

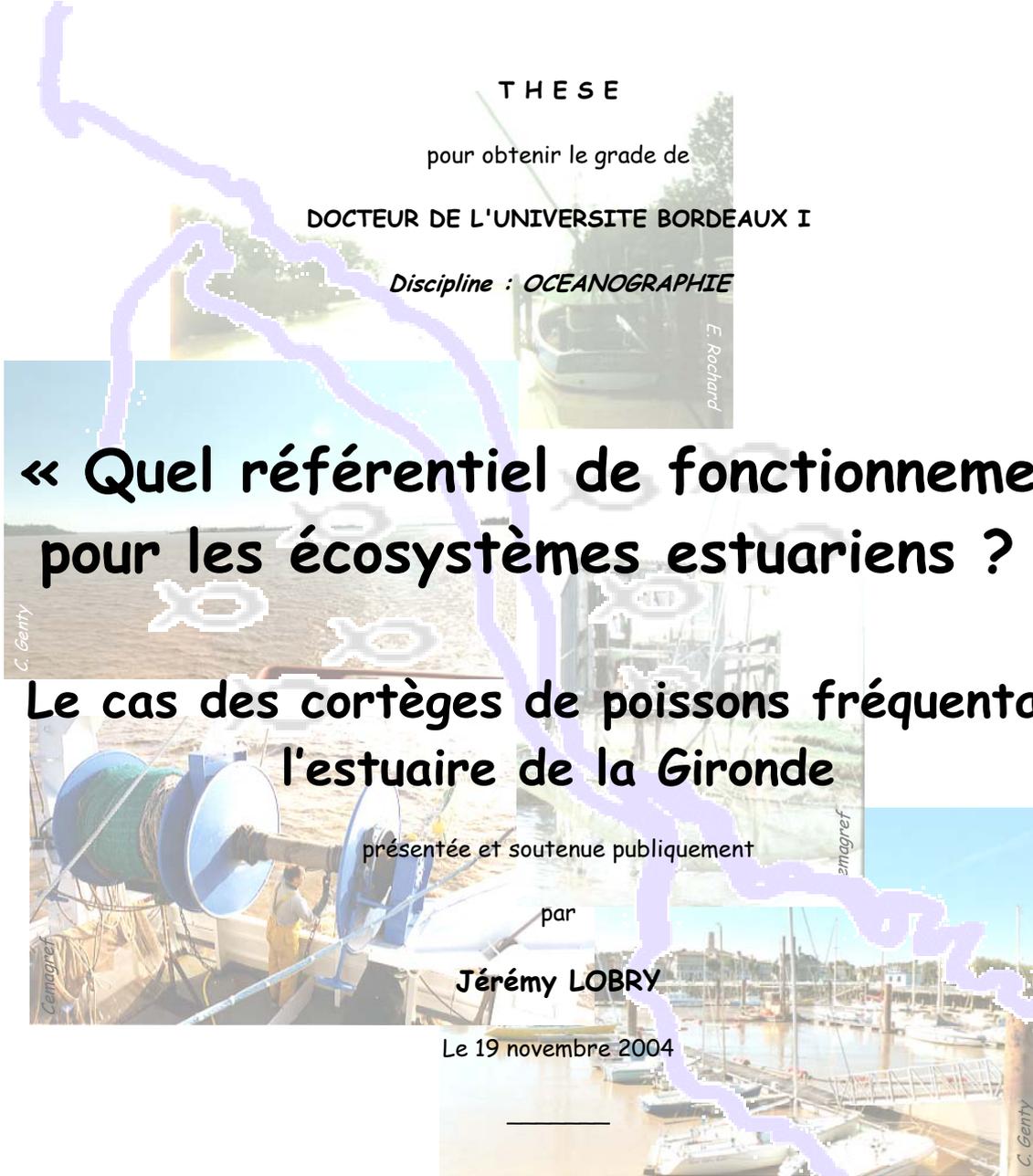
UNIVERSITE BORDEAUX I
ECOLE DOCTORALE SCIENCES DU VIVANT-GEOSCIENCES-SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

T H E S E

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE BORDEAUX I

Discipline : OCEANOGRAPHIE



« Quel référentiel de fonctionnement
pour les écosystèmes estuariens ? »

Le cas des cortèges de poissons fréquentant
l'estuaire de la Gironde

présentée et soutenue publiquement

par

Jérémy LOBRY

Le 19 novembre 2004

Devant le jury composé de :

- M. Pierre CHARDY (Professeur, Bordeaux I), président
- Mme Maria-José COSTA (Professeur, Université de Lisbonne), rapporteur
- M. Bernard HUGUENY (Chargé de Recherches, IRD), rapporteur
- M. Didier GASCUEL (Professeur, ENSAR), examinateur
- M. Eric ROCHARD (Directeur de Recherches, Cemagref), directeur de thèse
- M. Pierre ELIE (Directeur de Recherches, Cemagref), directeur de thèse

Ce sont rarement les réponses qui apportent la vérité, mais l'enchaînement des questions
(Daniel Pennac – *La fée carabine*)

REMERCIEMENTS

Belle habitude, quoique assez étrange finalement, que de commencer une thèse par les remerciements. J'ai longtemps attendu ce moment. D'abord parce qu'il est synonyme de la l'aboutissement du travail. Ensuite parce qu'il me permet enfin de remercier toutes les personnes qui, par leur présence, leurs conseils, leur patience, leur écoute, leur amitié ou leur amour, m'ont permis de tenir jusque là et de présenter, enfin, mon travail devant un jury.

Commençons par lui, justement. Jusqu'ici, je n'avais pas eu la chance de rencontrer M. Bernard Hugueny et Mme Maria-José Costa. Qu'ils soient remerciés pour l'honneur qu'ils m'ont fait en jugeant mon travail et en « rapportant » mon mémoire. Je remercie tout particulièrement Mme Costa qui a accepté de le faire dans une langue qui n'est pas la sienne. Pour cela : *MUITO OBRIGADO!*

Merci aussi à M. Pierre Chardy que j'ai déjà eu la chance de croiser à quelques reprises lorsqu'il a répondu avec gentillesse à mes invitations. Ses conseils, ses analyses et ses critiques furent à chaque fois constructifs et précieux. Enfin, dernier membre de cette commission, et non des moindres, je souhaite exprimer toute ma reconnaissance à M. Didier Gascuel. C'est à cause de lui que tout a commencé. Didier a été le premier à me donner ma chance. Il fut mon professeur puis mon responsable de stage. Son dynamisme et son sens didactique m'ont donné envie de suivre cette voie. J'espère pouvoir encore travailler avec lui le plus souvent possible et je le remercie chaleureusement d'avoir accepté de faire partie de ce jury.

En paraphrasant Gisèle Parfait (Spot, Mai 2004), je dirais que faire une thèse est une véritable « aventure humaine, un parcours du combattant semé de rencontres ». Parmi ces rencontres, celles de Pierre Elie et Eric Rochard furent évidemment déterminantes. Je souhaite leur exprimer ma plus profonde gratitude pour m'avoir accordé leur confiance jusqu'au bout. J'espère en avoir été digne. Merci à toi Pierre pour ton appui indéfectible même lorsque nous n'étions pas forcément d'accord et pour m'avoir fait partager ton expérience des milieux estuariens et de la recherche en général. Merci de m'avoir donné la possibilité de venir faire cette thèse au Cemagref. Thèse qui n'aurait probablement pas été la même sans le soutien constant d'Eric Rochard. Ses qualités scientifiques et humaines, sa disponibilité, son ouverture d'esprit, son sens de l'encouragement et cette faculté irremplaçable à me suggérer tout un tas d'idées en me laissant croire qu'elles venaient de moi m'ont conduit jusqu'ici. Le grand plaisir que j'ai eu à travailler avec lui allié à une volonté constante d'essayer de ne pas le décevoir ont été un moteur précieux tout au long de ma thèse.

J'ai eu la chance de travailler durant ces quelques années de thèse au sein de l'unité Ressources Aquatiques Continentales du Cemagref. Merci à Paul Gonthier de m'y avoir accueilli et de m'avoir initié aux conventions avec le ministère, aux réponses aux appels d'offre et à la tenue de délais serrés (« au fait, Jérémy, on a un rapport à rendre pour hier... ! »).

4 ans, 4 ans d'attente d'une date propice à la soutenance comprise : une thèse, c'est long ! Ça paraît tout de suite moins long lorsque l'on est bien entouré. Merci à Mario Lepage qui s'rait un peu du genre à avoir la bonne humeur communicative pour m'avoir toujours associé au fonctionnement de l'équipe, pour m'avoir toujours soutenu et avoir généreusement partagé ses connaissances sur l'écologie des espèces et son expérience de terrain, pour ses anecdotes, pour m'avoir initié au Pitchak et au badminton ; à Patrick Lambert, mon bizuth (ce fut un honneur), pour ses bons mots, ses « judicieux » conseils, ses « pertinentes » questions y compris trois jours avant la soutenance et aussi pour toutes ces discussions scientifico-philosophiques (désolé de t'avoir empêché de

dormir certaines fois). Et, en passant par Michel, Philippe, Christian ou Gérard, merci de manière générale aux « adultes » du Cemagref de Bordeaux et l'unité Rac de m'avoir adopté.

Mais, mes années Cemagref n'auraient sans doute pas été les mêmes sans les « djeun's ». En particulier, François, Sonia et Stéphanie, que j'ai rencontrés autour de la machine à café. Ils sont vite devenus de ces compagnons de rires et d'infortunes dont la seule présence à vos côtés vous motive à vous lever tous les matins pour venir travailler, ne serait-ce que pour participer à la pause de 16h. Merci à vous petits Kékos que vous êtes et un peu plus spécialement à toi Stéphanie pour m'avoir supporté indéfectiblement avec sourire et bonne humeur même dans les derniers mois. Merci aussi à toi, Isabelle, d'avoir largement aidé Stéphanie dans cette tâche. Merci pour ta gentillesse, ta présence, tes encouragements et tes messages. Un cerveau pour trois, ça ne rend pas toujours d'accord mais ça rapproche quand même drôlement. Je n'oublie pas non plus tous les membres de la RAC Academy : Aude « minipouss » Lochet (prononcez Lotchette, tu m'apprendras le crawl et le rock un jour ?), Laurent « mickael » Bolton (désolé, tu ne peux plus me poser les questions qui fachent du style « t'en es où ? tu soutiens quand ? »), Hélène pour sa bonne humeur, Bénédicte parcequ'elle est de ch'Nord, ça veut tout dire... Et j'ai une pensée aussi pour les assimilés (Jeanne, tu es peut être un peu trop modeste ; Jeoffrey, merci pour tes encouragements ; Olive peaufine tes jeux de mots et Ludo, promis, je vais essayer d'y penser mais rappelle-moi à l'ordre si jamais j'oublie de décrocher) et ceux qui s'étaient déjà échappés avant la fin de cette thèse (Christine, Christine, Javier, Virginie, Camille...). Tous ont contribué plus ou moins directement à faire de cette thèse et de moi ce que nous sommes devenus. Merci aussi aux Arcachonnais : Benoit Sautour pour ses conseils et ses encouragements (même si, finalement, on l'a jamais pris cet apéro au LOB !) et surtout Valérie pour son aide précieuse.

Et enfin, dans la catégorie « travail », je n'oublie pas Jojo la crevette, Bubulle le gobie, Oscar le bar et tous les autres poissons morts pour la science.

Et, puisqu'il n'y a pas que le travail dans la vie, je profite de cette occasion pour exprimer à mes parents (mon papa c'était le monsieur qui filmait pendant la soutenance) et à ma famille (en particulier ceux qui ont souffert avec moi pendant les questions du jury) tous mes plus chaleureux et tendres remerciements pour tout depuis le début.

Je voudrais aussi, et surtout, exprimer toute ma gratitude et mes plus sincères et affectueux remerciements à toi p'tite Céline (tu croyais que je t'avais oubliée, hein ?) pour tous ces mois à tes côtés, pour tes encouragements et parce que tu as toujours cru en moi plus que moi-même.

Merci enfin (et cette fois c'est la fin) à toutes les vedettes que j'ai croisées : Michael « Billy » Elliott, Yves « Hugues » Auffey, Jacques « Christian » Clavier, Guy « Pierre » Bachelet, Henri « le Che » Etcheber, Bernard Giraudeau ainsi qu'aux éventuels lecteurs qui s'attarderont à parcourir ces pages...

Voilà, ça y est !! Elle est donc terminée !! Comme quoi, « tout est possible » (Thuram, 1998) ! Voilà ma pierre à l'édifice. Au moins, « elle a le mérite d'exister » (Rochard, 2001). Il faut dire qu'il y avait « un bon coup à jouer » (Lambert, 2001).

NB : désolé Cat'rine, je n'ai pas réussi à caser « bovin » dans ma thèse, même dans les remerciements... J'espère que je reste quand même ton meilleur copain de l'ENSAR-du foot du lundi soir-de deuxième année... ?

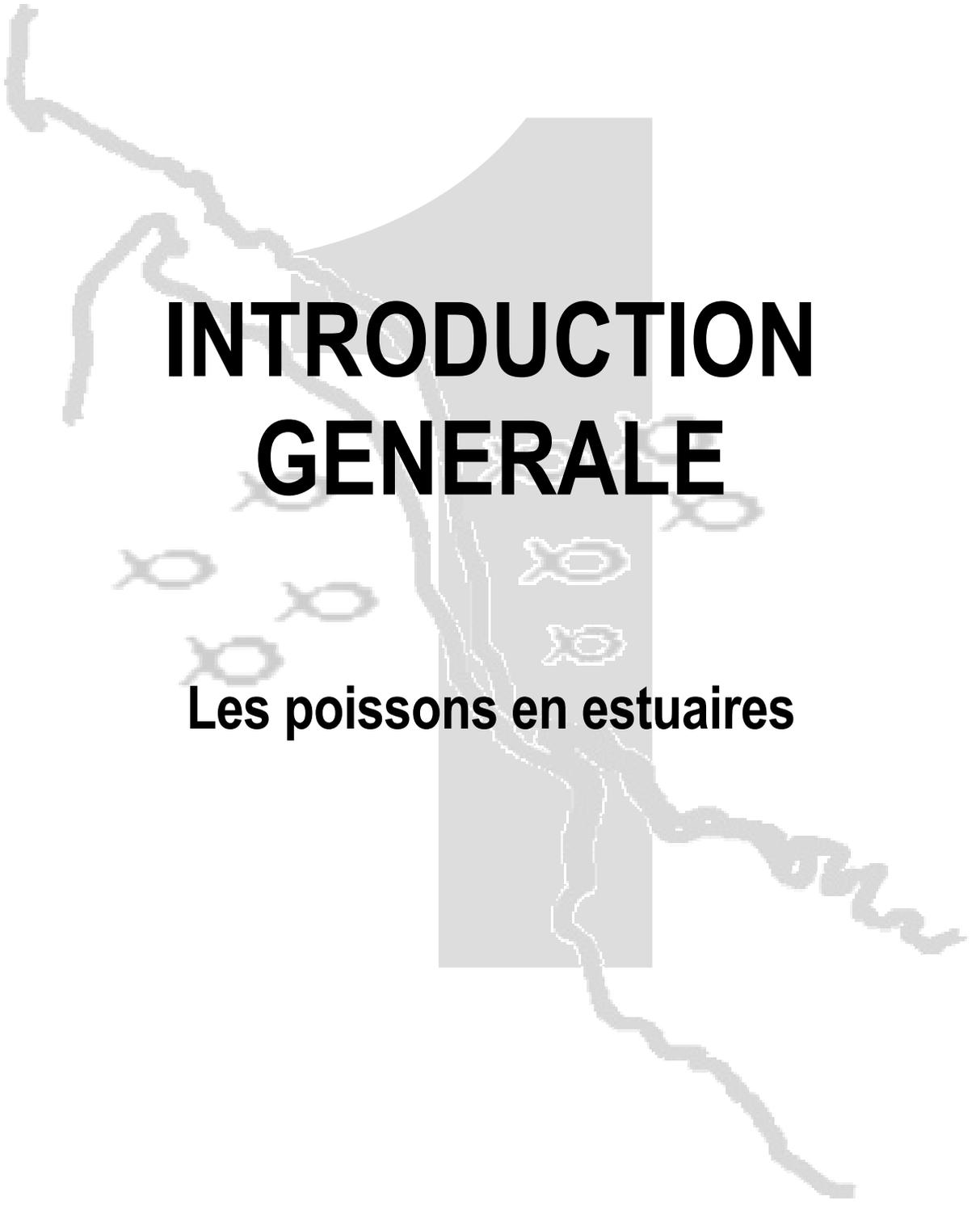
AVANT PROPOS

Cette thèse a pu être réalisée grâce au soutien financier du Conseil Régional d'Aquitaine et de l'Agence de l'Eau Adour Garonne via le programme P1 du GIS ECOBAG et grâce à la participation de plusieurs personnes qui ont participé de près ou de loin à l'échantillonnage (Jean-François Bigot, Bernard Ballion, Christine Gazeau, Mario Lepage, Philippe Jatteau, Gérard Castelnaud...)

SOMMAIRE

CHAPITRE 1 -INTRODUCTION GENERALE : LES POISSONS EN ESTUAIRE	3
1.1 CONTEXTE GENERAL	3
1.2 LE CONTEXTE GIRONDIN	7
1.3 PROBLEMATIQUES ASSOCIEES	7
1.4 DEMARCHE ADOPTEE	9
CHAPITRE 2 - L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE	13
2.1 INTRODUCTION	14
2.2 L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE : PRESENTATION DU MILIEU	14
2.3 LES DONNEES DISPONIBLES SUR L'ICHTYOFAUNE	31
CHAPITRE 3 - LES ASSEMBLAGES ICHTYOLOGIQUES DE L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE : COMPOSITION ET TYPOLOGIE	41
3.1 INTRODUCTION	42
3.2 COMPOSITION ET TYPOLOGIE DU PEUPEMENT ICHTYOLOGIQUE	42
3.3 COMPARAISON AVEC D'AUTRES ESTUAIRES EUROPEENS	51
3.4 DISCUSSION	57
3.5 CONCLUSION	60
CHAPITRE 4 - STRUCTURE ET DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLES DES CORTEGES ICHTYOLOGIQUES	65
4.1 INTRODUCTION	66
4.2 DYNAMIQUE DE REFERENCE	70
4.3 LES CONTRAINTES DU MILIEU : ELEMENTS DE STRUCTURATION DU PEUPEMENT	87
4.4 DISCUSSION	97
4.5 CONCLUSION : HYPOTHESES DE FONCTIONNEMENT	105
CHAPITRE 5 - DES DEBRIS, DES POISSONS ET DES HOMMES... : LA STRUCTURE TROPHIQUE DE L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE	109
5.1 INTRODUCTION	110
5.2 LE MODELE ECOPATH	112
5.3 LES SORTIES DU MODELE	116
5.4 LA DEMARCHE ADOPTEE POUR LA PARAMETRISATION DU MODELE	123
5.5 RESULTATS ET INTERPRETATION	141
5.6 DISCUSSION	156
5.7 CONCLUSION : DIAGNOSTICS ET PERSPECTIVES	167
REMERCIEMENTS	174
CHAPITRE 6 - SYNTHESE ET CONCLUSION	177
6.1 L'ART DELICAT DE LA CONCLUSION	177
6.2 RETOUR SUR LES PRINCIPAUX RESULTATS	178
6.3 AVIS ET RECOMMANDATIONS EN MATIERE DE SUIVI ET DE GESTION	183
6.4 PROSPECTIVES ET PERSPECTIVES	188

« The great tragedy of Science – the slaying of a beautiful hypothesis by an ugly fact »
Biogenesis and abiogenesis by Thomas Henry Huxley



INTRODUCTION GENERALE

Les poissons en estuaires

CHAPITRE 1 - INTRODUCTION GENERALE : LES POISSONS EN ESTUAIRE

1.1 Contexte général

Les estuaires au sens large, les estuaires tempérés et notamment les estuaires d'Europe de l'ouest sont des systèmes complexes et fluctuants dont l'importance écologique commence à être considérée depuis quelques décennies (Martin, 1977 ; Auger & Verrel, 1997 ; Bachelet *et al.*, 1997). Ils jouent un rôle essentiel dans le fonctionnement des systèmes aquatiques marins, dans le déroulement du cycle biologique de nombreuses espèces mais aussi dans le fonctionnement de la biosphère en général en participant largement à la production et au relargage de CO₂ dans l'atmosphère (Frankignoulle *et al.*, 1998). Ces écotones sont des milieux riches, divers qui figurent parmi les écosystèmes les plus productifs (Day *et al.*, 1981 ; Costanza *et al.*, 1997).

L'écosystème est essentiellement considéré dans ce travail à travers sa composante ichtyofaunistique choisie comme un élément représentatif de son fonctionnement.

On constate, en particulier, que nombre des espèces piscicoles rencontrées en estuaire ont un intérêt halieutique majeur pour les pêcheries continentales ou littorales (Nikolsky, 1963 ; Castelnaud, 1994 ; Auger & Verrel, 1997 ; Costa *et al.*, 2002) ; c'est par exemple le cas des soles, des bars, de l'anguille, des aloses, des lamproies ou du saumon. L'intérêt écologique majeur des milieux estuariens pour l'ichtyofaune migrante et marine est reconnu : les estuaires sont considérés comme d'importantes zones de nourriceries et d'hivernage (Elliott & Hemingway, 2002) mais aussi comme des voies migratoires incontournables pour les poissons amphihalins (Mc Dowall, 1988). Ils contribuent par voie de conséquence à la biodiversité des milieux aquatiques.

Tout ceci justifie l'étude, pour la gestion du milieu estuarien, de l'impact des activités anthropiques sur l'habitat estuarien des poissons (Elliott & Ducrotoy, 1991 ; Elliott & Hemingway, 2002). En effet, en plus d'être le siège de fortes variations des conditions environnementales (débit, salinité...) à différentes fréquences (jour, saison...), les estuaires subissent des pressions anthropiques considérables. Ils sont fortement connectés avec l'amont et fonctionnent comme de véritables exutoires des bassins versants. Ils sont ainsi le siège de pollutions chroniques ou ponctuelles (Kraepiel *et al.*, 1997 ; Grousset *et al.*, 1999 ; Boudou, 2002 ; Marchand *et al.*, 2002). Voie de pénétration des terres, les estuaires sont le siège d'activités portuaires importantes. La majorité des grands ports (Lisbonne, Anvers, Rotterdam, Rouen, Le Havre, Saint-Nazaire...) se trouvent dans des estuaires. Ceci entraîne généralement un certain nombre d'aménagements lourds : chenalisation et dragage pour permettre l'entrée de navires de plus en plus gros, création des avant ports et aménagement des berges pour faciliter et raccourcir les temps d'accès, dragage des chenaux d'accès aux ports pour éviter l'envasement. Ces aménagements peuvent être accompagnés d'une urbanisation intense et d'activités industrielles diverses : activités énergétiques (nucléaires, thermiques, gaz, pétrole => pompage, rejets et aménagements de berges) ou d'extraction de granulats (=> destruction d'habitats). Parfois, des ouvrages de régulation hydraulique (limitation des crues : Plan Delta aux Pays-Bas, barrage d'Arzal sur la Vilaine ; assèchement de zones humides, stockage d'eau douce : Alcala de Rio sur le Guadalquivir ; usine marémotrice de la Rance) viennent modifier profondément la structure des estuaires au niveau de la qualité de l'eau, de la quantité d'eau et d'une certaine artificialisation des débits.

Ainsi, les estuaires sont des zones d'interface continent-océan où les conflits d'intérêts potentiels entre utilisateurs sont multiples et où les relations pressions anthropiques ↔ systèmes biologiques sont exacerbées, agissant sur la répartition et la dynamique des assemblages biologiques en général et ichtyologiques en particulier. Les conséquences de ces activités demeurent difficiles à apprécier du fait de la complexité de ces milieux et de la rareté voire la quasi-absence de système d'évaluation et de suivi. Se pose alors la question des impacts directs ou indirects des activités humaines sur l'état écologique du milieu en général et sur la résilience de l'écosystème aquatique en particulier dans une optique d'exploitation durable des ressources (Whitfield, 1996 ; Elliott & Hemingway, 2002 ; Whitfield & Elliott, 2002).

1.1.1 La place des estuaires dans le cycle écologique des poissons

Aujourd'hui, il apparaît que « les estuaires ne pourront plus être administrés sans prendre en compte leur fonctionnement de base ainsi que leurs fonctions naturelles » (Auger & Verrel, 1997).

Les fonctions des milieux estuariens vis à vis de l'ichtyofaune sont essentiellement de trois ordres : ils constituent une zone de nurricerie, une zone d'alimentation et une voie migratoire (Martin, 1977 ; Potter *et al.*, 1986 ; Mc Dowall, 1988 ; Elliott *et al.*, 1990 ; Elliott & Ducrotoy, 1991 ; Auger & Verrel, 1997 ; Bachelet *et al.*, 1997 ; Blaber, 2002 ; Elliott & Hemingway, 2002). L'estuaire peut parfois aussi servir d'aire de ponte (Möller, 1987). C'est le cas pour les espèces qui y effectuent l'ensemble de leur cycle écologique (ex. le gobie buhotte *Pomatoschistus minutus*) mais aussi pour certaines espèces marines qui peuvent venir pondre en estuaire bien qu'elles le fassent préférentiellement en zone marine (ex. l'anchois *Engraulis encrasicolus*, le hareng *Clupea harengus*). Pour un certain nombre d'autres espèces d'origine marine, la ponte s'effectue en zone côtière voire à l'embouchure des estuaires et ce sont les larves qui pénètrent dans les estuaires (de façon généralement passive) pour s'y nourrir et croître. C'est le cas notamment pour la sole *Solea solea*, le bar *Dicentrarchus labrax* ou le maigre *Argyrosomus regius*. On distingue la fonction de nurricerie de la fonction de zone d'alimentation en ceci que la fonction de nurricerie se définit en référence aux stades larvaires, juvéniles voire sub-adultes (Pihl *et al.*, 2002). A l'inverse, dans une zone d'alimentation, ce sont les adultes (voire les sub-adultes) qui viennent se nourrir. Evidemment, les zones de nurricerie et d'alimentation peuvent se chevaucher spatialement et temporellement. Cela constitue d'ailleurs un paradoxe assez intéressant. En effet, deux hypothèses sont régulièrement formulées pour justifier la fonction de nurricerie des estuaires : les juvéniles profitent de l'abondance de proies zooplanctoniques, micro et meiobenthiques ou encore phytoplanctoniques ou phytobenthiques mais aussi d'un environnement qui peut leur servir de protection vis à vis des prédateurs (Blaber & Blaber, 1980 ; Elliott *et al.*, 1990 ; Maes *et al.*, 1998 ; Maes, 2000 ; Pihl *et al.*, 2002). La fonction de refuge est liée essentiellement à la turbidité du milieu qui limite la prédation à vue. Dans le même temps, la prédation exercée par des espèces comme le bar, le merlan *Merlangius merlangus* ou le maigre sur cette composante ichtyoplanctonique est sans doute non négligeable quoique difficile à quantifier. Il est aujourd'hui nécessaire de multiplier les comparaisons entre estuaires et habitats estuariens pour vérifier ces deux hypothèses (Elliott & Hemingway, 2002).

