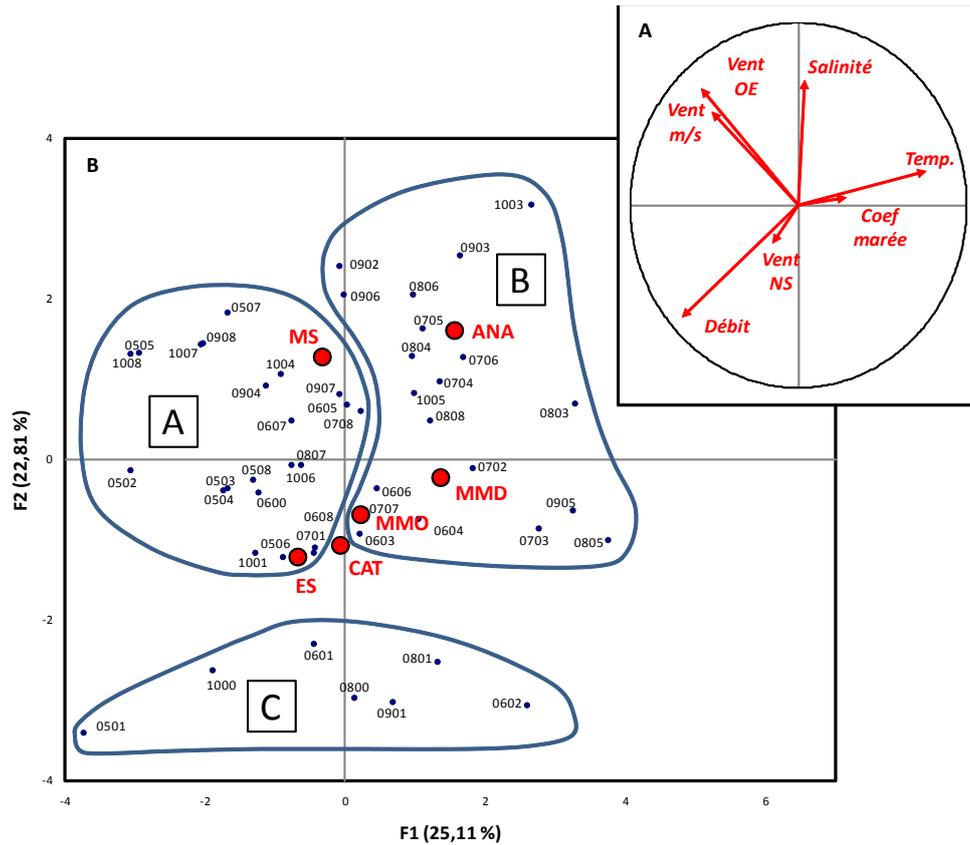


Figure II.10 : (A) Cercle de corrélations des variables environnementales correspondantes aux 49 campagnes de pêche sur les deux premiers axes de l'ACP (47,9% de l'inertie totale). La longueur des vecteurs associés à chaque variable correspond à leur contribution absolue pour la détermination des axes. (B) Représentation des observations (mois-année) et des groupements obtenus par la classification avec la méthode de Ward à partir de leurs coordonnées sur les axes 1 et 2. Les CPUE numériques moyennes de chaque guildes écologiques sont incluses en tant que variables supplémentaires.

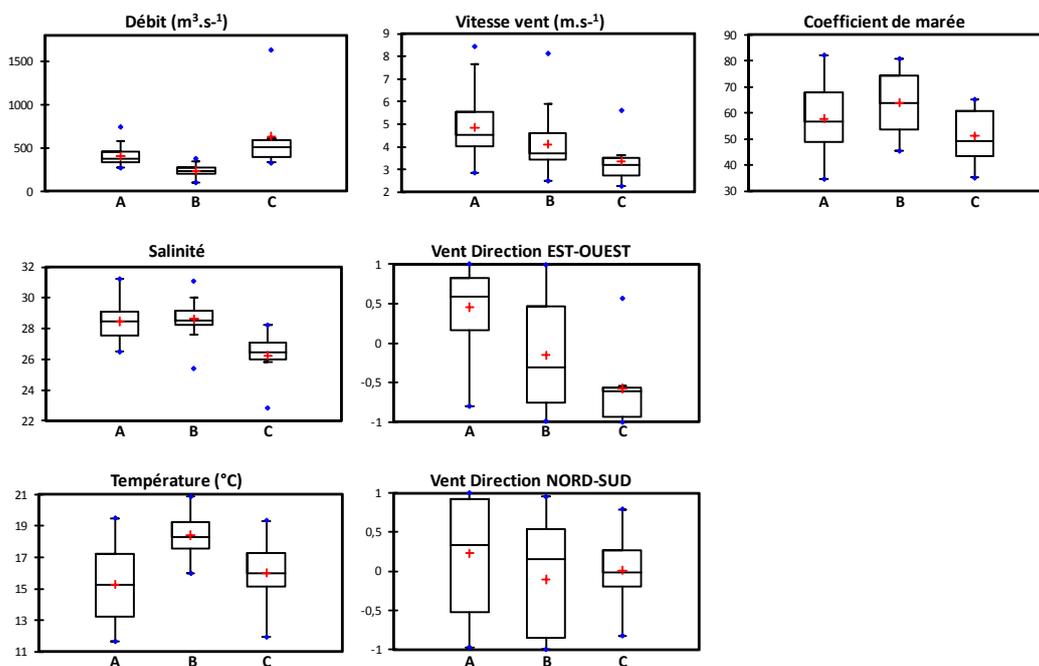


Figure II.11 : Diagrammes en boîtes des groupements issus de la classification faite sur les axes 1 et 2 de l'ACP.

La guilde MMD est la mieux corrélée à l'axe 1, les ANA l'étant quant à eux de façon sensiblement égale sur les 2 premiers axes. Les ES sont plutôt corrélés à l'axe 2 auxquels on relie de façon plus marquée et dans l'ordre décroissant les guildes MS, CAT et MMO. Les guildes les mieux positionnées par rapport à l'axe 3 sont les MMD et les MS.

Concernant les guildes trophiques, la représentation au sein du nuage de points de l'AFC (Figure II.14) est moins bonne que celle obtenue pour les guildes écologiques. Celles-ci semblent donc plus pertinentes que les guildes trophiques pour l'étude de l'effet des conditions hydrologiques et météorologiques sur les fluctuations temporelles d'abondance. En d'autres termes, il semble que les liens entre les fluctuations des variables environnementales étudiées et l'abondance des poissons selon leur type d'alimentation soient moins évidents. En effet, les principales guildes que sont les PL et les HZ sont surtout corrélées à l'axe 1, c'est-à-dire en premier lieu avec la température de l'eau. Les corrélations sont généralement faibles avec l'axe 2, les meilleurs correspondant aux guildes HP et B.

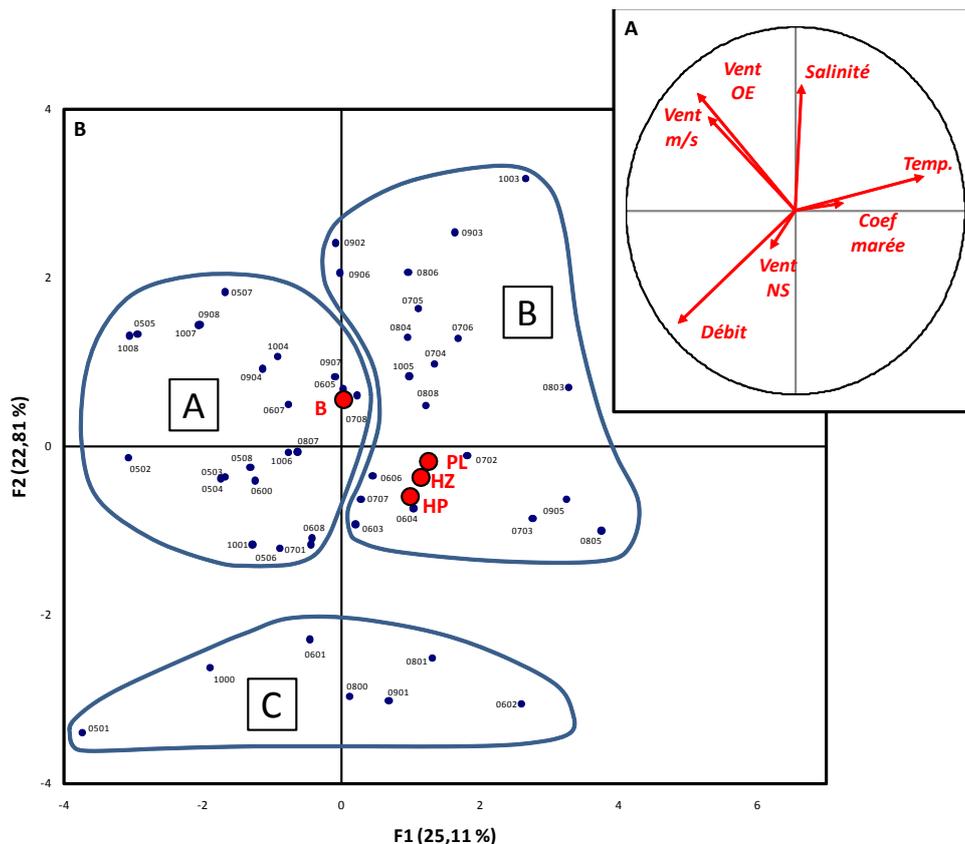


Figure II.14 : Cercle de corrélation (A) et représentation des observations (B) issues de l'ACP sur les variables environnementales correspondantes aux 49 campagnes de pêche : positionnement des CPUE moyennes pour les quatre principales guildes écotrophiques incluses dans l'analyse en tant que variables supplémentaires.

Les corrélations de rang de Spearman entre les descripteurs de l'ichtyofaune classée par guildes écologiques et les variables environnementales montrent l'existence de corrélations significatives (Tableau II.5A et figures II.10 et II.12).

La richesse spécifique totale et celle de la guildes ANA sont influencées positivement par le coefficient de marée. La température de l'eau n'a pas d'effet sur la richesse totale, une corrélation positive de ce paramètre étant cependant à remarquer avec ANA et MMD, mais négative avec ES et MMO. L'augmentation de débit influence négativement la richesse des MMD et ANA. La vitesse du vent et son orientation à l'est est favorable à la richesse des MS, mais cette direction de vent est négativement corrélée avec CAT et ES.

Les CPUE numériques totales sont positivement corrélées à la température, les principales guildes concernées étant ANA et MMD. Elles le sont en revanche négativement avec la salinité, ce dernier paramètre influant particulièrement sur les guildes CAT et MMD. Les faibles débits fluviaux conjugués à une augmentation du coefficient de marée apparaissent favorables à ANA, l'amplitude de marnage étant aussi positivement corrélée avec MS. L'effet de la vitesse et de la direction du vent est significatif pour CAT et MS, similaire à celui observé sur la richesse de ces deux guildes. Les vents de secteur nord influent négativement sur les abondances numériques des poissons MMD.

Les relations des CPUE pondérales avec les variables environnementales sont relativement similaires à celles des CPUE numériques en raison de la corrélation qui existe entre ces deux descripteurs. On remarque cependant que les biomasses de CAT augmentent significativement avec le débit fluvial, tendance en interaction avec celle de la température de l'eau dont l'effet se trouve inversé.

S'agissant des guildes écotrophiques (Tableau II.5B, Figure II.14), le débit et la salinité sont moins structurants que pour les guildes écologiques et ne sont négativement corrélés qu'avec les abondances numériques des guildes HP (débit) et HZ (salinité). La relation est positive entre le coefficient de marée et les trois descripteurs de la guildes des poissons benthivores (B), mais négative avec la biomasse des poissons hyperbenthophages à tendance zooplanctivores (HZ). La colonisation classique des masses d'eau estuariennes en cours de réchauffement par les jeunes poissons (MMD) se traduit par la relation positive entre la température de l'eau et les CPUE numériques de PL, HZ et HP. La vitesse du vent ne fait l'objet d'aucune relation significative avec les guildes trophiques mais l'effet de sa direction retient l'attention par l'existence d'une corrélation positive entre les vents d'ouest et la richesse de HP et celle de HZ ainsi que la biomasse de HP. Les vents de nord sont corrélés négativement avec les biomasses de la guildes HZ.

Tableau II.5 : Matrice de corrélation (r de Spearman, n = 49) établie entre les moyennes par campagne des variables hydrologiques (débit, salinité, Sal ; coefficient de marée, Coef marée ; Température, T°C), météorologiques (Vitesse du vent, Vent ; Direction du vent est-ouest, Vent OE ; Direction du vent nord-sud ; Vent NS) et les moyennes par campagne des descripteurs de l'ichtyofaune en richesse et abondance distinctement pour les guildes écologiques (A) et écotrophiques (B).

A	Guildes	Débit (m ³ .s ⁻¹)	Sal. (fond)	Coef marée	T. °C (fond)	Vent (m.s ⁻¹)	Vent OE	Vent NS
	CAT	0,21	-0,35	0,07	-0,11	-0,02	-0,29	-0,06
Richesse	ANA	-0,61	0,19	0,47	0,46	-0,10	0,06	-0,05
spécifique	ES	0,20	-0,14	0,07	-0,33	-0,24	-0,43	0,20
	MS	-0,07	0,10	0,23	-0,23	0,30	0,37	0,01
	MMO	0,07	-0,05	0,12	-0,31	-0,07	-0,22	0,13
	MMD	-0,37	-0,04	0,28	0,55	0,08	-0,08	-0,14
	SP Total	-0,18	-0,09	0,38	0,07	-0,05	-0,19	0,05
	CAT	0,20	-0,29	0,13	-0,13	-0,06	-0,30	0,13
CPUE	ANA	-0,62	0,23	0,33	0,62	0,02	0,13	-0,11
numériques	ES	0,20	-0,25	0,16	-0,30	-0,05	-0,21	0,09
	MS	-0,17	0,09	0,43	-0,07	0,32	0,45	0,06
	MMO	0,05	-0,13	0,09	-0,06	-0,26	-0,28	0,13
	MMD	-0,02	-0,37	-0,04	0,53	-0,09	-0,14	-0,30
	Ni Total	-0,06	-0,34	0,09	0,44	-0,13	-0,22	-0,22
	Wi CAT	0,47	-0,42	-0,01	-0,41	0,07	-0,12	0,07
CPUE	Wi ANA	-0,50	0,15	0,47	0,51	0,06	0,08	0,13
pondérales	Wi ES	0,22	-0,21	0,13	-0,35	-0,14	-0,29	0,16
	Wi MS	-0,06	0,04	0,40	-0,16	0,30	0,37	0,10
	Wi MMO	-0,05	-0,10	-0,16	0,08	-0,08	-0,04	-0,15
	Wi MMD	-0,01	-0,42	0,10	0,32	0,07	-0,06	-0,30
	Wi Total	-0,08	-0,27	0,06	0,22	-0,04	-0,08	-0,21
B	Guildes	Débit (m ³ .s ⁻¹)	Sal. (fond)	Coef marée	T. °C (fond)	Vent (m.s ⁻¹)	Vent OE	Vent NS
Richesse	B	-0,051	-0,059	0,389	-0,210	0,259	0,175	-0,026
spécifique	HP	-0,128	-0,129	0,012	0,091	-0,280	-0,401	-0,099
	HZ	0,229	-0,135	0,011	-0,430	-0,131	-0,289	0,092
	PL	-0,096	-0,192	0,228	0,390	-0,176	-0,256	-0,068
CPUE	B	-0,164	-0,060	0,487	-0,094	0,219	0,159	0,084
numériques	HP	-0,303	0,019	0,003	0,345	-0,139	-0,267	-0,037
	HZ	-0,068	-0,306	-0,051	0,471	-0,194	-0,226	-0,273
	PL	-0,057	-0,237	0,065	0,553	-0,142	-0,218	-0,155
CPUE	B	0,030	-0,243	0,288	-0,143	0,220	0,134	-0,013
pondérales	HP	0,136	-0,243	0,067	0,029	-0,136	-0,347	-0,025
	HZ	-0,019	-0,190	-0,296	0,151	-0,050	-0,058	-0,346
	PL	-0,251	-0,073	0,205	0,633	-0,074	-0,038	0,024

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification alpha=0,05 (et alpha=0,1)

Les conditions hivernales et printanières de débit fluvial et de température de l'eau peuvent contribuer à la variabilité des abondances numériques maximales des assemblages de poissons durant l'été et mettre en évidence des relations qui n'apparaissent pas de façon synchrone avec la période temporelle du suivi (Tableau II.6).

Quelle que soit la période considérée, on constate une tendance positive de l'augmentation des débits sur les abondances numériques de la guildes CAT avec une corrélation significative pour le mois de mars. Bien que non significative, cette tendance existe aussi pour ES. L'effet de ce paramètre sur la guildes ANA ne concerne en fait pas uniquement la période estivale au cours de laquelle a eu lieu le suivi.

Il s'avère en effet que la corrélation négative avec les CPUE numériques de cette guilda existe aussi pour les débits moyens hivernaux et printaniers : elle est significative pour les moyennes de débit de mars-avril et celles du mois de mai. L'effet de la température de l'eau sur ANA est positif en condition estivale, mais s'avère être négatif en hiver et au printemps. Les hivers doux ne favoriseraient donc pas les abondances estivales, la corrélation étant significative avec la moyenne de température de l'eau du mois de février.

Ces deux paramètres hydrologiques ont des effets contrastés sur les poissons d'origine marine. Aucune influence particulière n'est observée sur MMO, excepté au mois de février pour lequel des températures relativement douces ne favoriseraient pas les abondances de cette guilda en été. Il en est de même pour MS, guilda en outre corrélée négativement et de façon significative avec les débits du mois de février alors qu'en condition estivale, chacun de ces deux facteurs a un effet réduit voire inexistant. En revanche, pour MMD et malgré l'absence de corrélation significative, les pics d'abondances numériques semblent plutôt dépendre i) des apports d'eau douce ii) de la cinétique de réchauffement des eaux en fin d'hiver et au printemps ainsi que des fluctuations estivales de ces deux paramètres.

Considérant l'effet de ces paramètres sur les guildes écotrophiques, les poissons B tendent généralement à être pénalisés par l'augmentation des débits et ce, quelle que soit la période considérée. Les crues hivernales du mois de février sont les plus fortement corrélées avec les abondances de cette guilda. A l'inverse, l'ichtyofaune PL tend à bénéficier des apports d'eau douce soutenus, avec une corrélation significative pour les débits moyens de mars-avril. Une tendance similaire, bien que moins nette, est à remarquer pour les poissons HZ mais ce n'est pas le cas pour ceux de la guilda HP, pour lesquels les maxima d'abondances en été ne semblent pas dépendre du débit fluvial, mais plutôt de la température de l'eau au début du printemps (avril-mai).

Les deux premiers axes de l'ACP établie sur les conditions hydrologiques annuelles du mois de mars à octobre rendent compte de 70% de la variabilité (Figure II.15). Le débit structure particulièrement l'axe 1, les moyennes de mars-avril, avril-mai et juin-octobre y contribuant respectivement à 33%, 29% et 21% (Figure II.15A). L'axe 2 est expliqué en premier lieu par la température estivale (50%) et secondairement par celle de mars-avril (25%). La classification à partir des coordonnées des observations sur les axes 1 et 2 distingue deux groupes d'années (Figure II.15B). Sur l'axe 1, les écarts de débits opposent surtout les années 2000 et 2001 par rapport aux années 2003 et 2004. Ces deux dernières années font l'objet de débits printaniers légèrement inférieurs à la moyenne sur 50 ans (2004) mais aussi de très faibles débits d'étiage en été (2003).