La distinction entre zone de nurricerie et zone d'alimentation sous-entend un degré différent de dépendance de l'espèce vis à vis du milieu. Ainsi, notamment, les zones estuariennes de nurricerie de soles (Elie & Marchand, 1983 ; Lagardère, 1999 ; Amara *et al.*, 2000 ; Le Pape *et al.*, 2003a ; Le Pape *et al.*, 2003b) apparaissent comme des habitats essentiels (Langton *et al.*, 1996). A l'inverse, s'alimenter en estuaire à certains moments de l'année pour des poissons adultes pourrait s'apparenter à de l'opportunisme. Une des questions incontournables en écologie estuarienne est donc le degré de dépendance des populations marines vis à vis des estuaires (Day *et al.*, 1981 ; Claridge *et al.*, 1986 ;

Blaber, 2002). Certains auteurs emploient les termes de ‘marine stragglers’ (« traînardes ») lorsque les espèces sont abondantes dans la zone côtière et pénètrent occasionnellement en estuaire (Potter *et al.*, 1986). De même, concevoir l’estuaire comme une voie migratoire entre eaux douces et eaux marines pour les espèces amphihalines semble tenir de la trivialité. Pourtant, depuis peu, à travers la question du déterminisme de migration, se pose la question de l’utilisation du milieu estuarien par ces espèces. Qualifiée parfois de zone de préparation physiologique à la migration (Mc Dowall, 1988), pour l’anguille européenne *Anguilla anguilla* par exemple, pour plusieurs autres espèces (ex. esturgeon européen *Acipenser sturio* L.), l’estuaire est aussi une zone d’alimentation et de croissance (voir récemment Brosse, 2003). Refuge, alimentation, nourricerie, croissance, préparation physiologique, les fonctions des estuaires vis à vis de l’ichtyofaune commencent à être identifiées mais les connaissances restent limitées sur divers points.

S’il fallait hiérarchiser ces différentes fonctions et les interrogations relatives, il ressortirait que la fonction de nourricerie est probablement la fonction estuarienne la plus emblématique à cause de sa dimension halieutique. On peut l’associer avec le rôle de refuge des eaux turbides de l’estuaire. Mais surtout, elle pose la question de la dépendance des populations marines vis à vis des estuaires.

Dans le même temps, paradoxalement, le rôle des poissons dans le fonctionnement des systèmes estuariens est un sujet rarement étudié bien que son importance soit avérée (Costa & Elliott, 1991).

1.1.2 Les poissons et la qualité des estuaires

Les communautés biologiques et particulièrement les communautés piscicoles sont de plus en plus utilisées afin d’évaluer l’état et la qualité des milieux aquatiques (Whitfield, 1996 ; Deegan *et al.*, 1997 ; Elliott & Hemingway, 2002 ; Whitfield & Elliott, 2002). L’ichtyofaune est, en effet, la composante dominante et la plus visible de la faune aquatique estuarienne. En vertu de son niveau trophique généralement élevé, elle peut refléter les altérations d’origine naturelle ou anthropique de l’environnement (Whitfield, 1996). Elle apparaît comme un élément intégrateur de la qualité de son environnement. La faune piscicole présente divers avantages (Whitfield, 1996 ; Whitfield & Elliott, 2002) : entre autres d’être présente dans tous les milieux aquatiques (hormis les plus pollués), d’être relativement facile à identifier et de permettre un échantillonnage non destructeur dans un certain nombre de cas. En outre, les poissons ont, comparativement aux autres groupes taxonomiques, une espérance de vie relativement longue et fournissent donc un « enregistrement » temporel assez long du stress environnemental avec un niveau d’intégration important. Enfin, ce groupe taxonomique est caractérisé par une diversité élevée des caractéristiques morphologiques, biologiques, écologiques, comportementales et fonctionnelles qui leur permettent d’être reliés à différentes composantes de l’écosystème susceptibles d’être affectées par les perturbations anthropiques.

Dans cette logique, la Directive Cadre Européenne sur l’Eau (DCE) adoptée en juin 2000 (EU, 2000) préconise explicitement d’utiliser la composante piscicole, au niveau de la communauté, comme indicateur de la qualité du milieu (Annexe V de la Directive) dans les masses d’eau dites « de transition » qui y sont clairement identifiées. Celles-ci correspondent en France à une assez grande variété de milieux : estuaires de toutes tailles, deltas, lagunes littorales, marais littoraux saumâtres et baies semi-fermées. Cette directive a pour objet de prévenir, à l’échelle communautaire, toute dégradation supplémentaire des écosystèmes aquatiques, d’en évaluer, d’en préserver et d’en améliorer l’état écologique.

1.1.3 L'étude des poissons en estuaire

Dans la plupart des cas, en Europe de l'Ouest, les résultats concernant l'écologie et la dynamique de population des poissons en estuaire sont plus ou moins directement reliés à des études sur l'impact d'un aménagement ou d'une activité sur la faune piscicole. En France, on pourrait évoquer les études d'impacts concernant les aménagements portuaires sur la Loire ou la Seine, les aménagements contre les crues sur la Vilaine... Mais surtout, et c'est l'exemple le plus symptomatique, on peut dire que l'ichtyologie estuarienne doit beaucoup aux centrales nucléaires. C'est le cas en Gironde avec le suivi de l'influence de la centrale du Blayais sur la faune circulante (C.N.E.X.O., 1977 ; CTGREF, 1979 ; Albiges *et al.*, 1985). Dans certains cas, les échantillons proviennent même des puits de la centrale elle-même (Claridge *et al.*, 1986 ; Henderson, 1989 ; Hemingway & Elliott, 2002). En outre, l'étude de la composante ichtyologique des peuplements estuariens, en Europe en particulier, s'est jusqu'à présent essentiellement construite autour d'approches monospécifiques, en général focalisées sur les ressources halieutiques. Dans le cas de la Gironde (Rochard, 2001a), mais aussi de l'Elbe par exemple (Borchardt, 1988 ; Thiel *et al.*, 1995), ces approches étaient centrées sur les populations de poissons migrateurs amphihalins. L'estuaire était alors perçu comme un milieu de transition, un corridor et, seulement plus récemment, comme une zone trophique (Brosse *et al.*, 2000 ; Brosse, 2003).

Aujourd'hui, on constate que commence à émerger la dimension de l'assemblage, c'est à dire que l'approche se veut désormais d'avantage multispécifique. L'échelle est celle du peuplement et non plus uniquement celle de la population. En effet, il semble que l'échelle de la population n'est plus suffisante pour appréhender l'ensemble de la variabilité. Le niveau de la communauté commence à être suggéré comme le plus pertinent pour les études d'impact (Elliott *et al.*, 1988 ; Cabral *et al.*, 2001). Cette évolution, générale à l'ensemble de l'écologie, traduit une volonté de prise en compte des fonctionnalités des différents compartiments biologiques afin de mieux appréhender le fonctionnement global de l'écosystème. Ceci passe par une prise en compte plus explicite des relations entre les différentes composantes de l'écosystème : relations entre biotope et biocénose mais aussi, et surtout, relations entre les différentes composantes de la biocénose. En effet, même si ce n'est qu'assez récemment que des préoccupations de nature plus écosystémiques se sont fait jour en écologie estuarienne conduisant à considérer la biocénose dans son ensemble et notamment l'ensemble des cortèges ichtyologiques, dès 1953, Odum définit les estuaires comme de véritables écosystèmes à part entière. (Odum, 1953)

Dans leur ouvrage, Elliott et Hemingway (2002) recensent les différents types d'études ichtyologiques menées sur les estuaires européens. On peut les regrouper en 6 catégories :

- Etude de la taxonomie et des caractéristiques des assemblages
- Etude des ressemblances et différences entre zones et habitats en regard de différentes caractéristiques biologiques observées
- Définitions de guildes écotrophiques
- Développement de modèles conceptuels et numériques de fonctionnement des communautés piscicoles
- Etude de l'influence des facteurs environnementaux sur la structuration biologique et des traits biologiques susceptibles de la modifier
- Réflexions sur la gestion estuarienne en relation avec l'ichtyofaune

La tendance semble donc être vers la prise en compte des relations structure/fonctions à l'échelle des peuplements ichtyofaunistiques. En particulier, ce niveau d'intégration permet d'approcher les notions de fonctionnalité des espèces telles que la compétition ou la prédation ainsi que la redondance des

fonctions ou des espèces. Cette évolution paraît incontournable dans le contexte actuel, contexte dans lequel la qualité des milieux est liée au bon fonctionnement des écosystèmes associés.

1.2 Le contexte girondin

Dans ce contexte, parmi les grands estuaires d'Europe de l'Ouest, l'estuaire de la Gironde tient une place particulière. Il est l'estuaire français le plus étudié (Romana, 1998). Il apparaît comme une référence internationale et comme un cas d'étude pertinent tant pour les géologues et les sédimentologues que pour les ichtyologistes : il est géographiquement le plus grand estuaire d'Europe de l'Ouest (Salomon, 2002) et il est le dernier notamment à abriter encore une population d'esturgeon européen *Acipenser sturio* L. (Rochard *et al.*, 2001 ; Brosse, 2003). Il est cependant soumis à de nombreuses pressions anthropiques (chenalisation, urbanisation, artificialisation des berges, extraction de granulats, pêche, contamination chimique et bactériologique, pompage d'eau à grand débit...) plus ou moins localisées dans l'espace (Mauvais & Guillaud, 1994) dont l'impact mérite d'être étudié.

Or, depuis le début des années 1980, différents protocoles sont mis en œuvre pour surveiller et échantillonner régulièrement la faune piscicole de l'estuaire de la Gironde, mais, peu d'études (Sorbe J.C., 1981 ; Cemagref, 1982 ; Boigontier & Mounié, 1984 ; Mauvais & Guillaud, 1994) ont examiné le compartiment dans son ensemble. Ces travaux dressent la liste des principales espèces présentes dans l'estuaire en détaillant quelques traits de leur biologie et de leur écologie. Par la suite, les recherches se sont focalisées sur les populations de migrateurs amphihalins dans une optique de gestion de la ressource pour les espèces d'intérêt halieutique (Taverny, 1991 ; Castelnaud, 1994 ; Castelnaud *et al.*, 1994 ; Elie & Rochard, 1994 ; Martin Vandembulcke, 1999 ; Rochard, 2001a) ou dans une optique de conservation d'une espèce menacée comme l'esturgeon européen (Rochard *et al.*, 1990 ; Rochard, 1992 ; Elie, 1997 ; Brosse *et al.*, 2000 ; Rochard *et al.*, 2001 ; Brosse, 2003).

1.3 Problématiques associées

Pour bien comprendre et appréhender les milieux estuariens, on manque aujourd'hui de références sur l'état et la dynamique du fonctionnement de ces systèmes biologiques sous contraintes anthropiques diverses. En particulier, afin d'analyser et de comprendre l'évolution à moyen terme de la faune de l'estuaire de la Gironde et de juger des risques écologiques liés à certaines activités qui influent sur le milieu, il est nécessaire de disposer d'un référentiel spatio-temporel dynamique intégrant l'ensemble du peuplement ichtyologique. Ce référentiel doit contribuer à l'établissement d'un outil de gestion de ces espaces et à la mise en évidence des perturbations, notamment celles d'origine anthropique. Pour cela, il apparaît essentiel de **mieux connaître la structure et la dynamique des peuplements ichtyologiques en estuaire en relation avec les facteurs du milieu, dans l'optique de mieux comprendre et appréhender les réponses de ces communautés aux changements tant écologiques qu'environnementaux.**

Il s'agit alors de **déterminer les facteurs structurant les peuplements piscicoles et régissant leur dynamique afin de construire des indicateurs de développement durable du milieu.** Ces facteurs peuvent être de plusieurs natures : physiques (hydrodynamisme, nature du substrat, géographie...),

chimiques (qualité de l'eau et des sédiments) ou trophiques (disponibilité des ressources, dynamique des relations prédateurs-proies...). En outre, leur action est certainement combinée.

Cette problématique peut se décliner en plusieurs questions :

- Q1** : Comment définir la structure d'un peuplement ichtyologique estuarien ? Comment caractériser sa dynamique ?
- Q2** : Quelle est la part des différents facteurs dans le contrôle de la dynamique des cortèges ichtyologiques en estuaire ?
- Q3** : Comment caractériser, tant au niveau des concepts sous-jacents que des méthodes d'échantillonnage, l'état écologique de ce type de milieu en regard de sa faune piscicole ?
- Q4** : Quelle place le milieu estuarien tient-il dans l'accomplissement du cycle écologique des espèces non-résidentes ?

En effet, en milieu marin la plupart des études et des modèles visant à aborder la structure et dynamique d'un écosystème se sont appuyés sur la prise en compte des relations interspécifiques de type trophique (Shin, 2000 ; Gascuel, 2001). A l'inverse, en milieu fluvial et en rivière, on essaie, le plus souvent, d'expliquer, de modéliser et de prévoir la structure et la dynamique des peuplements piscicoles via les facteurs physiques et chimiques de l'environnement et en particulier les facteurs hydrodynamiques (Lamouroux *et al.*, 1999 ; Oberdorff *et al.*, 2001). En milieu estuarien, à l'interface entre les deux milieux précédents, il semble légitime de s'interroger sur la part des facteurs environnementaux ou trophiques dans la structuration et la dynamique de la composante piscicole de l'écosystème.

Mais cette question ne peut être résolue sans, au préalable, apporter une réponse au problème de méthode posé à la question **Q1**. En premier lieu au niveau des définitions (Elliott & Mclusky, 2002) : définition d'un estuaire (où situer les limites amont et aval du système ? à partir de quel moment et jusqu'où une masse d'eau de transition peut-elle être considérée comme un estuaire ?), définition d'un peuplement (dans un milieu aussi fluctuant qu'un estuaire et considérant qu'il s'agit pour un certain nombre d'espèces d'un habitat transitoire, la notion de peuplement est-elle pertinente ?). En second lieu au niveau des méthodes : comment définir la structure ? quels indicateurs prendre en compte ? quelle est l'échelle spatio-temporelle pertinente pour appréhender la dynamique des peuplements ichtyologiques en estuaire ?

Ces précisions semblent nécessaires afin de mieux comprendre les réponses des peuplements piscicoles aux impacts induits par les activités humaines. Ce point est étroitement lié avec la notion d'état écologique du milieu (**Q3**). En effet, utiliser les communautés ichtyologiques comme indicateur de la qualité de l'écosystème et, par extension, du milieu implique de connaître, au moins qualitativement la réponse que peut induire un changement d'ordre écologique ou environnemental sur la structure ou la dynamique du peuplement (Whitfield, 1996 ; Elliott & Mclusky, 2002 ; Whitfield & Elliott, 2002). Cela nécessite aussi de pouvoir traduire l'état d'un peuplement en état écologique à l'échelle du milieu et donc de pouvoir caractériser de façon aussi pertinente que possible l'état du peuplement. Ainsi, par exemple, lorsque dans un estuaire les populations se succèdent au cours de l'année, il est nécessaire de déterminer un système d'échantillonnage optimal afin de caractériser de façon suffisante le peuplement en fonction des réponses apportées à **Q1** et de détecter les anomalies éventuelles.

Compte-tenu des différentes fonctions écologiques assurées par les estuaires pour un certain nombre d'espèces de poissons et, s'il est aisé d'imaginer que la fonction de corridor de migration est essentielle aux migrateurs amphihalins, une des questions incontournables en écologie estuarienne est le degré de dépendance des populations marines vis à vis des estuaires (Day *et al.*, 1981 ; Blaber, 2002). Certains auteurs emploient les termes de 'marine stragglers' et 'marine opportunists' lorsque les espèces sont abondantes dans la zone côtière et pénètrent occasionnellement en estuaire (Potter *et al.*, 1986). La réponse à la question **Q4** reste un défi important dans le domaine spécifique de l'écologie estuarienne. C'est d'abord la façon de gérer les ressources halieutiques dépendantes ou potentiellement dépendantes du milieu estuarien qui se trouve mise sur le devant de la scène. Mais, à travers cette interrogation, c'est aussi la manière de percevoir et de prendre en compte le milieu estuarien qui est en jeu. L'estuaire constitue-t-il simplement une annexe de la bande côtière pour les espèces euryhalines d'origine marine ? Est-il un écotone au sens frontière ou transition ? Constitue-t-il réellement un écosystème spécifique ? La question mérite d'être posée et elle l'est au travers de la mise en avant de cette dualité entre fonctions estuariennes et dépendances des populations marines vis à vis de ce milieu.

La question du « statut » des estuaires pourrait être réglée en assimilant, comme on peut être tenté de le faire, les milieux de transition de type estuarien à certains milieux paraliques (= proches du sel) dont la zonation biologique est organisée par le confinement (Guelorget & Perthuisot, 1983, 1992). L'organisation générale de ces milieux, de type lagunaire par exemple, semble standard et régie par les taux de renouvellement de l'eau, dans la plupart des cas intermittents. En première approximation, il est erroné de s'y référer dans le cadre des milieux aussi complexes et fluctuants que les grands estuaires européens soumis à l'influence de la marée et à des débits fluviaux importants (Barnes, 1994 ; Elliott & Mclusky, 2002). Dans ces milieux, en effet, le renouvellement de l'eau et des nutriments d'origine marines n'est pas un facteur limitant. En outre, les zonations biologiques mises en évidence dans les estuaires ne correspondent pas à l'organisation décrite par Guelorget et Perthuisot (Barnes, 1994). Enfin, la notion de confinement suppose un apport quasi exclusif en éléments d'intérêt écologique depuis la mer. Or, d'un point de vue écosystémique, dans la plupart des grands estuaires, les apports fluviaux sont non-négligeables en terme de matière organique et de flux biologiques notamment. Ainsi, on conviendra que l'assimilation des milieux estuariens à des milieux paraliques ne pourrait avoir cours que dans les cas où les apports continentaux sont négligeables en terme biologique.

1.4 Démarche adoptée

Ainsi, dans ce manuscrit, après une description circonstanciée de l'estuaire de la Gironde, dans laquelle sont précisées les limites du milieu, et des données utilisées dans la suite du manuscrit (Chapitre 2), nous proposons d'apporter des réponses aux questions **Q1** et **Q2** et des éléments de réponses aux deux autres questions.

Les objectifs de ce manuscrit se situent à plusieurs niveaux.

D'abord, il se positionne comme le premier travail sur les peuplements ichtyologiques de l'estuaire de la Gironde qui s'inscrit foncièrement à l'échelle de la communauté de poissons. En ceci, on s'attachera à proposer des méthodes d'études et d'analyses de données à ce niveau de résolution. Dans un souci didactique, celles-ci seront présentées de façon détaillée à chaque étape de la démarche avec la volonté de produire un document pédagogique.

En plus de ces apports méthodologiques, en apportant des éléments de réponse aux différentes questions ci-dessus, **le but de ce travail est de constituer un premier document de référence sur l'écologie des communautés piscicoles de l'estuaire de la Gironde sans oublier de les relier au fonctionnement global de l'écosystème.**

La dimension de ces objectifs est multiple. D'une part, la problématique finalisée est double.

- Ce travail cherche à établir les fondements des connaissances nécessaires à l'utilisation des communautés piscicoles comme indicateurs de la qualité du milieu estuarien. En ceci, il précède la mise en place d'un indice poisson synthétique et probablement composite qui devra être un outil opérationnel de diagnostic.
- Ce travail cherche aussi à positionner l'estuaire de la Gironde par rapport à ses voisins européens sur la base de la qualité de son peuplement piscicole.

D'autre part, la problématique plus générale est celle de l'étude des facteurs structurants les assemblages ichtyofaunistiques dans l'estuaire de la Gironde.

Pour répondre à ces différents objectifs, cette thèse propose d'abord de définir une composition et une typologie des assemblages ichtyologiques fréquentant l'estuaire en termes de guildes écologiques (Chapitre 3). Cette typologie est ensuite comparée à d'autres typologies établies sur la même base pour d'autres estuaires. Cette description du peuplement est ensuite mise en perspective dans le temps et l'espace afin d'établir une dynamique de référence représentative de la dynamique actuelle (Chapitre 4). Il s'agit ensuite de tester l'influence de différents facteurs de milieu sur la structuration du peuplement (Chapitre 4). Les facteurs testés sont essentiellement d'ordre hydrologique. Afin d'appréhender, dans un futur proche, la part du trophique dans le déterminisme de structuration des communautés, une modélisation des flux trophiques dans l'écosystème dans son ensemble est développée (Chapitre 5) dans le but de resituer le compartiment poisson au sein de l'écosystème et d'analyser son fonctionnement. Ceci amène à proposer une synthèse et une discussion sur l'intérêt de l'ichtyofaune comme clé d'entrée pour l'étude des écosystèmes estuariens (Chapitre 6) en insistant sur une démarche (définition d'une structure, étude des facteurs structurants, fonctionnement du système) qui pourrait s'appliquer à d'autres groupes écologiques sur d'autres sites. Plus largement, c'est cette façon de procéder et d'aborder, de manière progressive, la relation structure / fonction au sein d'un système estuarien sous contraintes environnementales et anthropiques, qui est examinée.

A stylized, light gray map of the Gironde estuary is centered on the page. The map shows the main river channel and several smaller tributaries. A large, semi-transparent number '9' is overlaid on the map, with its top curve following the upper part of the estuary's main channel. The text is centered over the map.

L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE

Présentation du milieu et des données

CHAPITRE 2 - L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE : PRESENTATION DU MILIEU ET DES DONNEES

En bref ...

L'estuaire de la Gironde est le plus vaste d'Europe de l'Ouest. Il draine un important bassin versant et son régime macrotidal associé à un débit fluvial élevé lui confère une hydrologie complexe et fluctuante. Son faciès sédimentaire est essentiellement vaseux et relativement homogène. La turbidité y est particulièrement élevée. L'hydrodynamisme est, en outre, caractérisé par des fluctuations saisonnières importantes des valeurs de débit et de température.

Tableau I. L'estuaire de la Gironde en quelques chiffres

Coordonnées	Latitude (Ambès)	45N	Estuaire	Surface en km ²	635
	Longitude (Ambès)	0W		Largeur en km	2 à 11
				Longueur en km	>76
Bassin Versant	Surface en km ²	81000	Marnage en m	>4	
	Longueur Garonne en km	478	Profondeur moyenne en m	8	
	Longueur Dordogne en km	484	Profondeur maximale en m	35	
			Module du débit en m ³ /s	1000	
Système fluvio-estuarien	Longueur en km	150	Nombre d'habitants en millions	1,2	

La faune ichtyologique fait l'objet d'un suivi régulier.

Tableau II. Eléments de synthèse des protocoles d'échantillonnage de la faune ichtyologique dans la Gironde

Protocole	TRANSECT	STURAT
Zones	Mésohaline à Oligohaline	Polyhaline à Mésohaline
Engins	2 haveneaux et un cadre de fond	1 chalut à grande ouverture
Faune visée	Petite faune : individus de petite taille et juvéniles	Grande faune : individus de grande taille
Début	1979	1994
Fréquence	mensuelle	mensuelle
Nb stations	12 stations (fond et surface)	~20 traits

Les deux protocoles mis en place sont complémentaires tant en gamme de tailles des poissons échantillonnés qu'en surface couverte dans l'estuaire.

2.1 Introduction

L'estuaire de la Gironde est probablement l'estuaire français le mieux connu (Romana, 1998) et l'un des plus étudiés au monde (Nichols et Biggs (1985) in Sottolichio (1999)). Il a fait l'objet de nombreuses recherches concernant la géologie, l'hydrodynamique, la sédimentologie et la biogéochimie notamment (voir Sottolichio, 1999 pour les références concernant ces aspects). Il apparaît à ce titre comme une référence internationale.

Une large partie des travaux concernant l'ichtyofaune repose sur la mise en œuvre, par le Cemagref, de deux protocoles d'échantillonnage depuis de nombreuses années. Ces deux protocoles permettent d'avoir une approche multispécifique du peuplement piscicole de la Gironde.

2.2 L'estuaire de la Gironde : présentation du milieu

L'essentiel de ce chapitre, et en particulier les paragraphes concernant la géographie et l'hydrodynamique de l'estuaire, est issu d'un cours sur le fonctionnement des écosystèmes estuariens dispensé dans les universités de Tours et Bordeaux (Elie, Rochard et Lobry, 2001, 2002, 2003). De nombreux éléments sont présentés également dans les rapports de surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde qui sont produits depuis les années 1978-79 jusqu'aux années les plus récentes (ex. Girardin et al., 2002).

2.2.1 La définition d'un estuaire

La question de la définition d'un estuaire est, pour plusieurs raisons, loin d'être triviale (Elliott & Mclusky, 2002). Elle a évolué de nombreuses fois au cours du temps. Ces changements de définition peuvent également être associés à l'arrivée de l'écologie en estuaire.

A l'origine, la notion de salinité prévalait. Pour Ketchum (1951) l'estuaire « est la zone dans laquelle les eaux d'origine marine sont diluées de manière mesurables par les eaux douces ». Pritchard (1967) parle d'une « masse d'eau côtière semi-fermée à l'intérieur de laquelle l'eau de mer est diluée d'une façon mesurable avec de l'eau douce ». Pourtant, étymologiquement, le mot estuaire est dérivé du latin *aesto* qui signifie littéralement « je bouillonne » et de *aestus*, « la marée ». C'est avec Martin (1977) pour qui un estuaire est « l'embouchure d'une rivière où se font ressentir les marées » et surtout avec Fairbridge (1980) que l'importance de la marée s'impose. Pour ce dernier, un estuaire est « un bras de mer pénétrant une vallée fluviale jusqu'à la limite amont de propagation de la marée, habituellement divisible en trois secteurs : un bas estuaire ou estuaire marin ; un estuaire moyen sujet à d'importants mélanges entre eaux douces et eaux salées ; un haut estuaire ou estuaire fluvial, caractérisé par de l'eau douce mais des actions quotidiennes de la marée ». Les limites entre ces trois secteurs sont variables et sujettes aux variations du débit fluvial et de l'amplitude des marées. Le bas estuaire et l'estuaire médian sont fréquemment regroupés sous le terme d'estuaire « proprement dit ».

Ainsi, un certain nombre de contradictions se font jour. Elliott & Mclusky (2002) posent la question : doit-on considérer que tous les estuaires doivent être soumis au phénomène de marée ou est-il admis désormais que toutes les eaux de transitions sont des estuaires au détriment de la prise en compte de la marée ?

A travers cette question de terminologie, le problème de la limite amont de la masse d'eau se pose. Si l'on considère simplement l'estuaire de la Gironde (Figure 1), on admet communément que la limite amont de pénétration haline se situe au Bec d'Ambès tandis que la limite amont de propagation de la marée est située 60 à 70 km en amont (près de Casseuil sur la Garonne et de Castillon-la-Bataille sur la Dordogne). La zone entre les deux est appelée 'Tidal Freshwater Area' (TFA) par les auteurs anglais (Elliott & Hemingway, 2002 ; Elliott & Mclusky, 2002). D'une façon générale, cette zone est largement ignorée par les spécialistes des eaux douces comme par biologistes marins et très peu de données sont actuellement disponibles en Gironde. Elle semble pourtant jouer un rôle important dans le fonctionnement de la composante d'origine dulçaquicole du peuplement piscicole estuarien (Mclusky, 1993).

En ce qui concerne la limite aval, elle n'est pas forcément plus simple à déterminer. Elle repose généralement sur une notion de dessalure. On parle alors de « panache estuarien ». L'influence de la zone estuarienne sur la zone côtière adjacente n'est pas aisée à quantifier. On a souvent recours à des mesures de salinité ou de turbidité. Depuis plusieurs années, cette dernière quantification en particulier se fait au moyen de photos satellites. Dans la pratique, et notamment dans la pratique administrative, à l'aval, l'estuaire s'arrête, le plus souvent, à la limite transversale de l'océan en suivant le trait de côte. Mais la réalité biogéochimique et biologique est différente.

Dans le contexte de la Directive Cadre Européenne sur l'Eau adoptée en octobre 2000 (EU, 2000), la question de la limite des estuaires s'est largement posée au moment de la phase de typologie des masses d'eau préalable. Une limite aval a été proposée au groupe national « Eaux côtières et de transition » chargé de la réflexion sur les délimitations des masses d'eaux pour la mise en place de la directive comme la limite d'extension des panaches fluviaux par l'isohaline 25, qui a un sens biologique et correspond à une modification de la nature des peuplements benthiques. Cependant, le positionnement de cette limite n'est souvent possible que par modélisation mathématique ou lorsque de nombreuses mesures physiques sont disponibles. Les réponses ont donc été différentes selon les estuaires concernés. Si l'on se restreint aux estuaires français, on note par exemple que la limite aval de la plupart d'entre eux a été fixée au trait de côte.