Sur l'axe 2, l'année 2002 a fait l'objet d'un hiver doux et relativement pluvieux et s'oppose à l'année 2006 qui se différencie par le niveau élevé des températures de l'eau en été. Les neuf années de suivi peuvent être dissociées en trois périodes distinctes. La première comprend les années 2000 à 2002 avec des débits printaniers supérieurs à la moyenne et des hivers doux, ces conditions étant favorables aux abondances numériques de la guildes MMD, mais aussi à celles des poissons planctonophages (Figure II.15C). La seconde se rapporte aux années 2003 à 2006 avec des débits plutôt faibles à partir de la fin de l'hiver et des températures estivales variables. Cette période se traduit en premier lieu par des abondances élevées de la guildes ANA, c'est à dire l'éperlan qui représente quasiment la totalité des effectifs de cette guildes (cf tableau II.2), tandis qu'en second lieu les poissons benthivores semblent aussi favorisés par de telles conditions de débit en fin d'hiver et début de printemps. Enfin la troisième période avec les années 2007 et 2008 se distingue ici par une augmentation sensible des débits qui restent toutefois nettement inférieurs à ceux de la période de début de suivi en hiver et sans conséquences notoires sur les guildes écologiques et trophiques.

Tableau II.6 : Matrice de corrélation (r de Spearman, $n = 9$) établie entre les moyennes annuelles du débit fluvial (Q) et de la température de l'eau (T°) au mois de février (02), mars (03) avril (04) et mai (05), les moyennes de mois de début de printemps (03-04), printemps (04-05) et été au moment du suivi (06-10) et les CPUE numériques maximales annuelles de l'ichtyofaune entre 2000 et 2008 distinctement pour les abondances totales, les guildes écologiques et écotrophiques ainsi que pour les principales espèces.

Variables	Débit fluvial ($m^3 \cdot s^{-1}$)							Température de l'eau ($^\circ C$)						
	Q 02	Q 03	Q 04	Q 05	Q 03-04	Q 04-05	Q6-Q10	T° 02	T° 03	T° 04	T° 05	T° 03-04	T° 04-05	T° 06-10
Σ CAT	0,30	0,70	0,47	0,35	0,42	0,37	0,52	-0,10	0,33	0,01	-0,14	0,45	-0,34	-0,21
Σ ANA	-0,64	-0,67	-0,67	-0,71	-0,71	-0,64	-0,67	-0,79	-0,61	0,10	-0,36	-0,59	-0,07	0,45
Σ ES	0,38	0,62	0,21	0,01	0,30	0,13	0,30	-0,44	0,35	-0,04	-0,49	0,40	-0,56	0,30
Σ MS	-0,82	-0,42	-0,04	-0,24	-0,37	-0,09	0,08	-0,49	-0,39	-0,36	0,21	-0,44	0,16	0,20
Σ MMO	0,15	0,30	0,18	0,11	0,10	0,11	0,15	-0,53	0,06	-0,07	0,01	0,25	-0,12	-0,10
Σ MMD	0,53	0,48	0,55	0,51	0,63	0,53	0,18	0,08	0,46	-0,12	0,28	0,53	0,15	-0,24
Σ B	-0,67	-0,36	-0,12	-0,39	-0,21	-0,14	-0,39	-0,64	-0,26	-0,07	0,03	-0,24	0,25	0,21
Σ HP	-0,26	0,00	0,00	-0,14	-0,09	0,01	0,01	0,03	-0,19	0,40	0,40	0,20	0,67	-0,27
Σ HZ	0,38	0,28	0,30	0,31	0,45	0,31	-0,17	-0,31	0,23	-0,05	-0,27	0,18	-0,27	0,25
Σ PL	0,56	0,56	0,65	0,68	0,72	0,67	0,26	0,23	0,38	0,06	0,21	0,51	0,15	-0,17
Total	0,41	0,38	0,41	0,43	0,45	0,40	0,10	-0,08	0,28	-0,04	0,23	0,41	0,11	-0,27
<i>Platichthys flesus</i>	0,27	0,72	0,58	0,43	0,50	0,48	0,60	-0,04	0,36	-0,05	-0,04	0,46	-0,26	-0,19
<i>Osmerus eperlanus</i>	-0,64	-0,67	-0,67	-0,71	-0,71	-0,64	-0,67	-0,79	-0,61	0,10	-0,36	-0,59	-0,07	0,45
<i>Aphia minuta</i>	0,72	0,72	0,60	0,46	0,58	0,50	0,80	0,26	0,72	-0,46	0,38	0,72	-0,04	-0,26
<i>Pleuronectes platessa</i>	-0,81	-0,67	-0,27	-0,27	-0,47	-0,24	-0,51	-0,67	-0,64	-0,07	-0,02	-0,66	0,13	0,28
<i>Trisopterus luscus</i>	0,21	0,30	0,08	0,06	0,03	0,00	0,13	-0,54	0,10	-0,14	-0,17	0,18	-0,39	-0,09
<i>Clupea harengus</i>	0,40	0,48	0,10	0,18	0,21	0,08	-0,05	-0,23	0,08	0,43	-0,36	0,33	-0,31	-0,21
<i>Pomatoschistus minutus</i>	0,31	0,18	0,16	0,16	0,38	0,20	-0,37	-0,30	0,20	0,06	-0,29	0,16	-0,17	0,21
<i>Solea solea</i>	-0,56	-0,52	-0,21	-0,22	-0,22	-0,15	-0,66	-0,48	-0,39	0,05	-0,04	-0,42	0,20	0,16
<i>Sprattus sprattus</i>	0,10	0,53	0,73	0,67	0,50	0,67	0,70	-0,23	0,15	-0,36	-0,19	0,06	-0,51	0,35

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$ ($\alpha=01$)

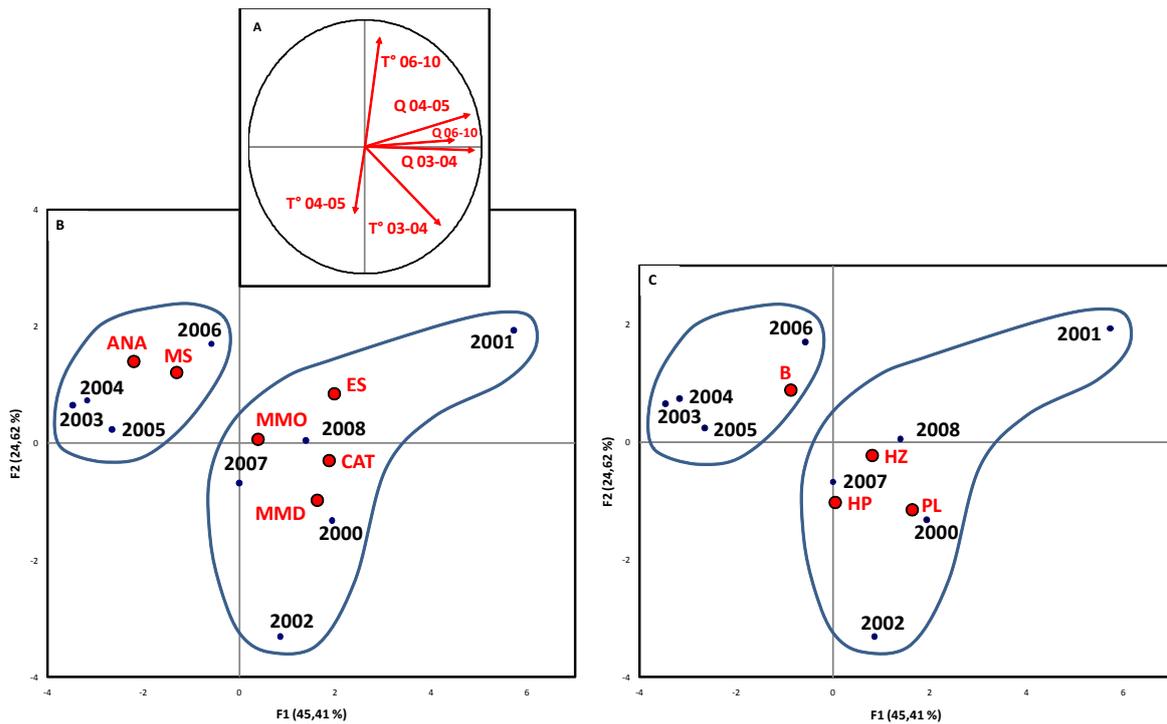


Figure II.15 : ACP réalisée sur les moyennes de débit des mois de mars-avril (Q 03-04), avril-mai (Q 04-05) et juin-octobre (Q 06-10) et celles des températures de l'eau pour les mêmes périodes : mars-avril (T° 03-04), avril-mai (T° 04-05) et juin-octobre (T° 06-10). Cercle de corrélation (A) et représentation des observations incluant les CPUE maximales annuelles des guildes écologiques (B) et celles des quatre principales guildes écotrophiques (C) en tant que variables supplémentaires.

3.4. Croissance d'une espèce estuarienne anadrome et planctonophage : l'éperlan européen

La date d'apparition des juvéniles YoY d'éperlan au sein des captures correspond au mois de juin excepté en 2001 et 2002 où c'est au mois de juillet que la nouvelle cohorte est observée. Les pics d'abondance peuvent être visualisés sur les graphes de la guildes ANA (Cf Figure II.3) du fait de la contribution proche de 100% de l'éperlan à cette guildes mais aussi de celle des juvéniles YoY, qui représentent 78% des effectifs entre 2001 et 2008.

Pour l'ensemble des 9 années, les tailles augmentent entre les mois de juin et septembre et la moyenne des mesures individuelles est de 38,7 (\pm 8,5) mm en juin, 54,9 (\pm 11,9) mm en juillet, 64,7 (\pm 14,1) mm en août et 67,4 (\pm 16,2) mm en septembre. Le report des données par année pour chacun de ces mois (Tableau II.7) révèle d'importantes variations, les années 2000 à 2002 se traduisant par des valeurs nettement plus élevées que celles des années suivantes (Figure II.16).

Tableau II.7 : Taux de croissance absolu (AGR) observé pour les mois de juin à septembre pour les éperlan du groupe 0 échantillonnés dans l'estuaire aval de la Seine entre 2000 et 2008. Nombre de poissons, N ; Longueur à la fourche, Lf ; Taux de croissance entre deux campagnes d'échantillonnage successives, AGR ; Taux de croissance entre les mois de juillet et septembre, AGR 07-09.

Année	Dates	N	Lf (mm)	AGR (mm.j ⁻¹)	AGR 07-09
2000	26-juin	21	64,90		
	08-août	48	106,85	0,98	
2001	16-juil	122	71,78		
	15-août	18	93,06	0,71	
	25-sept	34	125,76	0,80	0,76
2002	19-juil	77	76,56		
	17-sept	30	108,93	0,54	0,54
2003	09-juin	66	37,21		
	10-juil	278	51,74	0,47	
	07-août	600	61,56	0,35	
2004	04-sept	411	68,58	0,25	0,30
	16-juin	2	37,50		
	16-juil	157	51,25	0,46	
	16-août	216	61,57	0,33	
2005	06-sept	236	65,70	0,20	0,28
	09-juin	16	32,94		
	11-juil	222	50,00	0,53	
2006	10-août	528	60,94	0,36	
	08-sept	645	67,20	0,22	0,29
	16-juin	152	31,87		
2007	18-juil	389	42,92	0,35	
	16-août	463	52,00	0,31	
	22-sept	371	54,95	0,08	0,18
	05-juin	138	40,43		
2008	13-juil	331	55,81	0,40	
	28-août	557	66,16	0,22	
	01-oct	392	62,16	-0,12	0,08
2009	24-juin	43	49,30		
	25-juil	223	69,22	0,64	
	29-août	417	81,56	0,35	
	22-sept	131	91,60	0,42	0,38

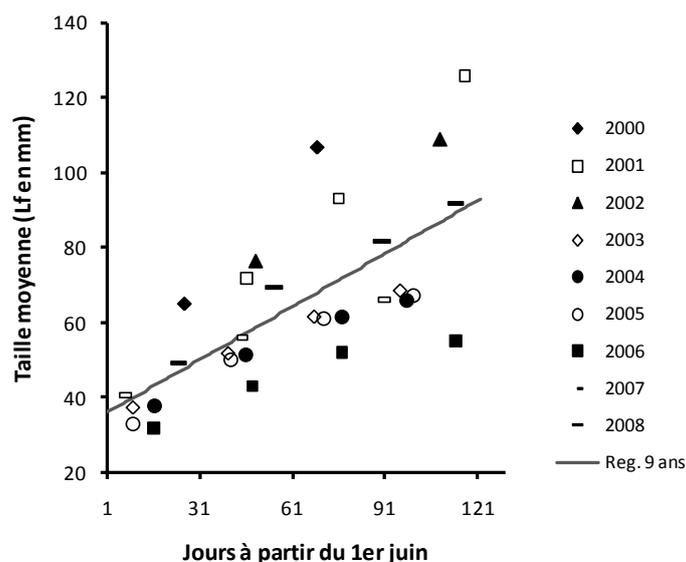


Figure II.16 : Variations interannuelles des longueurs à la fourche (Lf) des éperlans YoY entre le 1^{er} juin et le 30 septembre. La ligne continue représente la droite de régression sur l'ensemble des points

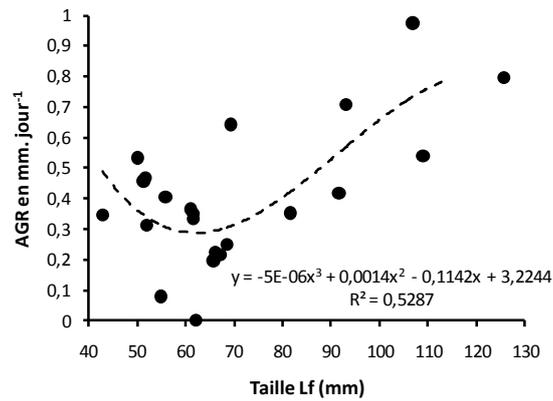


Figure II.17 : Variations du taux de croissance absolu AGR (mm.j-1) en fonction de la taille des éperlans YoY pour les mois de juin à septembre des années 2000 à 2008.

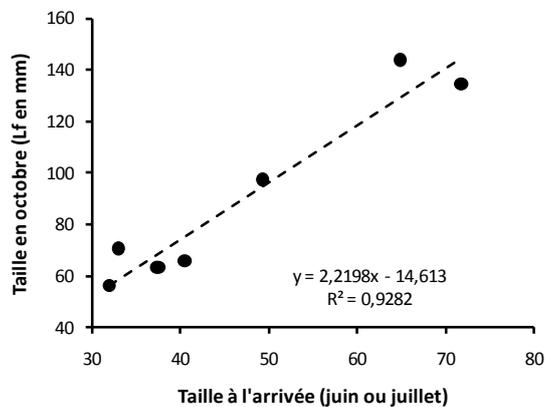


Figure II.18 : Evolution de la taille moyenne Lf à la fin de chaque année de suivi (octobre) en fonction de la taille moyenne lors de l'apparition des juvéniles YoY dans les captures (juin ou juillet). L'année 2002 n'est pas prise en compte en raison de l'absence de campagne d'échantillonnage au mois d'octobre cette année là.

En effet, en fin d'été, la taille moyenne maximale atteint 125,8 mm le 25 septembre 2001, mais seulement 54,9mm le 24 septembre 2006. Cette année correspond généralement aux tailles moyennes les plus faibles, les années 2003,2004 et 2005, révélant aussi des valeurs inférieures au modèle linéaire établi sur l'ensemble des données. L'année 2007 se situe à une position intermédiaire et c'est seulement en 2008 que les tailles moyennes se situent à nouveau au dessus de la droite de régression linéaire.

Au mois de juillet, le taux de croissance moyen est de 0,48 ($\pm 0,1$) mm.jour⁻¹. Il diminue par la suite à 0,45 ($\pm 0,25$) mm.jour⁻¹ au mois d'août pour atteindre 0,30 ($\pm 0,28$) mm.jour⁻¹ au mois de septembre (Tableau II.7). On constate une évolution particulière du taux de croissance absolue en fonction de la taille des éperlans (Figure II.17).

La croissance semble diminuer pour des tailles comprises entre 40 et 60mm et à partir de cette valeur, elle augmente ensuite pour devenir supérieure à la moyenne sur la période juillet – septembre ($0,35 \pm 0,21 \text{ mm.j}^{-1}$) et atteindre jusqu'à $0,98 \text{ mm.j}^{-1}$ lors de l'année 2000 pour une taille moyenne de 107mm.

Une relation significative existe entre la taille moyenne observée au mois d'octobre et celle qui se rapporte à la première apparition des jeunes éperlans du groupe 0 dans l'estuaire aval lors des mois de juin, ou le plus souvent en juillet (Figure II.18). Celle-ci montre une relation linéaire où les tailles les plus élevées au début de l'automne correspondent aux plus fortes valeurs à l'arrivée des juvéniles en domaine polyhalin. Les tailles sont maximales en 2000 et 2001, avoisinant 70mm au début de l'été et 140mm au mois d'octobre. L'année 2008 occupe une position intermédiaire (environ 100mm en octobre) tandis que les années 2003 à 2007 se traduisent par les tailles les plus faibles.

3.5. Facteurs contrôlant la croissance à l'aval de l'estuaire

Les tailles moyennes à l'apparition annuelle de la nouvelle cohorte d'éperlan sont significativement corrélées aux CPUE numériques (Tableau II.8A). Les fortes CPUE se traduisent par des moindres tailles de poissons au moment où ils parviennent dans l'estuaire aval. La relation entre les CPUE et le taux de croissance n'est pourtant pas significative, la figure II.19 illustrant le fait que les CPUE maximales peuvent correspondre à une croissance avoisinant la moyenne pour la période juillet-septembre. Bien que le taux de croissance absolu tende à être plus élevé lorsque la taille à l'arrivée est grande, la corrélation n'est pas non plus significative.

Le rôle du débit fluvial a été décrit sur la guilda ANA pour l'ensemble de la population sans distinction de classes d'âge. L'étude sur les éperlans YoY confirme le rôle apparemment négatif des forts débits sur les CPUE de juvéniles, la relation étant significative avec les débits printaniers alors qu'elle ne l'est pas avec les débits estivaux (Tableau II.8B). En été, c'est l'augmentation de température qui influence significativement et de façon négative les abondances numériques des YoY, comme on a pu l'observer déjà à l'échelle de l'ensemble de la population.

Aucun lien significatif n'est décelé entre la taille à l'arrivée des YoY et les débits printaniers, ce malgré une tendance à l'augmentation de la taille moyenne des poissons avec celle du débit. L'effet de la température est en revanche plus prononcé puisque les températures les plus élevées au début du printemps favorisent significativement l'augmentation de la taille des poissons lorsqu'ils apparaissent sur la zone d'étude.

Concernant le taux de croissance, il n'existe pas de lien avec les débits estivaux mais, bien que non significative, il existe une tendance à ce que l'augmentation du débit au début du printemps induise celle de la croissance des éperlans YoY dans l'estuaire aval. L'augmentation de la température au printemps n'est pas corrélée significativement avec le taux de croissance, la relation devenant même négative en été.

Tableau II.8 : Résultats des matrices de corrélation de rang de Spearman entre la taille des éperlans YoY à l'arrivée dans l'estuaire aval (Lf début), les CPUE numériques moyennes des mois de juillet à septembre (CPUE 07-09) et le taux de croissance durant cette période (AGR 07-09) (A) ; et de l'ensemble de ces variables avec les débits de début de printemps (Q 03-04) de fin de printemps (Q 05-06) et durant l'été (Q 07-09) ainsi que la température de l'eau distinctement pour les mêmes périodes (B).

A			B						
Variables	Lf Début	CPUE 07-09	Variables	Débit fluvial			Température de l'eau		
				Q 03-04	Q 05-06	Q 07-09	T° 03-04	T° 05-06	T° 07-09
AGR 07-09	0,67**	-0,60	AGR 07-09	0,62	0,48	-0,02	0,43	-0,19	-0,40
CPUE 07-09	-0,86*		CPUE 07-09	-0,74*	-0,79*	-0,57	-0,50	0,07	0,74*
Lf Début			Lf Début	0,64**	0,50		0,79*	-0,07	

* significatif à $p < 0,05$; ** significatif à $p < 0,1$

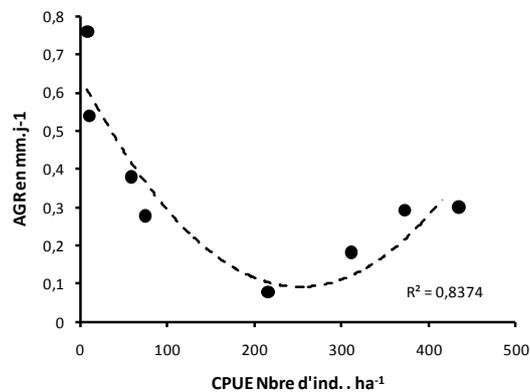


Figure II.19 : Relation entre le taux de croissance absolu (AGR) et les CPUE moyennes des éperlans YoY pour la période juillet –septembre de l'année 2001 à l'année 2008. L'année 2000 n'est pas prise en compte en raison de l'absence de campagne au mois de juillet.

4. Discussion

Les estuaires constituent des écosystèmes complexes composés de différents types d'habitats qui n'existent pas isolément (Phil et al., 2002). Les approches récentes destinées à comparer les abondances de poissons selon les habitats montrent une variabilité importante des résultats selon de multiples échelles spatiales (Allen & Baltz, 1997 ; Morin et al., 1992 ; Meng & Cicchetti, 2005 ; França et al., 2009). Initiée pour le compte du Grand Port Maritime du Havre dans le cadre d'un projet d'extension portuaire (Port 2000), cette étude est centrée à l'aval de l'estuaire de la Seine. Elle n'intègre donc pas tout le gradient de salinité sur le plan longitudinal, mais surtout les zones polyhalines à euhalines. Dans cette limite, l'approche méthodologique est tout à fait similaire à celle de la plupart des travaux entrepris au chalut à perche sur les fonctions écologiques des estuaires vis-à-vis des poissons, généralement centrés sur les substrats meubles subtidiaux et intertidaux des principaux chenaux et leurs abords. Ce constat est également vrai au regard des études antérieures menées sur la fonction de nourricerie de l'estuaire de Seine vis-à-vis des poissons plats (Riou, 2001, Gilliers et al. 2004 ; Le Pape, 2007) puisque le cadre spatial et la technique de pêche sont identiques. En tant que première approche du rôle de nourricerie de l'estuaire de la Seine à l'échelle de l'ensemble des assemblages d'espèces, est-ce que les résultats sur la composition de la communauté ichtyologique et sa dynamique temporelle sont comparables à celles d'autres grands estuaires européens ? Est-ce que les facteurs hydrologiques tels que les variations d'apports d'eau douce y ont un effet similaire ? Ceci doit être discuté afin d'évaluer la portée de nos conclusions sur l'évolution de la fonction de nourricerie dans le contexte du changement climatique.

4.1. Organisation de la communauté : approche fonctionnelle de l'estuaire aval

A l'échelon national, le niveau de richesse de l'estuaire de la Seine (69 espèces, cette étude) confirme son classement parmi les plus grands estuaires français avec celui de la Gironde (75 espèces : Lobry, 2003) et la Loire où Pihl et al. (2002) en dénombrent 46. A l'échelon européen, les comparaisons récentes issues de protocoles standardisés d'échantillonnage (Nicolas et al., 2010a ; Nicolas et al., 2010b) identifient la taille des estuaires comme un paramètre déterminant de la richesse de l'ichtyofaune. Là encore, l'estuaire de la Seine se situe au dessus de la moyenne de 53 ± 20 dans 38 estuaires européens (Franco et al., 2008) et au rang des plus grands systèmes de la région Boréale Nord-Atlantique en se référant par exemple à l'Escaut (62 espèces : Maes et al., 2005), à l'Elbe (58 espèces : Thiel et al., 2003), ou encore à la Tamise (110 espèces).

La contribution des effectifs de poissons d'origine marine est généralement dominante dans les grands estuaires, surtout les espèces migrantes et régulièrement abondantes (MMD et MMO) alors que les poissons strictement marins (MS) participent peu aux abondances mais surtout à la richesse (Elliott & Dewailly, 1995 ; Potter & Hyndes, 1999 ; Franco et al., 2008 ; Nicolas et al., 2010). La structure des assemblages d'espèces de poissons de l'estuaire de la Seine est conforme à cette tendance générale avec 90% de poissons d'origine marine et 85% de poissons qui utilisent les habitats estuariens en tant que nourricerie au cours de leur première année de vie (MMD + MMO). Ce résultat est supérieur à la moyenne observée au niveau de 15 estuaires français par Selleslagh et al. (2008b) évaluée à 61 %.

Les différences constatées se rapportent aux espèces estuariennes, peu diversifiées (3 espèces) et participant de façon marginale aux abondances (1,7 %) ainsi qu'aux poissons d'eau douce (3 espèces et 0,002% des abondances). L'emprise spatiale de l'aire d'étude, dont la salinité varie entre $22,8 \pm 8,7$ (octobre 2000) et $31,5 \pm 2,9$ (mai 2007), est vraisemblablement la principale cause de la contribution élevée des poissons d'origine marine, expliquant aussi la moindre représentation des espèces estuariennes et l'absence presque totale des poissons d'eau douce. Cette guilda est pourtant susceptible d'élever de façon significative la richesse taxonomique dans les petits estuaires tels que celui de la Canche (Selleslagh & Amara, 2008b : 18% du total) autant que dans de vastes systèmes comme celui de la Tamise (Pihl et al, 2002 : 19% du total). Concernant les poissons estuariens, on constate que l'appartenance de *Pomatoschistus minutus* à cette guilda est très variable suivant les études, mais détermine bien souvent le niveau de contribution des poissons ES aux abondances numériques. Dans l'estuaire de la Seine, on a choisi de le classer en MMD car il apparaît que ce gobiidé quitte l'estuaire pour pondre en mer et que les pics d'abondances constatées chaque année correspondent aux stades juvéniles, comme le mentionnent également Potter et Hyndes (1999), Thiel et al. (2003) et Dolbeth et al. (2007). D'autres espèces pourraient être discutées au sujet de leur classement dans l'une ou l'autre des guildes écologiques, mais leur faible contribution aux abondances engendre une moindre incidence sur l'organisation de la communauté ichthyenne.

Les familles les mieux représentées dans l'estuaire de la Seine sont également typiques des grands estuaires de l'Europe du Nord et sont dans l'ordre décroissant, les Gobiidés, Clupéidés, Osméridés, Pleuronectidés, Gadidés et Soleidés. La position des Soléidés est très variable en fonction de la technique d'échantillonnage et ils sont souvent mieux capturés avec des chaluts à perche. S'agissant des Osméridés, il s'agit bien évidemment d'*Osmerus eperlanus*, généralement absent des petits estuaires du Nord de la France (Selleslagh et al., 2008c ; Duhamel et al., non publié).

La position de l'éperlan, au troisième rang est un fait notoire de ce travail, à mettre en relation avec une forte augmentation des abondances à partir de 2003 alors qu'il était encore rare à la fin des années 1990 (Rochard et al., 1997 ; Morin et al., 1999). En l'absence de modification des habitats de l'estuaire fluvial durant les trente dernières années (Guézennec, 1999), le retour de cette espèce serait à attribuer à une amélioration de la qualité de l'eau (Gouneau et al., 2005), comme cela a déjà été observé dans d'autres estuaires européens (Pomfret et al., 1991 ; Thiel et al., 1995 ; Wharfe et al., 1984).

Les principales espèces représentent 62 % de l'abondance numérique totale et sont *Pomatoschistus minutus* (27 %) suivie de *Clupea harengus*, *Osmerus eperlanus*, *Sprattus sprattus*, *Trisopterus luscus*, *Aphia minuta*, *Solea solea* et *Platichthys flesus*. Au vu des sources d'incertitudes de détermination qui subsistent pour les juvéniles de très petite taille de certaines espèces (i.e., *C. harengus* vs *S. sprattus* et *P. minutus* vs *P. microps*), il a été jugé préférable de créer des catégories distinctes pour les individus les plus petits (Tableau II.2). S'agissant de *P. minutus*, il est tout à fait plausible que les plus jeunes poissons, de par leur niveau élevé d'abondance dans cette étude, soient en réalité de la même espèce. Cette hypothèse est cohérente avec la fonction de nourricerie des habitats à l'aval des estuaires pour *P. minutus*, alors que *P. microps* tend quant à lui à occuper les secteurs les plus internes (Leitão, et al., 2006 ; Duhamel non publié). Sur cette nouvelle base, la contribution de *P. minutus* à l'abondance totale est alors de 42 %, et montre l'importance écologique de ce taxon, notamment en tant que maillon trophique intermédiaire (Jaquet & Raffaelli, 1989 ; Dauvin et al., 2002 ; Dauvin & Desroy, 2005).

A l'échelle des espèces, la composition de l'ichtyofaune des estuaires varie beaucoup suivant les sites étudiés et il est difficile d'établir des comparaisons en raison de la variabilité des méthodes de pêche mises en œuvre, de celle des habitats étudiés, mais aussi de l'effort d'échantillonnage et de la durée de l'étude (Pihl et al., 2002 ; Elliott, 2002 ch10; Courrat, 2009). On peut cependant s'interroger sur les faibles niveaux d'abondances de certaines d'entre elles comparativement à d'autres estuaires de même secteur biogéographique. L'emploi d'un chalut à perche est certainement la principale origine des abondances faibles voire nulles de poissons pélagiques tels que le *Dicentrarchus labrax*, *Liza ramada* ou encore *Alosa fallax*. Cette dernière est quasiment absente dans l'estuaire de la Seine malgré l'amélioration de la qualité de l'eau (Guézennec, 1999) et la multiplication récente des travaux sur l'ichtyofaune dans le cadre du programme Seine aval (Dauvin, 2008). La dégradation des habitats de frayères suite à la chenalisation du fleuve semble être la principale cause possible de sa rareté (Euzenat et al., 1992).

Liza ramada et *Dicentrarchus labrax* sont généralement mieux représentées dans les petits estuaires composés de vastes estrans meubles intertidaux et de faibles profondeurs (Laffaille et al. 2000 ; Selleslagh, 2008b). Bien que pris en compte, ces habitats n'ont été que très partiellement intégrés à cette étude qui ne couvre que la partie basse de la zone intertidale accessible à un chalutier.

Quoi qu'il en soit, les principales espèces identifiées sont toutes caractérisées par une forte prépondérance des individus YoY. Malgré la variabilité de leur degré de dépendance vis-à-vis de l'estuaire, leur contribution élevée au sein des guildes fonctionnelles se traduit par des pics saisonniers d'abondance directement à relier aux patrons de recrutement et de migration entre les eaux côtières et les eaux estuariennes. Suivant les guildes, ces pics d'abondance se succèdent entre le mois de mai et le mois d'octobre, ceux des principales guildes (MM) étant centrés sur les mois de juin (MMO) et juillet (MMD). L'analyse factorielle de correspondance indique une différenciation claire entre le mois de mai-juin, avec les abondances maximales de *Clupea harengus* (MMD) et *Trisopterus luscus* (MMO) tandis que les mois qui suivent jusqu'en septembre, correspondent aux pics de *Pomatoschistus minutus*, *Sprattus sprattus* (MMD) et *Osmerus eperlanus* (ANA). Les principales espèces responsables de ces pics saisonniers d'abondance varient suivant les estuaires selon de nombreux critères (i.e. zone biogéographique, stratégie d'échantillonnage, caractéristiques hydrologiques et morphologiques des habitats étudiés) mais l'estuaire de la Seine possède, comme les autres estuaires européens (Elliott et al., 1995 ; Potter et Hyndes, 1999 ; Costa et al., 2002), le trait commun d'être une zone de nourricerie de par l'existence de changements cycliques chaque année caractérisés par des pics d'abondance de poissons juvéniles, principalement d'origine marine. Potter et Hyndes (1999) dans la Severn et Thiel et al. (1995) dans l'Elbe, mentionnent une durée de deux à trois mois pour les plus fortes abondances saisonnières des principales espèces, avant que celles-ci ne quittent les eaux estuariennes au profit des eaux côtières. Cette durée est vérifiée dans la Seine pour *S. sprattus* et *O. eperlanus* par exemple, mais on peut s'interroger sur l'existence de pics d'abondances nettement plus courts en Seine, voire fugaces pour les poissons MMO (*T. luscus*, *M. merlangius*), comparativement à la Severn.

Qu'elle soit d'origine pélagique ou benthique, la plupart des grands estuaires tempérés ont en commun une forte production secondaire, qui détermine partiellement la fonctionnalité de l'écosystème en tant que nourricerie pour l'ichtyofaune (Mc Lusky, 1989 ; Elliott et al., 2002). Le classement en guildes trophiques complète l'approche sur la fonctionnalité potentielle de l'estuaire en considérant cette fois la manière dont les poissons juvéniles vont utiliser l'alimentation disponible pour optimiser leur croissance.

L'organisation qui résulte sur ce plan révèle une forte prédominance des poissons hyperbenthivores à tendance zooplanctonophages qui représentent 50 % de l'ichtyofaune devant les planctonophages (34 %) tandis que les benthivores ne contribuent qu'à 15 % du total. L'estuaire de la Seine est connu pour les niveaux d'abondances élevés d'espèces clef dans le réseau trophique pélagique que sont notamment le copépode *Eurytemora affinis* et les Mysidacés (Mouny et al., 1998, 2000 ; Zouhiri, 1998 ; Dauvin, 2002 ; Dauvin & Desroy, 2005).

Les résultats de cette étude tendent par conséquent à conforter l'importance du zooplancton et du suprabenthos en tant que lien entre la production primaire et celle de nombreuses espèces de poissons, déjà souligné dans d'autres estuaires européens (Costa et Elliott, 1991 ; Hostens & Mees, 1999 ; Elliott et al., 2002 ; Dauvin et Desroy, 2005 ; Pasquaud et al., 2010). En revanche, l'abondance des poissons à dominante benthivore (principalement *S. solea*) apparaît faible au vu des substrats riches en benthos de l'embouchure du fleuve (Dauvin, 2002 ; Dauvin & Desroy, 2005, Dauvin et al., 2006). De même, la durée de présence annuelle des poissons appartenant à cette guilda est relativement courte. En effet, dans la Seine, un seul pic d'abondance est mis en évidence au mois de juin. Dans la Severn par exemple, les abondances les plus élevées sont observées du mois de juin jusqu'au mois de septembre (Henderson, 2010). Dans la Tamise (Araujo et al., 1998), le pic de printemps est suivi d'un second moins important au début de l'automne. A l'embouchure de l'estuaire de la Seine, le stade avancé du processus naturel de comblement par les apports sédimentaires (Lesourd, 2001 ; Delsinne, 2005) est susceptible de limiter le temps de séjour des poissons. La compartimentation du système et la pauvreté en macrofaune benthique qui caractérise généralement les habitats subtidiaux à l'intérieur de l'estuaire (Dauvin & Desroy, 2005) contribuent sans doute aussi à une moindre fréquentation par les poissons benthophages.

4.2. Conséquences des variations du débit fluvial sur l'organisation de l'ichtyofaune

Dans les estuaires tidaux caractérisés par de grandes variations spatiales et temporelles des conditions hydrologiques, le rôle clef de certains facteurs doit être déterminé afin d'évaluer la réponse écologique des communautés de poissons et *in fine*, mieux connaître le fonctionnement de ces écosystèmes (Whitfield & Elliott, 2002). Durant la période de l'étude, d'importantes fluctuations de débit sont enregistrées. Des crues hivernales très supérieures à la moyenne sur cinquante ans sont observées entre 2000 et 2002, alors qu'elles deviennent nettement inférieures par la suite en 2004 et 2005. Ces deux années ont aussi fait l'objet d'un déficit d'apport en eau douce dans d'autres pays européens, notamment au Portugal (Martinho et al., 2007 ; Baptista et al., 2010).

Malgré la rareté des séries temporelles relatives à l'ichtyofaune en milieu estuarien, quelques travaux mentionnent l'existence d'un lien direct entre l'Oscillation Nord Atlantique (NAO) et les changements observés au niveau des communautés de poissons des estuaires (Attrill & Power, 2002 ; Henderson, 2007 ; Henderson & Bird, 2010). En France, Massei et al. (2009) observent que les variations à long terme des débits de la Seine sont étroitement contrôlées par la NAO.

Selon Whitfield (1999), les variations de débit fluvial en estuaire influencent non seulement la salinité mais aussi les propriétés biochimiques des masses d'eau. De nombreux attributs environnementaux peuvent évoluer avec une augmentation de débit (positivement ou négativement) et induire des mécanismes de réponses pour les populations (Kimmerer, 2002). Cet aspect prend une dimension particulière dans les estuaires possédant une zone de turbidité maximale (MTZ) car les changements d'apports d'eau douce influencent les caractéristiques du front de salinité et les communautés biologiques associées à la MTZ, y compris l'ichtyofaune (North & Houde, 2003).

Dans l'estuaire aval, les fortes crues de fin d'hiver abaissent la salinité dans la zone d'étude (Cf Figure II.2). A cette saison, les conditions de sécheresse (2004 et 2005) ne donnent en revanche pas forcément lieu à des anomalies de salinité, les valeurs n'étant pas significativement supérieures à celles observées lors d'années proches de la situation moyenne (années 2006 à 2008). Les processus hydrologiques à l'embouchure sont en réalité complexes car la salinité varie en fonction de la direction du vent (direction est – ouest) et bien qu'aucun lien ne soit observé avec le coefficient de marée, les campagnes de 2004 correspondent aux amplitudes de marée les plus faibles ($49,9 \pm 12,7$) avec celles de l'année 2000 (43 ± 7). A un instant et en un point donné, la salinité des masses d'eau de l'estuaire aval résulte de l'action conjointe des apports d'eau douce, du moment où l'on effectue la mesure au cours du cycle tidal, de l'amplitude de ce dernier mais aussi des conditions de vent. Ces dernières ont des effets particuliers à relier à l'orientation géographique de l'estuaire et sa compartimentation artificielle. Malgré l'attention portée à la chronologie spatio-temporelle des prélèvements lors de chaque campagne, une variabilité existe sur ce plan et doit être prise en compte. De même, l'augmentation du coefficient de marée durant la seconde phase de l'étude est à rapporter au ré-haussement du seuil d'une brèche sur le trajet du chalutier entre le chenal central et la partie nord de l'estuaire. La construction de Port 2000 et la réalisation des mesures environnementales associées à ce projet ont aussi eu des conséquences sur la position géographique de certaines stations qui ont dû être décalées en 2002 et 2005. Enfin, s'agissant du vent, les conditions de houle par vent de secteur ouest handicapent plus facilement le travail à bord.