Ainsi, la question de la définition d'un estuaire et de ses limites amont et aval ne fait pas l'objet d'un consensus. Finalement, elle n'a de réel intérêt que pour poser les questions de la façon la plus pertinente. Généralement, c'est donc l'usage qui prime, tant pour déterminer l'appartenance d'une masse d'eau à la catégorie des estuaires que pour en caractériser les bornes (Elliott & Mclusky, 2002).

2.2.2 *Eléments de géographie de l'estuaire de la Gironde*

2.2.2.1 *Situation géographique*

L'estuaire de la Gironde est situé dans le Sud Ouest de la France. Il constitue la frontière entre 2 régions administratives (l'Aquitaine au sud et la région Poitou-Charentes au nord) et 2 départements (la Gironde au sud et la Charente Maritime au nord). Le Bec d'Ambès est communément considéré comme la limite amont de l'intrusion haline tandis que la marée dynamique se fait ressentir jusqu'à Casseuil sur la Garonne, Castillon-la-Bataille sur la Dordogne et Laubardemont sur l'Isle.

L'estuaire naît de la confluence de la Garonne et de la Dordogne au bec d'Ambès (Figure 1). Compte tenu du débit respectif des deux fleuves (celui de la Garonne est, en moyenne, quasiment deux fois plus élevé que celui de la Dordogne), il serait plus juste de parler de l'estuaire de la Garonne. La Garonne et la Dordogne ont des longueurs semblables (respectivement 478 et 484 km) mais drainent des bassins versants dont les surfaces varient du simple au double (respectivement 57000 et 24000 km²).

Le système fluvio-estuarien Gironde-Garonne-Dordogne mesure environ 150 km de long. L'estuaire de la Gironde entre le Bec d'Ambès et le trait de côte mesure 76 km de long et occupe une superficie d'environ 450 km² à marée basse et 635 km² à marée haute ce qui en fait le plus grand estuaire d'Europe occidentale (Salomon, 2002). Il correspond à la partie maritime de l'estuaire total. Administrativement, la limite aval est définie par une ligne joignant la Pointe de Grave et la Pointe de Suzac définie comme la limite transversale de la mer.

Il est convenu, dans la Gironde, de caractériser des villes ou des zones de l'estuaire en fonction de leur distance à la ville de Bordeaux (et de Libourne sur la Dordogne) à laquelle est alors associée le point kilométrique 0 (PK 0). Les PK sont notés, le long de la rive droite, positivement vers l'aval et négativement vers l'amont.

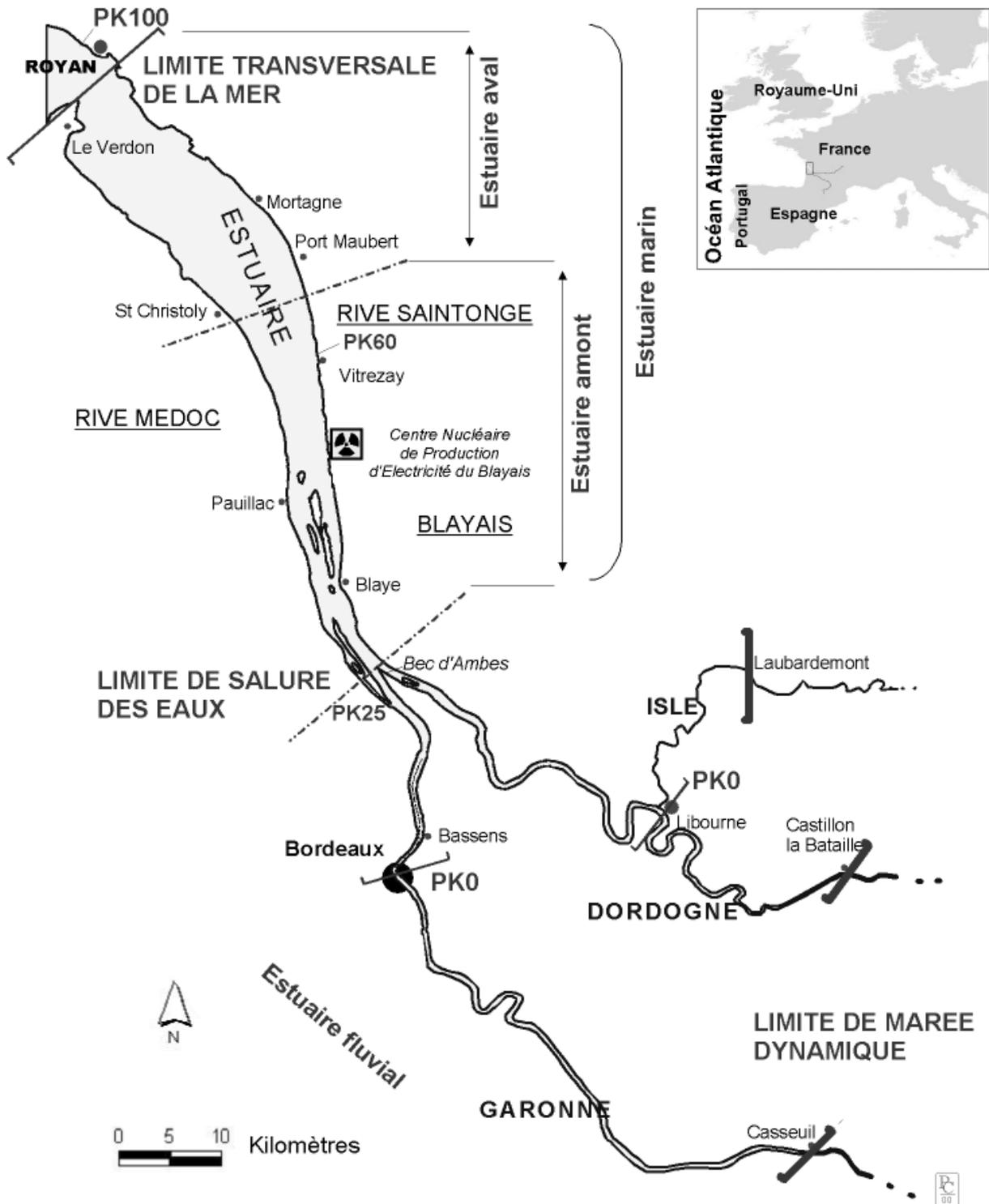


Figure 1. Présentation de l'estuaire de la Gironde.

2.2.2.2 Contexte anthropique

L'activité économique autour de l'estuaire est importante. Six pôles portuaires sont répartis entre Bordeaux et Le Verdon. La population totale dépasse 1,2 millions d'habitants sur les rives (Féral, 1994). Les rives, à dominante touristique et viticole, sont faiblement anthropisées.

Un Centre Nucléaire de Production d'Electricité (CNPE) est installé à Braud et Saint-Louis sur la rive droite de l'estuaire, au PK 52, depuis 1975. Il comporte 4 tranches et la première a été raccordée au réseau au mois de juin 1981. Le CNPE constitue le seul aménagement industriel important de la rive droite de l'estuaire moyen. Deux prises d'eau à grand débit alimentent les différentes tranches de la centrale. Elles sont positionnées de façon à ménager un espace d'au moins 200 m à l'étalement de basse mer et de 400 m à celui de haute mer (Boigontier & Mounié, 1984).

L'entretien des différents ports et de leurs accès engendre une activité de dragage régulière, mais c'est surtout l'entretien du chenal de navigation par le Port Autonome de Bordeaux (PAB) qui génère l'activité la plus importante. Le volume dragué à cette occasion (6 millions de m³ en 2000) est le plus important en Europe (Girardin *et al.*, 2001).

L'estuaire est le siège de différentes pollutions chroniques aux métaux lourds (Boudou, 2002 ; Durrieu *et al.*, soumis ; Maury-Brachet *et al.*, soumis). Le cadmium est, avec le zinc, un des métaux responsables d'une pollution résiduelle de cet estuaire qui a été relativement épargné par l'industrie. Si la pollution de la Gironde par ce métal est bien d'origine industrielle, ce n'est pas sur les rives de l'estuaire qu'il faut en chercher l'origine, mais au niveau du bassin de Decazeville, et plus précisément dans les mines du site de Viviez. Les eaux de lessivage, enrichies en matières en suspension chargées en cadmium, arrivent dans le Riou-Mort, sont collectées par le Lot puis la Garonne et, finalement, le polluant se retrouve dans la Gironde (Lapaquellerie *et al.*, 1996). La pollution par le cadmium est notamment à l'origine de l'interdiction de consommation d'huîtres issues de l'estuaire depuis la fin des années 70. D'autres polluants organiques sont également présents (HAP et PCB) mais l'estuaire de la Gironde apparaît modérément contaminé de ce point de vue (Budzinski *et al.*, 2002).

Enfin, une activité halieutique de type pêche artisanale est assez développée sur l'estuaire. Certaines espèces font l'objet d'une pêcherie (Castelnaud, 1978, 1994). C'est notamment le cas pour un certain nombre de poissons migrateurs amphihalins et pour la crevette blanche (Rochard, 1992 ; Girardin *et al.*, 2002).

2.2.2.3 Morphologie actuelle

La morphologie de la Gironde consiste schématiquement en 2 chenaux séparés par une succession d'îles ou de hauts fonds. Le chenal de navigation, profond de 7 à 35 m (sous le zéro hydrographique) longe la rive gauche alors que le chenal de Saintonge dont la profondeur varie entre 4 et 35 m longe la rive droite.

Distantes de 2 km au Bec d'Ambès, les 2 rives s'éloignent l'une de l'autre vers l'aval pour atteindre un écartement maximum de 11 km dans la région de Mortagne. Ces deux rives sont très différentes. La rive gauche (rive Médoc) est formée de terrasses graveleuses, basses et faiblement ondulées, séparées du fleuve par une frange de sédiments fins. La rive droite (rive Saintonge) est constituée d'une succession de formations calcaires, modelées en falaises par l'érosion fluviale, à l'exception d'une zone de marais s'étalant au nord de Blaye sur 30 km de long, sur 1 à 7 km de large et résultant de dépôts détritiques fins.

La bathymétrie de l'estuaire est une résultante de l'histoire géologique et hydrosédimentaire locale. Elle va influencer sur la structuration spatiale d'un certain nombre de facteurs abiotiques.

L'estuaire de la Gironde est donc un estuaire de plaine côtière type. Il est peu profond (Figure 2) et il présente une structuration latérale marquée avec :

- des chenaux
- des vasières latérales, zone intertidale de substrat meuble,

- slikke et schorre (estuaire marin)
- zones de roselière (estuaire fluvial, peu importantes en Gironde)
- des zones humides annexes (zones confinées)
- des mares temporaires (zones confinées) sur bancs ou vasière

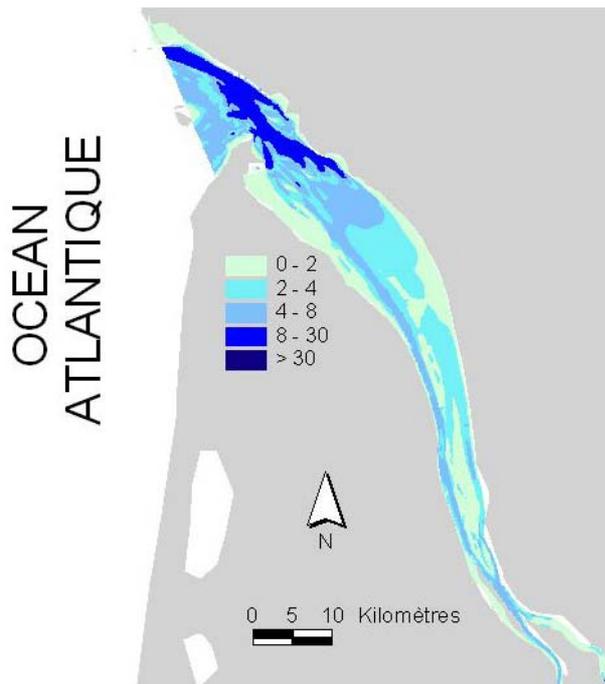


Figure 2. Bathymétrie de l'estuaire de la Gironde (données PAB). Profondeur en mètres.

Il présente une structure longitudinale type avec 3 grandes zones (Figure 1) :

- un estuaire aval entre Saint Christoly et l'embouchure,
- un estuaire moyen (ou amont) entre le Bec d'Ambès et Saint Christoly,
- un estuaire fluvial en amont du Bec d'Ambès.

Les sus-nommés estuaire aval et estuaire moyen forment ce qu'il est convenu d'appeler l'estuaire marin. Pour plus de commodité et pour effectuer un parallèle avec les secteurs halins (voir 2.2.4.1), l'estuaire marin est parfois découpé en 3 secteurs (Figure 3).

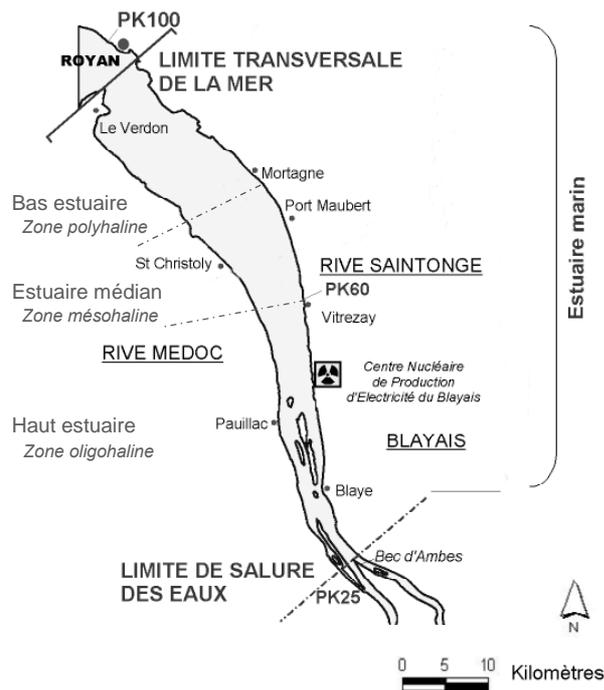


Figure 3. Limites des 3 secteurs de l'estuaire marin communément évoqués. Voir texte pour plus de précisions

2.2.3 Contexte hydrodynamique

Les caractéristiques hydrologiques de l'estuaire en un point et un instant donnés, dépendent de l'opposition ou de la conjonction de deux forces fondamentales : le débit fluvial et la marée.

2.2.3.1 Climatologie

En raison de sa latitude et de la proximité de la mer, l'Aquitaine possède un climat océanique tempéré qui se caractérise notamment par une amplitude thermique annuelle modérée (14°C en moyenne).

S'il semble qu'à l'échelle locale les chutes de pluie influent peu sur le comportement des poissons, les précipitations sur l'ensemble du bassin versant jouent un rôle important par leur influence sur le débit fluvial au niveau de l'estuaire.

Les vents dominants soufflent du secteur ouest. On constate que le vent est plus fort à l'embouchure qu'à Bordeaux, et que les vents les plus violents soufflent en automne et en hiver. Ils engendrent à la surface de l'estuaire de courtes vagues qui peuvent s'amplifier en une forte houle, si leur direction s'y prête : c'est le fetch, phénomène qui peut être important en Gironde. Les vents de nord-ouest qui soufflent selon l'axe longitudinal de l'estuaire peuvent être à l'origine d'inondations par fort coefficient de marée. Le vent est un paramètre souvent sous-estimé comme lors de la tempête de décembre 1999 (Salomon, 2002).

Le climat de la région bordelaise se caractérise enfin par un nombre élevé de jours de brouillard (80 jours en moyenne par an). Le brouillard et surtout le vent constituent deux obstacles majeurs à la pêche en Gironde. Le vent, générateur de houle, peut entraîner des modifications dans la répartition verticale des organismes biologiques.

2.2.3.2 Hydrologie fluviale

L'estuaire de la Gironde subit les effets cumulés des deux systèmes hydrographiques de la Dordogne et de la Garonne.

Pour la période 1960-2001, le module¹ total des deux fleuves (estimé au niveau de Pessac sur la Dordogne et de La Réole sur la Garonne), est de 966 m³s⁻¹. Les débits annuels oscillent entre 528 m³s⁻¹ (1989) et 1315 m³s⁻¹ en 1994 (Figure 4). Le débit moyen mensuel, toujours sur cette période de référence, varie de 1469 et 1587 m³s⁻¹ en janvier et février, à 324 m³s⁻¹ en août. 65% du débit de la Gironde peut être attribué à la Garonne. Ces chiffres moyens masquent des valeurs journalières qui peuvent atteindre des valeurs plus extrêmes. Ainsi, en décembre 1981, par exemple, on a enregistré une crue journalière de plus de 5000 m³s⁻¹ tandis qu'en septembre 1998 un minimum était atteint avec un débit d'étiage de 90 m³s⁻¹.

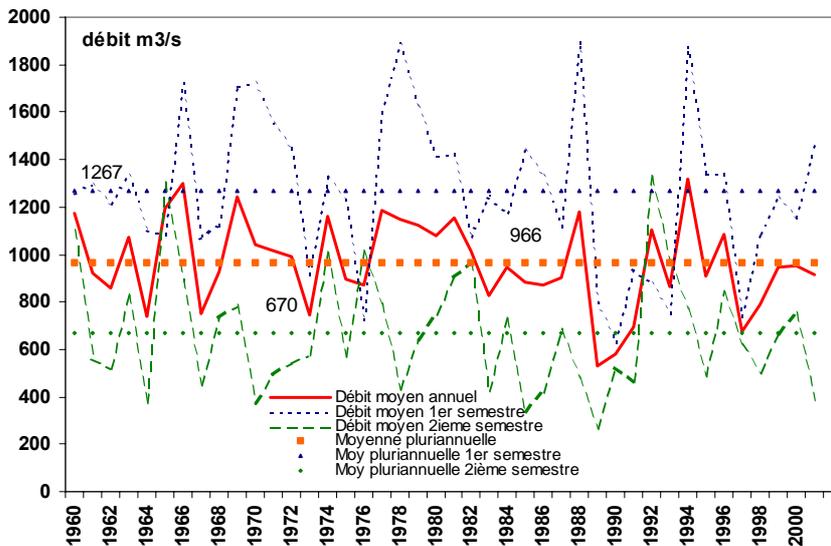


Figure 4. Débits moyens annuels et semestriels cumulés de la Garonne et de la Dordogne, de 1960 à 2001 (en pointillé leur moyenne globale, ou module, sur toute la période), calculés d'après les valeurs journalières relevées par le PAB.

2.2.3.3 Le phénomène de marée dans l'estuaire de la Gironde

La marée est un phénomène oscillatoire de transgression (flot ou marée montante) et de régression (jusant ou marée descendante) des eaux marines. Dans le Golfe de Gascogne, adjacent à l'estuaire, la marée est de type semi-diurne, soumise à un cycle de 12 h 25 mn. Chaque marée est caractérisée par un coefficient d'amplitude, également oscillatoire dont la période est de 14 jours, définissant des jours d'amplitude maximale (marées de vives eaux) et des jours d'amplitude minimale (marées de mortes eaux).

L'onde de marée est presque parfaitement sinusoïdale à l'entrée de la Gironde. Les courbes marégraphiques, symétriques à l'embouchure, deviennent de plus en plus dissymétriques vers l'amont au profit du jusant, qui peut durer 2 fois plus longtemps que le flot. Ainsi à Bordeaux, le jusant dure 8 h et le flot 4 h 25 en période de vives eaux (Figure 5). Au Blayais, la durée du flot est de l'ordre de 5 h 30 en vives eaux alors qu'en période de mortes eaux, le flot dure 6 h environ. L'horaire et l'amplitude des marées peuvent être modifiés par la pression barométrique et par les vents selon leur force ou leur direction.

¹ Module : débit moyen, le plus souvent annuel, en un point d'un cours d'eau. Il est évalué par la moyenne des débits moyens annuels sur une période suffisamment longue pour être représentative des débits mesurés ou reconstitués.

Outre le balancement des marées, leurs coefficients et les variations des débits fluviaux, les courants et les niveaux d'eau dépendent de la distance à l'embouchure. Le marnage (différence de niveau entre pleine mer et basse mer) varie à l'embouchure de 1,5 m en mortes eaux à plus de 5 m en vives eaux (CTGREF, 1979). L'estuaire de la Gironde est généralement considéré comme un estuaire macrotidal² (marnage > 4,50 m). A Braud-et-Saint-Louis, nous avons relevé un marnage de 5,25 m en vives eaux et 2,10 m en mortes eaux. En amont du Bec d'Ambès, par suite du rétrécissement des fleuves, le marnage est plus important : il peut atteindre 5,5 m à Bordeaux en marée de vives eaux. L'estuaire de la Gironde est hypersynchrone.

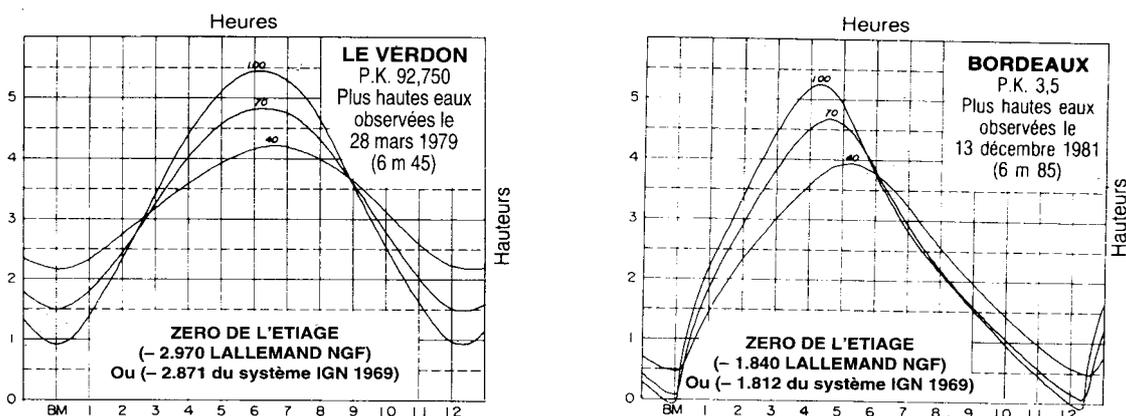


Figure 5. Courbes marégraphiques au Verdon et à Bordeaux (données PAB).

Le prisme de marée à l'embouchure, c'est-à-dire le volume d'eau marine introduit dans l'estuaire par le flot est d'environ 2.10^9 m³ en vives eaux et $1,1.10^9$ m³ en mortes eaux. Ce volume décroît exponentiellement vers l'amont. Le débit de l'intrusion de la masse d'eau marine dépasse largement les débits cumulés des 2 fleuves : au Blayais, il varie entre 15000 et 25000 m³.s⁻¹. Ainsi, au cours d'une demi-marée (environ 6 h) le volume d'eau douce mis en jeu est d'environ 21.10^6 m³ et le volume d'eau de mer entre 1100 et 2000.10^6 m³.

Les courants de marée sont très importants. Ils peuvent atteindre jusqu'à 3 m.s⁻¹ en surface et 1,5 m.s⁻¹ près du fond, dans les chenaux, en période de vives-eaux (Sottolichio, 1999). Malgré leurs mouvements de va-et-vient, dû au balancement des marées, les masses d'eau finissent par dériver vers la mer à une vitesse moyenne de 10 à 25 cm.s⁻¹.

2.2.4 Le contexte physico-chimique

L'eau de l'estuaire résulte du mélange d'eaux d'origine marine et fluviale ; il s'ensuit que de nombreux paramètres abiotiques fluctuent au cours de la marée et selon le coefficient et la saison.

2.2.4.1 La salinité

La salinité est certainement le facteur physique dont les variations sont les plus rapides. Elle varie au cours du temps selon :

² Au sens de la DCE (EU, 2000), il est considéré comme mésotidal.

- le cycle de marée, le maximum étant observé à l'étale de pleine mer, le minimum à l'étale de basse mer
- le coefficient de marée, le maximum atteint étant plus élevé lors des marées de vives eaux
- le cycle annuel, la valeur de la salinité dépendant du volume d'eau douce introduit dans l'estuaire.

La salinité est, le plus souvent, déterminée à partir de la conductivité mesurée en ms.cm^{-2} (microsiemens par cm^2).

Il existe différents gradients de salinité dans l'estuaire :

- un gradient longitudinal : de la mer vers les eaux douces (Figure 6)
- un gradient transversal : les isohalines ne sont pas perpendiculaires aux berges mais obliques avec de plus faibles salinités sur la rive droite, en raison de la force de Coriolis
- un gradient vertical : en raison de la différence de densité, l'eau de mer pénètre par le fond et l'eau douce s'écoule en surface

Le volume d'eau douce introduit détermine un gradient longitudinal marquant l'étendue de l'intrusion saline. Ainsi, à l'étale de pleine mer d'une marée moyenne, la position du front de salinité 0,5³, qui marque la limite amont de l'intrusion saline, oscille entre le Bec d'Ambès à l'étiage et le PK 55 lorsqu'une forte crue coïncide avec une marée de morte eau.

En fonction des conditions moyennes annuelles, selon les critères de Rince (1983), l'estuaire peut être découpé en 3 secteurs (Figure 6) :

- secteur oligohalin : salinité moyenne comprise entre 0,5 et 5 ;
- secteur mésohalin : salinité moyenne comprise entre 5 et 18 ;
- secteur polyhalin : salinité moyenne comprise entre 18 et 30.

Si l'on se réfère à la Figure 3, le secteur oligohalin correspond au haut estuaire, le secteur mésohalin à l'estuaire médian et le secteur polyhalin au bas estuaire.

³ En toute rigueur, depuis l'introduction de l'échelle pratique de salinité, la salinité n'est plus définie comme un rapport de masse et s'exprime sans unité (comme par exemple le pH). On trouve encore dans la littérature des valeurs de salinité exprimées en ‰ ou en g/kg ou encore en psu (practical salinity unit).

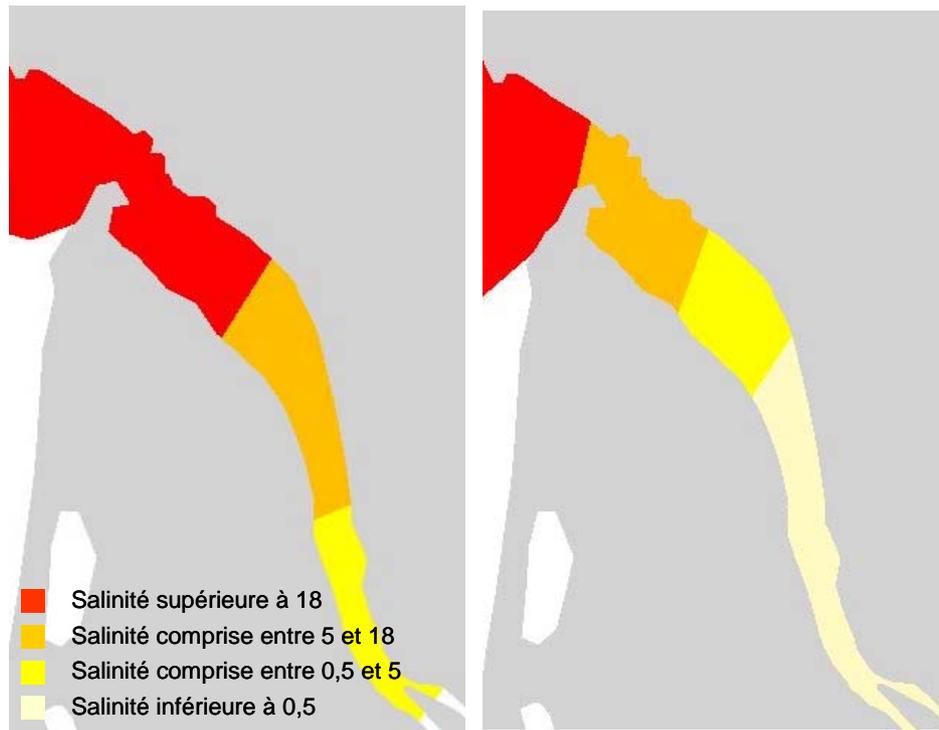


Figure 6. L'intrusion haline dans l'estuaire de la Gironde. On fait apparaître les limites approximatives des 3 secteurs halins à l'étiage (débit = $300 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$; à gauche) et en crue (débit = $3000 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$; à droite). Ces limites ont été positionnées d'après les cartes issues de Sottolichio (1999)

Toutefois, les limites de ces secteurs sont variables selon la saison. C'est ainsi qu'une station donnée pourra être en zone mésohaline l'hiver et polyhaline l'été.

L'intrusion haline est à l'origine d'une circulation résiduelle distincte des courants de marée. Cette circulation résiduelle est liée à l'existence de gradients verticaux de densité dus au mélange incomplet des eaux douces et salées (Figure 7). Quand le brassage est faible, les eaux s'organisent en strates; les couches inférieures étant les plus denses et les plus salées (coin salé). Ce phénomène est particulièrement perceptible en période de crue et lors des marées de mortes eaux.

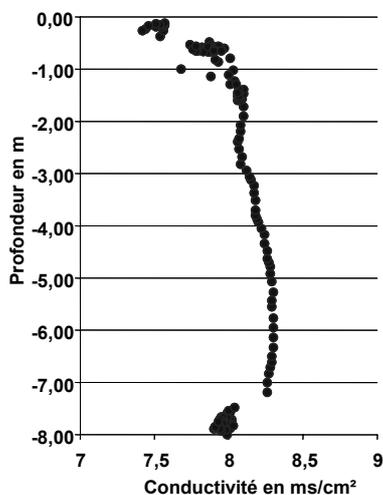


Figure 7. Stratification verticale de la salinité dans l'estuaire de la Gironde. Exemple d'une mesure de conductivité effectuée le 11/02/02 à 16h10 dans l'estuaire amont, de flot, par un coefficient de marée de 78.

Très généralement, les courants résiduels sont dirigés vers l'amont au fond et vers l'aval en surface. Ils contribuent à maintenir au fond des masses d'eau qui autrement seraient entraînées vers l'aval par suite de la prédominance du débit de jusant sur celui de flot. L'intrusion haline, en engendrant une circulation résiduelle, agit donc indirectement sur la répartition et l'intensité des processus sédimentaires et sur la répartition des composantes biologiques pélagiques.

2.2.4.2 La température

En règle générale, les eaux fluviales sont plus chaudes l'été que les eaux océaniques et plus froides l'hiver. Outre les influences de la marée, de son coefficient et du débit fluvial, les variations de la température de l'air ont des répercussions sur l'évolution de la température de l'eau. Cependant, c'est l'amplitude saisonnière qui est la plus importante. De 1970 à 1975, elle a été, en moyenne, de 16°C (6,5° en janvier, 22,5° en juillet) et les températures extrêmes enregistrées ont été 0°C en janvier et 26°C en août. On considère que l'équilibre thermique entre l'eau de mer et l'eau de l'estuaire se produit deux fois par an, une fois au printemps et une fois à l'automne. Les variations diurnes sont, en moyenne, de 3°C et peuvent atteindre 5°C.

Les variations spatiales s'organisent essentiellement selon un gradient longitudinal dû à la différence de température entre les eaux fluviales et marines. Le mélange plus ou moins complet des eaux et l'ensoleillement déterminent également un gradient vertical. Cependant, ces écarts ne peuvent être mesurés qu'avec des appareils très sensibles (Figure 8). Enfin, des écarts de quelques degrés, difficilement explicables, peuvent être mesurés en l'espace de quelques dizaines de mètres.

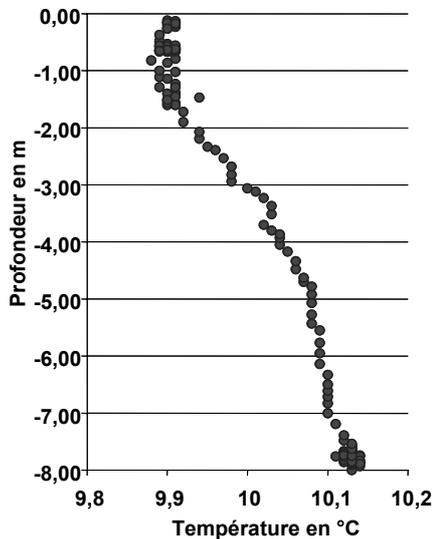


Figure 8. Stratification verticale de la température dans l'estuaire de la Gironde. Exemple d'une mesure effectuée le 11/02/02 à 16h10 dans l'estuaire amont, de flot, par un coefficient de marée de 78.

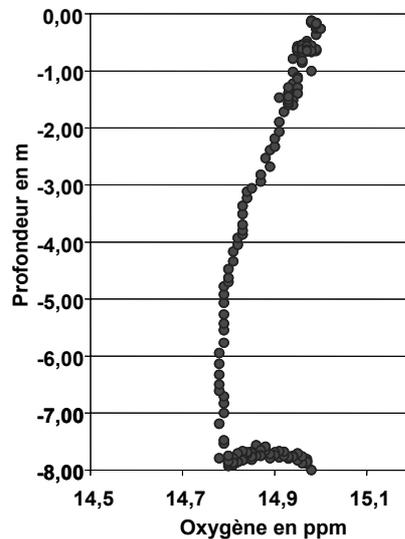


Figure 9. Stratification verticale de l'oxygène dissous dans l'estuaire de la Gironde. Exemple d'une mesure effectuée le 11/02/02 à 16h10 dans l'estuaire amont, de flot, par un coefficient de marée de 78.

2.2.4.3 L'oxygène dissous

La valeur de saturation en O₂ dissous est une fonction globalement décroissante de la température et de la salinité. Globalement, le taux d'oxygène dissous dépend de l'action combinée du mélange des masses d'eau (température, salinité), de la turbidité et de l'activité biologique.

La teneur effective en O₂ dissous se rapproche plus ou moins de cette valeur de saturation et varie dans le temps et dans l'espace en fonction des rythmes précités. La variation saisonnière est caractérisée par un minimum en été et un maximum en hiver. Au cours d'une marée, en un point donné, les fluctuations sont assez faibles : 0,2 à 1 mg.l⁻¹ (C.N.E.X.O., 1977).

Les minima sont le plus souvent observés au lever du jour et les maxima entre 14 et 16 h. La teneur en O₂ dissous devrait suivre un gradient longitudinal : 11 mg.l⁻¹ à La Réole, 3,4 mg.l⁻¹ à Bordeaux, 5 à 8 mg.l⁻¹ au Verdon. La baisse enregistrée au niveau de Bordeaux est imputable aux rejets industriels et urbains (C.N.E.X.O., 1977).

Les plus faibles valeurs en estuaire sont observées entre les PK 35 et 70 (entre Blaye et Port Maubert). Elles sont plus faibles en rive droite qu'en rive gauche. Il a même été observé un puits d'oxygène durant l'été 1976 au niveau de la centrale du Blayais (26 % de la saturation). Dans la plupart des cas, se manifeste un gradient vertical (Figure 9) et les teneurs mesurées en surface sont le plus souvent supérieures à celles mesurées au fond (C.N.E.X.O., 1977). Cela est potentiellement dû à l'activité biologique benthique particulièrement importante dans les estuaires et en particulier à la demande en O₂ pour la dégradation de la Matière Organique piégée dans la crème de vase.

2.2.4.4 La turbidité et les matières en suspension (M.E.S)

La turbidité correspond à la réduction de la transparence d'un liquide due à la présence de particules en suspension. Elle se mesure en faisant passer un faisceau lumineux à travers l'échantillon à tester. La turbidité est déterminée en mesurant la lumière qui est diffusée par les particules en suspension. L'unité de mesure est le FTU (Formazine Turbidity Unit) ou parfois le NTU (Nephelometric Turbidity Unit).

Seuls les plus fins des éléments véhiculés par les rivières (éléments en suspension et sables charriés) parviennent à l'estuaire. Le PAB évalue les apports annuels de matières en suspension des deux fleuves entre 1,5 et 3 millions de tonnes. Une étude récente (Schafer *et al.*, 2002) donne une valeur moyenne de 3,24 millions de tonnes pour la décennie 1990–1999, avec des fluctuations sensibles de 0,93 à 7,71 millions de tonnes. Les contributions relatives Garonne-Dordogne s'établiraient respectivement à 74 % et 26% sur cette période.

Toute particule qui se décante dans la partie amont de l'intrusion haline a tendance à être ramenée vers l'amont par suite de la direction de l'écoulement résiduel de fond. L'existence de tels courants entraîne donc un piégeage et une concentration de particules fines appelées "bouchon vaseux". Le bouchon vaseux, situé au niveau amont de l'intrusion saline, s'étend sur plusieurs dizaines de kilomètres et se déplace comme le front de salinité. Il est situé en aval du point nodal principal (point en amont duquel il n'y a plus de courant de fond dirigé vers l'amont) et sa position intéresse directement la zone de la centrale. De par sa présence quasi permanente dans ce secteur, on peut s'attendre à une réduction, voire peut être à une annulation de l'influence du rythme nyctéméral sur la distribution des organismes vivants.

En résumé, la turbidité est plus élevée au fond qu'en surface (10 g.l⁻¹ contre 1 g.l⁻¹ en moyenne - Figure 10). Par endroit (chenal de navigation), des lentilles d'eau extrêmement turbides peuvent se former (jusqu'à 400 g.l⁻¹) : on parle de crème de vase. Ces deux maxima de turbidité se déplacent

saisonnièrement en fonction de l'importance du débit fluvial, qui module également leur extension (Latouche & Jouanneau, 1994 ; Sottolichio, 1999 ; Sottolichio & Castaing, 1999).

Outre les sédiments fins, les eaux transportent des débris essentiellement d'origine végétale auxquels les pêcheurs donnent le nom de "bourrier". La plupart du temps, ce sont des feuilles plus ou moins décomposées ainsi que des brindilles. En période de crue, les quantités de bourrier transportées sont plus importantes et des éléments plus gros (branches, troncs) peuvent être charriés par l'estuaire.

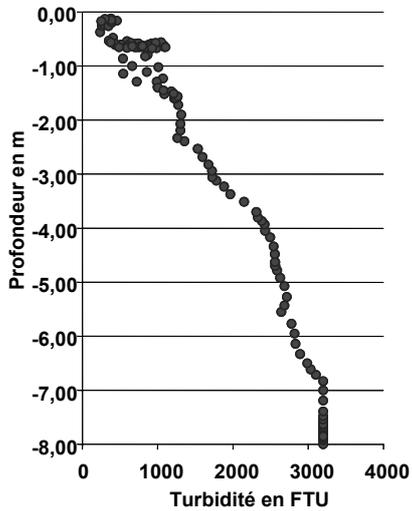


Figure 10. Stratification verticale de la matière en suspension dans l'estuaire de la Gironde. Exemple d'une mesure effectuée le 11/02/02 à 16h10 dans l'estuaire amont, de flot, par un coefficient de marée de 78.

2.2.4.5 Synthèse : d'un point de vue dynamique

Les estuaires, et en particulier les grands estuaires de plaine côtière tels que la Gironde sont des milieux complexes et fluctuants. La structuration longitudinale typique (Figure 11) est soumise à d'intenses variations temporelles.

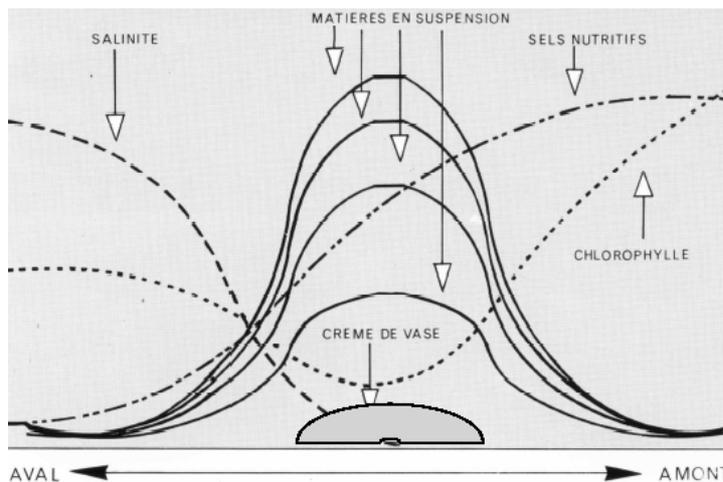


Figure 11. Structuration longitudinale typique de quelques paramètres physico-chimiques et de la chlorophylle dans les grands estuaires. D'après (Romana, 1994).

Les variations temporelles se font à plusieurs échelles. Les phénomènes peuvent être cycliques, calés sur des cycles lunaires, tidaux ou nycthémeraux. Ils peuvent être saisonniers. C'est le cas notamment de la température, du débit fluvial (qui influence directement la salinité et la turbidité) et de la qualité de l'eau (qui dépend du fonctionnement du bassin versant).

Les fluctuations saisonnières sont les plus remarquables, en particulier concernant le débit fluvial (donc la salinité et la turbidité) et la température. On note une saisonnalité spécialement marquée pour ce dernier paramètre (Figure 12).

En outre, il apparaît clairement que les caractéristiques physico-chimiques de l'estuaire ne sont pas indépendantes. La plupart d'entre elles sont directement liées aux débits fluviaux.

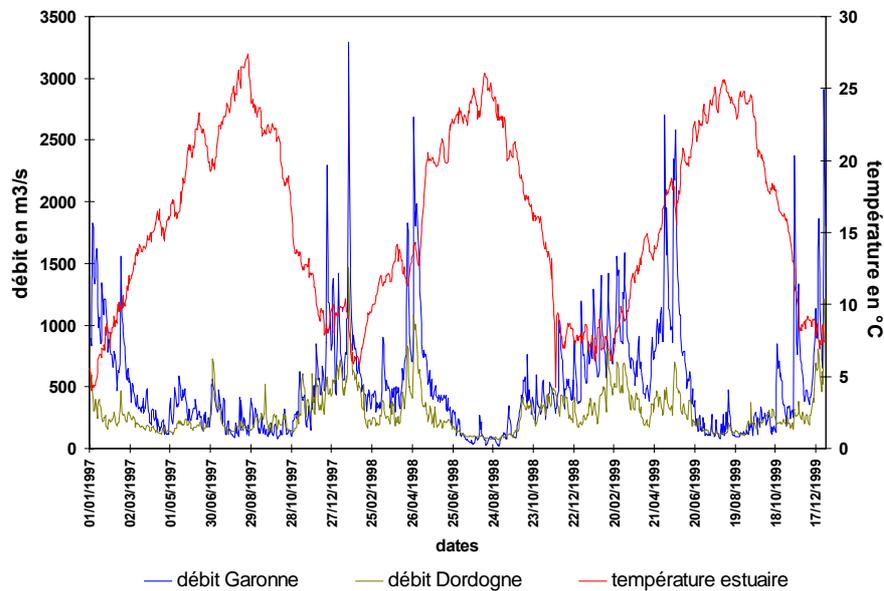


Figure 12. - Chronique de débit (données du PAB) et de température (données du CNPE du Blayais) dans l'estuaire de la Gironde entre janvier 1997 et décembre 1999.

2.2.5 Le contexte hydrosédimentaire

Le faciès sédimentaire de la Gironde peut être défini comme un faciès typique d'estuaire dominé à la fois par la marée et l'action des vagues. De plus l'estuaire de la Gironde est hypersynchrone mais il peut présenter des stratifications verticales importantes (notamment à l'aval) lors de conditions hydrologiques particulières comme des forts débits fluviaux ou des marées de mortes-eaux (Sottolichio, 1999). Il est qualifié de « partiellement mélangé ».

2.2.5.1 La distribution spatiale des faciès sédimentaires dans la Gironde

La carte de la nature des substrats dans l'estuaire présentée à la Figure 13 a été réalisée grâce aux données du Département de Géologie et d'Océanographie (DGO) de l'université de Bordeaux I. Elle est issue de l'analyse granulométrique de 642 échantillons collectés lors de 2 campagnes en 1998 et 1999.

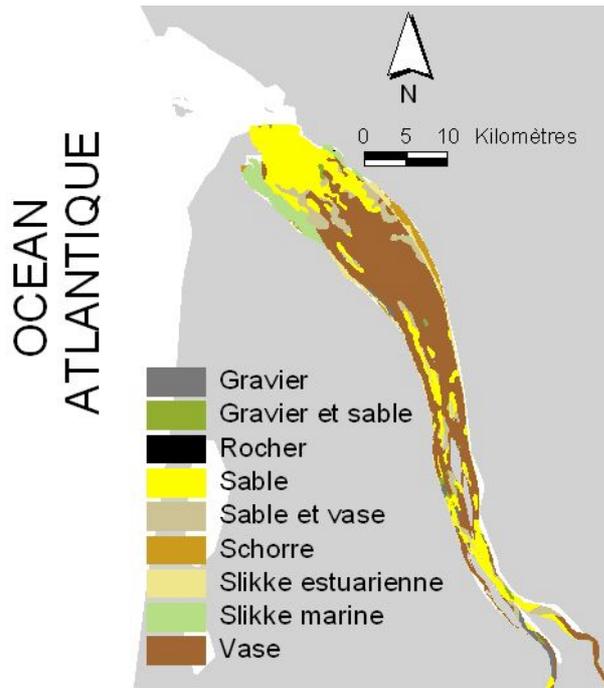


Figure 13. Distribution spatiale des faciès sédimentaires dans l'estuaire de la Gironde.

Tableau III. Proportion des différents faciès sédimentaires dans l'estuaire de la Gironde. Ils peuvent être regroupés par type : Intertidal (Slikke estuarienne et marine, Schorre), Rocheux, Doux (Vase, Sable et vase) ou Gravier-Sable (Gravier et sable, sable, gravier).

Substrat	%	Type	%
Slikke marine	7		
Schorre	3	Intertidal	14
Slikke estuarienne	4		
Rocher	0	Rocheux	0
Vase	54	Doux	62
Sable et vase	9		
Gravier et sable	1		
Sable	23	Gravier - sable	24
Gravier	1		

2.2.5.2 Les processus de maturation des estuaires

Selon Roy *et al.* (2001), tous les estuaires subissent un comblement mais à la différence d'un delta, ils subissent une intrusion des eaux marines qui prédomine sur le débit fluvial. Les différentes étapes de comblement représentent les étapes d'une évolution que l'on peut décrire comme la maturation d'un estuaire. La vitesse de remplissage de chaque vallée varie largement et dépend de ce qui est charrié par la rivière et des conditions hydrodynamiques qui transportent les sédiments jusqu'à l'embouchure de l'estuaire (Roy *et al.*, 2001).

Ces mêmes auteurs catégorisent les estuaires en fonction de leur régime d'ouverture qui détermine les échanges d'eau entre l'eau douce et la mer. Ce régime dépend de l'exposition à la houle et au vent, de la charge charriée par les rivières et des fluctuations climatiques. D'après cette classification, l'estuaire de la Gironde appartient à la subdivision des estuaires à dominante marine.

Ils ont une large embouchure qui permet une influence de la marée similaire à celle d'une baie. Ils ont une forme canalisée au niveau de l'estuaire macrotidal (Figure 14). Cependant, cette catégorie inclue également les estuaires avec des zones microtidales où le débit fluvial est localement plus important que la marée. Les courants de marée qui régissent la circulation des eaux estuariennes constituent le principal agent de la mobilité des sédiments. Il existe ainsi quatre phases de maturité, c'est-à-dire de comblement. Cela joue essentiellement sur la proportion des différents sédiments et donc la proportion des différents habitats. Ces quatre phases sont dans l'ordre croissant de comblement ; les phases dites « jeune », « intermédiaire », « semi-mature » et « mature ».

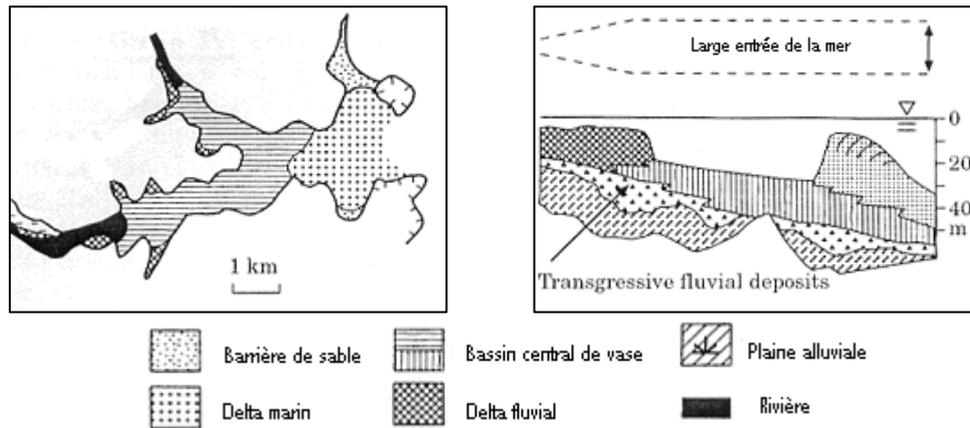


Figure 14. Morphologie des estuaires à dominante marine selon la classification de Roy *et al.* (2001). A gauche, répartition longitudinale des faciès. A droite, répartition verticale. COE = 'Cut-off embayments'

Plus on avance dans la maturité de l'estuaire et plus les zones delta marin, chenal et bassin central régressent (Figure 15). Le bassin central de vase n'est même plus présent dans le stade mature de l'estuaire.

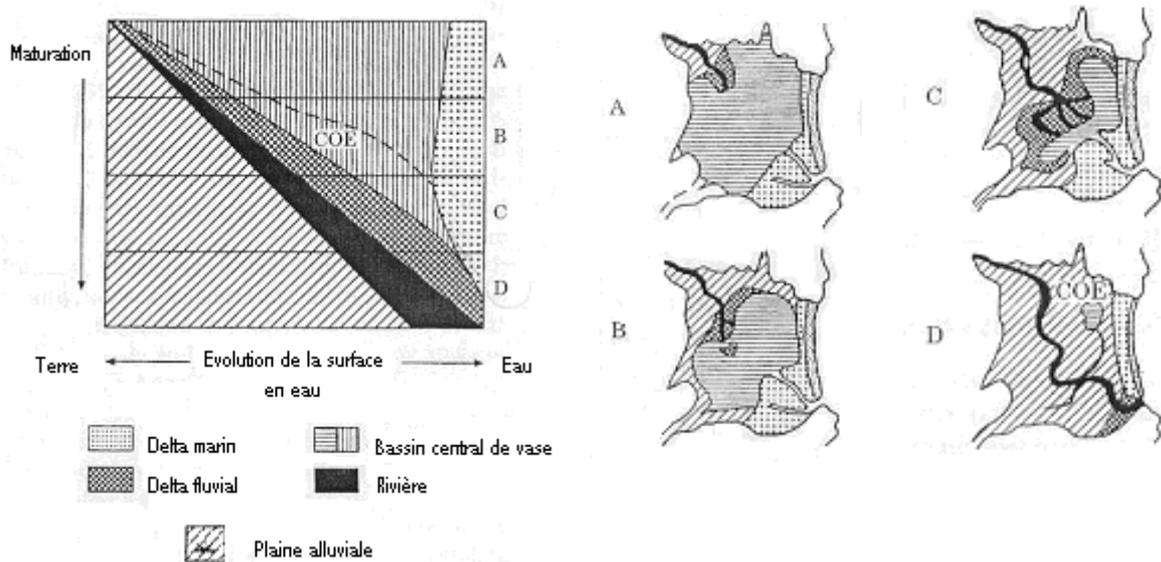


Figure 15. Evolution de la proportion des différentes zones d'un estuaire selon son stade de maturité. A : estuaire jeune ; B : estuaire intermédiaire ; C : estuaire semi-mature ; D : estuaire mature. D'après Roy *et al.* (2001)

La Gironde semble, selon cette classification, appartenir à la classe des estuaires intermédiaires avec un bassin central de vase très important. Le nombre d'habitats est donc relativement élevé même si le faciès sédimentaire vaseux est particulièrement important.

2.3 Les données disponibles sur l'ichtyofaune

L'estuaire de la Gironde est régulièrement échantillonné. Dans le cadre de ce travail nous avons utilisé les données recueillies suivant deux types de protocoles d'échantillonnages ayant recours à la mise en œuvre d'engins différents. Les campagnes TRANSECT sont effectuées pour la capture de la petite faune estuarienne. A l'inverse, pour les campagnes que nous nommons STURAT, l'engin est adapté à la capture d'individus de grande taille. Si dans les deux cas le maillage temporel est mensuel, le maillage spatial est quant à lui très différent (Figure 16).

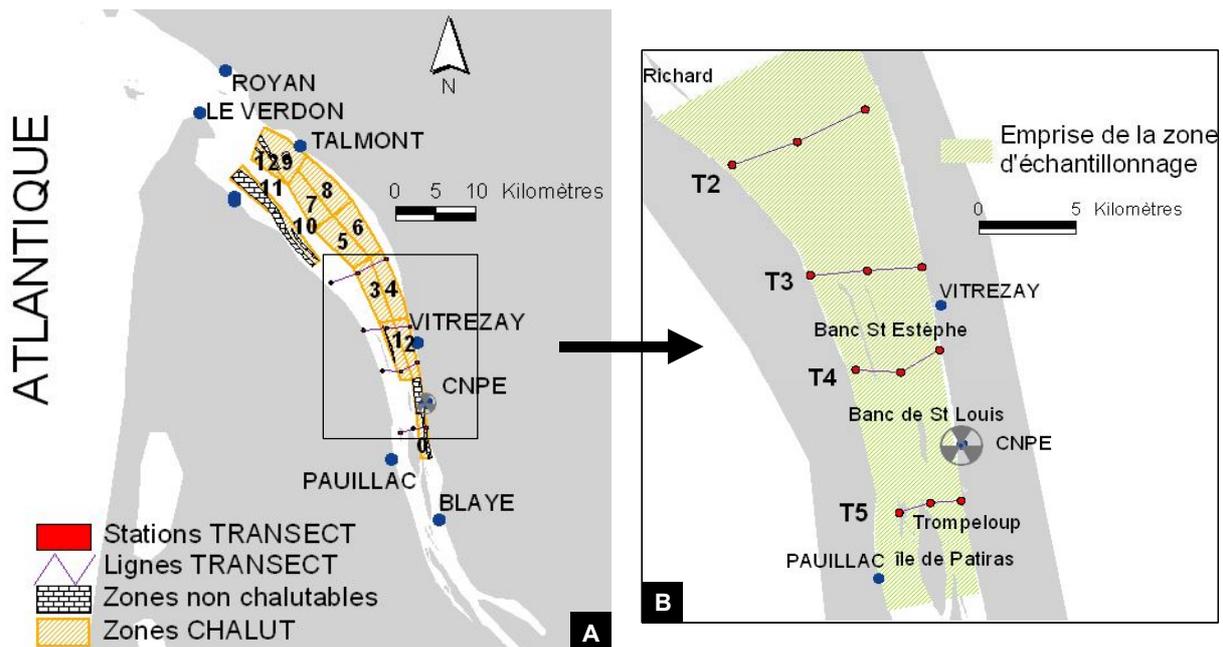


Figure 16. Localisation des zones d'échantillonnages STURAT (A) et TRANSECT (B) dans l'estuaire de la Gironde.