La moindre fréquence de vents faibles de secteur ouest à partir de 2004 explique l'augmentation des vents de secteur est et l'augmentation conjointe des vitesses, sans incidence cette fois sur l'état de la mer.

4.2.1. Sur la richesse et les abondances des assemblages d'espèces

En se basant sur les données présentées, deux grandes périodes sont identifiées concernant les conditions hydrologiques : (a) 2000 à 2002, quand les débits de crue de fins d'hiver sont les plus élevés se produisent (b) 2003 à 2008, avec des débits faibles à moyens, période au cours de laquelle les conditions de vent et de marée montrent une évolution sensible. Ces deux grandes périodes sont clairement identifiées sur les représentations des AFC qui rendent compte aussi de la prépondérance générale des fluctuations interannuelles d'abondance par rapport à celles qui se produisent à l'échelon saisonnier. Le diagramme de la MDS sur les abondances maximales annuelles confirme ces deux périodes et permet d'en identifier une troisième avec le regroupement des années sèches de 2004 et 2005. Au cours de ces différentes phases, les principaux changements au niveau des assemblages d'espèces de poissons sont :

(a) pour les années à forte crue :

- Une augmentation significative de l'abondance totale, cette tendance concernant plus particulièrement les espèces catadromes (CAT) et les espèces marines migrantes dépendantes (MMD). Ces dernières sont mieux corrélées avec la moyenne des débits des mois de mars-avril qu'avec les débits estivaux.
- Une forte diminution de la richesse et de l'abondance des espèces anadromes (ANA) et dans une moindre mesure de l'abondance des espèces marines strictes (2001 & 2002).
- Sur le plan trophique, des abondances plus faibles en 2001 pour les espèces benthivores (B) tandis que celles des espèces planctonophages (PL) témoignent d'une forte corrélation positive avec les débits moyens de mars-avril.

(b) Pour les années de sécheresse et particulièrement en 2004 :

- Une abondance significativement plus faible pour l'ensemble des guildes écologiques ainsi que pour les espèces hyperbenthivores à tendance zooplanctonophage (HZ).

Pour Kimmerer (2002), l'abondance et la survie de certaines espèces dépendantes des estuaires peuvent augmenter avec les apports d'eau douce, mais il note également que cette relation diffère suivant les espèces. Les effets immédiats de l'augmentation du débit fluvial à partir de l'automne se traduisent dans la Severn (Potter & Hyndes, 1999) par une augmentation des espèces anadromes (*Lampetra fluviatilis*) et de certains poissons d'eau douce (*Gasterosteus aculeatus*).

Dans la Seine, ces effets synchrones aux apports fluviaux ne peuvent être abordés compte tenu du manque de données en conditions hivernales. Malgré le peu d'information dans les estuaires tempérés sur le rôle des crues hivernales, les résultats de ce travail convergent avec ceux de Baptista et al. (2010) et tendent à confirmer l'effet positif des apports d'eau douce sur les abondances des espèces les plus importantes au sein de la communauté.

Lors d'années sèches telles que celles de 2004 et 2005, la diminution des abondances totales est une tendance qui a été observée également au Portugal par Martinho et al. (2007) et Baptista et al. (2010), y affectant comme dans la Seine les espèces estuariennes (ES) et les espèces marines migrantes dépendantes (MMD). Trait commun aussi avec ces deux études, les variations saisonnières sont plus élevées lors d'années humides que lors d'années sèches. Dans le Tage, Costa et al. (2007) constate aussi une différence significative des abondances de l'ichtyofaune entre les années sèches et humides mais note que lors des années sèches, les secteurs les plus en amont peuvent faire l'objet d'une augmentation importante d'abondance pour certaines guildes (ES, FW). Selon Baptista et al. (2010), l'augmentation de la salinité liée aux faibles apports d'eau douce provoque un décalage vers l'amont des habitats typiquement estuariens qui engendre l'apparition de poissons marins tandis que les poissons d'eau douce tendent à disparaître. Cela n'est pas vérifié dans la Seine mais il est possible que les espèces résidentes (i.e. *P. microps*) et les espèces d'eau douce (FW) soient restées confinées en amont de la zone d'étude. De même, il n'a pas été remarqué d'intrusion sensible de nouvelle espèce marine lors des années 2004 et 2005, probablement du fait de la configuration morphologique de l'embouchure de l'estuaire et de l'influence de deux facteurs limitant que sont (a), le fort gradient bathymétrique entre les zones externes et internes, (b), le degré élevé de compartimentation entre le chenal central et les zones connexes. L'une des particularités de cette étude réside surtout dans la modification notoire de la structure des assemblages d'espèces à partir de 2003. Alors que les espèces MMD *C. harengus* et *S. sprattus* se classent parmi les espèces dominantes en abondances de 2000 à 2002, elles régressent ensuite au profit du poisson anadrome *O. eperlanus*, évolution qui semble toutefois sans incidence quant à la pression exercée par l'ichtyofaune sur la ressource alimentaire planctonique.

4.2.2. Sur le cycle de vie d'une espèce emblématique des estuaires français : l'éperlan européen

Selon Kangur (2007), l'abondance d'*O. eperlanus* dépend avant tout du succès de la reproduction et du taux de survie qui lui est consécutif, ces deux aspects étant eux même très liés, directement ou indirectement, à la température. Ce facteur est identifié comme principal responsable des variations de la croissance (Nellbring, 1989 ; Power & Attrill, 2007) mais son action sur la dynamique de population semble en réalité être complexe au vu des variations importantes de la force de la classe d'âge, pouvant aller jusqu'à l'existence de phases d'abondances succédant à des quasi-disparitions (Nellbring, 1989 ; Pronier & Rochard, 1998 ; Power & Attrill, 2007).

Cet aspect est particulièrement bien illustré dans la Seine où les abondances moyennes évoluent de $8,8 \pm 24 \text{ ind. ha}^{-1}$ pour la période 2000-2002 à $178 \pm 490 \text{ ind. ha}^{-1}$ pour la période 2003-2008, avec un pic à $898 \pm 1539 \text{ ind. ha}^{-1}$ au mois d'août 2003. L'abondance des juvéniles YoY tend à diminuer après des hivers doux mais le facteur le plus significatif est ici celui de forts apports d'eau douce auxquels correspondent des densités remarquablement faibles en été. Le rôle du débit fluvial sur la dynamique de population de l'espèce est peu évoqué dans la littérature et l'on peut se demander dans quelle mesure le degré élevé d'aménagement et la rareté des zones de rétention larvaires ne contribue pas à renforcer l'effet négatif de débits de crue. En revanche, l'action de la température au moment de la migration de reproduction et lors de la phase larvaire est signalée par plusieurs auteurs (Borchardt, 1988 ; Sepulvada, 1994 ; Lyle & Maitland, 1997).

Comme dans les autres estuaires tidaux, les larves d'éperlan de la Seine migrent en fin d'hiver depuis les eaux douces tidales en direction de la MTZ (Gouneau et al. Non publié), puis rejoignent progressivement la zone polyhaline au début de l'été. A cette saison, les tailles moyennes de juvéniles YoY varient considérablement pour atteindre $55,0 \pm 12 \text{ mm}$ à $125,8 \pm 10 \text{ mm}$ au mois de septembre, le taux de croissance absolu (AGR) évoluant quant à lui entre 0,08 et $0,76 \text{ mm.j}^{-1}$. La variabilité de ces mesures dépend en partie de l'action négative de l'augmentation de la température, déjà mentionnée en limite d'aire de répartition de l'espèce par Pronier & Rochard (1998), alors qu'une température létale à partir de $21,5 \text{ °C}$ est annoncée par Lardeux (1986). Toutefois, ce paramètre est loin d'expliquer à lui seul la variabilité de la croissance, qui semble dépendre aussi de la densité des individus YoY. Quoi qu'il en soit, les résultats confortent l'hypothèse formulée par Pronier et Rochard (1998), selon laquelle un ralentissement de la croissance lié à la température ferait passer l'âge de la première maturité sexuelle de un an à deux ans.

Au cours de cette étude, le mécanisme inverse se serait produit avec une maturité sexuelle qui pouvait être atteinte lors du premier hiver entre 2000 et 2002, mais qui à partir de 2003 a été retardée à l'année suivante.

Comme Power & Attrill (2007), on remarque un lien étroit entre la taille à la date d'apparition des YoY dans la zone d'étude et celle observée au mois de septembre. Cela suggère que la croissance observée durant l'été dépende étroitement de celle qui se rapporte à la période printanière plus en amont dans le fleuve, dans la MTZ. Outre l'effet certain des conditions thermiques lors des stades larvaires, les caractéristiques hydrologiques et trophiques des masses d'eau et notamment de celle de la MTZ pourraient aussi avoir une incidence plus ou moins directe sur l'AGR des jeunes éperlans.

Il est désormais identifié que le zooplancton réagit aux fluctuations d'apports d'eau douce, celles-ci entraînant des effets aussi bien sur les densités de copépodes (Islam, 2007 ; Marques, 2007) que sur les populations de Mysidacés (Drake et al., 2002 ; Dauvin et al., 2010). Dans l'estuaire de la Seine, les plus fortes abondances de copépodes et de mysidacés sont associées à la MTZ (Mouny et al., 2000 ; Mouny & Dauvin, 2002). Les années sèches tendent à provoquer un stationnement de la MTZ à l'amont du gradient de salinité tandis que son aire spatiale est restreinte. A l'inverse, lors d'années humides et d'apports d'eau douce exceptionnels, cette zone turbide migre vers l'embouchure jusqu'à pouvoir être expulsée en Baie de Seine (Le Hir et al., 2001).

Parallèlement, Souissi et al., (non publié) mentionnent dans cet estuaire l'effet négatif des hivers froids et secs sur les abondances d'*Eurytemora affinis*, tandis que l'aire de répartition de l'espèce tend à être décalée vers l'amont. En comparant la communauté suprabenthique avant, pendant et après le projet d'extension du GPMH, Dauvin et al. (2010) constatent une augmentation de la richesse spécifique en amont de la zone d'étude et une baisse de la densité des espèces dominantes de cette communauté que sont les Mysidacés (*Mesopodopsis slabberi*). Dans la MTZ, les abondances de copépodes sont exceptionnellement élevées et ne semblent pas être susceptibles de limiter la croissance des éperlans de taille inférieure à 40mm, dont ils constituent la principale proie (Lardeux, 1986). Cependant lors d'années sèches, la moindre emprise spatiale de la MTZ se conjugue avec des densités nettement plus élevées de juvéniles d'éperlans, pouvant ainsi accroître la compétition intra-spécifique. A ceci s'ajoute l'effet négatif d'une augmentation trop forte de température au printemps qui contribue à ralentir la croissance. Ce processus pourrait être le déclencheur d'une migration vers l'aval et traduire finalement une phénologie similaire à celle observée dans la Tamise par Power & Attrill (2007), cette migration étant en fait une stratégie d'optimisation croissance-maturation destinée à renforcer la *fitness* individuelle.

Ce travail montre cependant qu'en dessous de 40mm, les éperlans YoY qui parviennent dans la zone polyhaline ne sont pas suffisamment grands pour s'alimenter sur les Mysidacés, d'autant que ces derniers voient leur abondance diminuer lors d'années de faibles apports d'eau douce (Dauvin et al., 2010). En revanche, lors d'années humides, une augmentation du taux de rencontre prédateur-proie est probable, résultant des abondances moindres d'éperlans alors que celle des proies (e.g. *Neomysis integer*) est accrue (Jerling et al., 2010 ; Dauvin et al., 2010). A cela s'ajoute le déplacement vers l'aval de la MTZ et probablement des conditions thermiques plus favorables à la croissance due à une augmentation du brassage des masses d'eau. Ces éléments contribuent à expliquer les différences de taille à l'arrivée dans la zone d'étude et tendent à montrer l'importance du relai copépodes-Mysidacés dans la croissance des jeunes éperlans, celui-ci étant lui-même très dépendant des conditions hydro-climatiques.

4.3. Impacts des variations de débits sur le fonctionnement de la nurserie : positifs ou négatifs ?

4.3.1. Impacts des sécheresses

Dans les estuaires tempérés de l'hémisphère nord, la réduction des apports d'eau douce peut, comme c'est le cas dans cette étude, être directement mise en relation avec l'oscillation nord atlantique. Sur le plan hydrologique, le principal effet de cet événement tendanciel est l'évolution de la salinité et de son gradient. Bien que cette particularité soit centrale et caractérise le fonctionnement des estuaires en tant qu'écozone (Attrill et Rundle, 2002), la réduction parfois drastique des débits fluviaux aboutit à l'évolution de certains estuaires vers de véritables « bras de mer » (Whitfield, 2005). La réduction de l'espace de transition entre les influences marines et celles des eaux douces engendre de profondes modifications physico-chimiques et peut même induire des conditions anoxiques (Marchand, 1993 ; Sklar & Browder, 1998).

Sur le plan biologique, l'évolution du climat comporte d'ores et déjà des conséquences sur la communauté pélagique et par extension sur le fonctionnement global des écosystèmes marins (e.g. Castel, 1995 ; Beaugrand et al., 2002 ; Chiba et al., 2006 ; Kamburska & Fonda-Unami, 2006 ; Islam & Tanaka, 2007). La réduction des apports d'eau dans les estuaires, en modifiant la productivité primaire (Livingston, 1999 ; Whitfield, 2005), pourrait aussi engendrer des changements majeurs dans la structure trophique de ces systèmes en modifiant notamment l'organisation de la communauté de mésozooplancton et celle des peuplements suprabenthiques.

Cela peut se traduire par une baisse d'abondance des principales espèces estuariennes (e.g. *Neomysis integer*) et une augmentation de la richesse liée à l'apparition d'espèces marines (Jerling et al., 2010, Dauvin et al., 2010). Dans certains cas, la communauté d'eau douce est remplacée par une communauté plus estuarienne et s'accompagne d'une augmentation des abondances et de la diversité (Marques et al., 2010). Malgré une certaine capacité d'adaptation à la disponibilité temporelle de la nourriture, la plupart des poissons révèlent une stratégie spécialisée d'alimentation (e.g. *Osmerus eperlanus*) et la disparition d'une espèce clef du zooplancton et de l'hyperbenthos pourrait en final affecter la résilience de l'écosystème (Pasquaud et al., 2010). Certains poissons, à l'exemple du gobiidé *Pomatoschistus minutus*, sont aussi des espèces clefs au sein de la chaîne alimentaire. Leur moindre niveau d'abondance lors d'années sèches (Martinho et al., 2007 ; Dolbeth et al., 2007 ; Baptista et al., 2010), qui tend aussi à être vérifié dans cette étude, pourrait être provoqué par une mortalité accrue due à l'augmentation de la salinité (Dolbeth et al., 2007).

L'une des principales conséquences de la réduction des apports fluviaux sur la fonctionnalité de nourricerie des habitats estuariens se rapporte finalement à la production des espèces de poissons les plus dépendantes des estuaires (e.g. Gillson et al., 2009) et qui, pour les poissons d'origine marine, va être exportée vers les stocks côtiers. Les travaux de Dolbeth et al., (2007) révèlent à ce sujet une diminution de la production des principales espèces consécutivement à des années sèches et chaudes. Malgré l'absence de lien direct avec la salinité et la température, ces auteurs soulignent que ces deux facteurs sont probablement les principales raisons de la diminution de production. Un tel constat conduit par conséquent à s'interroger également sur l'existence d'une relation entre les modifications hydrologiques à l'intérieur des estuaires et le recrutement des espèces d'origine marine. Dans les latitudes tempérées, Vinagre et al., (2007), Vinagre et al.,(2009) et Martinho et al., (2009) rappellent le rôle certain des conditions de vent et de marée au moment du transport des larves de poissons vers les estuaires (e.g. *S. Solea*, *Dicentrarchus labrax*, *P. flesus*) mais insistent surtout sur l'influence positive des eaux fluviales vers les eaux marines lors des stades larvaires, phénomène qui augmente les chances de succès du recrutement au sein des habitats de nourricerie.

4.3.2. Impacts des apports d'eau douce :

Les espèces aquatiques ont des stratégies d'histoire de vie en réponse aux régimes naturels d'apports d'eau douce (Bunn & Arthington, 2002) et s'agissant des poissons, il est possible d'évoquer une coïncidence entre les périodes de ponte et les pics de débits fluviaux (Gillson et al., 2009).

L'extension du panache turbide vers la zone côtière engendre des stimuli physico-chimiques où l'influence de l'eau douce peut être considérée comme un signal nécessaire pour régir les processus de migration des larves vers les nourriceries estuariennes (Champalbert et al., 1989 ; Champalbert & Koutsikopoulos, 1995). Miller (1988) conclut que l'odeur et la salinité sont les signaux les plus probablement utilisés dans l'orientation des poissons immatures alors que Tanaka (1985) suggère que l'odeur de la nourriture ou d'un gradient de nourriture semblent aussi déterminer le mouvement des larves et des juvéniles de poissons. L'augmentation du débit fluvial, outre une dilution accrue des nutriments, une amélioration de la qualité de l'eau et des conditions d'oxygénation (Struyf et al. 2004) favorise aussi les apports de matière organique aux habitats estuariens et en final la disponibilité en nourriture pour les larves et les juvéniles (Salen-Picard et al., 2002 ; Darnaude et al., 2004).

Résultant des périodes de débits fluvial importants, l'ensemble de ces processus contribue à ce que l'on puisse attendre des niveaux élevés de recrutement dans les nourriceries estuariennes (Whitfield, 1994). Vinagre et al., (2007) , Martinho et al., (2009) observent que l'immigration des larves de *Dicentrarchus labrax* vers les habitats estuariens est en effet favorisée par les apports en eau douce alors que l'augmentation de la température n'affecte pas les abondances de juvéniles. Dans l'estuaire de la Seine, l'espèce reste en arrière-plan au sein des assemblages d'espèces mais les pics les plus élevés d'abondance annuels correspondent aux années de plus forts débits de fin d'hiver (2001-2002) et les plus faibles aux années 2004 et 2005. En Baie de Vilaine (France), Le Pape et al., (2003) identifient une relation significative entre les débits fluviaux en fin d'hiver et la zone couverte par les fortes densités de juvéniles YoY de *Solea solea*, signifiant ainsi un effet favorable des apports d'eau douce sur la taille de la nourricerie. Dans l'estuaire du Tage, les densités des YoY de la même espèce sont corrélées positivement avec le débit fluvial (Vinagre et al., 2007). Cette relation n'est pas vérifiée dans le cas présent et une corrélation négative apparaît avec les années de forts apports d'eau douce. Plusieurs raisons sont susceptibles d'expliquer cette différence. Tout d'abord, l'emprise spatiale de la zone d'étude est probablement trop restreinte et ne couvre certainement pas l'ensemble de l'aire de répartition des juvéniles YoY en été. Les remaniements sédimentaires qui se produisent lors de l'expulsion du bouchon vaseux (Lesourd et al, 2001) contribuent peut être aussi à ce que les jeunes soles sédentarisent moins dans l'estuaire lors des années de fortes crues et se reportent vers la zone côtière, corroborant ainsi les observations de Le Pape et al. (2003). A cela s'ajoute enfin un élément contextuel de dégradation de la qualité des habitats de l'estuaire de la Seine vis-à-vis de cette espèce (Le Pape et al., 2007).