2.3.1 Les campagnes TRANSECT

Ces campagnes sont réalisées, depuis 1979, pour la surveillance de la petite faune estuarienne aux abords de la Centrale Nucléaire de Production d'Electricité (CNPE) du Blayais. Elles concernent essentiellement les espèces de petites tailles ou les stades jeunes d'espèces de plus grandes tailles. Elles couvrent un ensemble de stations et elles ont lieu de façon régulière, à raison d'au moins une fois par mois.

2.3.1.1 Le protocole actuel

Depuis 1991, les stations sont localisées sur 4 transects (numérotés de T2 à T5) répartis entre les PK 50 et 70 (Figure 16). Ces transects relient, sur une partie de l'estuaire, la rive Saintonge et la rive Médoc. Chaque transect comprend 3 stations distribuées de la même façon, une des stations se situant

près de chaque rive et la 3ème étant sur l'axe médian de l'estuaire. Pour chaque station, un prélèvement de surface et un prélèvement de fond sont réalisés. Chaque prélèvement dure 5 minutes, et est effectué de jour, entre la moitié du flot et l'étale de pleine mer. Les engins (Figure 17) sont poussés à contre courant.

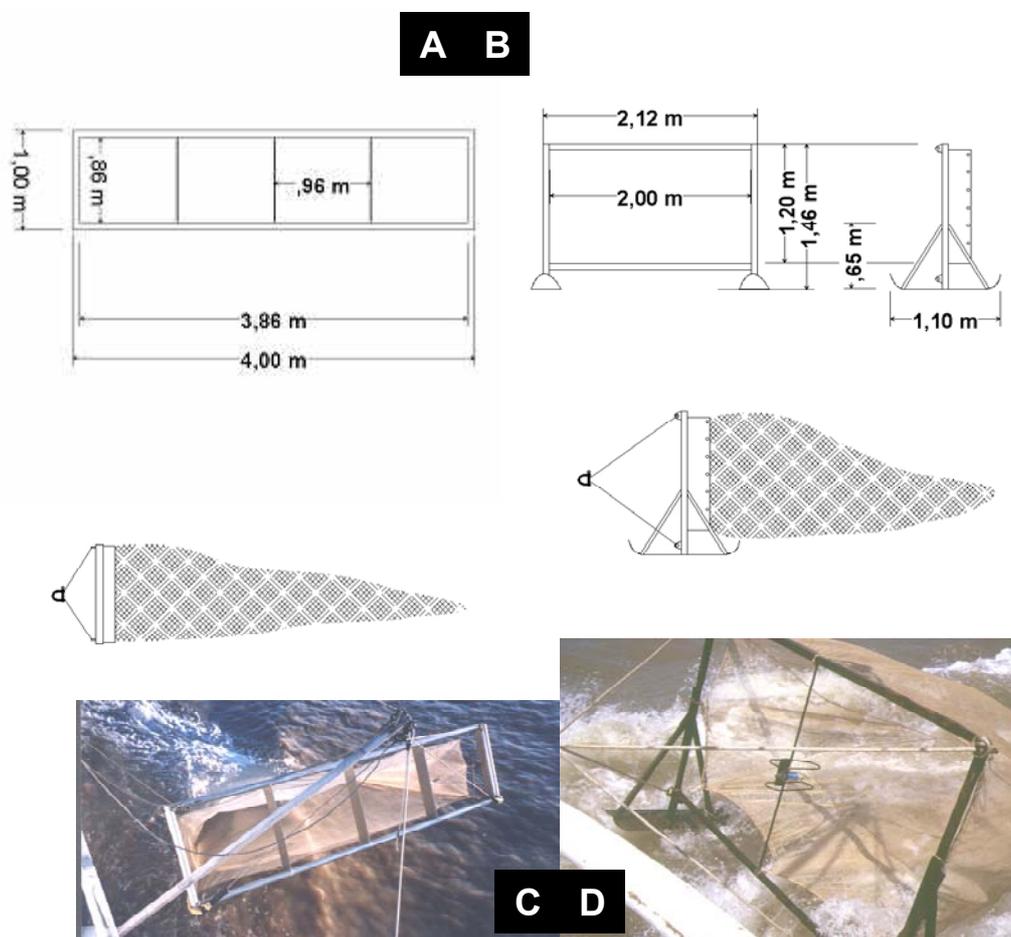


Figure 17. Description des engins d'échantillonnage utilisés lors des campagnes TRANSECT (A : cadre de surface, B : le traîneau suprabenthique, C : Vue du cadre d'échantillonnage de surface bâbord avant son immersion, D : vue du cadre arrière avant son immersion).

Pour les échantillonnages de surface, on utilise 2 cadres rectangulaires (parfois appelés « pibalours ») portés de part et d'autre du bateau (Cemagref, 1982 ; Albiges *et al.*, 1985). Leur section est de 4 m en largeur par 1 m en hauteur. Les filets de forme subconique ont une maille étirée de 18 mm dans la partie principale et de 2,8 mm dans la partie terminale (Elie & Rochard, 1994 ; Pronier & Rochard, 1998). Pour les échantillonnages de fond, on utilise un traîneau supra benthique avec un cadre métallique de 2,0 m x 1,2 m. Ce cadre est maintenu à l'aide de patins à 0,2 m du fond (Albiges *et al.*, 1985). Le maillage des filets est identique au maillage utilisé en surface.

L'emprise de la zone d'échantillonnage (calculée d'après Taverny, 1991) représente environ 190 km² soit près de 30% de l'estuaire marin (Figure 16). Les données sont archivées dans la base de données Cemagref GIRPOISS.

2.3.1.2 Bref historique du protocole

A l'origine, le protocole visait à effectuer un suivi de la répartition et de l'abondance des juvéniles d'espèces d'intérêt halieutique ou non à proximité immédiate de la centrale du Blayais selon un maillage spatio-temporel serré (Cemagref, 1982). Un ensemble de 5 stations (5 prélèvements de surface et 5 prélèvements de fond) était échantillonné à l'emplacement de l'actuel Transect 4.

Tableau IV. Récapitulatif des changements survenus dans le protocole d'échantillonnage TRANSECT. D'après Girardin, com. pers. t : durée de la pêche ; S/F : échantillonnages en surface et au fond

		1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	
Bateau	Ctgreg	■																							
	Vahiné	■																							
	Esturial	■																							
Engin	Cadre de Fond	■																							
	Pibalour 3,15 m ²	■																							
	Pibalour 4 m ²	■																							
Durée	moyenne (min.)	-	-	-	9,2	8,1	-	7,5	5,7	5,1	5,0	-	-	5,0	5,0	4,9	4,9	4,9	4,9	5,1	4,7	4,8	5,0	-	
S/F	simultanées	■																							
	décalées (>1 j)	■																							
Transect	T2	■																							
	T3	■																							
	T4	■																							
	T5	■																							
Prélèvements (n)	T2																								
	T3																								
	T4	S	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
		F	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
	T5																								
	S																								
	F																								
Marée	flot et jusant	■																							
	fin flot à début jusant	■																							
	mi-flot à étale	■																							
			■																						

La cadre de fond était identique à celui utilisé aujourd'hui mais la section des cadres de surface était plus petite (3,40 m x 1,50 m). Le maillage des filets était 2 fois plus serré (9 mm dans la partie principale et 1,4 mm dans la partie terminale). Pour une sortie donnée, le bateau était gréé pour pêcher soit en surface, soit au fond. Pour tenir compte de la marée, les échantillonnages étaient réalisés selon 4 phases : début et fin de jusant ; début et fin de flot. L'ensemble était répété si possible deux fois par mois. Deux jours étaient donc nécessaires pour réaliser l'ensemble des pêches de la quinzaine. La durée des prélèvements était d'une dizaine de minutes.

Ensuite, le protocole a plusieurs fois évolué entre 1979 et 2001 tant au niveau de la grille spatiale et temporelle que des engins utilisés (Tableau IV). Ces changements se sont répercutés sur le nombre de prélèvements effectués chaque mois (Tableau V).

Tableau V. Nombre de prélèvements effectués par mois et par année au cours des campagnes TRANSECT entre 1979 et 1998. Les nombres indiqués entre parenthèses correspondent aux prélèvements de fond.

	Jan.	Fev.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.	Total (Fond)
1979				58 (22)	45 (12)	71 (35)	47 (23)	45 (9)	55 (26)	60 (33)	72 (37)		453 (197)
1980		52 (17)	68 (31)	67 (33)	73 (37)	64 (36)	11 (0)		62 (32)	45 (16)	40 (5)	47 (30)	529 (248)
1981	65 (35)	22 (9)	34 (10)	20 (20)	25 (25)				39 (26)	38 (14)	72 (36)		315 (175)
1982	31 (22)	43 (23)	33 (9)	13 (13)	24 (10)	65 (33)	29 (5)	18 (4)	48 (20)	34 (24)	35 (11)		373 (174)
1983	18 (9)	18 (10)	7 (5)	9 (0)	35 (17)	35 (9)	36 (18)	54 (27)		36 (18)	34 (22)	22 (4)	304 (139)
1984	8 (8)	9 (0)	9 (9)	36 (18)	18 (9)		28 (19)	24 (7)	23 (15)	20 (10)	21 (11)	36 (18)	232 (124)
1985	36 (17)	32 (17)	36 (18)	36 (18)	26 (17)	36 (18)	34 (17)	35 (17)	25 (8)	18 (9)	32 (14)	26 (13)	372 (183)
1986	18 (9)	15 (6)	32 (16)		34 (17)	18 (9)	36 (18)	18 (9)	35 (17)	18 (9)	14 (8)	18 (9)	256 (127)
1987	36 (18)	15 (9)	32 (16)	26 (13)	36 (18)	35 (17)	35 (18)	18 (9)	36 (18)		18 (9)	18 (9)	305 (154)
1988			18 (9)		18 (9)	16 (8)		18 (9)	18 (9)		18 (10)	16 (8)	122 (62)
1989	8 (8)				23 (15)	27 (18)	17 (9)	25 (16)	27 (18)	27 (18)	37 (23)	35 (22)	226 (147)
1990	27 (18)	9 (9)		27 (18)	27 (18)	27 (18)	27 (18)	27 (18)	27 (18)	27 (18)	27 (18)	15 (12)	267 (183)
1991	24 (12)	23 (11)	24 (12)	24 (12)	24 (12)		24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	263 (131)
1992	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	14 (2)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	2 (1)	256 (123)
1993	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	288 (144)
1994	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	23 (12)	287 (143)
1995	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	23 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	287 (144)
1996	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	23 (12)	24 (12)		24 (12)	24 (12)	24 (12)	263 (132)
1997	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	288 (144)
1998		24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	24 (12)	21	24 (12)	24 (12)	261 (132)
Total	415 (228)	406 (195)	461 (219)	484 (251)	576 (300)	562 (285)	481 (242)	474 (221)	562 (291)	512 (265)	612 (300)	402 (209)	5947 (3006)

Malgré le changement de bateau survenu en 1993 avec le remplacement de la Vahiné par l'Esturial, on peut considérer que le protocole est stable depuis 1991. Pour cette raison, dans la suite du manuscrit, la période située entre 1991 et 1998 sera considérée comme une période de référence pour l'analyse des données.

2.3.1.3 Les données disponibles via le protocole TRANSECT

➤ Les données biologiques

Chaque échantillon de matériel biologique prélevé, correspondant à un prélèvement de fond ou de surface, est fixé (formaldéhyde à 10 %, tamponné au CaCO₃) et conditionné en bocaux sur le navire. Au laboratoire les spécimens sont identifiés⁴, triés par espèce et/ou écophase (0+, 1+, crevettes femelles ovigères, civelles d'anguilles), comptabilisées et pesées. Les échantillons sont conservés 5 ans pour d'éventuels compléments d'étude.

L'abondance absolue ou relative peut être exprimée en nombre ou en poids.

Pour chaque échantillon analysé, les effectifs spécifiques et globaux sont donc calculés et rapportés, le plus souvent, dans les expressions finales à 1000 m³ d'eau filtrée.

➤ Les données mésologiques

Parallèlement à l'échantillon de faune amené au laboratoire pour analyse on note : le coefficient de la marée, l'heure et de la durée du prélèvement et le volume d'eau filtré pendant la durée du trait⁵. La température de l'eau (°C), la conductivité (μ siemens/cm²), la salinité, la turbidité (FTU) et la teneur en oxygène dissous sont relevées et enregistrées sur chaque station à l'aide d'une sonde multiparamètres IDROMAR IM51-IM201 équipée du capteur de turbidité OBS3 de chez D&A Instrument company. Cette sonde, pilotée depuis la surface, permet l'enregistrement des paramètres au fond et en surface.

Dans la suite du manuscrit, le terme « prélèvement » pourra indépendamment être remplacé par « échantillon » ou « relevé ».

2.3.2 Les campagnes STURAT

L'échantillonnage au chalut est utilisé pour le suivi de la population d'esturgeons européens (*Acipenser sturio*) dans l'estuaire de la Gironde (Rochard *et al.*, 2001). C'est une espèce rare à l'échelle européenne (Rochard *et al.*, 1990). De ce fait, les campagnes d'échantillonnages STURAT entrent dans le cadre d'un programme européen Life Nature (Elie, 1997).

2.3.2.1 Le protocole

Ce type de campagnes a lieu, depuis 1994, sur une plus grande partie de l'estuaire allant de Meschers (PK 90) aux Callonges (PK 55). La surface échantillonnée dans le cadre de ce protocole représente

⁴ Les poissons ont été identifiés notamment à l'aide des ouvrages de Bauchot et Pras (1980), Quero (1984) et Wheeler (1978) ; les crustacés à l'aide de celui de Falciari et Minervini (1996).

⁵ Des débitmètres General Oceanics 2030 R placés à l'ouverture du cadre de surface bâbord et du cadre de fond permettent d'estimer le volume filtré lors de chaque trait et de ramener les captures à une unité de volume. Le volume filtré est calculé selon la formule : Volume = Surface du cadre x nombre de tour du débitmètre x constante des appareils. La constante des appareils utilisés actuellement est de 0,0263.

presque 2 fois l'emprise d'échantillonnage des campagnes TRANSECT (Figure 16). Chaque trait de chalut dure en moyenne 30 minutes et est réalisé sur 13 zones dont 3 ne sont échantillonnées qu'occasionnellement car elles nécessitent des conditions particulières d'hydrologie, et de météorologie. Mensuellement, une vingtaine de traits de chalut de fond est effectuée de jour, de flot et de jusant, avec ou contre le courant (Tableau VI). La vitesse est ajustée sur celui-ci. Les poissons autres que l'esturgeon sont recensés, comptés, mesurés et remis à l'eau (Elie, 1993, 1997).

L'engin est un chalut de fond à grande ouverture (maillage terminal 70 mm étiré, ouverture verticale 3 m et ouverture horizontale 13 m). Il est tracté à une distance située entre 75 et 100 m derrière le navire (Elie, 1997). La superficie de chaque trait de chalut est calculée en prenant la distance parcourue, mesurée au GPS, et la largeur théorique de l'ouverture du chalut (13 m). La valeur obtenue est exprimée en m².

Les données issues des campagnes STURAT sont archivées dans la base de données Cemagref CHALUT.

Tableau VI. Calendrier des campagnes STURAT. Nombre de traits de chalut effectués par an et par mois.

An	Jan.	Fev.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.	Total
1994						16	30			24		2	72
1995	30	13	48	12	32	45			24	52	23	3	282
1996	24	25	54	30	37	45	36	16				37	304
1997	20	18	35	25	15	15	26	14	22		14	11	215
1998	22	24	22	21	26	16	22	20	14	23		22	232
1999	17	22	23	26	6	22	13	15	1	21	16	16	198
Total	113	102	182	114	116	159	127	65	61	120	53	91	1303

2.3.2.2 Les données disponibles

➤ Les données biologiques

Les poissons étant comptés et mesurés, on dispose donc, pour chaque espèce, du nombre d'individus et de la taille de ceux-ci. L'abondance est, en général, rapportée à la surface exprimée en m².

Des biomasses peuvent être calculées en utilisant des relations taille-poids du type

$$W = a \cdot L^b$$

W est le poids en g, **L** est la longueur (en général la longueur totale sauf indication contraire) en cm et **a** et **b** sont des constantes caractéristiques de chaque espèce. A titre informatif, on fournit une liste de relations utilisables dans le cadre de la Gironde (Annexe I). La plupart sont issues de la banque de données www.fishbase.org.

➤ Les données mésologiques

Chaque trait est positionné dans l'espace (latitude et longitude) grâce au système GPS du navire. Le coefficient de la marée, l'heure la vitesse, le cap et la durée du prélèvement sont consignés pour chaque trait. La température de l'eau (°C), la conductivité (µsiemens/cm²), la salinité, la turbidité (FTU) et la teneur en oxygène dissous sont relevées et enregistrées sur chaque station à l'aide d'une sonde multiparamètres.

2.3.3 Limites des résultats obtenus.

Comme pour toutes les données d'échantillonnage, les résultats obtenus via les protocoles décrits précédemment sont susceptibles de dresser un portrait déformé du peuplement. Les limitations se situent essentiellement à 3 niveaux : au niveau de l'engin, au niveau de la zone échantillonnée et au niveau de la fenêtre temporelle d'échantillonnage.

(1) La première limite concerne les liens qui existent entre les engins utilisés et le reflet qu'ils donnent de l'abondance spécifique et de la structure de la population échantillonnée par rapport à l'abondance et la structure réelle de la population en place.

A ce sujet il faut d'abord signaler que les effectifs observés ne représentent en réalité que les abondances apparentes, qu'elles soient générales ou spécifiques. En effet, les engins utilisés pour les échantillonnages possèdent des niveaux de capturabilité qui sont variables selon :

- la morphologie des poissons capturés : il est évident que les anguilliformes, pour un maillage de filet donné, ont une capacité d'échappement supérieure à celle des poissons plats ; de même, les petits pélagiques type anchois, sardine ou sprat, sont probablement mal échantillonnés au chalut comme au haveneau.
- les stades biologiques des espèces inventoriées : par exemple, les anguilles en dévalaison ne disposent pas des mêmes possibilités d'évitement de l'engin (forte passivité) que des anguilles jaunes ; de même, les géniteurs d'aloses en migration anadrome, de par leur taille et leur capacité d'évitement, sont mal échantillonnés par le chalut lors des campagnes STURAT. Etant donné les maillages utilisés, les oeufs, les stades larvaires et post-larvaires de la plupart des espèces de poissons et de crustacés (flet, sole, mulot, gobie, éperlan, crevettes) ne sont pas inventoriés lors des campagnes TRANSECT ; de même, les juvéniles de la plupart des espèces de poissons ne sont pas capturés au chalut ;

D'autre part, des déformations de l'abondance d'une espèce par rapport à une autre sont aussi à envisager du fait de leurs différences de comportement vis à vis de l'engin (capacité d'enfouissement, déplacement en bancs ou vitesse de nage instantanée différentes qui impliquent des déplacements et des évitements différents).

On peut cependant admettre que l'échantillonnage est relativement bien standardisé : les engins utilisés capturent globalement de la même façon et font toujours les mêmes impasses sur une population donnée et sur l'ensemble du peuplement pour des conditions identiques d'utilisation.

(2) La deuxième limite vient du fait que les abondances dans un secteur déterminé ne reflètent pas nécessairement les abondances générales pour une cohorte ou pour une espèce donnée. Elles ne constituent le plus souvent que des indices. En effet, en zone de marée dynamique, l'estimation de l'abondance des espèces migratrices (ou transitant par l'estuaire) devrait se poser essentiellement sous la forme d'une estimation de flux et celle des espèces inféodées à la zone estuarienne (ou effectuant un long séjour) nécessite une réflexion approfondie notamment en terme d'interpolation entre les stations. Ainsi, lorsque des préférendums de localisation existent pour une espèce, ils peuvent être fluctuants d'une année à l'autre (modifications dues essentiellement aux changements de l'hydrologie annuelle du fleuve, mais également aux modifications sédimentaires). En outre, il convient de noter que, pour une gamme de taille donnée (ie pour un des deux protocoles), la couverture de l'estuaire n'est évidemment

que partielle et les préférendums de localisation peuvent tout simplement ne pas être inclus dans les zones échantillonnées.

(3) Enfin, la troisième limite se situe à l'échelle temporelle. Les échantillonnages sont groupés sur 3 ou 4 jours par mois et même en considérant qu'il n'y a pas eu d'interruption dans la fréquence mensuelle, cela signifie que les campagnes sont espacées de 1 à 4 semaines en général. Il n'est donc pas improbable de manquer un événement qui surviendrait entre 2 campagnes ou de sur-représenter un événement en l'échantillonnant deux fois à quelques jours d'intervalle. Plus généralement, la question de la durée des événements (présence en estuaire de certaines espèces, pics d'abondance) se pose.

D'un point de vue global, il semble raisonnable d'admettre que les deux protocoles donnent une image assez complémentaire et relativement large du peuplement ichthyofaunistique de l'estuaire tant au niveau de la gamme de tailles des poissons échantillonnées qu'à celui de la surface couverte dans l'estuaire. En particulier, le protocole STURAT permet d'explorer l'ensemble des secteurs halins. On peut légitimement considérer que l'image est juste en terme d'occurrence des espèces et d'abondance relative au niveau de la population. Les remarques précédentes et les travaux en cours sur la civelle (Beaulaton, com. pers.) conduisent cependant à rester prudent sur le deuxième point. Concernant l'abondance relative des différentes espèces, des problèmes se posent, notamment au niveau de la capturabilité différentielle des engins. Il est ainsi probable que les différents engins utilisés sous-échantillonnent les espèces (ou stades) benthiques de petit calibre et qu'il existe un problème sur la représentativité des stades pour les petites tailles. Aucune donnée quantitative ne nous permet de conclure sur ce point et on considère donc, en première approximation et pour la suite de l'analyse en général, que les données d'échantillonnages disponibles ne déforment pas sensiblement l'image du peuplement du point de vue de l'abondance relative des différentes espèces.

Cependant, suite à différents travaux, un faisceau d'indices concordants laissent à penser que le protocole STURAT ne permet pas d'extrapoler des abondances absolues dans l'ensemble du milieu. En particulier, il est impossible, à partir des données d'échantillonnage, d'estimer correctement des stocks de poissons dans l'estuaire.

Note :

Dans la suite du manuscrit, les termes TRANSECT ou CHALUT seront utilisés en référence aux données issues de la mise en œuvre des protocoles TRANSECT ou STURAT. On parlera ainsi de « données TRANSECT » ou de « zones CHALUT ».



LES ASSEMBLAGES ICHTHYOLOGIQUES DE L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE

Composition et typologie

CHAPITRE 3 - LES ASSEMBLAGES ICHTYOLOGIQUES DE L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE : COMPOSITION ET TYPOLOGIE

En bref...

L'estuaire de la Gironde apparaît comme un estuaire riche et diversifié avec 75 espèces de poissons recensées et une large gamme de guildes écologiques représentées. L'estuaire est avant tout un habitat transitoire. Peu d'espèces y accomplissent l'ensemble de leur cycle écologique et la plupart y effectue un séjour plus ou moins long afin de s'y reproduire, de s'y alimenter, de s'y réfugier, de croître ou de se préparer physiologiquement à la migration. D'un point de vue général, on peut décrire le peuplement de l'estuaire comme un peuplement à dominante d'espèces marines qui possède la particularité d'abriter une part relativement importante d'espèces amphihalines. En particulier, la part amphihaline de l'assemblage ichtyofaunistique de la Gironde est particulièrement remarquable. La Gironde est en effet le seul estuaire où l'on peut rencontrer les 11 espèces de migrateurs amphihalins caractéristiques de l'Europe de l'Ouest.

Cette vision du peuplement, si elle dépend probablement du milieu, de son contexte géographique et hydroclimatique, semble aussi vraisemblablement liée au niveau d'anthropisation et à l'histoire du système. Mais elle n'est vraisemblablement pas indépendante de l'échantillonnage mis en place pour décrire la faune piscicole.

3.1 Introduction

Dans ce chapitre, les assemblages ichthyologiques de l'estuaire de la Gironde sont décrits et caractérisés à une échelle globale. Pour cela, les données issues des deux protocoles d'échantillonnages régulièrement mis en œuvre dans l'estuaire sont utilisées. Elles sont analysées à plusieurs niveaux.

Dans un premier temps, il s'agit d'établir une première typologie écologique du peuplement de l'estuaire à travers une composition spécifique relativement exhaustive. Divers descripteurs peuvent être utilisés et notamment un découpage en guildes écotrophiques. Cette première caractérisation ne prend en compte ni le temps ni l'espace. Elle brosse un premier portrait du peuplement ichthyologique.

Cette typologie peut ensuite être comparée à celle d'autres estuaires européens sur lesquels des travaux similaires ont été menés afin d'en déduire des similarités et de mettre en évidence certaines caractéristiques des peuplements ichthyologiques propres aux estuaires européens en général. Le cas échéant, il s'agit d'expliquer les différences.

3.2 Composition et typologie du peuplement ichthyologique

On s'attache ici, en analysant un découpage en guildes écotrophiques, à caractériser l'utilisation de l'estuaire par l'ichtyofaune. Cette typologie du peuplement, pour peu que des données existent pour d'autres systèmes de même nature, peut permettre, comme cela a été fait notamment par Elliott et Dewailly (1995) et différents autres auteurs (Elliott & Ducrotoy, 1991) de comparer ces milieux sur la base de leur peuplement piscicole. Dans le cas de la Gironde, on s'intéresse aux espèces échantillonnées sur les périodes 1979-99 (données TRANSECT) et 1994-99 (données CHALUT).

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication concernant la typologie et l'analyse comparative des peuplements (Lobry *et al.*, 2003).

3.2.1 Descripteurs utilisés

3.2.1.1 Composition spécifique et fréquence

Les deux protocoles d'échantillonnage décrits au chapitre 2 permettent de construire la liste faunistique des espèces rencontrées dans l'estuaire. A chaque espèce, on peut associer sa fréquence d'occurrence dans les échantillons pour chacun des deux protocoles adoptés. On calcule un indice de fréquence IF.

$$IF = \frac{\text{nombre de fois où l'espèce est rencontrée}}{\text{nombre de prélèvements réalisés}}$$

On distingue 5 classes de fréquence en tenant compte de plusieurs classifications existantes (Tableau VII). Une première limite est placée à IF = 12,5%. Les espèces dont la fréquence d'occurrence dans les

échantillons est inférieure à 12,5% sont qualifiées de « rares » selon la terminologie de Bodenheimer (1955). Les espèces dont l'occurrence est inférieure à 50% des prélèvements sont qualifiées « d'accessoires » ($25% < IF < 50%$) ou « d'accidentelles » ($25% < IF$) selon Dajoz (1975). Celles dont la fréquence dans les échantillons est comprise entre 50 et 75% sont des espèces constantes pour Dajoz (1975). Les espèces dont l'indice de fréquence est supérieur à 50% sont qualifiées de permanentes pour Girardin *et al.* (2002). On qualifie de fréquentes les espèces pour lesquelles IF est supérieur à 75%. On associe ainsi les notions de fréquence et de constance sans réelle distinction.

Tableau VII. Description des classes d'indice de fréquence relative (IF) utilisées.

Classe	IF (%)	Qualificatif associé	Référence
-	0	absente	
+	≤ 12,5	rare	Bodenheimer, 1955
++]12,5 ; 50]	accessoire ou accidentelle	Dajoz, 1975
+++]50 ; 75]	constante (ou permanente)	Dajoz, 1975; Girardin <i>et al.</i> , 2002
++++	> 75	fréquente	

L'interprétation des indices de fréquence est une information de premier niveau qui devrait idéalement être complétée par une analyse des abondances. Cet indice a toutefois l'avantage d'être, par construction, insensible à la mesure des volumes filtrés par les engins mis en œuvre dans le cadre du protocole TRANSECT (Pronier & Rochard, 1998) ou des surfaces chalutées dans le cadre du protocole STURAT.

3.2.1.2 Découpage en guildes écotrophiques

Dans le même temps, nous avons classé les espèces de la Gironde suivant les caractéristiques définies notamment par Elliott et Dewailly (1995). D'autres auteurs ont proposé un tel découpage auparavant (Claridge *et al.*, 1986; Elliott *et al.*, 1988; Elliott & Taylor, 1989; Elliott *et al.*, 1990; Costa & Elliott, 1991; Hostens & Hamerlynck, 1994) mais Elliott et Dewailly (1995) est la référence la plus citée à ce sujet. Dans cet article, ces auteurs proposent un découpage en guildes écotrophiques (Tableau VIII) basé sur différents critères à la fois écologiques (la position dans la tranche d'eau, l'écologie, le type de reproduction, la préférence concernant le substrat) et trophiques (le type d'alimentation).

Tableau VIII. Définitions des différentes guildes d'après la terminologie utilisée par Elliott et Dewailly (1995).

Critères	Guildes
Ecologie	ER : espèces autochtones MA : espèces marines apparaissant irrégulièrement en estuaire CA : migrateurs amphihalins MS : espèces marines effectuant des migrations saisonnières en estuaire MJ : espèces marines dont les juvéniles effectuent des migrations saisonnières en estuaire FW : espèces dulçaquicoles
Distribution verticale	P : espèces pélagiques B : espèces benthiques D : espèces démersales
Substrat préférentiel	S : sable F : doux (sable, vase et/ou gravier) R : dur (rochers, cailloux) M : mixte ou varié V : végétation V peut être associé à S, F, R, M
Trophique	Selon que les poissons se nourrissent de (ou soient) PS : plancton IS : invertébrés FS : poissons IF : invertébrés et poissons CS : carnivores autres que PS, IS... OV : omnivores HC : poissons partiellement herbivores, partiellement carnivores...
Reproduction	V : vivipares W : ovovivipares O : ovipares avec: Op : oeufs pélagiques Og : oeufs gardés par les parents Ob : oeufs benthiques Os : oeufs cachés/gardés dans un nid Ov : oeufs déposés sur la végétation

Ces guildes, et en particulier les guildes écologiques, ont été utilisées à de nombreuses reprises dans différentes études sur les assemblages ichtyologiques estuariens en Europe, notamment sur l'Escaut (Maes *et al.*, 1997; Maes, 2000), l'Elbe (Thiel *et al.*, 1995) ou la Loire (Mathieson *et al.*, 2000). En juillet 2002, lors du congrès intitulé Estuarine and Lagoon Fish and Fisheries⁶, plus du quart des présentations traitaient des assemblages piscicoles en abordant au moins une fois la notion de guildes.

Le terme guildes est ici employé dans sa plus large acception. Il désigne alors un groupe d'espèces qui se ressemblent selon certains critères. On parle alors du groupe des espèces herbivores si l'on s'intéresse aux guildes trophiques ou du groupe des espèces vivipares si l'on s'intéresse aux guildes reproductrices. Un rapide retour sur la définition historique du concept de guildes (Simberloff & Dayan, 1991) permet cependant de s'apercevoir qu'à l'origine le terme est beaucoup plus restrictif : « A guild is defined as a group of species that exploit the same class of environmental resources in a similar way » (Simberloff & Dayan, 1991). Son utilisation s'est ensuite généralisée pour correspondre à la notion de «

⁶ voir les actes du colloque dans le numéro 61 du *Journal of fish biology*

groupe fonctionnel ». Ramade (1987) considère qu'une guildes est une sous-unité fonctionnelle d'un peuplement. Quoi qu'il en soit, les critères employés dans notre typologie et dans celles d'Elliott et Dewailly (1995) pour décrire les espèces ont le mérite de nous faire accéder d'une certaine façon à la notion d'utilisation de l'estuaire par les différentes espèces.

3.2.2 Résultats et interprétation

3.2.2.1 Composition spécifique du peuplement

Les deux bases de données d'échantillonnages que nous avons utilisées permettent de recenser 75 espèces de poissons en Gironde (Tableau IX)

Tableau IX. Espèces de poissons recensées dans l'estuaire de la Gironde. On fait apparaître leur appartenance aux différentes guildes définies par Elliott and Dewailly (1995). Pour la définition des abréviations, voir Tableau VIII. On fait apparaître leur fréquence (IF) dans les échantillons STURAT et TRANSECT (voir Tableau VII). DV : Distribution Verticale ; Troph. : Trophique ; Repro. : Reproduction.

Nom latin	Non français	IF		Ecologie	DV	Substrat	Troph.	Repro.
		STURAT	TRANSECT					
<i>Abramis brama</i>	Brème	+	+	FW	D	MV	CS	Ov
<i>Acipenser sturio</i>	Esturgeon européen	++	+	CA	D	S	IF	Ob
<i>Alosa alosa</i>	Alose vraie	++	++	CA	P	/	PS	Ob
<i>Alosa fallax</i>	Alose feinte	++	++	CA	P	/	CS	Ob
<i>Ameiurus melas</i>	Poisson chat	+	-	FW	B	F	HC	Ob
<i>Ammodytes tobianus</i>	Equille	-	+	ER	B	S	PS	Ob
<i>Anguilla anguilla</i>	Anguille	++	++	CA	B	F	CS	Op
<i>Argyrosomus regius</i>	Maigre	+++	+	MA	P	/	IF	Op
<i>Atherina presbyter</i>	Athérine	+	+	MJ	P	/	IF	Ov
<i>Barbus barbus</i>	Barbeau	+	-	FW	D	S	CS	Ob
<i>Belone belone</i>	Orphie	+	+	MS	P	/	IF	Ov
<i>Blicca bjoerkna</i>	Brème bordelière	-	+	FW	P	/	HC	Ov
<i>Carassius carassius</i>	Carassin	+	-	FW	P	/	OV	Ov
<i>Chelon labrosus</i>	Mulet lippu	+	-	MS	D	RV	CS	Op
<i>Ciliata mustela</i>	Mottelle à 5 barbillons	+	+	MS	B	M	IF	Op
<i>Clupea harengus</i>	Hareng	+	+	MJ	P	/	IF	Ob
<i>Conger conger</i>	Congre	+	-	MA	B	R	IF	Op
<i>Cottus gobio</i>	Chabot	-	+	FW	B	R	IF	Og
<i>Cyprinus carpio</i>	Carpe commune	+	+	FW	D	MV	OV	Ov
<i>Dasyatis pastinaca</i>	Pastenague	+	-	MS	B	F	IF	W
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Bar moucheté	++	++	MJ	D	M	IF	Op
<i>Dicentrarchus punctatus</i>	Bar franc	+	+	MJ	D	M	IF	Op
<i>Dicologlossa cuneata</i>	Séteau	+	-	MJ	D	S	IS	Ob
<i>Diplodus sargus</i>	Sar commun	+	-	MJ	D	MV	OV	Ob
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Anchois	+	++	MS	P	/	PS	Op
<i>Esox lucius</i>	Brochet	-	+	FW	D	MV	IF	Op
<i>Gadus morhua</i>	Morue	+	-	MJ	D	F	IF	Op
<i>Galeorhinus galeus</i>	Requin milandre	+	-	MA	D	S	IF	W
<i>Gambusia affinis</i>	Gambusie	-	+	FW	D	R	IS	W
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Epinoche	-	++	CA	P	/	IF	Og
<i>Gobius niger</i>	Gobie noir	-	+	ER	B	FV	CS	Ob
<i>Hippocampus hippocampus</i>	Hippocampe	-	+	MA	D	MV	IS	W

Nom latin	Non français	IF STURAT	IF TRANSECT	Ecologie	DV	Substrat	Troph.	Repro.
<i>Labrus bergyllta</i>	Vieille commune	-	+	MA	D	RV	IS	Os
<i>Lampetra fluviatilis</i>	Lamproie de rivière	+	+	CA	B	F	FS	Os
<i>Lepomis gibbosus</i>	Perche Soleil	-	+	FW	P	/	IS	Ov
<i>Liza auratus</i>	Mulet doré	+	-	MS	P	/	HC	Op
<i>Liza ramada</i>	Mulet porc	+++	++	CA	P	/	HC	Op
<i>Lophius piscatorius</i>	Baudroie	+	-	MA	B	M	FS	Os
<i>Merlangius merlangus</i>	Merlan	++	+	MJ	D	F	IF	Ob
<i>Merluccius merluccius</i>	Merlu	+	-	MA	D	M	FS	Op
<i>Mullus barbatus</i>	Rouget	+	-	MA	B	S	IF	Op
<i>Mullus surmuletus</i>	Surmulet	-	+	MA	B	R	IS	Op
<i>Nerophis ophidion</i>	Nerophis	-	+	ER	D	MV	IS	Og
<i>Osmerus eperlanus</i>	Eperlan	++	++	CA	P	/	IF	Ob
<i>Perca fluviatilis</i>	Perche	+	-	FW	P	/	CS	Ov
<i>Petromyzon marinus</i>	Lamproie marine	+	+	CA	B	F	FS	Os
<i>Platichthys flesus</i>	Flet	++++	+	ER	B	F	IF	Op
<i>Pleuronectes platessa</i>	Plie	+	-	MJ	B	F	IS	Op
<i>Pomatoschistus minutus</i>	Gobie buhotte	-	++++	ER	B	S	IS	Ob
<i>Psetta maxima</i>	Turbot	+	+	MJ	B	F	FS	Op
<i>Raja clavata</i>	Raie bouclée	++	-	MA	B	S	IS	Os
<i>Raja microocellata</i>	Raie mêlée	+	-	MA	B	F	IF	Os
<i>Raja naevus</i>	Raie fleurie	+	-	MA	B	F	IS	Os
<i>Raja undulata</i>	Raie brunette	+	-	MA	B	F	IF	Os
<i>Rutilus rutilus</i>	Gardon	+	+	FW	P	/	HC	Ov
<i>Salmo salar</i>	Saumon Atlantique	+	+	CA	P	/	CS	Os
<i>Salmo trutta</i>	Truite de mer	+	+	CA	P	/	CS	Os
<i>Sardina pilchardus</i>	Sardine	+	+	MS	P	/	CS	Op
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	Rotengle	-	+	FW	P	/	CS	Ov
<i>Scomber scombrus</i>	Maquereau	+	-	MA	P	/	IF	Op
<i>Scophthalmus rhombus</i>	Barbue	+	-	MJ	B	F	IF	Ob
<i>Solea lascaris</i>	Sole pole	+	-	MA	D	F	IS	Op
<i>Solea senegalensis</i>	Sole sénégalaise	+	-	MJ	D	F	IS	Ob
<i>Solea vulgaris</i>	Sole commune	+++	+	MJ	B	F	IS	Op
<i>Sparus aurata</i>	Dorade royale	+	-	MA	B	FV	OV	Ob
<i>Spondyliosoma cantharus</i>	Dorade grise	+	-	MJ	B	MV	OV	Og
<i>Sprattus sprattus</i>	Sprat	+	++	MS	P	/	PS	Op
<i>Stizostedion lucioperca</i>	Sandre	+	+	FW	D	R	IF	Ob
<i>Syngnathus rostellatus</i>	Syngnathe	-	+++	ER	B	SV	IS	Os
<i>Tinca tinca</i>	Tanche	-	+	FW	P	/	CS	Ov
<i>Torpedo marmorata</i>	Raie torpille marbrée	-	-	MA	B	S	IF	Os
<i>Trachurus trachurus</i>	Chinchard Commun	+	+	MA	D	S	IF	Op
<i>Trigla lucerna</i>	Grondin perton	+	-	MJ	D	F	IF	Ob
<i>Trisopterus luscus</i>	Tacaud	++	-	MJ	D	M	IF	Ob
<i>Umbrina cirrosa</i>	Ombre commune	+	+	MJ	D	SR	IF	Op

La Gironde apparaît donc comme un estuaire particulièrement préservé (Mauvais & Guillaud, 1994) compte tenu de sa richesse spécifique et de la diversité des types écologiques qu'il abrite. Il a la particularité d'abriter les 11 espèces de poissons migrateurs amphihalins classiquement et historiquement recensées en Europe de l'Ouest (anguille européenne, flet, mulet, lamproie marine, lamproie de rivière, esturgeon européen, saumon atlantique, truite de mer, éperlan, grande alose et alose feinte).

3.2.2.2 Typologie

L'abondance relative des différentes guildes (Figure 18) permet de s'apercevoir d'un certain nombre de choses. Très peu d'espèces (8%) accomplissent leur cycle écologique entièrement dans l'estuaire. De plus, parmi elles, seul le gobie buhotte est fréquent (Boigontier & Mounié, 1984). Cette relative pauvreté en espèces estuariennes peut sans doute être expliquée, pour partie, par les contraintes du milieu (marées, turbidité, fluctuations de salinité) sur le succès de la reproduction, de la ponte au développement larvaire (Thiel & Potter, 2001). Dans l'estuaire de la Gironde: 49% des espèces de poissons signalées sont présentes de façon temporaire et régulière. Il remplit un rôle trophique pour la plupart des migrants saisonniers ou occasionnels. On retrouve aussi la fonction de nourricerie caractéristique des estuaires (23% de migrants juvéniles). C'est notamment vrai pour les soles (*Solea vulgaris* et *S. senegalensis*) (Elie & Marchand, 1983). Certains auteurs évoquent aussi une fonction de protection des larves et des juvéniles vis à vis des prédateurs du fait de la turbidité de l'eau (Whitfield, 1996; Maes *et al.*, 1998; Maes, 2000; Costa *et al.*, 2002; Elliott & Hemingway, 2002). Or cette turbidité est particulièrement accentuée en Gironde. Tout ceci contribue à faire de cet estuaire essentiellement un univers de transition et de passage, une voie de migration. L'estuaire peut donc être considéré comme un habitat-clé transitoire (Gili, 2002). A ce concept on peut associer l'idée sous-jacente de co-évolution espèce-environnement. L'habitat n'est favorable que temporairement. Mais le temporaire est plus ou moins durable. Pour certaines espèces migratrices amphihalines comme le flet ou l'anguille, certaines fractions de population sont inféodées au système estuarien durant leur phase continentale. A l'inverse, des espèces comme l'aloise effectuent de très courts séjours en zone estuarienne.

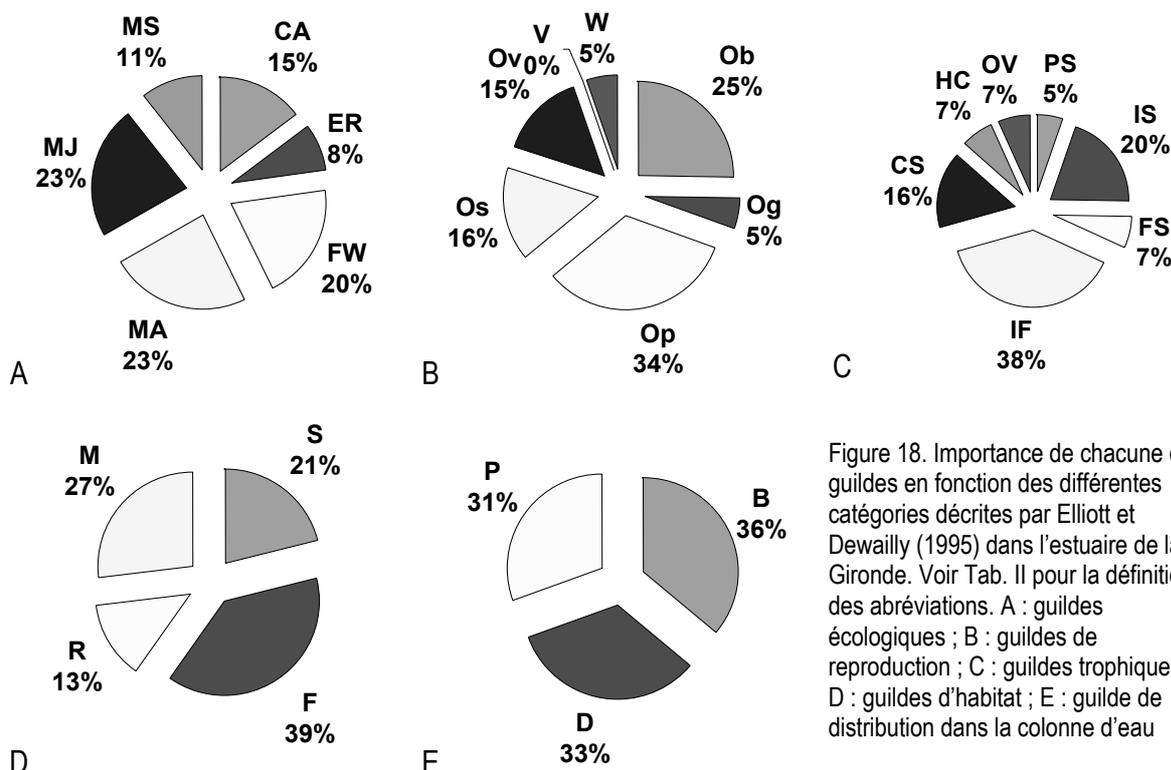


Figure 18. Importance de chacune des guildes en fonction des différentes catégories décrites par Elliott et Dewailly (1995) dans l'estuaire de la Gironde. Voir Tab. II pour la définition des abréviations. A : guildes écologiques ; B : guildes de reproduction ; C : guildes trophiques ; D : guildes d'habitat ; E : guildes de distribution dans la colonne d'eau

En outre, certains traits écologiques des assemblages sont révélateurs de la dimension physique et environnementale de l'estuaire. Ainsi, l'importance relative des espèces d'origine dulçaquicole renseigne sur le régime hydrologique du système Gironde – Garonne - Dordogne. Les forts débits, notamment en période de crues, sont certainement (pour partie) à l'origine de la présence accidentelle (le plus souvent) de ces espèces dans le milieu estuarien. Dans le même ordre d'idée, la turbidité

importante de la Gironde limite très fortement le développement de phytoplancton dans l'estuaire ; on trouve donc assez peu d'espèces planctonophages stricts. On se situe dans une logique d'appréhension des relations espèces-milieu.

3.2.2.3 Intérêts et limites de la typologie du peuplement

Même si le concept de « guildes » est ici un peu galvaudé, les critères employés pour décrire les espèces ont cependant le mérite de nous faire accéder, d'une certaine façon, à la notion d'utilisation de l'estuaire par les espèces sans toutefois entrer dans la précision que sous-entend l'emploi du terme « guildes ». De plus, l'assignation d'une caractéristique écophysologique à une espèce, comme cela est fait dans la présente étude, est éminemment subjective. Comme le soulignent Elliott et Dewailly (1995) dans leur article, cela nécessite de faire l'hypothèse que chaque espèce appartienne aux mêmes guildes dans tous les milieux où on la rencontre. Le classement effectué par les auteurs est donc critiquable mais il a le mérite de standardiser la démarche. Nous apportons donc cependant ici, dans un premier temps, quelques compléments sur les types écologiques des espèces que nous rencontrons en Gironde sans remettre en questions les résultats précédemment exposés (Tableau X ; Figure 19). Le flet est parfois considéré comme une espèce résidente en estuaire de part son écologie, son utilisation de l'interface eau douce – eau saumâtre et sa fréquence mais il effectue des migrations de reproduction dans les zones côtières adjacentes aux estuaires au niveau de l'isobathe des -30 m. C'est notamment le cas en Loire (Masson, 1987) et en Gironde (données non publiées). On peut donc le qualifier de migrateur amphihalal comme cela a été fait pour les estuaires du Forth et du Tage (Costa & Elliott, 1991).

On peut aussi discuter la résistance au temps de ce classement. Une espèce peut changer de guildes au cours de son développement ontogénique, au cours de l'année voire au cours de la journée. La prise en compte des dimensions spatiales et temporelles semble être une suite indispensable à ce travail. La notion de guildes elle-même est cependant particulièrement intéressante dans le contexte estuarien si l'on considère comme Ramade (1993) qu'une guildes est une sous-unité fonctionnelle d'un peuplement. Elle nécessite alors encore plus d'être temporellement et spatialement référencée dans un milieu de transition aussi fluctuant qu'un estuaire (en particulier la Gironde). Cela passe alors nécessairement par une visualisation au niveau de la population.

Tableau X. Guildes écologiques rencontrées dans l'estuaire de la Gironde. On ne fait apparaître ici que les espèces dont l'affectation dans les guildes a été modifiée par rapport à Tableau IX. Type 1 : type écologique d'après Elliott et Dewailly (1995) ; Type 2 : type écologique en Gironde

Nom latin	Nom français	Type 1	Type 2
<i>Ammodytes tobianus</i>	Equille	ER	M
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Epinocche	CA	FW
<i>Nerophis ophidion</i>	Nerophis	ER	M
<i>Platichthys flesus</i>	Flet	ER	CA
<i>Syngnathus rostellatus</i>	Syngnathe	ER	M

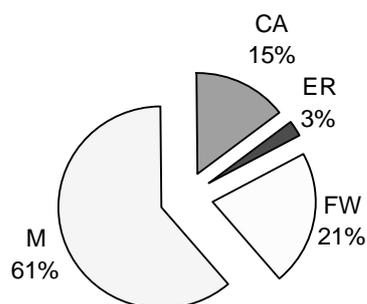


Figure 19. Guildes écologiques dans l'estuaire de la Gironde

Dans ce travail, on considère simplement qu'il s'agit d'une première approche de la notion de niche écologique au sens de Odum (1953), la niche pouvant être perçue comme la combinaison des différentes guildes. Elle nous donne la possibilité d'examiner 2 types de résultats : l'utilisation de

l'estuaire de la Gironde par les cortèges piscicoles et la place de la Gironde parmi ses voisins européens en regard de la composition de sa faune ichtyologique (cf. 3.3).

3.2.2.4 Occurrence des espèces et variabilité

La plupart des 75 espèces recensées dans la liste faunistique de l'estuaire de la Gironde (Tableau IX) sont rares (Mourand, 2000). 85% de ces espèces sont rares ou absentes dans les échantillons TRANSECT (Tableau XI) et elles sont 83% à l'être dans les échantillons CHALUT (Tableau XII). Parmi les espèces échantillonnées par chacun des 2 protocoles (*ie* l'ensemble des espèces auxquelles on soustrait les espèces absentes), près de 80% le sont avec un IF inférieur à 12,5% (76% pour le TRANSECT et 78% pour le CHALUT).

Tableau XI. Nombre d'espèces de chaque guildes écologique en fonction de leur indice de fréquence dans les échantillons TRANSECT. %1 : représentation de chaque IF en fonction des 75 espèces recensées dans l'estuaire. %2 représentation de chaque IF en fonction des espèces échantillonnées par le protocole.

Fréquence	CA	ER	FW	MA	MJ	MS	Total	%1	%2
- absentes	0	0	4	13	9	3	29	39	
+ rares	5	4	11	5	7	3	35	47	76
++ accidentelles	6	0	0	0	1	2	9	12	20
+++ constantes	0	1	0	0	0	0	1	1	2
++++ fréquentes	0	1	0	0	0	0	1	1	2
Total	11	6	15	18	17	8	75	100	100

Tableau XII. Nombre d'espèces de chaque guildes écologique en fonction de leur indice de fréquence dans les échantillons CHALUT. %1 : représentation de chaque IF en fonction des 75 espèces recensées dans l'estuaire. %2 représentation de chaque IF en fonction des espèces échantillonnées par le protocole.

Fréquence	CA	ER	FW	MA	MJ	MS	Total	%1	%2
- absentes	1	5	7	4	0	0	17	23	-
+ rares	4	0	8	12	13	8	45	60	78
++ accidentelles	5	0	0	1	3	0	9	12	16
+++ constantes	1	0	0	1	1	0	3	4	5
++++ fréquentes	0	1	0	0	0	0	1	1	2
Total	11	6	15	18	17	8	75	100	100

La signification de la rareté d'une espèce dépend de différents et nombreux facteurs (Mourand, 2000). Ainsi, la fréquence des espèces dans les échantillons des deux protocoles n'est pas indépendante du type écologique (test χ^2 : $p < 0,05$). Par exemple, globalement, les espèces d'origine dulçaquicole sont rares. Ceci s'explique par le fait que les prélèvements ont lieu dans la partie salée de l'estuaire même si parfois, en période de crue, une large partie des eaux de l'estuaire marin est fortement dessalée voire douce. La présence de certaines espèces dans l'estuaire peut être envisagée comme directement liée à l'existence de crues lors des mois précédents la capture (tanche, brochet, rotengle). Pour des espèces dont la présence intempestive ne peut, de façon simple, être expliquée, il convient de ne pas écarter la part de hasard dans la cause de leur présence.

Tableau XIII. Classement des espèces dont l'indice de fréquence (IF) dans les prélèvements de chacun des protocoles est supérieur à 1%. A noter que les anguilles échantillonnées dans le cadre de CHALUT sont plutôt au stade sub-adulte et que les anguilles échantillonnées dans le cadre de TRANSECT sont plutôt des post larves et des anguillettes.