Toutefois les impacts des fluctuations de débit fluvial peuvent être très différents suivant l'amplitude de la crue, sa durée et le moment où elle se produit dans l'année (Loneragan & Bunn, 1999). Dans certains cas des apports soudains d'eau douce affectent la fonction de nurricerie par les changements spatio-temporels induits au sein des réseaux trophiques (Drake et al., 2002 ; González-Ortegón et al., 2010). Il est aussi considéré que de tels apports contribuent à augmenter la capturabilité des poissons dépendants des estuaires en modifiant leur distribution spatiale ou en stimulant leurs déplacements (Loneragan & Bunn, 1999). De tels apports d'eau douce, en abaissant la salinité à l'embouchure des fleuves, seraient susceptibles d'engendrer la création d'une barrière au recrutement pour certaines espèces, réduisant ainsi l'accès aux habitats estuariens de nurricerie et limitant l'immigration des larves marines (Loneragan & Bunn, 1999 ; Strydom et al., 2002 ; Shoji et al., 2006).

Les apports d'eau douce exceptionnels peuvent parfois induire des baisses temporaires à la fois en diversité et en abondance de poissons résultant d'une diminution rapide de salinité, d'une augmentation de la turbidité et des modifications consécutives sur la disponibilité des ressources alimentaires. Ce n'est cependant pas le cas dans l'estuaire de la Seine où les crues de fin d'hiver se traduisent par un bilan positif en abondance de poissons, sans conséquence notable sur leur diversité. Dans cet estuaire sous forte pression anthropique, ces événements doivent plutôt être perçus comme une « remise à zéro » en tant que partie intégrante d'un cycle temporel qui permet d'y maintenir la productivité estuarienne mais aussi la diversité des habitats et en final sa fonctionnalité de nurricerie.

Annexe III

Références bibliographiques

Bibliographie

A

- Able K.W.**, 1999. Measures of fish habitat quality : examples from a national estuarine research reserve In : *Benaka L.R. (Editor). Fish habitat : essential fish habitat and rehabilitation. American Fisheries Society, Symposium 22 - Bethesda, Maryland : 134-147.*
- Able, K.W.**, 2005. A re-examination of fish estuarine dependence : evidence for connectivity between estuarine and ocean habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64 (1) : 5-18.
- Albaret, J.J., Simier, M., Darboe, F.S., Ecoutin, J.M., Raffray, J., de Morais, L.T.**, 2004. Fish diversity and distribution in the Gambia Estuary, West Africa, in relation to environmental variables. *Aquatic Living Resources* 17 : 35-46.
- Allen, R. L., Baltz, D.M.**, 1997. Distribution and microhabitat use by flatfishes in a Louisiana estuary. *Environmental Biology of Fishes* 50 : 85 – 103.
- Amara, R., Meziane, T., Gilliers, C., Hermell, G., Laffargue, P.**, 2007. Growth and condition indices in juvenile sole *Solea solea* measured to assess the quality of essential fish habitat. *Marine Ecology Progress Series* 351: 201-208.
- Amara, R., Selleslagh, J., Billon, G., Minier, C.**, 2009. Growth and condition of 0-group European flounder, *Platichthys flesus* as indicator of estuarine habitat quality. *Hydrobiologia* 627(1): 87-98.
- Amoros, C.**, 1991. Change in side-arm connectivity and implications for river system management. *Rivers* 2 (2): 105-112.
- Anonyme**, 1973. Les paramètres de la qualité des eaux. *Rapport du Ministère de la Protection de la Nature et de l'Environnement* : 57 pp.
- Anonyme**, 2000. Establishing a framework for Community action in the field of water policy. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and the Council of the 23 October 2000. *Official Journal of the European Community* L327 : 1-72.
- Anonyme**, 2002. Cahiers indicateurs. *Loire Estuaire - Cellule de mesures et de bilans*
- Antunes P., Santos R.**, 1999. Integrated environmental management of the oceans. *Ecological Economics*, 31 : 215 - 226.
- Araújo, F. G., Bailey, R.G., Williams, W.P.**, 1998. Seasonal and between-year variations of fish populations in the middle Thames estuary: 1980–1989. *Fisheries Management and Ecology* 5(1): 1-21.
- Araujo, F.G., Bailey, R.G., Williams, W.P.**, 1999. Spatial and temporal variations in fish populations in the upper Thames estuary. *Journal of Fish Biology*, 55: 836-853.
- Araújo, F. G., Williams, W.P.**, 2000. Fish assemblages as indicators of water quality in the middle Thames estuary, England (1980-1989). *Estuaries* 23(3): 305-317.
- Attrill, M. J., Rundle, S.D., Thomas, R.M.**, 1996. The influence of drought-induced low freshwater flow on an upper-estuarine macroinvertebrate community. *Water Research* 30(2): 261-268.
- Attrill, M. J., Power, M.**, 2000. Effects on invertebrate populations of drought-induced changes in estuarine water quality. *Marine Ecology Progress Series* 203: 133-143.

Attrill, M. J., Rundle, S.D., 2002. Ecotone or ecocline : ecological boundaries in estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55: 929-936.

Attrill, M.J., Power, M., 2002. Climatic influence on a marine fish assemblage. *Nature* 417 : 275-278.

Auger C., Verrel J.L., (Editors), 1997. Les estuaires français : évolution naturelle et artificielle, *Ifremer, Paris* : 366p.

Avoine, J., Allen, G.P., Nichols, M., Salomon, J.C., Larsonneur, C., 1981. Suspended sediment transport in the Seine estuary, France. Effect of man-made modifications on estuary-shelf sedimentology. *Marine Geology*, 40 : 119-137.

B

Baglinière J.L. & P. Elie, 2000. Les aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.) Ecobiologie et variabilité des populations. *Cemagref -INRA Edn., Paris* : 275p.

Balon E.K., 1984. Reflections on some decisive events in the early life of fishes. *Trans. Am. Fish Soc.*, 113 : 178-185.

Baptista, J., Martinho, F., Dolbeth, M., Viegas, I., Cabral, H., Pardal, M., 2010. Effects of freshwater flow on the fish assemblage of the Mondego estuary (Portugal) : comparison between drought and non-drought years. *Marine and Freshwater Research* 61(4): 490-501.

Beaumont, W.R.C., Mann, R.H.K., 1984. The age, growth and diet of a freshwater population of the flounder, *Platichthys flesus* (L.), in Southern England. *Journal of Fish Biology*, 25 : 607-616.

Beaugrand, G., Reid, P.C., Ibanez, F., Lindley, J.A., Edwards, M., 2002. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* 296 : 1692-1694.

Beck M. W., Heck K.L. Jr, Able K.W., Childers D.L., Eggleston D.B., Gillanders B.M., Halpern B., Hays C.G., Hoshino K., Minello T.J., Orth R.J., Sheridan P.F., Weinstein P., 2001. The identification, conservation and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Biosciences*, 51 : 633-641.

Berrebi dit Thomas R., 1999. Le recrutement des communautés piscicoles dans les annexes hydrauliques de la plaine de la Bassée (Seine). *Thèse de Doctorat Université Paris VI* : 271p.

Bessineton C., Duhamel, S., Duval, P., Simon, S., 1994. Suivi halieutique des environs du Pont de Normandie. *Contrat C.S.L.H.N. / C.C.I. Le Havre* : 11 pp.

Bessineton, C., Védieu, C., Riou, P., Simon, S., 1999. Etude des nourriceries de la Baie de Seine Orientale et de l'estuaire de la Seine. Annexe II : Exigences alimentaires et relations trophiques. *Ifremer/DRV-RH, Convention d'aide à la recherche n° 96/1212618BMF avec la Préfecture de Région de Haute-Normandie et le Port Autonome du Havre* : 86pp.

Bergman, M.N.J., Van der Veer, H.W., Zijlstra, J.J., 1988. Plaice nurseries : effects on recruitment. *Journal of Fish Biology*, 33 : 201-218.

Beyst, B., Vanaverbeke, J., Vincx, M., Mees, J., 2002. Tidal and diurnal periodicity in macrocrustaceans and demersal fish of an exposed sandy beach with special emphasis on juvenile plaice *Pleuronectes platessa*. *Marine Ecology Progress Series* 225: 263-274.

Bij de Vaat, B., Klink, A., Paalvast, P., 2007. Macrozoobenthos in the lower Seine : a survey from the perspective of European Framework Directive. *Rapport d'étude pour le GIP Seine Aval*, 59pp. + annexes.

Billen, G., Garnier, J., Ficht, A., Cun, C., 2001. Modelling the response of water quality in the Seine estuary to human activity in its watershed over the last 50 years. *Estuaries* 24 : 977 – 993.

Blaber, S.J., Blaber, T.G., 1980. Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *Journal of Fish Biology*, 17 : 143 – 162.

Blaber, S. J. M., Brewer, D.T., Salini, J.P., 1989. Species composition and biomasses of fishes in different habitats of a tropical Northern Australian estuary: Their occurrence in the adjoining sea and estuarine dependence. *Estuarine Coastal & Shelf Science* 26(6): 509-531.

Boesh D.F., Turner, R.E., 1984. Dependence of fishery species on salt marshes - the role of food and refuge. *Estuaries*, 7 (4A) : 460-468.

Borchardt, D., 1988. Long-term correlations between the abundance of smelt (*Osmerus eperlanus* L.) year classes and abiotic environmental conditions during the period of spawning and larval development in the Elbe river. *Arch. Fisch. Wiss.*, 38 (3) : 191-202.

Bozeman E.L.Jr. & J.M. Dean, 1980. The abundance of estuarine larval and juvenile fish in South Carolina intertidal creek. *Estuaries*, 3 : 89-97.

Brancotte, V., Vincent, T., 2002. L'invasion du réseau hydrographique Français par le mollusque *Corbicula spp.* Modalité de colonisation et rôle prépondérant des canaux de navigation. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 365-366 : 325-337.

Brander, K. M. (2007). Global fish production and climate change. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.* 104(50): 19709-19714.

Breine, J., Quataert, P., Stevens, M., Ollevier, F., Volckaert, F.A.M., Van den Bergh, E., Maes, J., 2010. A zone specific fish-based biotic index as a management tool. *Marine Pollution Bulletin* 60: 1099-1112.

Bretschko, 1995. River land ecotones – Scales and patterns. *Hydrobiologia* 303 (1-3) :83-91

Briggs, J.C., 1974. Marine zoogeography. *Mc Graw-Hill, New York* : 475 pp.

Bunn, S.E., Arthington, A.H., 2002. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management* 30 : 492-507.

Burel F., Baudry, J., 1999. Ecologie du paysage, concepts, méthodes et applications. *Techniques et Documentations, Paris* : 359p.

Burgeot T., Minier, C., Bocquené, G., Vincent, F., Cachot, J., Loizeau, V., Jaouen, A., Miramand, P., Guyot, T., Lesueur, P., Rochard, E., Boët, P., 1999. Des organismes sous stress. Burgeot T. (coordinateur) *Ed. Ifremer, fascicule n°14. Programme scientifique Seine Aval* : 35p.

Breine, J.J., Maes, J., Quataert, P., Van den Bergh, E., Simoens, I., Van Thuyne, G., Belpaire, C., 2007. A fish-based assessment tool for the ecological quality of the brackish Schelde estuary in Flanders (Belgium). *Hydrobiologia*, 575 : 141-159.

Bruslé, J., Quignard, J.P., 2004. Les poisons et leur environnement. Ecophysiologie et comportements adaptatifs. *Tec & Doc, Paris*: 1522 pp.

C

Carpentier A., S. Vaz, C.S. Martin, F. Coppin, J.C. Dauvin, N. Desroy, J.M. Dewarumez, P.D. Eastwood, B. Ernande, S. Harrop, Z. Kemp, P. Koubbi, N. Leader Williams, A. Lefèbvre, M. Lemoine, C. Loots, G.J. Maeden, N. Ryan & M. Walkey, 2005. Eastern Channel Habitat Atlas for Marine Resource Management (CHARM), Atlas des Habitats et Ressources Marines de la Manche Orientale, *INTERREG IIIA* , 225pp.

Castel, J., 1995. Long-term changes in the population of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in the Gironde estuary (1978-1992). *Hydrobiologia* 31 : 85-101.

Cattrijsse, A., Codling, I., Conides, A., Duhamel, S., Gibson, R.N., Hostens, K., Mathieson, S., Mc Lusky, D.S., 2002. Estuarine development/habitat restoration and re-creation and their role in estuarine management for

benefit of aquatic resources. In : Elliott, M., Hemingway, K. (Eds). *Fishes in estuaries*. Blackwell Science, Iowa, pp. 266-321.

Cattrijsse, A., Hampel, H., 2006. European intertidal marshes : a review of their habitat functioning and value for aquatic organisms. *Marine Ecology Progress Series*, 324 : 293-307.

Champalbert, G., Bourdillon, A., Castellon, C., Chikhi, D., Le Direach-Boysier, L., Macquart-Moulin, C., Patriti, G., 1989. Déterminisme des migrations de larves de juvéniles de soles. *Oceanis* 15 : 171-180.

Champalbert, G., Koutsikopoulos, C., 1995. Behavior, transport and recruitment of Bay of Biscay sole (*Solea solea*) : laboratory and field studies. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 75 : 93-108.

Chassot E., 2005. Approche écosystémique des pêches : de l'utilisation d'indicateurs à la simulation théorique ; vers un modèle couplé écologie / économie appliqué au Finistère. *Thèse de doctorat, ENSAR, Rennes* : 277p.

Chiba, S., Tadokoro, K., Sugisaki, H., Saino, T., 2006. Effects of decadal climate change on zooplankton over the last 50 years in the western subarctic North Pacific. *Global Change Biology* 12 : 907-920.

Childs, A.R., Cowley, P.D., Næsje, T.F., Booth, A.J., Potts, W.M., Thorstad, E.B., Økland, F., 2008. Do environmental factors influence the movement of estuarine fish ? A case study using acoustic telemetry. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78: 227-236.

Claisse, D., 1989. Chemical contamination of the French coasts. The results of ten years mussel-watch. *Marine Pollution Bulletin* 20 : 523 – 528.

Claisse, D., 2000. Tendances temporelles des teneurs en contaminants dans les mollusques du littoral français. *Bulletin du réseau national d'observation* : 9 – 32.

Coates, S., Waugh, A., Anwar, A., Robson, M., 2007. Efficacy of a multi-metric fish index as an analysis tool for the transitional fish component of the Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin*, 55 : 225-240.

Copp, G. H., 1997. Importance of marinas and off-channel water bodies as refuges for young fishes in a regulated lowland river. *Regulated Rivers-Research & Management* 13(3): 303-307.

Costa, M.J., Elliott, M., 1991. Fish usage and feeding in two industrialized estuaries – The Tagus, Portugal, and the Forth, Scotland. In *Estuaries and Coasts. Spatial and Temporal Intercomparisons* (Elliott, M. & Ducrotoy, J.P., eds). *Fredensborg : Olsen & Olsen* : pp 289-297.

Costa, M.J., Cabral, H.N., Drake, P., Economou, A.N., Fernandez-Delgado, C., Gordo, L., Marchand, J., Thiel, R., 2002. Recruitment and production of commercial species in estuaries. In : Elliott, M., Hemingway, K. (Eds). *Fishes in estuaries*. Blackwell Science, Iowa, pp. 54-123.

Costa, M. J., Vasconcelos, R., Costa, J.L., Cabral, H.N., 2007. River flow influence on the fish community of the Tagus estuary (Portugal). *Hydrobiologia* 587(1): 113-123.

Costa, J.L., Domingos, I., Assis, C.A., Almeida, P.R., Moreira, F., Feunteun, E., Costa, M.J., 2008. Comparative ecology of the European eel, *Anguilla anguilla* (L., 1758), in a large Iberian river. *Environmental Biology of Fish*, 81 : 421-434.

Costa-Dias, S., Freitas, V., Sousa, R., Antunes, C., 2010. Factors influencing epibenthic assemblages in the Minho Estuary (NW Iberian Peninsula). *Marine Pollution Bulletin* 61(4-6): 240-246.

Costanza R., Darge R., Degroot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naem S., O'Neill R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P., Vandenbelt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387 : 253-260.

Costanza R., 1999. The ecological economic and social importance of the oceans. *Ecological economics*, 31 - 199-213.

- Costil, K.**, 1998a. Etude du macrozoobenthos du chenal de la Seine de Tancarville à Rouen. *Programme Scientifique Seine Aval, Rapport final – thème Edifices biologiques vol. 1* : 41-59.
- Costil, K.**, 1998b. Etude du macrozoobenthos de la Seine fluviale dans la région rouennaise. *Programme Scientifique Seine Aval, Rapport 1997/FIN-4 vol. 1* : 48-88.
- Courrat, A., Lobry ; J., Nicolas, D., Laffargue, P., Amara, R., Lepage, M., Girardin, M., Le Pape, O.**, 2009. Anthropogenic disturbance on nursery function of estuarine areas for marine species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81 : 179-190.
- Courtois, R., Simoneau, M., Dodson, J.J.**, 1982. Interactions multispécifiques : répartition spatio-temporelle des larves de capelan (*Mallotus villosus*), d'éperlan (*Osmerus mordax*) et de hareng (*Clupea harengus harengus*) au sein de la communauté planctonique de l'estuaire moyen du Saint Laurent. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39 : 1164-1174.
- Cowx, I. G.**, 1983. The biology of bream *Abramis brama* (L.), and its natural hybrid with roach *Rutilus rutilus* (L.), in the river Exe. *Journal of Fish Biology* 22: 631-646.
- Cyrus D.P. & S.J.M. Blaber**, 1987. The influence of turbidity on juvenile marine fishes in estuaries. Part 2. Laboratory studies, comparisons with field data and conclusions. *Journal Exp. Mar. Ecol.*, 109 : 71-91

D

- Darnaude, A.M., Salen-Picard, C., Polunin, N.V.C., Harmelin-Vivien, M.L.**, 2004. Trophodynamic linkage between river runoff and coastal fishery yield elucidated by stable isotope data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oecologia* 138 : 325-332.
- Dauvin, J.C. (coord.)**, 2002. Patrimoine biologique et chaînes trophiques. In : *Programme Scientifique Seine Aval, fascicule 7, Ifremer, Plouzané, France* : 48pp.
- Dauvin J.C., Desroy, N.**, 2005. The food web in the lower part of the Seine estuary : a synthesis of existing knowledge. *Hydrobiologia* 540 : 13-27.
- Dauvin, J. C., Desroy, N., Janson, A.N., Vallet, C., Duhamel, S.**, 2006. Recent changes in estuarine benthic and suprabenthic communities resulting from development of harbour infrastructure. *Marine Pollution Bulletin* 53: 80-90.
- Dauvin, J.C.**, 2006. The Seine estuary, a highly developed area. *Seine-Aval Special Issue, September 2006. North Atlantic Estuaries, problems and perspectives*, pp. 27 – 32.
- Dauvin, J.C.**, 2008. The main characteristics, problems, and prospects for Western European coastal seas. *Marine Pollution Bulletin* 57 : 22-40.
- Dauvin, J. C., Alizier, S., Vallet, C., Ruellet, T.**, 2010. Does the Port 2000 harbour construction have an effect on the Seine estuary suprabenthic community ?. *Estuarine Coastal & Shelf Science* 86: 42-50.
- Daverat F.**, 2005. Tactiques d'utilisation des habitats et dynamique de population des anguilles de la zone aval du bassin versant Gironde Garonne Dordogne : apport de l'étude des otolithes. *Thèse de doctorat , université de Bordeaux I, Bordeaux* : 199 p.
- Daverat, F., Thomas, J.**, 2006. Tactics and demographic attributes in the European eel *Anquilla Anquilla* in the Gironde watershed, SW France. *Marine Ecology Progress Series*, 307 : 247-257.
- Day J.W., Hall, C.A.S., Kemp, W.M., Yanez-Arancibia, A.**, 1989. Estuarine ecology. *John Wiley & Sons, Inc., New York*.
- Deloffre, S.**, 2005. La sédimentation fine sur les vasières intertidales en estuaires macrotidaux. *Thèse de Doctorat, Université de Rouen* : 235p.

- Delpech, C., Courrat, A., Pasquaud, S., Lobry, J., Le Pape, O., Nicolas, D., Boet, P., Girardin, M., Lepage, M.,** 2010. Development of a fish-based index to assess the ecological quality of transitional waters: The case of French estuaries. *Marine Pollution Bulletin* 60(6): 908-918.
- Delsinne, N.,** 2005. Evolution pluri-millénaire à pluri-annuelle du prisme sédimentaire d'embouchure de la Seine. Facteurs de contrôle naturels et d'origine anthropique. *Thèse de Doctorat, Université de Caen* : 179p.
- Désaunay, Y., Guérault, D., Le Pape, O., Poulard, J.C.,** 2006. Changes in occurrence and abundance of northern /southern flatfishes over a 20 year-period in a coastal nursery area (Bay of Vilaine) and on the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *Scientia Marina*, 70 : 193-200.
- Dolbeth, M., Martinho, F., Leitão, R., Cabral, H., Pardala, M.A.,** 2007. Strategies of *Pomatoschistus minutus* and *Pomatoschistus microps* to cope with environmental instability. *Estuarine Coastal & Shelf Science* 74(1-2): 263-273.
- Dolbeth, M., Martinho, F., Viegas, I., Cabral, H., Pardal, M.A.,** 2008. Estuarine production of resident and nursery fish species: Conditioning by drought events? *Estuarine Coastal & Shelf Science* 78: 51-60.
- Drake, P., Arias, A.M., Baldo, F., Cuesta, J.A., Rodriguez, A., Silva-Garcia, A., Sobrino, I., Garcia-Gonzalez, D., Frenandez-Delgado, C.,** 2002. Spatial and temporal variation of the nekton and hyperbenthos from a temperate European estuary with regulated freshwater inflow. *Estuaries* 25(3): 451-468.
- Ducharme, H., Habets, F., Oudin, L., Gascoin, S., Sauquet, E., Viennot, P., Hachour, A., Deque, M., Martin, E., Page, C., Terray, L., Thierry, D.,** 2009. Impacts du changement climatique sur les ressources en eau et les extrêmes hydrologiques dans le bassin de la Seine et de la Somme. Programme GICC – Rapport final : 62pp.
- Duhamel, S., Bessineton, C., Simon, S.,** 1990. Suivi halieutique du Pont de Normandie. *Contrat C.S.L.H.N. / C.C.I. Le Havre* : 40 pp.
- Duhamel, S.,** 1996. Organisation spatio-temporelle et aspects trophiques de l'ichtyofaune et des crustacés en milieu intertidal estuarien : exemple de la Baie de Somme (Manche Orientale). *D.E.A. d'Océanologie biologique - Univ. Paris VI* - : 32 pp.
- Duhamel S.,** 2001. Le macrozoobenthos de l'estuaire de la Seine : Actualisation cartographique en condition estivale – septembre 2000. Relation avec la couverture sédimentaire. Rapport final. *Contrats CSLHN / PAR n° 33.0001045 et n° 33.0001093* : 22pp + annexes.
- Duhamel, S., Gouneau, N., Lefrançois, T., Mayot, S., Hanin, C., Feunteun, E.,** 2006. Le peuplement ichtyologique de l'estuaire de la Seine – Etude spatio-temporelle dans les milieux profonds. *Programme scientifique Seine Aval, Thème IV : Ressource Halieutique / action 2-2002-04, rapport final année 2005*: 35pp.
- Dunning J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R.,** 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65 (1) : 169-175.
- Dupont J.P., Guézennec, L., Lafite, R., Le Hir, P., Lesueur, P.,** 2001. Matériaux fins : le cheminement des particules en suspension. Dupont J.P. (Coord.). *Ed. Ifremer, Fascicule n°4. Programme scientifique Seine Aval* : 39p.
- Durou, C., Poirier, L., Amiard, J.C., Budzinski, H., Gnassia-Bareli, M., Lemenach, K., Peluhet, L., Mouneyrac, C., Roméo, M., Amiard-Triquet, C.,** 2007. Biomonitoring in a clean and a multi-contaminated estuary based on bio-markers and chemical analyses in the endobenthic worm *Neries diversicolor*. *Environmental Pollution* 148 : 445 – 458.
- Duval P.,** 1982. Etude des nurseries littorales de l'estuaire de la Seine. Résumé. *Rapport Groupement Régional des Pêches et Cultures Marines de Basse-Normandie / Mission d'Aménagement de la Basse-Normandie*.
- Dynesius M., Nilsson, C.,** 1994. Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. *Science*, 266 (5186) : 753-762.

- Eby, L.A., Crowder, L.B., Mc Clellan, C.M., Peterson, C.H., Powers, M.J.**, 2005. Habitat degradation from intermittent hypoxia : impacts on demersal fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 291 : 249 – 261.
- 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, M., Griffiths, A.H., Taylor, C.J.L.**, 1988. The role of fish studies in estuarine pollution assessment. *Journal of Fish Biology* 33 (Suppl. 1) : 51-61.
- Elliott, M., O'Reilly, M.G., Taylor, C.J.L.**, 1990. The Forth estuary : a nursery and overwintering area for the North Sea fishes. *Hydrobiologia*, 195 : 89-103.
- Elliott, M., Dewailly, F.**, 1995. The structure and components of European estuarine assemblages. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 29(3-4): 397-417.
- Elliott, M., McLusky, D.S.**, 2002. The need for definition in understanding estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55 : 815-827.
- Elliott, M., Hemingway, K.**, 2002. Fishes in estuaries. *Blackwell Science, London* : 636 pp.
- Elliott, M.**, 2002. An overview of the status, study and management of fishes in estuaries. In : *Elliott, M., Hemingway, K. (Eds). Fishes in estuaries. Blackwell Science, Iowa*, pp. 554-575.
- Elliott, M., Hemingway, K., Costello, M.J., Duhamel, S., Hostens, K., Labropoulou, M., Marshall, S. Winkler, H.** 2002. Links between fish and other trophic levels. In : *Elliott, M., Hemingway, K. (Eds). Fishes in estuaries. Blackwell Science, Iowa*, pp. 125-216.
- Elliott, M., Quintino, V.**, 2007. The estuarine Quality Paradox, Environmental Homeostasis and difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Marine Pollution Bulletin* 54 : 640-645.
- Elliott, M., Whitfield, A.K., Potter, I.C., Blaber, S.J.M., Cyrus, D.P., Nordlie, F.G., Harrison, T.D.**, 2007. The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages : a global review. *Fish and Fisheries* 8 : 241 – 268.
- Euzenat, G., Penil, C., Allardi, J.**, 1992. Migr'en Seine - Stratégie pour le retour du saumon en Seine. *Rapport CSP/SIAAP* : 38pp.

F

- Fairbridge, R.W.**, 1980. The estuary : its definition and geodynamic cycle. In : *E. Olausson and I. Cato (Eds), Chemistry and biogeochemistry of estuaries, Wiley, New-York*, : p1-35.
- Feunteun, E., Ombredane, D., Baglinière, J.L.**, 2001. Ecologie des poissons des hydrosytèmes continentaux. In : *Keith P., Allardi, J. (Coord.). Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines Naturels*, 47 : 36-55.
- Feunteun, E., Laffaille, P., Robinet, T., Briand, C., Baisez, A., Olivier, J.M., Acou, A.**, 2003. A review of upstream migration and movements in inland waters by Anguillide eels : toward a general theory. In : *Aida, K., Tsukamoto, K., Yamauchi, K. (Eds). Eel Biology. Springer-Verlag, Tokyo* : pp. 191-213.
- Feunteun, E., Dernouny, M., Migaud, G., Robinet, T., Guibert, P.**, 2007. Variations saisonnières de l'organisation spatiale des peuplements de poissons de l'estuaire de la Loire. Directive Cadre sur l'Eau – Campagne 2006. *Rapport Institut du Littoral et de l'Environnement de la Rochelle* : 62 pp.
- França, S., Costa, M.J., Cabral, H.**, 2009. Assessing habitat specific fish assemblages in estuaries along the Portuguese coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 83 : 1-12.
- Franco, A., Elliott, M., Francoil, P., Torricellil, P.** 2008. Life strategies of fishes in European estuaries: the functional guild approach. *Marine Ecology Progress Series* 354: 219-228.
- Freitas, V., Costa-Dias, S., Campos, J., Bio, A., Santos, P., Antunes, C.**, 2009. Patterns in abundance and distribution of juvenile flounder, *Platichthys flesus*, in the Minho estuary (NW Iberian Peninsula). *Aquatic Ecology*, 43 : 1143-1153

Fritsch, M., 2005. Traits biologiques et exploitation du bar commun *Dicentrarchus labrax* (L.) dans les pêcheries françaises de la Manche et du Golfe de Gascogne. *Thèse de Doctorat de l'Université de Bretagne Occidentale* : 297 pp.

Froese, R., Pauly, D. (Eds), 2006. Fishbase. <http://www.fishbase.org>. version (02/2006)

G

Germaneau, J., 1968. Etude de la sédimentation dans l'estuaire de la Seine. *Bull. Institut de géologie du Bassin d'Aquitaine* 5 : 140-167.

Gibson R.N., 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Neth. J. Sea Research*, 32 : 191-206.

Gibson R.N., 1997. Behaviour and the distribution of flatfishes. *Journal of Sea Research*, 37 : 241-256.

Gilliers, C., Amara, R., Bergeron, J.P., 2004. Comparison of growth and condition indices of juvenile flatfish in different coastal nursery grounds. *Environmental Biology of Fishes* 71(2): 189-198.

Gilliers, C., Le Pape, O., Morin, J., Désaunay, Y., Amara, R., 2006. Are density and growth quantitative indicators of essential habitat quality ? A study of the common sole (*Solea solea*) on nursery grounds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 69: 96-106.

Gillson, J., Scandol, J., Suthers, I., 2009. Estuarine gillnet fishery catch decline during drought in eastern Australia. *Fisheries Research* 99 : 26-37.

Gouneau, N., Duhamel, S., Lefrançois, T., Mayot, S., 2006. L'éperlan d'Europe (*Osmerus eperlanus* L.) dans l'estuaire de la Seine : cycle biologique et éléments de dynamique de la population depuis 2000. *Programme Scientifique Seine Aval – theme IV Ressource halieutique. Rapport final année 2005*. 53pp.

Greenwood, M. F. D., Hill, A.S., 2003. Temporal, spatial and tidal influences on benthic and demersal fish abundance in the Forth estuary. *Estuarine, Coastal & Shelf Science* 58: 211-225.

Greenwood, M.F.D., 2007. Nekton community change along estuarine salinity gradients: can salinity zones be defined ? *Estuaries and Coasts*, 30 (3): 537-542.

Grioche, A., Koubbi, P., Sautour, B., 1997. Ontogenic migration of *Pleuronectes flesus* larvae in the eastern English Channel. *Journal of Fish Biology*, 51 (A) : 385 – 396.

Grioche, A., 1998. Dynamique de l'écophase ichtyoplanctonique en Manche orientale et sud-Mer du Nord. Approche multispécifique et description de deux espèces cibles : *Solea solea* (L.) et *Pleuronectes flesus* (L.). *Thèse de Doctorat de l'Université du Littoral – Côte d'Opale* : 286 pp + annexes.

Guézennec, L. 1999. Hydrodynamique et transport en suspension du matériel particulaire fin dans la zone fluviale d'un estuaire macrotidal : l'exemple de l'estuaire de la Seine (France). *Thèse de Doctorat, Université de Rouen* : 237p.

Guézennec L, Romaña, L.A., Goujon, R., Meyer, R., 1999. Seine Aval : un estuaire et ses problèmes. *Programme Scientifique Seine Aval. Fascicule n°1. Ifremer Brest* : 29p.

H

Hagan, S. M., Able, K.W. 2003. Seasonal changes of the pelagic fish assemblage in a temperate estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56(1): 15-29.

Hall L.S., Krausman P.R., Morrison, M.L., 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 25 : 173-182.

Hamrelync, O., Hostens, K., Arellano, R.V., Mees, J & Van Damme, P.A., 1993. The mobile epibenthic fauna of soft bottoms in the Dutch delta, south west Netherlands : spatial structure. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 27 : 343-358.

- Hamerlynck, O., Hostens, K.**, 1994. Changes in the fauna of the Oosterschelde Estuary – a ten year time series of fyke catches. *Hydrobiologia*, 282/283 : 497-507.
- Harrison, T.D., Whitfield, A.K.**, 2006. Estuarine typology and the structuring of fish communities in South Africa. *Environmental Biology of Fishes* 75: 269-293.
- Harrison, T.D., Whitfield, A.K.**, 2008. Geographical and typological changes in fish guilds of South African estuaries. *Journal of Fish Biology* 73 (10): 2542-2570.
- Hemingway K.L., Elliott, M.**, 2002. Fields methods In : Elliott M. & K.L. Hemingway (eds) Fishes in estuaries, Blackwell Science Ltd, London : 410-509.
- Henderson, P. A.**, 2007. Discrete and continuous change in the fish community of the Bristol Channel in response to climate change. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 87(2): 589-598.
- Henderson, P. A., Bird, D.J.** 2010. Fish and macro-crustacean communities and their dynamics in the Severn Estuary. *Marine Pollution Bulletin* 61: 100-114.
- Hermant, M., Lobry, J., Bonhommeau, S., Poulard, J.C., Le Pape, O.**, 2010. Impact of warming on abundance and occurrence of flatfish populations in the Bay of Biscay (France). *Journal of Sea Research* 64 : 45-53.
- Hoeksema, S.D., Chuwen, B.M., Potter, I.C.**, 2009. Comparisons, between the characteristics of ichthyofaunas in nearshore waters of five estuaries with varying degrees of connectivity with the ocean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85: 22-35.
- Houghton, J.T, Ding D.C., Gripp D.C., Nogwer M., van den Linden p.J., Dai X., Maskell K., Johnson C.A., 2001.** Climate Change 2001 : The scientific basis. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hostens, K.** 2000. Spatial patterns and seasonality in the epibenthic communities of the Westerschelde (Southern Bight of the North Sea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80 : 27-36.
- Hostens, K., Mees, J.** 1999. The mysid-feeding guild of demersal fishes in the brackish zone of the Westerschelde estuary. *Journal of Fish Biology* 55(4): 704-719.

I

- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), 2007.** Impacts, Adaptation and Vulnerability. Cambridge University Press, Cambridge.
- Islam, M. S., Tanaka, M.** 2007. Effects of freshwater flow on environmental factors and copepod density in the Chikugo estuary, Japan. *Estuarine Coastal & Shelf Science* 74: 579-584.

J

- Jaquet, N., Raffaelli, D.**, 1989. The ecological importance of sand goby *Pomatoschistus minutus* (Pallas). *Journal of experimental Marine Biology and Ecology* 128 : 147-156.
- Jerling, H.L., Vivier, L., Cyrus, D.P.**, 2010. Response of the mesozooplankton community of the St Lucia estuary, South Africa, to a mouth-opening event during and extended drought. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86: 543-552.
- Johnson L.L., Landahl, L.T., Kubin, L.A., Horness, B.H., Myers, M.S., Collier, T.K., Stein, J.E.**, 1998. Assessing the effects of anthropogenic stressors on Puget Sound flatfish populations. *Journal of Sea Research*, 39 : 125-139.
- Jones, R. F., Baltz, D.M., Allen, R.L.**, (2002). Patterns of resource use by fishes and macroinvertebrates in Barataria Bay, Louisiana. *Marine Ecology Progress Series* 237: 271-289.
- Jongejan, R.B., Vrijling, J.K., Stive, M.J.F., Jonkman, S.N.**, 2008. A comment on “Changing estuaries, changing views”. *Hydrobiologia*, 605 : 11-15.

Joubert, A., Lemoine, M.H., Rousselet, D., 1994. La Seine : Mémoire d'un fleuve. *Société d'Éditions Régionales (éd.) – Parc Naturel Régional de Brotonne* : 303 pp.

Juma C., 1998. The Convention on Biological Diversity and the Biological Diversity of Inland waters. *Conférence Internationale "Eau et Développement Durable", Paris.*

K

Kamburska, L., Fonda-Unami, S., 2006. Long-term copepod dynamics in the Gulf of Trieste (Northern Adriatic Sea) : Recent changes and trends. *Climate Research* 31 : 195-203.

Kangur, A., Kangur, P., Kangur, K., Möls, T., 2007. The role of temperature in the population dynamics of smelt *Osmerus eperlanus eperlanus* m. *spirinchus* Pallas in Lake Peipsi (Estonia/Russia). *Hydrobiologia* 584 : 433-441.

Keith, P., Allardi, J. (Coord.), 2001. Atlas des poisons d'eau douce de France. *Patrimoines Naturels*, 47 : 387 pp.

Kerstan, M., 1991. The importance for rivers as a nursery grounds for 0- and 1-group flounder (*Platichthys flesus* L.) in comparison to the Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 27 : 353-366.

Kimmerer, W.J., 2002. Effects of freshwater flow on abundance of estuarine organisms : physical effects or trophics linkage ? *Marine Ecology Progress Series* 243 : 39-55.

Kneib R.T., 1997. The role of tidal marshes in the ecology of estuarine nekton. *Oceanography and Marine Biology : an annual Review*, 35 : 163-220.

Kostecki, C., Le Loc'h, F., Roussel, J.M., Desroy, N., Huteau, D., Riera, P., Le Bris, H., Le Pape, O., 2010. Dynamics of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Sea Research* 64(1-2): 54-60.

Kuep L., Bayless, J., 1964. Fish distribution in varying salinities in the Neuse River basin, North Carolina. *Chesapeake Science*, 5 : 119-123.