	Protocole	Rang	Nom latin	Nom français	IF	Ecologie	Distribution
Chalut		1	<i>Platichthys flesus</i>	Flet	82,00	CA	B
		2	<i>Liza ramada</i>	Mulet porc	72,22	CA	P
		3	<i>Argyrosomus regius</i>	Maigre	55,95	MA	P
		4	<i>Solea vulgaris</i>	Sole commune	52,97	MJ	B
		5	<i>Dicentrarchus labrax</i>	Bar franc	36,70	MJ	D
		6	<i>Merlangius merlangus</i>	Merlan	34,19	MJ	D
		7	<i>Anguilla anguilla</i>	Anguille	29,03	CA	B
		8	<i>Alosa fallax</i>	Alose feinte	27,54	CA	P
		9	<i>Alosa alosa</i>	Alose vraie	23,40	CA	P
		10	<i>Raja clavata</i>	Raie bouclée	17,61	MA	B
		11	<i>Trisopterus luscus</i>	Tacaud	16,43	MJ	D
		12	<i>Osmerus eperlanus</i>	Eperlan	15,34	CA	P
		13	<i>Acipenser sturio</i>	Esturgeon européen	13,15	CA	D
		14	<i>Ciliata mustela</i>	Mottelle à 5 barbillons	11,03	MS	B
		15	<i>Sprattus sprattus</i>	Sprat	10,41	MS	P
		16	<i>Dicentrarchus punctatus</i>	Bar moucheté	8,06	MJ	D
		17	<i>Trigla lucerna</i>	Grondin perlon	5,95	MJ	D
		18	<i>Barbus barbuis</i>	Barbeau	4,07	MA	B
		19	<i>Conger conger</i>	Congre	3,68	FW	D
		20	<i>Solea senegalensis</i>	Sole sénégalaise	3,13	MJ	D
		21	<i>Petromyzon marinus</i>	Lamproie marine	2,82	MS	B
		22	<i>Engraulis encrasicolus</i>	Anchois	2,66	CA	P
		23	<i>Umbrina cirrosa</i>	Ombrine commune	1,88	MJ	D
		24	<i>Clupea harengus</i>	Hareng	1,41	MJ	P
		25	<i>Psetta maxima</i>	Turbot	1,25	MJ	B
		26	<i>Trachurus trachurus</i>	Chinchard commun	1,02	MA	D
Transect		1	<i>Pomatoschistus minutus</i>	Gobie buhotte	85,75	ER	B
		2	<i>Syngnathus rostellatus</i>	Syngnathe	56,43	MS	B
		3	<i>Anguilla anguilla</i>	Anguille	43,70	CA	B
		4	<i>Osmerus eperlanus</i>	Eperlan	42,08	CA	P
		5	<i>Alosa fallax</i>	Alose feinte	38,86	CA	P
		6	<i>Liza ramada</i>	Mulet	37,60	CA	P
		7	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Epinoche	27,20	FW	P
		8	<i>Engraulis encrasicolus</i>	Anchois	26,74	MS	P
		9	<i>Dicentrarchus labrax</i>	Bar franc	23,67	MJ	D
		10	<i>Alosa alosa</i>	Alose vraie	21,26	CA	P
		11	<i>Sprattus sprattus</i>	Sprat	20,88	MS	P
		12	<i>Platichthys flesus</i>	Flet	10,67	ER	B
		13	<i>Solea vulgaris</i>	Sole	5,12	MJ	B

Parmi les 58 espèces capturées au CHALUT, seules 26 (45%) ont une fréquence d'occurrence supérieure à 1% (Tableau XIII). Sur les 46 espèces recensées via le protocole TRANSECT, seules 13 (28%) ont un IF supérieur à 1%. Ces espèces peuvent être considérées comme les plus caractéristiques de l'estuaire. On retrouve donc essentiellement des espèces résidentes (gobie) ou assimilées (flet et syngnathe), des espèces qui utilisent l'estuaire comme zone de nurricerie pour les juvéniles (sole, bar, merlan) et un prédateur qui utilise l'estuaire comme zone d'alimentation (maigre). Viennent ensuite les migrants amphihalins, notamment les anguilles (y compris au stade civelle dans les échantillons TRANSECT) et les aloses. Selon l'engin d'échantillonnage utilisé, le sprat, l'anchois ou

l'éperlan apparaissent fréquents ou pas mais on peut aussi les considérer comme des espèces représentatives. On retrouve toutes ces espèces dans la plupart des estuaires d'Europe de l'Ouest, du Forth au Tage. Globalement, la composition spécifique diffère peu au niveau des espèces principales, à quelques exceptions près. Hormis quelques-unes comme le maigre ou l'ombrine, elles figurent généralement parmi les plus fréquentes dans toutes les zones, le flet en tête. Il est intéressant de constater que dans les estuaires de Grande-Bretagne tels que le Forth (Elliott & Taylor, 1989), la Severn (Claridge *et al.*, 1986) ou le Tyne (Pomfret *et al.*, 1991) ou sur l'Escaut oriental (Hamerlynck & Hostens, 1994), le merlan et le hareng prennent place en meilleure position dans le classement. On voit même apparaître la morue parmi les espèces les plus fréquentes dans ces estuaires. Ces espèces sont plutôt nordiques et la Gironde se situe plutôt au sud de leur aire de répartition qui est plutôt centrée sur la Manche et la Mer du Nord. Comme c'est le cas pour l'éperlan aujourd'hui (Pronier & Rochard, 1998), ces espèces ont tendance à être présentes de façon sporadique dans l'estuaire de la Gironde. A l'inverse, le maigre est présent dans l'estuaire du Tage (Costa & Elliott, 1991) et de la Gironde mais ne fait pas partie de la liste ichtyofaunistique de l'estuaire de la Loire (Elie & Marchand, 1983). Les côtes charentaises au nord de l'estuaire constituent probablement la limite nord de son aire de répartition (Quero & Vayne, 1987). Quelques écarts dans les compositions spécifiques et les fréquences sont donc, semble-t-il, dus à une répartition biogéographique différentes des espèces selon un axe latitudinal. Cette hypothèse est notamment avancée par Henderson (1989) à propos de la Grande-Bretagne et par Elliott et Dewailly (1995) à propos de l'Europe de l'Ouest. Le principal critère discriminant serait ainsi un critère de température. Ceci est en accord avec les changements récents dans la structure des communautés que l'on a attribué au réchauffement global sur le Tage, par exemple, avec l'augmentation de l'abondance du maigre ou de la daurade royale et la diminution de l'abondance du flet et de la motelle (Cabral *et al.*, 2001) ou que l'on soupçonne dans la Gironde avec les fluctuations d'abondance de l'éperlan (Pronier & Rochard, 1998) et l'arrivée depuis quelques années des ombrines communes *Umbrina cirrosa* et du large *U. canariensis*.

Ainsi, considérant simplement cet indice de fréquence et quelques comparaisons, il semble bien que la composition spécifique du peuplement connaisse certaines différences d'une zone géographique à une autre, des aires septentrionales aux aires méridionales. Qu'en est-il réellement des fonctionnalités ? Dans le cadre d'une comparaison à une échelle relativement large comme celles qui peuvent être menées dans le cadre de la DCE, la nécessité de dépasser le niveau strictement systématique pour envisager la dimension fonctionnelle des espèces peut se traduire par l'utilisation de la notion de guildes (Ramade, 1987, 1993).

3.3 Comparaison avec d'autres estuaires européens

En 1995, Elliott et Dewailly publient une étude comparative de 17 grands estuaires européens parmi les plus caractéristiques de la façade ouest (Figure 20). Compte tenu des différences dans la composition ichtyofaunistique des différents milieux, une partie de l'analyse repose sur la comparaison des assemblages basée sur un découpage en guildes écotrophiques comme présenté ci-dessus.

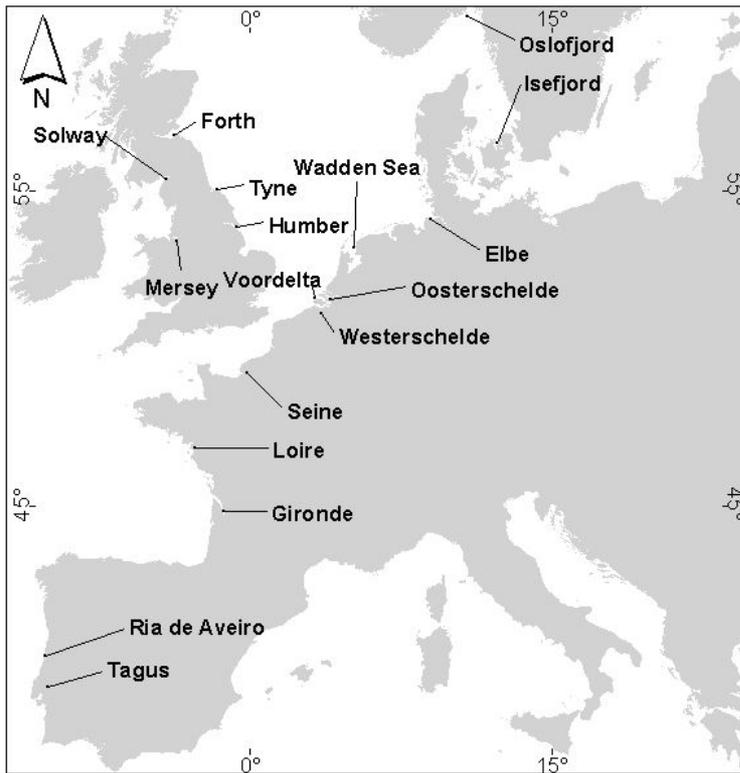


Figure 20. Localisation des 17 estuaires décrits par Elliott et Dewailly (1995). Pour la présente étude, nous faisons apparaître la Gironde et la Seine.

La typologie obtenue pour l'estuaire de la Gironde peut donc être comparée avec celles des 17 estuaires européens construites par Elliott et Dewailly (1995). On peut également, comme ces derniers, avoir recours à des techniques de classifications pour analyser les ressemblances entre estuaires.

3.3.1 Données et méthodes utilisées

3.3.1.1 Données

Les données concernant la typologie des 17 estuaires européens sont issues d'Elliott et Dewailly (1995). Il s'agit d'une synthèse de données issues de différentes études et obtenues au moyen de protocoles d'échantillonnage divers et non standardisés (Tableau XIV).

Tableau XIV. Résumé des méthodologies d'échantillonnage employées pour chacun des sites. D'après Elliott et Dewailly (1995). Fréq. : fréquence d'échantillonnage ; Nb : nombre de stations d'échantillonnage ; RS : richesse spécifique.

Site	Nom français	Pays	Période	Fréq.	Nb	Engins	RS
Tagus	Tage	Portugal	1976-91	mensuelle	6	chalut à perche	45
Ria de Aveiro	Ria de Aveiro	Portugal	1987-88	mensuelle	10	senne avec poche	55
El Abra	El Abra	Espagne	1989-93	annuelle	7	chalut à perche	23
Loire	Loire	France	1981-82	mensuelle	~15	chalut à perche	36
Oosterschelde	Escaut oriental	Pays-Bas	1989	mensuelle	12	chalut à perche	39
Westerschelde	Escaut occidental	Pays-Bas	1989	mensuelle	14	chalut à perche	33
Voordelta	Voordelta	Pays-Bas	1989	mensuelle	22	chalut à perche	40
Wadden (NL)	Wadden (NL)	Pays-Bas	1931-78	variée	?	chalut à perche, verveux	94
Wadden (G)	Wadden (G)	Allemagne	1931-78	variée	?	chalut à perche, verveux	67
Elbe	Elbe	Allemagne	1989-92	mensuelle	11	cadre, chalut à panneaux	62
Isefjord	Isefjord	Danemark	1940-70	?	110	lignes commerciales, chalut à perche	70
Oslofjord	Oslofjord	Suède	1981-82	mensuelle	2	senne de rivage	40
Forth	Forth	Royaume-Uni	1985-89	mensuelle	11	cadre, chalut à perche (Agassiz trawl)	43
Tyne	Tyne	Royaume-Uni	1982-89	9 fois/an	6	chalut à perche	32
Humber	Humber	Royaume-Uni	1992-93	trimestrielle	14	chalut à perche	26
Solway	Solway	Royaume-Uni	1992-93	trimestrielle	?	cadre, senne de rivage, tamis	22
Mersey	Mersey	Royaume-Uni	1981	?	4	chalut à perche, filtres centrale	51

3.3.1.2 Distance de Bray-Curtis et classification

Dans un premier temps, nous avons utilisé la même méthode que ces auteurs en ajoutant la Gironde à leur classification. La technique repose sur le calcul d'une matrice de distances inter-estuariennes basée sur le coefficient de Bray-Curtis (Legendre & Legendre, 1984). Le but est de mesurer la ressemblance entre les objets de l'étude (les estuaires) et non pas entre les descripteurs (les guildes). Il s'agit donc d'une analyse en mode dit Q (Legendre & Legendre, 1984). La **distance de Bray-Curtis** (D_{14} selon la terminologie de Legendre) appelée aussi "pourcentage de différence" est en fait la version sous forme de distance de l'indice de similarité de Steinhaus (S_{17}) : $D_{14} = 1 - S_{17}$. La distance de Bray-Curtis est une semimétrique (*ie* elle ne satisfait pas l'axiome de l'inégalité triangulaire) qui convient tout à fait lorsqu'il s'agit d'effectuer des calculs de distance sur des pourcentages.

Pour deux objets x_1 et x_2 caractérisés par les descripteurs y_{i1} et y_{i2} , le coefficient de distance de Bray-Curtis s'écrit :

$$D_{14}(x_1, x_2) = \frac{\sum_{i=1}^n |y_{i1} - y_{i2}|}{\sum_{i=1}^n (y_{i1} + y_{i2})}$$

On effectue le calcul pour tous les estuaires pris 2 à 2. A partir de la matrice triangle et symétrique ainsi obtenue, on construit un dendrogramme par groupement selon l'association moyenne (group average sorting en anglais). Cette méthode est aussi appelée UGMA par certains auteurs (Legendre & Legendre, 1984). Legendre et Legendre la décrivent ainsi : « Elle calcule la moyenne arithmétique de la distance entre l'objet que l'on veut admettre dans un groupe et chacun des membres du groupe ou entre tous les membres de deux groupes sur le point de fusionner. Dans le calcul de l'association moyenne, tous les objets se voient attribuer le même poids. Le regroupement procède par agglomération à mesure que l'on relâche le critère de similarité. »

Dans la suite de ce travail, nous utiliserons l'appellation BC pour faire référence à cette méthode.

3.3.1.3 Classification ascendante hiérarchique sur facteurs

En parallèle, nous effectuons une classification ascendante hiérarchique sur facteurs (CAH). Cette technique permet de réaliser la classification hiérarchique d'un ensemble d'individus x_i (ici les estuaires) caractérisés par leurs premières coordonnées factorielles créées par une procédure d'analyse factorielle. Le critère d'agrégation utilisé est le critère de Ward qui minimise l'inertie intra-classes (ce qui revient à maximiser l'inertie interclasse).

$$I_{intra} = \sum_{q=1}^s \sum_{i=1}^{n_q} m_i |x_i - g_q|^2 ; I_{inter} = \sum_{q=1}^s m_q |g_q - g|^2$$

Les éléments à classer sont donc les centres g_q des groupements stables retenus et pondérés par leurs effectifs. Chaque individu x_i a une masse m_i . Il y a n_q individus dans chacune des q classes. Au départ, on a une partition en n classes, chaque classe étant composée d'un seul objet (partition la plus fine). On agrège, itérativement, à chaque pas, les deux classes d'objets optimisant le critère d'agrégation jusqu'à obtenir une seule classe composée de tous les objets (la partition la moins fine).

On s'attache à comparer les résultats des deux méthodes (BC et CAH) afin de tester la résistance de la classification obtenue à la technique employée.

3.3.2 Comparaisons

Si l'on compare la proportion d'espèces en Gironde dans chacune des guildes à la proportion moyenne \pm écart-type de celles des 17 estuaires, on constate certaines disparités (Figure 21). Ces proportions moyennes basées sur les valeurs observées dans les 17 estuaires étudiées par Elliott et Dewailly (1995) sont qualifiées par les auteurs de proportions caractéristiques pour un estuaire européen « typique » ou « moyen ». Les différences sont considérées comme significatives lorsque la valeur pour la Gironde est différente de la moyenne \pm écart-type pour l'estuaire européen « moyen ».

- Sur le plan de l'écologie, la part relative des espèces strictement estuariennes est nettement moindre en Gironde que dans les autres estuaires européens. A l'inverse, la proportion d'espèces dulçaquicoles est plus importante.
- Au niveau de la reproduction, on ne recense aucune espèce vivipare en Gironde tandis que les proportions d'espèces ovovivipares et d'espèces qui possèdent des œufs protégés sont relativement plus grandes que dans un estuaire européen « moyen ».
- On constate que la part des espèces dont le régime alimentaire est exclusivement composé d'invertébrés est moindre que dans les autres estuaires tandis que la proportion d'omnivores est plus conséquente.
- La catégorie « substrat » est particulièrement homogène et la Gironde ne se distingue pas de la moyenne des autres estuaires.

- Au niveau de la distribution verticale, notre échantillonnage fait apparaître plus d'espèces pélagiques et démersales en Gironde qu'ailleurs en Europe et proportionnellement moins d'espèces benthiques.

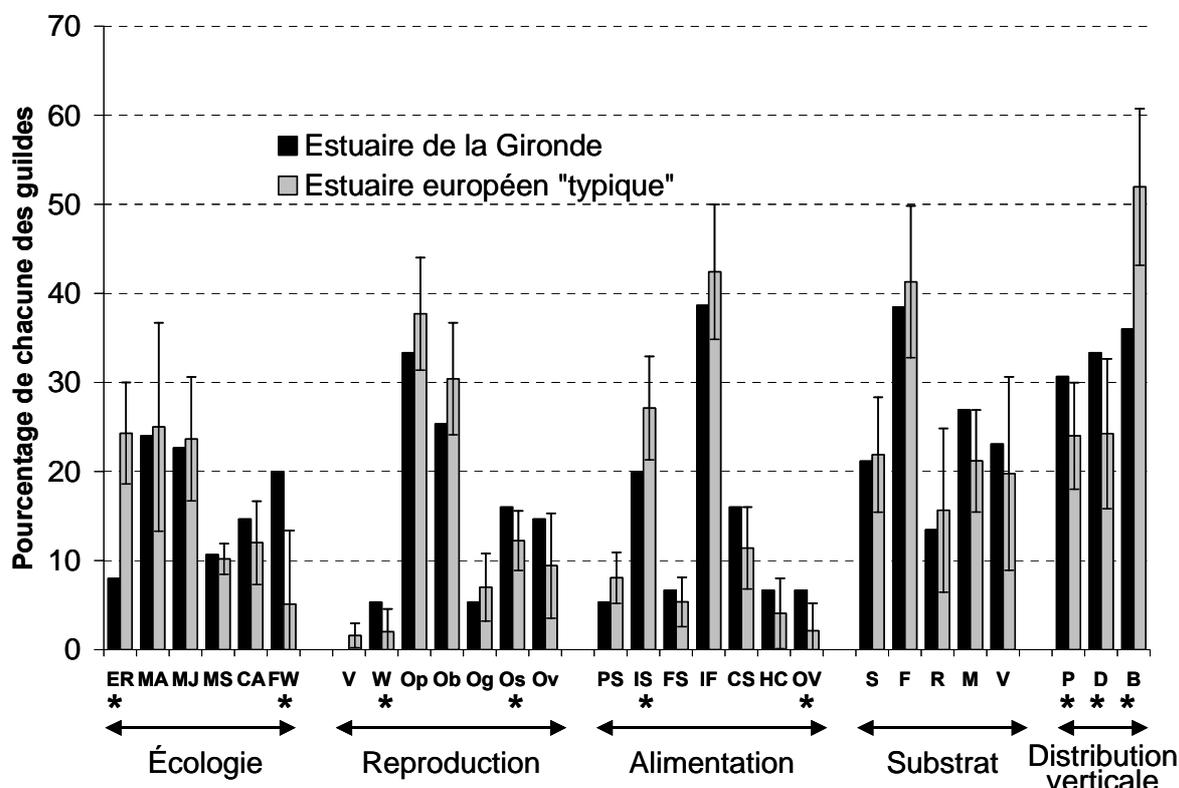


Figure 21. Comparaison de la typologie de peuplement obtenue en Gironde avec celle d'un estuaire européen typique décrit par Elliott et Dewailly (1995). L'astérisque indique les différences significatives.

3.3.3 Classification des estuaires en fonction de leur peuplement ichthyologique

Au regard de la classification qu'ils obtenaient, Elliott et Dewailly (1995) distinguaient 3 grands groupes (Figure 22), le Solway mis à part : un groupe constitué des estuaires de la zone deltaïque hollandaise (Oosterschelde, Westerschelde, Voordelta) et du Humber, un groupe comprenant les estuaires français et ibériques et un groupe décrit comme représentatif de la zone boréale Nord-Ouest européenne. Les auteurs évoquaient alors, sans parler de gradient, une structuration des assemblages piscicoles reflétant de fortes différences latitudinales ou au moins régionales du même ordre que celles évoquées plus haut sur l'occurrence des espèces.

La classification effectuée sur la typologie du peuplement des 17 estuaires plus la Gironde est peu différente. Elle permet de différencier 4 groupes sans compter le Solway et El Abra qui se distinguent nettement du reste (Figure 22).

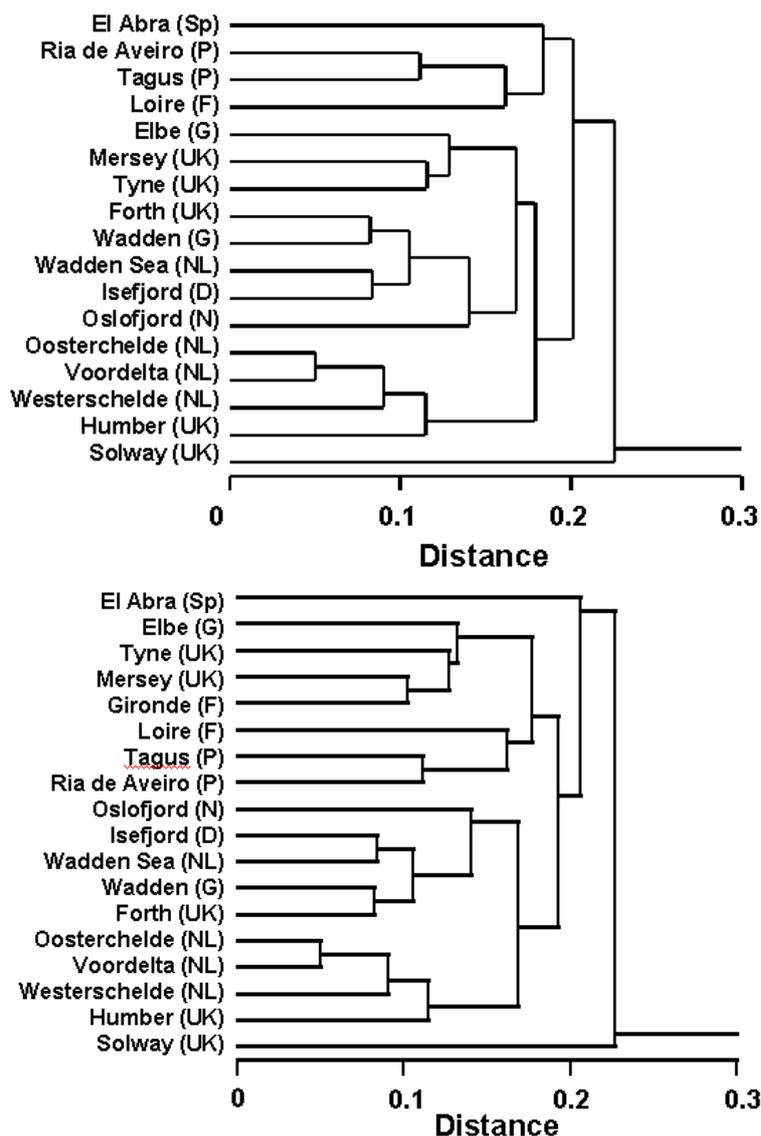


Figure 22. Classifications des estuaires européens pris en compte dans l'analyse basées sur le coefficient de Bray-Curtis. En haut, sans la Gironde ; en bas, avec la Gironde.

Le groupe constitué des estuaires de l'Elbe, du Tyne, du Mersey et de la Gironde se distingue des trois autres groupes par 3 critères principalement : l'importance notable d'espèces dulçaquicoles, une proportion moindre d'espèces résidentes et une proportion élevée d'espèces pélagiques.

Les résultats ne sont pas strictement identiques selon la méthode de classification utilisée mais ils restent très similaires. La CAH sur facteurs discrimine 4 groupes (Figure 23) qui sont sensiblement équivalents à ceux que l'on obtient en suivant l'analyse de similarité (BC). Trois remarques cependant :

- Le Solway, qui se détache nettement de l'ensemble des autres estuaires dans l'analyse de similarité (BC), est associé au groupe des estuaires hollandais (Oosterchelde, Westerschelde et Voordelta) et à Humber dans la CAH.
- La partie droite des 2 dendrogrammes diffère ostensiblement : la décomposition de la variance n'est pas la même suivant la méthode mais on aboutit aux 4 mêmes groupements terminaux.
- On note toutefois qu'Elliott et Dewailly ont distingué, eux, 3 groupes terminaux. Ceux-ci ne sont pas homogènes avec ceux que l'on obtiendrait avec la CAH.
- L'estuaire de la Loire change de groupe dans la CAH. Sur la carte factorielle, la Loire est en position intermédiaire entre les estuaires ibériques et le groupe Mersey-Tyne-Elbe.

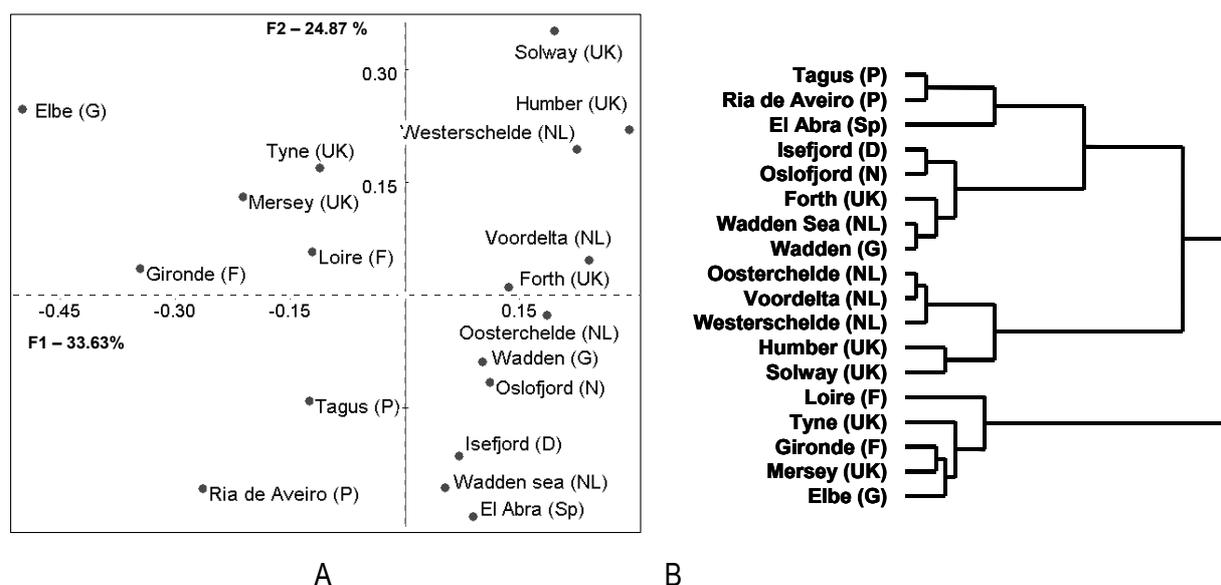


Figure 23. AFC (A) et CAH (B) correspondante des 18 estuaires basée sur le critère de Ward.

Force est de constater qu'une interprétation essentiellement d'ordre biogéographique mérite d'être nuancée. En effet, on remarque, dans un premier temps, que les classifications obtenues selon les deux techniques que nous avons employées donnent des résultats similaires si on considère une discrimination en 4 groupes mais elles ne permettent pas de discriminer les 3 mêmes groupes que les auteurs interprètent. En particulier l'Elbe, le Tyne et le Mersey sont associés à part. Cela est encore plus vrai lorsque l'on ajoute la Gironde dans l'analyse. Une explication uniquement d'ordre régional ou latitudinale apparaît alors peu concluante. Plusieurs hypothèses peuvent être évoquées concernant les critères qui pourraient être discriminants et expliquer cette différence dans les assemblages. Ils sont de trois ordres et constituent autant d'éléments à prendre en compte dans le cadre d'une comparaison inter estuaires. Il sont présentés dans la discussion ci-après.

3.4 Discussion

3.4.1 Les critères à prendre en compte

La dimension physique

Des différences de taille ou de morphologie des estuaires pourraient expliquer pour partie les différences écologiques. De tels critères influencent l'hydrologie, la salinité, la limite amont de pénétration de l'eau salée, le développement d'un panache en milieu côtier qualifié d'estuaire externe. Cette dernière notion est d'ailleurs assez intéressante. Il n'est pas aisé de quantifier l'influence (de la dessalure, de la turbidité) d'un estuaire sur le milieu côtier. Pourtant, plusieurs zones usuellement désignées comme des estuaires peuvent apparaître comme des « estuaires externes ». On peut citer l'exemple de la Voordelta qui est une zone côtière plus ou moins influencée par les embouchures du

Rhin et de la Meuse au nord et de l'Escaut au sud (Hostens & Hamerlynck, 1994). Il est donc important de bien délimiter et décrire le système. Et il est probablement plus efficace, si l'on approfondit l'analyse comparative, de prendre en compte, dans la position des échantillons et/ou dans l'analyse, un certain nombre de critères tels que le marnage, la salinité et particulièrement la limite amont de l'intrusion saline, la surface de l'estuaire, l'importance des apports fluviaux, la composition du substrat et la turbidité (Roy *et al.*, 2001). Ainsi, nonobstant le fait qu'ils se situent dans une même zone géographique, il n'est pas surprenant de retrouver les estuaires hollandais dans un même groupe : ils sont de morphologie semblable et soumis aux mêmes types d'influence marine.