L

Lafite R., Romaña, L.A., 2001. A man altered macrotidal estuary : the Seine estuary (France) : Introduction to the special issue. *Estuaries* 24, N°6B : 939.

Lafite R., Deloffre, J., Verney, R., Lebot, S., 2004. Indices morpho-dynamiques. *Programme scientifique Seine Aval. Rapport annuel. Thème développement de modules opérationnels* : 22p.

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., 2000. Relations entre l'ichtyofaune et les marais sales macrotidaux : exemple de la Baie du Mont Saint Michel. *Thèse de Doctorat, Université de Rennes I.* 202p.

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(1): 116-125.

Laffaille, P., Feunteun, E., Lefeuvre, J.C., 2000. Composition of fish communities in a European macrotidal salt marsh (the Mont Saint-Michel Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51(4): 429-438.

Langton R.W., Steneck, R.S., Gotceitas, V., Juanes, F., Lawton, P., 1996. The interface between fisheries research and habitat management. *North American Jour. Fish Management*, 16 : 1-7.

Lardeux, F., 1986. Biologie, écologie et dynamique de population de l'éperlan dans l'estuaire de la Loire. *Thèse de doctorat de 3^{ème} cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest* : 533p.

- Le Loch, F.**, 2004. Structure, fonctionnement évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental Nord Gascogne. *Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale*. 326p + annexes.
- Lepage M., Lobry J., Girardin M., Gonthier P.**, 2004. Structure des assemblages ichtyologiques dans les milieux de transition de type estuarien : Contribution à la caractérisation de l'état écologique à partir du cas de la Gironde - année 2004 : typologie, échantillonnage et suivi. *Cemagref / Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable*, 92p.
- Lepage, M., Girardin, M.**, 2005. Inventaire Poisson dans les eaux de transition – protocole d'échantillonnage pour les districts de la façade Atlantique et Manche. *Rapport pour le Ministère de l'Environnement. Cemagref, Bordeaux, France : 28pp.*
- Le Pape O., Chauvet, F., Désaunay, Y., Guérault., D.**, 2003a Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for common sole (*Solea solea*) in the Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *Journal of Sea Research*, 50 : 177-185.
- Le Pape, O., Holley, J., Guérault, D., Désaunay, Y.**, 2003a. Quality of coastal and estuarine essential fish habitats: estimations based on the size of juvenile common sole (*Solea solea* L.). *Estuarine Coastal & Shelf Science* 58(4): 793-803.
- Le Pape, O., Chauvet, F., Mahévas, S., Lazure, P., Guérault, D., Désaunay, Y.**, 2003b. Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*) in the Bay of Biscay (France) and the contribution of different habitats to the adult population. *Journal of Sea Research* 50: 139-149.
- Le Pape, O., Baulier, L., Cloarec, A., Martin, J., Le Floc'h, F., Désaunay, Y.**, 2007. Habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France) : a quantitative description using indicators based on epibenthic fauna. *Journal of Sea Research* 57: 126-136.
- Le Pape, O., Gilliers, C., Riou, P., Morin, J., Amara, R., Désaunay, Y.**, 2007. Convergent signs of degradation in both the capacity and the quality of an essential fish habitat : state of the Seine estuary (France) flatfish nurseries. *Hydrobiologia* 588: 225-229.
- Leitão, R., Martinho, F., Neto, J.M., Cabral, H., Marques, J.C., Pardal, M.A.**, 2006. Feeding ecology, population structure and distribution of *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) and *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) in a temperate estuary, Portugal. *Estuarine Coastal & Shelf Science* 66(1-2): 231-239.
- Le Hir, P., Ficht, A. Da Silva Jacinto, R., Lesueur, P., Dupont, J.P., Lafite, R., Brenon, I., Thouvenin, B., Cugier, P.**, 2001. Fine sedimentation transport and accumulations at the mouth of the Seine estuary (France). *Estuaries* 24 (6B) : 950-963.
- Lesourd, S.** 2000. Processus d'envasement d'un estuaire macrotidal : zoom temporel du siècle à l'heure; application à l'estuaire de la Seine, *Thèse de doctorat, Université de Caen*. 280p.
- Lesourd, S., Lesueur, P., Brun-Cottan, J.C., Auffret, J.P., Poupinet, N., Laignel, B.** 2001. Morphosedimentary evolution of the macrotidal Seine estuary subjected to human impact. *Estuaries* 24(6B): 940-949.
- Lesueur, P., Lesourd, S., Auffret, J.P., Avoine, J., Bassoulet, P., Brun-Cottan, J.C., Dupont, J.P., Guézennec, L., Lafite, R., Poupinet, N.**, 1999. Sables, chenaux et vasières : dynamique des sédiments et évolution morphologique. In : *Programme Scientifique Seine Aval, fascicule 3, Ifremer, Plouzané, France : 39pp.*
- Lévêque C.**, 1995. L'habitat : être au bon endroit au bon moment ? *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 337/338/339 : 9-20.
- Lobry, J., Mourand, L., Rochard, E., Elie, P.**, 2003. Structure of the Gironde estuarine fish assemblage : a comparison of European estuaries perspective. *Aquatic Living Resources* 16: 47-58.
- Lochet A.**, 2006. Dévalaison des juveniles et tactiques gagnantes chez la grande alose *Alosa alosa* et l'alose feinte *Alosa fallax* : apports de la microchimie et de la microstructure des otolithes. *Thèse de doctorat de l'université de Bordeaux I, Bordeaux : 207p.*

Loneragan, N.R., Bunn, S.E., 1999. River flows and estuarine ecosystems : implications for coastal fisheries from a review and a case study of the Logan River, southeast Queensland. *Australian Journal of Ecology* 24: 431-440.

Lyle, A.A., Maitland, P.S., 1997. The spawning migration and conservation of smelt *Osmerus eperlanus* in the river Cree, Southwest Scotland. *Biology Conservation* 80: 303-311.

M

Mc Dowall R.M., 1988. Diadromous fish : migrations between freshwater and marine environments. *Croom Helm Publ., London* : 308p.

McKinley, A.C., Miskiewicz, A., Taylor, M.D., Johnston, E., 2011. Strong links between metal contamination, habitat modification and estuarine larval fish distributions. *Environmental Pollution*, 159 : 1499-1509.

Mc Lusky, D.S., 1989. The estuarine ecosystem, 2nd edition. *Blackie A & P. Glasgow* : 215p.

Mc Lusky, D.S., Bryant, D.M., Elliott, M., 1992. The impact of land-claim on the invertebrates, fish and birds of the Forth estuary. *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems* 2 : 211 – 222.

Madéore-Le Pichon C., 2006. Une approche du « paysage aquatique » pour une meilleure connaissance du fonctionnement des écosystèmes fluviaux et l'amélioration de la conservation des peuplements de poissons. *Thèse de doctorat, université Paris VI, Paris* : 195p + annexes.

Maes, J., Van Damme, P.A., Taillieu, A., Ollevier, F., 1998. Fish communities along an oxygen-poor salinity gradient (Zeeschelde Estuary, Belgium). *Journal of Fish Biology* 52(3): 534-546.

Maes, J., Taillieu, A., Van Damme, P.A., Cottenie K., Ollevier F., 1998. Seasonal patterns in the fish and crustacean community of a turbid temperate estuary (Zeeschelde estuary, Belgium). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 47: 143-151.

Maes, J., Stevens, M., Ollevier, F., 2005. The composition and community structure of the ichthyofauna of the upper Scheldt estuary : synthesis of a 10-year data collection (1991-2001). *Journal of Apply Ichthyology* 21: 86-93.

Mahé, K., 2002. Ecologie de la petite sole jaune (*Buglossidium luteum*, Risso 1810) en Manche Orientale et dans le Golfe de Gascogne. Croissance, état de condition, alimentation, répartition et abondance. *DEA Interfaces et Dynamiques en Environnement : Ecosystèmes côtiers, Univ. Littoral Côte d'Opale* : 29 pp.

Manderson J.P., Phelan, B.A., Meise, C., Stehlik, L., Bejda, A.J., Pessutti, J., Arlen, L., Draxler, A., Stoner, A.W., 2002. Spatial dynamics of habitat suitability for the growth of newly settled winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* in an estuarine nursery. *Marine Ecology Progress Series*, 228 : 227-239.

Marchand, J., and Elie, P., 1983. Contribution à l'étude des ressources benthodémersales de l'estuaire de la Loire - biologie et écologie des principales espèces. *Rapport CSEEL, 4* : 156 pp.

Marchand, J., 1991. The influence of environmental conditions on settlement, distribution and growth of 0-group sole (*Solea solea* L.) in a macrotidal estuary (Vilaine, France). *Netherlands Journal of Sea Research* 27 : 307-316.

Marchand, J., 1993. The influence of seasonal salinity and turbidity maximum variations on the nursery function of the Loire estuary (France). *Aquatic Ecology* 27(2-4): 427-436.

Marquet, C., 1984. Aperçu des peuplements piscicoles de la Seine et de leurs biotopes. Conditions de réalisation d'un suivi. *Thèse de Doctorat de l'Université de Rouen Haute-Normandie* : 254 pp.

- Marques, S.C., Azeiteiro, U.M., Martinho, F., Pardal, M.A.,** 2007. Climate variability and planctonic communities : the effect of an extreme event (severe drought) in a southern European estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 73 : 725-734.
- Marshall, S., Elliott, M.,** 1998. Environmental influences on the fish assemblages of the Humber estuary, U.K. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 46: 175-184.
- Martin Vandembulcke D.,** 1999. Dynamique de population de la grande alose (*Alosa alosa*) dans le bassin versant Gironde-Dordogne-Garonne (France) : analyse et prévision par modélisation. *Thèse de doctorat, INP-ENSAT, Toulouse* : 114p.
- Martinho, F., Leitão, R., Viegas, I., Dolbeth, M., Neto, J.M., Cabral, H.N., Pardal, M.A.,** 2007. The influence of an extreme drought event in the fish community of a southern Europe temperate estuary. *Estuarine, Coastal & Shelf Science* 75(4): 537-546.
- Massei, N., Laignel, B., Deloffre, J., Mesquita, J., Motelay, A., Lafite, R., Durand, A.,** 2010. Long term hydrological changes of the Seine river flow (France) and their relation to the North Atlantic Oscillation over the period 1950-2008. *International Journal of Climatology* 30 (14): 2146-2154.
- Masson, G.,** 1987. Biologie et écologie d'un poisson plat amphihalin, le flet (*Platichthys flesus flesus* Linné, 1758) dans l'environnement Ligérien : distribution, démographie, place au sein des réseaux trophiques. *Thèse de Doctorat de L'Université de Bretagne Occidentale* : 344 pp.
- Mathieson S., Cattrijsse, A., Costa, M.J., Drake, P., Elliott, M., Garner J., Marchand, J.,** 2000. Fish assemblages of European tidal marshes : a comparison based on species, families and functional guilds. *Marine Ecology Progress Series*, 204 : 225-242.
- Meire, P., Ysebeart, T., Van Damme, S., Van den Bergh, E., Maris, T., Struyf, E.,** 2005. The Scheldt estuary : a description of a changing ecosystem. *Hydrobiologia* 540 : 1-11.
- Meng L., Orphanides, C.D., Powel, J.C.,** 2002. Use of fish index to assess the habitat quality in Naragansett Bay, Rhode Island. *Transactions of the American Fisheries Society* 131 : 731-742.
- Meng, L., Cicchetti, G.,** 2005. Relationships between juvenile winter flounder and multiple-scale habitat variation in Narragansett Bay, Rhode Island. *Transactions of the American Fisheries Society* 134 (6) : 1509 – 1519.
- Methven, D. A., Haedrich, R.L., Rose, G.A.,** 2001. The fish assemblage of a Newfoundland Estuary: diel, monthly and annual variation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 52(6): 669-687.
- Meynecke, J. O., Lee, S.Y., Duke, N.C., Warnken, J.,** 2006. Effect of rainfall as a component of climate change on estuarine fish production in Queensland, Australia. *Estuarine Coastal & Shelf Science* 69(3-4): 491-504.
- Miller, J.,** 1988. Physical processes and the mechanisms of coastal migrations of immature marine fishes. *American Society Symposium* 3: 68-76.
- Miller, S.J., Skilleter, G.A.,** 2006. Temporal variations in habitat use by nekton in a subtropical estuarine system. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*, 337 : 82-95.
- Mills E.L.,** 1975. Benthic organisms and the structure of marine ecosystems. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32 : 1657-1663.
- Möller H.,** 1987. Spawning and feeding migrations of fishes in the Elbe estuary. In : *Proceedings of the 5th International Wadden Sea Symposium, Copenhagen*.
- Möller, H., Scholz, U.,** 1991. Avoidance of oxygen-poor zones by fish in the Elbe River. *Journal of Applied Ichthyology* 7: 176-182.
- Monaco, M.E., Lowry, T.A., Emmett, R.L.,** 1992. Assemblages of United-States west-coast estuaries based on the distribution of fishes. *Journal of Biogeography*, 19 (3): 251-267.

- Moriarty C.**, 1996. Variations in numbers of eels *Anquilla anquilla* caught by a constant effort in a lake, 1981-1994. *Ecol. Fresw. Fish*, 5 : 148-152.
- Morin, B., Hudon, C., Whoriskey, F.G.**, 1992. Environmental-influences on seasonal distribution of coastal and estuarine fish assemblages at Wemindji, eastern James Bay. *Environmental Biology of Fishes* 35 (3) : 219-229.
- Morin, J., Riou, P., Bessineton, C., Védieu, C., Lemoine, M., Simon, S., Le Pape, O.** (1999). Etude des nourriceries de la Baie de Seine orientale et de l'estuaire de la Seine. Synthèse des connaissances : identification d'une nourricerie en estuaire de la Seine et analyse de la fonctionnalité de l'estuaire comme nourricerie. *Rapport Ifremer / Préfecture de Région Haute-Normandie / Port Autonome du Havre, convention à la recherche n°96/1212618/BMF: 74p.*
- Morin, J., Duhamel, S., De Roton, G.**, 2011. Poissons, habitats & ressources halieutiques : Cas de l'estuaire de la Seine. *Fascicule Seine Aval 2.5* : 76 pp.
- Mouillot, D., Spatharis, S., Reizopoulou, S., Laugier, T., Sabetta, L., Basset, A., Do Chi, T.**, 2006. Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16: 469-482.
- Mouny, P.**, 1998. Structure spatio-temporelle du zooplankton et du suprabenthos de l'estuaire de la Seine. Dynamique et rôle des principales espèces dans la chaîne trophique pélagique. *Thèse de Doctorat du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris* : 239pp + annexes.
- Mouny, P., Dauvin, J.C., Bessineton, C., Elkaïm, B., Simon, S.**, 1998. Biological components from the Seine estuary. *Hydrobiologia* 373/374 : 33-347.
- Mouny, P., Dauvin, J.C., Zouhiri, S.**, 2000. Benthic boundary layer fauna from the Seine estuary (eastern English Channel, France) : spatial distribution and seasonal changes. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 80 : 959-968.
- Mouny, P., Dauvin, J.C.**, 2002. Environmental control of mesozooplankton community structure in the Seine estuary (English Channel). *Oceanologica Acta* 25 : 13-22.

N

- Nellbring, S.**, 1989. The ecology of smelts (Genus *Osmerus*) : a literature review. *Nordic Journal of Freshwater Research* 65 : 116-145.
- Nash R.D.M., Geffen, A.**, 2000. The influence of nursery grounds processes in the determination of year class strength of juvenile plaice (*Pleuronectes platessa*) in Port Erin Bay, Irish Sea. *Neth. Jour. Sea Res.* 44 : 101-110.
- Nicolas, Y., Pont, D.**, 1995. Importance of artificial backwaters for juvenile fish recruitment in a heavily regulated large river, the Lower-Rhône. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 337(9): 249-257.
- Nicolas, D., Lobry, J., Lepage, M., Sautour, B., Le Pape, O., Cabral, H., Uriarte, A., Boët, P.**, 2010a. Fish under influence : a macroecological analysis of relations between fish species richness and environmental gradients among European tidal estuaries. *Estuarine Coastal & Shelf Science* 86 : 137-147.
- Nicolas, D., Lobry, J., Le Pape, O., Boët, P.**, 2010b. Functional diversity in European estuaries : relating the composition of fish assemblages to the abiotic environment. *Estuarine Coastal & Shelf Science* 88 (3) : 329-338.
- Nixon S.W., Oviatt, C.A., Frithsen, J., Sullivan, B.**, 1986. Nutrients and the productivity of estuarine and coastal marine ecosystems. *Jour. Limnol. Soc. South Afr.*, 12 : 43-71.
- Nohrén, E., Pihl, L., Wennhage, H.**, 2009. Spatial patterns in community structure of mobile epibenthic fauna in coastal habitats along the Skagerrak – Baltic salinity gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 84: 1-10.
- North, E. W., Houde, E.D.**, 2003. Linking ETM physics, zooplankton prey, and early-life histories to white perch (*Morone Americana*) and striped bass (*M. saxatilis*) recruitment success. *Marine Ecology Progress Series* 260: 219 – 236.

O

Oberdorff T., Pont, D., Hugueny, B., Chessel, D., 2001. A probabilistic model characterizing fish assemblages of French rivers : a framework for environmental assessment. *Freshwater Biology*, 46 399-415.

P

Parlier E., 2006. Contribution à l'étude de la dépendance des espèces piscicoles côtières à la fonction de nourricerie des systèmes estuariens-marais salés intertidaux de la façade ouest de la France. *Thèse de Doctorat de l'Université de la Rochelle* : 271p.

Partyka, M. L., Peterson, M.S., 2008. Habitat quality and salt-marsh species assemblages along an anthropogenic estuarine landscape. *Journal of Coastal Research* 24(6): 1570-1581.

Pasquaud, S., Elie, P., Jeantet, C., Billy, I., Martinez, P., Girardin, M., 2008. A preliminary investigation of the fish food web in the Gironde estuary, France, using dietary and stable isotope analyses. *Estuarine, coastal and Shelf Science*, 78 : 276-279.

Pasquaud, S., David, V., Lobry, J., Girardin, M., Sautour, B., Elie, P., 2010. Exploitation of trophic resources by fish under stressful estuarine conditions. *Marine Ecology Progress Series* 400: 207-219.

Paterson, A.W., Whitfield, A.K., 2000. Do shallow-water habitats function as a refugia for juvenile fishes ? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51 : 359 – 364.

Pearce, M.W., Schumann, E.H., 2001. The impact of irrigation return flow on aspects of water quality of the Upper Gamtoos estuary, South Africa. *Water Science Association* 27: 367-372.

Pedroli, B., de Blust, G., van Looy, C., van Rooij, S., 2002. Setting targets in strategies for river restoration. *Landscape Ecology* 17 (Sup. 1): 5-18

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

Peterson, C.H., Summerson, H.C., Thomson, E., Lenihan, H.S., Grabowski, J., Manning, L., Micheli, F., Johnson, G., 2000. Synthesis of linkages between benthic and fish communities as a key to protecting essential fish habitat. *Bulletin of Marine Science* 66 : 759 – 774.

Peterson, M.S., 2003. A conceptual view of environmental-habitat-production linkages in tidal river estuaries. *Reviews in Fisheries Science*, 11 (4): 291-313

Phil L., 1990. Year class strength regulation in plaice (*Pleuronectes platessa*) on Swedish West Coast. *Hydrobiologia*, 195 : 79-88.

Pihl, L, Van der Veer, H.W., 1992. Importance of exposure and habitat structure for the population density of 0-group plaice, *Pleuronectes platessa* L., in coastal nurseries areas. *Netherlands Journal of Sea Research* 29 : 145-152.

Pihl L., Modin, J., Wennhage, H., 2000. Spatial distribution of newly settled plaice (*Pleuronectes platessa* L.) along the Swedish Skagerrak archipelago. *Journal of Sea Research*, 44 : 65-80.

Pihl, L., Cattrijsse, A., Codling, I., Mathieson, S., Mc Lusky, D.S., Roberts, C., 2002. Habitat use by fishes in estuaries and other brackish waters. In : Elliott, M., Hemingway, K. (Eds). *Fishes in estuaries*. Blackwell Science, Iowa, pp. 10-53.

Pomfret, J.R., Elliott, M., O'Reilly, M.G., Phillips, S., 1991. Spatial and temporal patterns in the fish communities in two UK North Sea estuaries. In : Elliott, M. and J.P. Ducrottoy, Eds., *Estuaries and Coasts : spatial and temporal intercomparisons*, Olsen and Olsen, Fredensborg, Denmark : 277-284.

- Pont, D., Persat, H.**, 1990. Spatial variability of fish community in major central European regulated rivers. *Symposium on Floodplain Rivers, 9-11 April 1990, Baton Rouge, Louisiana, USA*
- Pont, D., Hugueny, B., Beier, U., Goffaux, D., Melcher, A., Noble, R., Rogers, C., Roset, N., Schmutz, S.**, 2006. Assessing river biotic condition at a continental scale: a European approach using functional metrics and fish assemblages. *Journal of Applied Ecology* 43: 70-80.
- Potter, I. C., Claridge, P.N., Warwick, R.M.** 1986. Consistency of seasonal changes in an estuarine fish assemblage. *Marine Ecology Progress Series* 32: 217-228.
- Potter, I. C., Hyndes, G.A.**, 1999. Characteristics of the ichthyofaunas of southwestern Australian estuaries, including comparisons with holarctic estuaries and estuaries elsewhere in temperate Australia: A review. *Austral Ecology* 24(4): 395-421.
- Poulard, J. J., Blanchard, F.**, 2005. The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science* 62(7): 1436-1443.
- Power, M., Attrill, M.J., Thomas, R.M.**, 2000. Temporal abundance patterns and growth of juvenile herring and sprat from the Thames estuary 1977–1992. *Journal of Fish Biology* 56(6): 1408-1426.
- Power, M., Attrill, M.J.**, 2002. Factors affecting long-term trends in the estuarine abundance of pogge (*Agonus cataphractus*). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 54 : 941-949.
- Power, M., Attrill, M.J.**, 2007. Temperature dependant variation in the size and growth of Thames estuary smelt *Osmerus eperlanus*. *Marine Ecology Progress Series* 330: 213-222.
- Poxton, M.G., Allouse, S.B.**, 1982. Water quality criteria for marine fishes. *Aquacultural Engineering*, 1 : 153 – 191.
- Pronier, O., Rochard, E.**, 1998. Working of a smelt (*Osmerus eperlanus*, Osmeriformes Osmeridae) population located at the south limit of the species distribution area, influence of the temperature. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 350/351: 479-497.

R

- Ray, G.C.**, 2005. Connectivities of estuarine fishes to the coastal realm. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64 : 18-32.
- Richards K., Brasington, J., Hughes, F.**, 2002. Geomorphologic dynamics of floodplains : ecological implications and potential modelling strategy. *Freshwater Biology*, 47 (4) : 559-579.
- Riou P.**, 1999. Etude des nourriceries côtières et estuariennes de sole (*Solea solea*) et de plie (*Pleuronectes platessa*) en Manche Est. Importance écologique de l'estuaire de Seine. *Thèse de Doctorat de l'Université de Caen, Caen*, : 119p.
- Riou, P., Le Pape, O., Rogers, S.I.**, 2001. Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adult population in the Eastern Channel : application of a combined method using generalised linear models and a geographic information system. *Aquatic Living Resources* 14: 125-135
- Rochard, E., Boet, P., Castelnaud, G., Gauthier, F., Bigot, J.F., Baillon, B.**, 1997. Premier inventaire ichtyologique de la partie basse de la Seine, *Programme scientifique Seine Aval - année 1996 / Rapport final Edif. Biol.*: 8-31.
- Rochette, S., Rivot, E., Morin, J., Mackinson, S., Riou, P., Le Pape, O.**, 2010. Effect of nursery habitat degradation on flatfish population : Application to *Solea solea* in the Eastern Channel (Western Europe). *Journal of Sea Research*, 64 : 34 – 44.
- Roset, N., Grenouillet, G., Goffaux, D., Pont, D., Kestemont, P.**, 2007. A review of existing fish assemblage indicators and methodologies. *Fisheries Management and Ecology* 14: 393-405.
- Roux, A.L., Copp, G.H.**, 1993. Peuplements de poissons. In : Amoros C. & Petts, G.E., *Hydrosystèmes fluviaux Collection d'Ecologie*, Masson, Paris : 151 – 166.

Roy, P.S., Williams, R.J., Jones, A.R., Yassini, I., Gibbs, P.J., Coates, B., West, R.J., Scanes, P.R., Hudson, J.P., Nichol, S., 2001. Structure and function of south-east Australian estuaries. *Estuarine Coastal & Shelf Science* 53: 351-384.

Ryer, C.H., Laurel, B.J., Stoner, A.W., 2010. Testing the shallow water refuge hypothesis in flatfish nurseries. *Marine Ecology Progress Series*, 415 : 275 – 282.

S

Salen-Picard, C., Darnaude, A.M., Arlhac, C., Harmelin-Vivien, M.L., 2002. Fluctuations of macrobenthic populations : a link between climate-driven river runoff and sole fisheries yields in the Gulf of Lions. *Oecologia* 133: 380-388.

Schiemer, F., Spindler, T., 1989. Endangered fish species of the Danube River in Austria. *Regulated rivers*, 4 : 397 – 407.

Schlösser I.J., 1995. Critical landscape attributes that influence fish population dynamics in headwater streams. *Hydrobiologia*, 303 (1-3) : 71-81.

Schmitt, R.A., 1999. Essential fish habitat : opportunities and challenges for the next millennium. In : Benaka L.R. (Editor). *Fish habitat : essential fish habitat and rehabilitation. American Fisheries Society, Symposium 22 - Bethesda, Maryland* : 3-10.

Schuchardt, B., Haesloop, U., Schirmer, M., 1993. The tidal freshwater reach of the Weser estuary : riverine or estuarine ? *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 27 (2-4) : 215-226.

Selleslagh, J., Amara, R. 2008. Environmental factors structuring fish composition and assemblages in a small macrotidal estuary (eastern English Channel). *Estuarine Coastal & Shelf Science* 79(3): 507-517.

Selleslagh, J., Amara, R., Laffargue, P., Lesourd, S., Lepage, M., Girardin, M., 2009. Fish composition and assemblage structure in three Eastern English Channel macrotidal estuaries: A comparison with other French estuaries. *Estuarine Coastal & Shelf Science* 81(2): 149-159.

Sepulveda A., Thiel, R., Nellen, W., 1993. Distribution patterns and production of early life stages of European smelt *Osmerus eperlanus* from the river Elbe. *ICES statutory meeting, 1993*.

Sepulveda, A., 1994. Daily growth increments in the otoliths of European smelt *Osmerus eperlanus* larvae. *Marine Ecology Progress Series* 108 : 33-42.

Sheaves, M., Johnston, R., 2009. Ecological drivers of spatial variability among fish fauna of 21 tropical Australian estuaries. *Marine Ecology-Progress Series* 385: 245-260.

Shenker J.M., Dean, J.M., 1979. The utilization of an intertidal salt marsh creek by larval and juvenile fishes : abundance, diversity and temporal variation. *Estuaries*, 2 : 154-163.

Shervette, V. R., Ibarra, N., Gelwick, F., 2007. Influence of salinity on growth and survival of juvenile pinfish *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). *Environmental Biology of Fishes* 78: 125-134.

Shiemi F, Spindler, T., Wintersberger, H., Schneider, A., Chovanec, A., 1991. Fish fry associations : important indicators for ecological status of large rivers. *Ver. Internat. Verein. Limnol.*, 24 : 2497-2500.

Shoji, J., Ohta, T., Tanaka, M., 2006. Effects of river flow on larval growth and survival of Japanese seaperch *Lateolabrax japonicus* (Pisces) in the Chikugo River estuary, upper Ariake Bay. *Journal of fish biology* 69: 1662-1674.

Silberschneider, V., Pease, B.C., Booth, D.J., 2004. Estuarine habitat preferences of *Anguilla australis* and *A. reinhardtii* glass eels inferred from laboratory experiments. *Environmental Biology of Fishes* 71: 395-402.

Sklar, H.F., Browder, J., 1998. Coastal environmental impacts brought about by alterations to freshwater flow in the Gulf of Mexico. *Environmental Management* 22: 547-562.

- Smits, A.J.M., Nienhuis, P.H., Saeijs, H.L.F.**, 2006. Changing estuaries, changing views. *Hydrobiologia*, 565 : 339-355.
- Stoner, A.W.**, 2003. What constitutes essential nursery habitat for a marine species ? A case study of habitat form and function for queen conch. *Marine Ecology Progress Series*, 257 : 275-289.
- Strydom, N.A., Whitfield, A.K., Paterson, A.W.**, 2002. Influence of altered freshwater flow regimes on abundance of larval and juvenile *Gilchristella aestuaria* (Pisces : Clupeidae) in the upper reaches of two South African estuaries. *Marine and Freshwater Research* 53: 431-438.
- Struyf, E., Van Damme, S., Meire, P.**, 2004. Possible effects of climate change on estuarine nutrient fluxes: a case study in the highly nutrified Schelde estuary (Belgium, The Netherlands). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 60: 649-661.
- Stunz G.W., Minello, T.J., Levin, P.S.**, 2002. Growth of newly settled red drum *Sciaenops ocellatus* in different habitat types. *Marine Ecology Progress Series* 238 : 227 – 236.
- Summers, R.W.**, 1979, Life cycle and population ecology of the flounder *Platichthys flesus* (L) in the Ythan estuary, Scotland. *J. Nat. Hist.* 13 : 703-723.

T

- Tabouret, H., Bareille, G., Claverie, F., Pécheran, C., Prouzet, P., Donard, O.F.X.**, 2010. Simultaneous use of strontium :calcium and barium :calcium ratios in otoliths as markers of habitat : Application to the European eel (*Anquilla anquilla*) in the Adour basin, South West France. *Marine Environmental Research*, 70 : 35-45.
- Tales, E., Boët, P., Thomas, R.B.D.**, 1996. Young-of-the-year fish assemblage in several backwaters of the Seine river floodplain. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 343 : 189-202.
- Tanaka, M.**, 1985. Factors affecting the inshore migration of pelagic larval and demersal juvenile red sea bream *Pagrus minor* to a nursery ground. *Transactions of the American Fisheries Society* 114: 471-477.
- Taverny C.**, 1991. Contribution à la connaissance de la dynamique des populations d'aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax*) dans le système fluvio-estuarien de la Gironde : pêche biologie et écologie. Etude particulière de la dévalaison et de l'impact des activités humaines. *Thèse de doctorat, université de Bordeaux I, Bordeaux* : 568p.
- Thiel, R., Sepulveda, A., Kafemann, R., Nellen, W.**, 1995. Environmental factors as forces structuring the fish community of the Elbe estuary. *Journal of Fish Biology*, 46 : 47 – 69.
- Thiel, R., Potter, I.C.**, 2001. The ichthyofaunal composition in the Elbe estuary : an analyse in space and time. *Marine Biology* 138(3): 603-616.
- Thiel, R., Cabral, H., Costa, M.J.**, 2003. Composition, temporal changes and ecological guild classification of the ichthyofaunas of large European estuaries – a comparison between the Tagus (Portugal) and the Elbe (Germany). *Journal of Applied Ichthyology* 19(5): 330-342.
- Touvenin, B., Billen, G., Even, S., Fisher, J.C., Gonzales, J.L., Le Hir, P., Loiseau, V., Mouchel, J.M., Olivier, C., Silva Jacint, R., Ouddane, B.**, 1999. Les modèles : outils de connaissance et de gestion. In : *Programme Scientifique Seine Aval, fascicule 16, Ifremer, Plouzané, France* : 31pp.
- Tsukamoto K., Nakai, I., Tesh, W.V.**, 1998. Do all freshwater eels migrate ? *Nature* 396 : 635.
- Tsukamoto, K., Arai, T.**, 2001. Facultative catadromy of the eel *Anquilla japonica* between freshwater and seawater habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 220 : 265-276.
- Tsukamoto, K., Aoyama, J., Miller, M.J.**, 2002. Migration, speciation, and evolution of diadromy in anguillid eels. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59 : 1989-1998.

V

- Van den Bergh, E. Van Damme, S., Graveland, J., de Jong, D., Baten, I., Meire, P.,** 2005. Ecological rehabilitation of the Schelde estuary (The Netherlands-Belgium; Northwest Europe) : Linking ecology, safety against flood and accessibility for Port development. *Restoration Ecology*, 13 (1) : 204-214.
- Van der Land, M.A.,** 1991. Distributions of flatfish eggs in the 1989 egg surveys in the southeastern North Sea, and mortality of plaice and sole eggs. *Netherlands Journal of Sea Research*, 27 : 277-286.
- Van der Veer H.W., Berghahn, R., Miller, J.M., Rijnsdorp, A.D.,** 2000. Recruitment in flatfish, with special emphasis on North Atlantic species : progress made by the Flatfish Symposia. *ICES Journal of Marine Sciences*, 57 : 202-215.
- Vigarié, A.,** 1963. Etude critique de la documentation sur l'évolution morphologique de l'estuaire de la Seine. *Thèse complémentaire, Paris* : 239p.
- Vinagre, C., França, S., Costa, M.J., Cabral, H.N.,** 2005. Niche overlap between juvenile flatfishes, *Platichthys flesus* and *Solea solea*, in a southern European estuary and adjacent coastal waters. *Journal of Applied Ichthyology* 21: 114-120.
- Vinagre, C., Fonseca, V., Cabral, H., Costa, M.J.,** 2006. Habitat suitability index models for the juvenile soles, *Solea solea* and *Solea senegalensis*, in the Tagus estuary: Defining variables for species management. *Fisheries Research* 82(1-3): 140-149.
- Vinagre, C., Costa, M.J., Cabral, H.,** 2007. Impact of climate and hydrodynamics on sole larval immigration towards the Tagus estuary, Portugal. *Estuarine Coastal & Shelf Science* 75(4): 516-524.
- Vinagre, C., Ferreira, T., Matos, L., Costa, M.J., Cabral, H.N.,** 2009. Latitudinal gradients in growth and spawning of sea bass, *Dicentrarchus labrax*, and their relationship with temperature and photoperiod. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81 : 375-380.
- Vincent, T., Brancotte, V.,** 2000. Le bivalve invasif asiatique *Corbicula fluminea* (Heterodonta, Sphaeriaceae, Corbiculidae) dans le bassin hydrographique de la Seine (France) : première prospection systématique et hypothèse sur la colonisation. *Hydroécologie Appliquée*, 12 : 147-158.
- Vorwerk, P.D., Whitfield, A.K., Cowley, P.D., Paterson, A.W.,** 2003. The influence of selected environmental variables on fish assemblages structure in a range of southeast African estuaries. *Environmental Biology of Fishes* 66: 237-247.

W-Z

- Wannamaker, C. M., Rice, J.A.,** 2000. Effects of hypoxia on movements and behavior of selected estuarine organisms from the southeastern United States. *Journal of experimental marine biology and ecology* 249(2): 145-163.
- Ward J.V.,** 1998. Riverine landscape : biodiversity patterns, disturbance regimes and aquatic conservation. *Biological Conservation*, 83 (3) : 269-278.
- Wasserman, R.J., Strydom, N.A.,** 2011. The importance of estuary head waters as nursery areas for young estuary-and marine-spawned fishes in temperate South Africa. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 94 : 56-57.
- Welcomme R.L., Winemiller K.O., Cowx I.G.,** 2006. Fish environmental guilds as a tool for assessment of ecological condition in rivers. *River Research and Applications*, 22 : 377-396.
- Wharfe, J.R., Wilson, S.R., Dines, R.A.,** 1984. Observations on the fish populations of an east coast Estuary. *Marine Pollution Bulletin* 15 (4): 133-136.
- Wheeler, A.,** 1978. Key to fishes of Northern Europe. *Frederick Warne, London* : 380 pp.

- Whitehead, P.J.P., Bauchot, M.L., Hureau, J.C., Nielsen, J., Tortonese, E.,** 1986. Fishes of the North-eastern Atlantic and Mediterranean. *UNESCO, Paris* : 1473 pp.
- Whitfield, A.K.,** 1994a. A comparison of the ichthyofaunas on two permanently open eastern Cape estuaries. *South African Journal of Zoology* 29(2): 175-185.
- Whitfield, A.K.,** 1994b. Abundance of larval and 0+ juvenile marine fishes in the lower reaches of three southern African estuaries with differing freshwater inputs. *Marine Ecology Progress Series* 105: 257-267.
- Whitfield, A. K.,** 1999. Ichthyofaunal assemblages in estuaries : A South African case study. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 9: 151-186.
- Whitfield, A.K., Elliott, M.,** 2002. Fishes as indicators of environmental and ecological changes within estuaries : a review of progress and some suggestions for the future. *Journal of Fish Biology* 61: 229-250.
- Whitfield, A.K.,** 2005. Fishes and freshwater in southern African estuaries – A review. *Aquatic Living Ressources* 18 (3): 275-289.
- Wolter, C., Arlinghaus, R.,** 2003. Navigation impacts on freshwater fish assemblages: the ecological relevance of swimming performance. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 13: 63-89.
- Wolter, C., Arlinghaus, R., Sukhodolov, A., Engelhardt, C.,** 2001. A model of navigation-induced currents in inland waterways and implications for juvenile fish displacement. *Environmental Management* 34(5): 656-668.
- Yagi, Y., Kinoshita I., Fujita, S., Aoyama, D., Kawamura, Y.,** 2011. Importance of the upper estuary as a nursery ground for fishes in Ariake Bay, Japan. *Environmental Biology of Fish*, 91 : 337-352.
- Young, G.C., Potter, I.C.,** 2003. Influence of an artificial entrance channel on the ichthyofauna of a large estuary. *Marine Biology*, 142 : 1181 – 1194.
- Zouhiri, S., Vallet, C., Mouny, P., Dauvin, J.C.,** 1998. Spatial distribution and biological rythms of suprabenthic mysids of the English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 78: 1181-1202.

Crédit photo couverture : GIP Seine-Aval, S. Moussard
Pour tout renseignement, veuillez contacter la coordination scientifique : cdegremont@seine-aval.fr

Le GIP Seine-Aval ne saurait être tenu responsable d'évènements pouvant résulter de l'utilisation et de l'interprétation des informations mises à disposition.

Le GIP Seine-Aval est financé par :