Le degré d'anthropisation

Des impacts plus ou moins localisés sur le cadre physique, la qualité de l'eau ou directement sur les populations piscicoles tels que la chenalisation, les aménagements portuaires, l'extraction de granulats, la pêche, les rejets, les contaminations chimiques ou bactériologiques agissent sur la répartition et la dynamique des assemblages biologiques qui les subissent. Ces pressions peuvent éventuellement être quantifiées (surface des emprises, volumes de granulats extraits, captures...) mais les conséquences de ces activités sur l'écosystème demeurent généralement difficiles à apprécier.

L'histoire du milieu

Le degré d'anthropisation d'un estuaire est un critère important. Il mérite cependant d'être associé à un historique de cette influence de l'Homme sur le milieu. On cherche ainsi à caractériser l'évolution du milieu en relation avec les impacts anthropiques. On peut citer à titre d'exemple l'évolution spectaculaire des rives de la partie basse de l'estuaire de la Seine suite à l'aménagement de chenaux de navigations (Hamm & Viguié, 1998). A l'inverse, on parle aujourd'hui de restauration de la qualité du milieu de certains estuaires comme l'Elbe (Thiel *et al.*, 1995) entre autres. Un examen des données historiques permet aussi d'identifier les espèces de la macrofaune aquatique qui ont pu être présentes antérieurement dans le milieu. On cite parfois en Gironde l'exemple du marsouin qui était fréquent dans l'estuaire (Laporte, 1853) et qui aujourd'hui a complètement disparu. De même on évoque la chute d'abondance de l'éperlan depuis une quinzaine d'année (Pronier & Rochard, 1998). La disparition (ou l'apparition) d'espèces de poissons du milieu peut être révélatrice d'une modification de la qualité de l'environnement au sens large, y compris celui du changement climatique global conduisant au glissement des aires de présence des espèces.

Ces 3 critères sont à mettre en relation avec la recherche d'une typologie des estuaires (et plus généralement des masses d'eau) entreprise dans le cadre de la mise en œuvre de la DCE.

3.4.2 Importance de l'échantillonnage

Plus encore, ces différentes constatations soulignent l'importance de l'échantillonnage dans la description du peuplement, en particulier dans la perspective de comparer les peuplements de différents milieux. En effet, si l'on pousse l'analyse plus avant, on se retrouve assez rapidement confronté à des questions d'ordre méthodologique. Jusqu'à quel point l'échantillonnage est-il représentatif ? Si cette question se pose invariablement dans une étude quantitative (on examinera alors le problème de l'efficacité des engins d'échantillonnage), elle peut sembler annexe dans une

étude aussi qualitative que la nôtre. Pourtant, elle redevient essentielle au moment d'effectuer des comparaisons. Elle se pose alors en terme de standardisation et d'inter-calibration des protocoles.

A quelques détails près, les méthodes de prélèvement employées en Gironde apparaissent assez complémentaires dans la gamme de taille échantillonnée ainsi que dans l'exploration de la tranche d'eau dans son ensemble. Ce n'est pas nécessairement le cas dans les autres estuaires (Tableau XIV). Du fait de l'utilisation des cadres de surface dans les campagnes TRANSECT et d'un chalut à grande ouverture lors des campagnes STURAT, on observe 31% d'espèces pélagiques et 33% de démersaux dans notre échantillon là où les données des autres estuaires en recensent environ 25% en moyenne. Dans le même temps, beaucoup d'échantillonnages en estuaire sont réalisés au chalut à perche (Costa & Elliott, 1991; Pomfret *et al.*, 1991; Hostens & Hamerlynck, 1994; Elliott & Dewailly, 1995) ou à la senne (Thiel *et al.*, 1995). Sur la Loire par exemple (Elie & Marchand, 1983), l'échantillonnage au chalut à perche visait exclusivement les ressources benthodémersales. En comparaison, notre échantillon semble ainsi décalé vers la partie pélagique du peuplement piscicole.

De plus, la dimension spatio-temporelle de l'échantillonnage joue aussi un rôle important. En effet, la richesse spécifique est une fonction croissante de l'effort d'échantillonnage (Frontier, 1983; Dallot, 1998). La probabilité de capturer une espèce supplémentaire augmente avec la surface de la zone explorée et avec le nombre de prélèvements effectués. Ainsi, au niveau spatial, même si la petite faune estuarienne est mal couverte sur la partie aval de la Gironde, le protocole STURAT prend en compte l'ensemble de la zone depuis l'estuaire marin jusqu'en limite d'estuaire fluvial et donc de la zone polyhaline à la zone oligohaline. Les gammes de salinité explorées s'étendent de 30 à 0; il n'est donc pas étonnant de retrouver une aussi large proportion d'espèces d'eau douce. Cette couverture n'est pas forcément aussi large dans les estuaires comparés. Ce n'est, par exemple, pas le cas sur l'Escaut (Hostens & Hamerlynck, 1994). En outre, nous nous appuyons sur une assez longue série chronologique de données (20 ans pour GIRPOISS et 5 ans pour CHALUT). Le nombre d'échantillons est donc important (plus de 6700 pêches suivant le protocole TRANSECT et plus de 1300 traits de chalut suivant le protocole STURAT) ce qui augmente les probabilités de capturer des espèces rares ou peu fréquentes. Enfin, l'importance de la période d'échantillonnage ne doit pas être négligée. En effet, si les périodes d'échantillonnages dans l'année ne sont pas judicieusement choisies, cela peut conduire à effectuer des impasses sur la présence de certaines espèces ou conduire à distordre fortement l'image du peuplement (voir Chapitre 4)

3.4.3 L'exemple de la Seine

A titre illustratif concernant cette question de l'historique de l'échantillonnage, on peut évoquer l'exemple de l'estuaire de la Seine (Figure 24).

Celui-ci a été échantillonné de façon comparable à la Gironde mais sur une période de seulement 2 semaines (Rochard *et al.*, 1997). On observe que certains types écologiques (les espèces marines apparaissant irrégulièrement dans l'estuaire, certains types reproductifs...) sont complètement absents de l'échantillonnage. Ceci prête à interrogations car ce sont des espèces ou stades assez fréquents dans les autres estuaires, ce qui influence la caractérisation par guildes. Leur absence donne à la Seine une structure du peuplement piscicole particulière par rapport aux autres estuaires. On peut toutefois penser que l'on n'a pas assez de données pour appréhender l'ensemble des espèces potentielles du milieu et donc la structure intrinsèque du peuplement. A travers cet exemple, on cherche à évoquer le fait qu'il est malaisé de comparer des estuaires dont la couverture historique, périodique ou saisonnière des données est très différente.

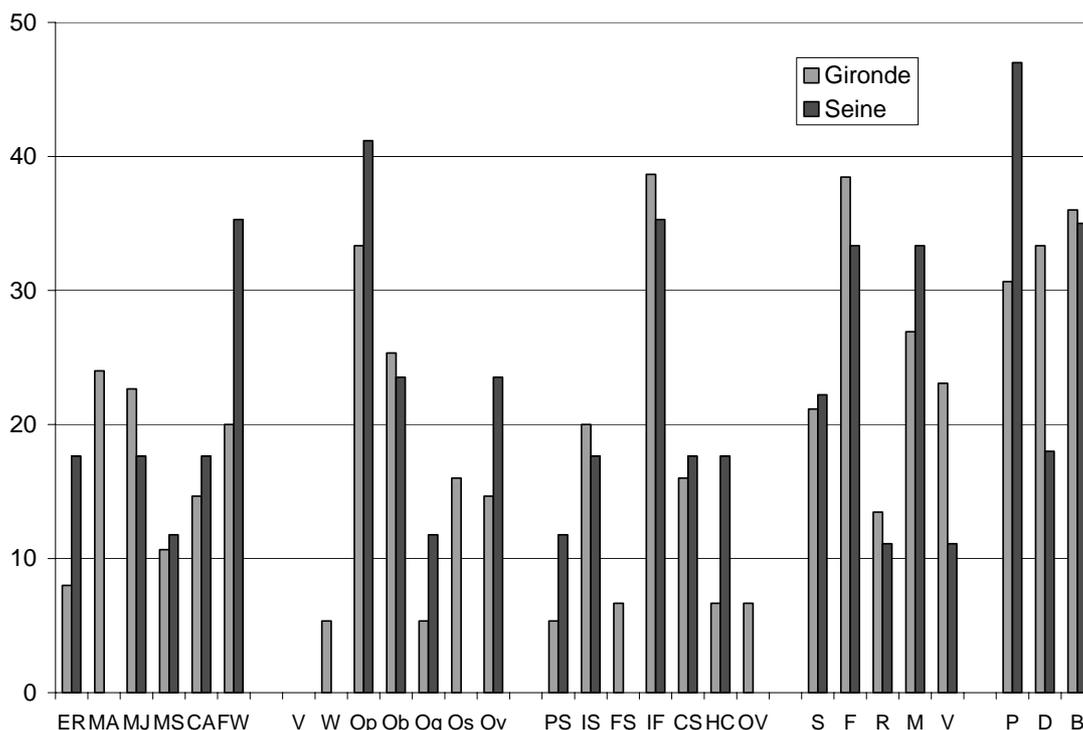


Figure 24. Comparaison de la typologie du peuplement de l'estuaire de la Gironde avec celui de la Seine

Cette question de l'échantillonnage est assez largement discutée dans Elliott et Dewailly (1995). Il semble en effet essentiel dans de telles études comparatives de prendre en compte le biais induit par des protocoles différents. La notion d'intercalibration des protocoles d'échantillonnage tant au niveau des engins que des stratégies prend ici tout son sens.

3.5 Conclusion

Cette première partie de l'étude qui ignore dans une large mesure les dimensions spatiales et temporelles donne une vision statique du peuplement ichthyofaunistique de l'estuaire de la Gironde. D'un point de vue méthodologique, ces premiers résultats se basent essentiellement sur des données de présence-absence. Ce niveau d'analyse semble le mieux convenir pour caractériser l'utilisation de l'estuaire par les cortèges ichthyologiques et fournir une première indication sur l'état écologique du milieu. Il permet également de situer et de comparer la Gironde avec d'autres grands estuaires européens en minimisant l'influence de l'échantillonnage. En cela, cette étude se situe dans la mouvance actuelle de la recherche en écologie aquatique qui vise à utiliser les biocénoses en général et les communautés écologiques en particulier (et spécialement les communautés piscicoles) comme indicateur de la qualité du milieu. Nous complétons ici, avec l'apport des données concernant la Gironde, l'article d'Elliott et Dewailly (1995).

Il apparaît que cette vision du peuplement estuarien qui ne prend en compte ni le temps ni l'espace reste insuffisante dans un milieu où les fluctuations saisonnières sont fortes et où le gradient de salinité

est un facteur important de structuration des communautés (Rebelo, 1992; Hostens & Hamerlynck, 1994; Thiel *et al.*, 1995; Maes *et al.*, 1998; Maes, 2000).

Enfin, ce travail soulève un certain nombre de questions sur la particularité des milieux estuariens dans le domaine du diagnostic écologique. On retiendra en particulier certains points : nécessité d'une inter-calibration des protocoles d'échantillonnages et des définitions, intérêt d'une couverture spatiale et historique assez large, prise en compte de certains critères dans les comparaisons (marnage, salinité et particulièrement limite amont de l'intrusion saline, surface, substrat et turbidité, degré et évolution de l'anthropisation). L'importance de l'échantillonnage a largement été développée mais dans l'objectif d'une généralisation de ce type de diagnostics comparatifs, il apparaît aussi important de passer par une classification des estuaires européens au niveau de ces critères physiques et morphologiques avant d'établir des comparaisons sur le plan écologique à l'image de ce qui existe sur d'autres continents (Roy *et al.*, 2001).



LES ASSEMBLAGES ICHTHYOLOGIQUES DE L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE

**Structure et dynamique spatio-
temporelles**

CHAPITRE 4 - STRUCTURE ET DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLES DES CORTEGES ICHTYOLOGIQUES

En bref...

Les différents éléments caractéristiques du peuplement ichtyologique de l'estuaire sont l'objet de fluctuations dans l'espace et dans le temps.

Des méthodes d'analyses de données appliquées successivement sur les données TRANSECT montrent clairement une structuration forte des assemblages au niveau temporel selon un cycle saisonnier et au niveau spatial le long d'un gradient aval-amont avec une opposition surface-fond marquée. En réalité, il existe un lien fort entre espèces de surface - salinités et températures élevées d'une part et espèces de fond - salinités et températures plutôt faibles d'autres part. Les espèces pélagiques, généralement d'origine marine, sont plus fréquentes en été et les espèces benthiques et démersales sont plus caractéristiques de l'hiver. Il se produit donc une forme de transfert de biomasse dans la colonne d'eau du fond vers la surface entre la fin du printemps et le début de l'automne en même temps que les espèces pélagiques et marines se répartissent dans l'estuaire.

Les populations de poissons et de crustacés se succèdent donc dans l'estuaire tout au long de l'année. Ceci justifie l'emploi du terme « cortèges » que nous préférons parfois à celui d'assemblage, moins évocateur de la dynamique du peuplement.

Les facteurs hydrologiques, et parmi eux la température essentiellement, expliquent une partie de cette dynamique structurelle mais il semble qu'il n'y ait pas que cela. On peut supposer que d'autres facteurs interviennent et, en particulier, la favorabilité trophique peut également être un facteur déterminant.

4.1 Introduction

4.1.1 Le contexte dynamique

Afin de mettre en évidence les fluctuations dans l'espace et le temps des caractéristiques des assemblages, on examine, à titre d'exemple, deux aspects. Le premier est l'évolution spatio-saisonnière des fréquences d'occurrence des espèces ; le second est l'évolution temporelle de la richesse spécifique.

4.1.1.1 Evolution annuelle de la richesse spécifique

Le nombre d'espèces présentes dans l'estuaire de la Gironde au cours de l'année n'est pas constant. Ainsi, si l'on considère simplement la grande faune piscicole accessible via le protocole STURAT, on doit pouvoir noter des variations conséquentes de la richesse spécifique.

Afin de pouvoir accéder à une estimation de la richesse spécifique indépendante de l'effort d'échantillonnage, il a fallu mettre en place une démarche de ré-échantillonnage des données. En effet, le nombre d'espèces capturées dépend fortement de l'effort de pêche (Frontier, 1983). Comme il existe des disparités importantes dans le nombre de traits effectués chaque mois dans la période 1995-99, il est nécessaire de « redresser » l'échantillonnage afin d'avoir un nombre de traits homogène. On choisit d'effectuer des tirages aléatoires de 40 traits par mois parmi tous les traits effectués chaque mois sur la période. Pour chacun des tirages, on compte le nombre d'espèces qui apparaissent dans l'échantillon virtuel. On choisit comme estimateur de la richesse spécifique la moyenne de ce nombre d'espèces obtenu par comptage sur les 1000 tirages effectués.

On obtient ainsi une estimation de la richesse spécifique relativement différente de celle que l'on obtient sans rééchantillonnage (Figure 25). Avant rééchantillonnage, le pic de richesse spécifique se situe en mars alors qu'il se situe plutôt en octobre après correction. Quoiqu'il en soit, on peut toujours considérer qu'il existe 2 pics : un au printemps et un en automne.

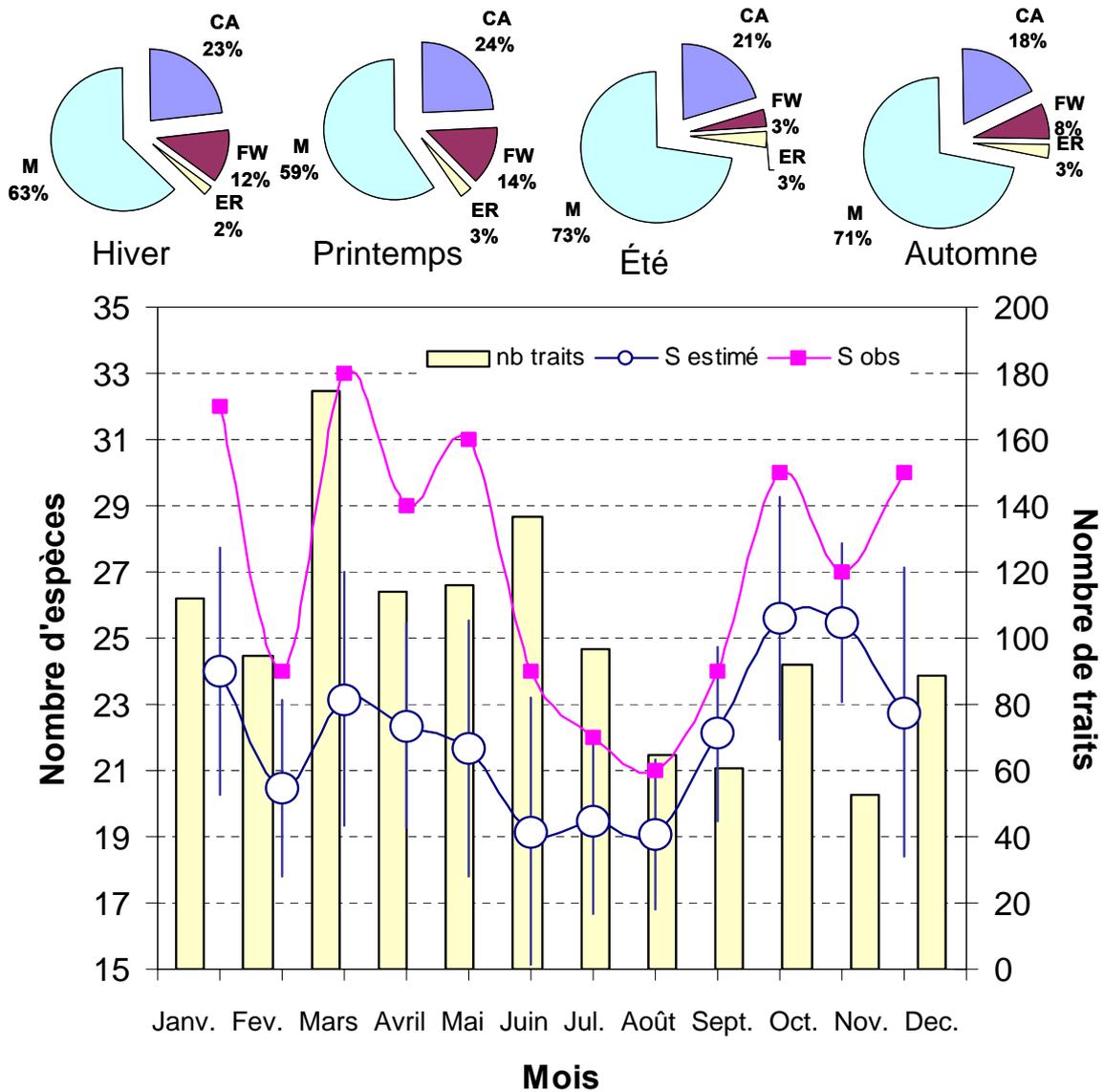


Figure 25. Evolution de la richesse spécifique et de la composition spécifique en terme de guildes écologiques au cours de l'année (sur la période 1995-1999). On fait apparaître le nombre d'espèces avant ré-échantillonnage (S obs) et après ré-échantillonnage (S estimé) ainsi que le nombre de traits. En haut, on fait apparaître le pourcentage de chacune des guildes écologiques dans la composition spécifique du peuplement ichthyologique par saison.

Le nombre d'espèces varie au cours de l'année entre 20 et 26 espèces mais il existe un certain remaniement du peuplement et certaines espèces en remplacent d'autres. On peut commencer à le mettre en évidence en considérant les fréquences d'occurrence des espèces.

4.1.1.2 Evolution des fréquences d'occurrence des espèces

Si l'on considère, par exemple, l'évolution des fréquences des différentes espèces susceptibles d'être capturées dans le cadre du protocole STURAT (Tableau XV), on constate qu'il existe presque toujours des variations mensuelles.

Tableau XV. IF de chacune des espèces capturées au chalut dans le cadre du protocole STURAT en fonction du mois d'échantillonnage. On fait apparaître en rouge les espèces pour lesquelles IF ≥ 75 % ; en orange celle pour lesquelles IF est compris entre 50 % et 75 % et en jaune celles pour lesquelles IF est compris entre 12,5 % et 50 %.

NOM LATIN	Janv.	Fev.	Mars	Avril	Mai	Juin	Jul.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.	Total
<i>Abramis brama</i>			1	1	1								0
<i>Acipenser sturio</i>	11	15	13	14	16	15	14	15	18	11	23	8	14
<i>Alosa alosa</i>	53	38	22	10	4	8	3	5	11	35	64	56	24
<i>Alosa fallax</i>	43	26	23	22	28	17	4	6	21	38	57	48	27
<i>Anguilla anguilla</i>	13	8	21	19	41	44	30	15	41	46	43	29	29
<i>Argyrosomus regius</i>	4	9	31	77	70	85	99	97	100	83	43	1	56
<i>Barbus barbus</i>	4	2	2	7	10	5	5	2		1	4	1	4
<i>Belone belone</i>				3									0
<i>Carassius carassius</i>	1		1										0
<i>Chelon labrosus</i>	1									1			0
<i>Ciliata mustela</i>	25	17	12	11	1	2			2	16	23	35	12
<i>Clupea harengus</i>			2			1	1			4	8		1
<i>Conger conger</i>	2	3	4	4	4	2	4	2	8	5	4	3	4
<i>Cyprinus carpio</i>				1	1								0
<i>Dasyatis pastinaca</i>							3	3					0
<i>Dicentrarchus labrax</i>	45	54	47	26	22	21	15	18	41	54	60	48	37
<i>Dicentrarchus punctatus</i>	3	6	7	3		4	10	6	18	28	15	1	7
<i>Diplodus sargus</i>												1	0
<i>Engraulis encrasicolus</i>					4	3	2	5	2	7	2		2
<i>Gadus morhua</i>	1												0
<i>Ictalurus melas</i>	3			1	1					2			1
<i>Lampetra fluviatilis</i>			1										0
<i>Liza auratus</i>	1												0
<i>Liza ramada</i>	88	87	71	54	42	76	69	62	57	72	91	97	71
<i>Lophius piscatorius</i>			2										0
<i>Merlangius merlangus</i>	61	45	46	20	9	1	2		25	70	87	56	33
<i>Merluccius merluccius</i>	1			1	2								0
<i>Osmerus eperlanus</i>	13	14	16	8	18	24	23	15	7	9	13	16	15
<i>Perca fluviatilis</i>						1							0
<i>Petromyzon marinus</i>	7	7	5	7								2	3
<i>Platichthys flesus</i>	84	86	90	73	79	79	68	77	87	84	77	93	82
<i>Pleuronectes platessa</i>	3								2		2	1	0
<i>Psetta maxima</i>	2		2	1	2					1	2	1	1
<i>Raja clavata</i>	12	14	14	20	18	19	20	6	26	23	36	9	17
<i>Raja microocellata</i>											2		0
<i>Raja naevus</i>										1			0
<i>Raja undulata</i>					1		3			1		3	1
<i>Rutilus rutilus</i>												1	0
<i>Salmo salar</i>			1	2									0
<i>Salmo trutta</i>			1		3								0
<i>Sardina pilchardus</i>		1										1	0
<i>Scomber scombrus</i>		1							2				0
<i>Scophthalmus rhombus</i>	2		1							1		2	0
<i>Solea lascaris</i>		1	1		1						2	1	0
<i>Solea senegalensis</i>	2	1	3	2	3	2	1	6	5	10	9	1	3
<i>Solea vulgaris</i>	52	56	51	56	50	41	48	66	62	73	72	44	54
<i>Sparus aurata</i>			1										0
<i>Spondyliosoma cantharus</i>		1	1	1							2		0
<i>Sprattus sprattus</i>	4	5	2	4	2	4	6	5	5	52	30	16	10
<i>Stizostedion lucioperca</i>	1												0
<i>Trachurus trachurus</i>					1	1			2	2			0
<i>Trigla lucerna</i>	4		2	2	3	4	8	8	20	17	21	2	6
<i>Trisopterus luscus</i>	23	15	18	15	7			2	21	39	45	28	16
<i>Umbrina cirrosa</i>	1			2	2	4	7	2		3			2
Nombre de traits	112	95	175	114	116	137	97	65	61	92	53	89	1206
Nombre d'espèces	32	24	33	29	31	24	22	21	24	30	27	30	54

Ces variations se traduisent aussi au niveau des guildes écologiques tant pour la grande faune que pour la petite faune (Tableau XVI).

Tableau XVI. Variation des IF de chaque guildes écologiques en fonction de la saison de prélèvement et du secteur de l'estuaire. CA : migrateurs amphihalins ; ER : espèces résidentes ; FW : espèces dulçaquicoles ; MA : espèces marines apparaissant irrégulièrement en estuaire ; MJ : espèces marines dont les juvéniles fréquentent les estuaires ; MS : espèces marines effectuant des migrations saisonnières en estuaire. Hiver : Janvier-Mars ; Printemps : Avril-Juin ; Été : Juillet-Septembre ; Automne : Octobre-Décembre. Pour la description des secteurs de l'estuaire, voir Chapitre 2.

Saison	Hiver				Printemps				Eté				Automne				Total
	Bas	Médian	Haut	Total	Bas	Médian	Haut	Total	Bas	Médian	Haut	Total	Bas	Médian	Haut	Total	
Petite Faune																	
CA	-	91	95	94	-	84	93	91	-	84	90	89	-	91	90	90	91
ER	-	96	87	89	-	100	88	91	-	96	98	98	-	99	99	99	94
FW	-	0	0	0	-	0	0	0	-	0	0	0	-	0	0	0	0
MA	-	0	0	0	-	0	0	0	-	0	0	0	-	0	0	0	0
MJ	-	22	16	18	-	30	30	30	-	33	34	34	-	26	30	29	27
MS	-	23	11	14	-	63	34	40	-	79	52	58	-	62	49	52	40
Grande Faune																	
CA	84	90	93	88	75	89	89	83	82	88	82	84	92	100	91	95	87
ER	84	88	93	87	72	77	88	78	80	71	85	77	86	81	93	85	82
FW	1	3	12	4	0	2	28	8	0	0	15	2	0	2	12	3	5
MA	41	24	5	28	93	87	58	83	100	99	95	99	60	44	44	52	63
MJ	99	81	49	82	74	63	58	66	77	65	72	72	100	88	77	92	77
MS	39	6	1	20	18	6	0	9	22	6	0	13	60	43	23	48	21

Les espèces euryhalines d'origine marine fréquentent préférentiellement le bas estuaire au contraire des espèces euryhalines d'origine dulçaquicole qui sont essentiellement présentes dans le haut estuaire. L'automne semble être la saison privilégiée pour les espèces marines, notamment celles qui fréquentent de façon irrégulière l'estuaire. Mais, il existe aussi un certain remaniement dans la composition spécifique. Ainsi, par exemple, le merlan remplace le maigre dans l'estuaire en automne.

4.1.2 Problématique

Les différents éléments caractéristiques du peuplement ichtyologique de l'estuaire sont donc l'objet de fluctuations dans l'espace et dans le temps. Les assemblages au niveau de Meschers (PK 90) ne sont pas les mêmes que les assemblages au niveau de Blaye (PK 37) au même moment. De même, on ne retrouvera pas les mêmes espèces caractéristiques en février et en août en un endroit de l'estuaire donné. Face à ces variations de différentes amplitudes à différents niveaux, il semble nécessaire de rechercher un schéma type caractéristique de la dynamique du système et de sa variabilité sous contrainte autour de sa situation moyenne.

La prise en compte progressive de la structure spatio-temporelle des assemblages doit conduire à une première approche de leur dynamique et permettre de caractériser une structure type à laquelle se référer que l'on appellera, dans le cadre de ce travail « structure de référence ». Cette notion, particulièrement ambiguë doit, en outre, être discutée (voir ci-après) mais elle paraît essentielle dans le

contexte estuarien. En effet, dans les milieux estuariens, les conditions hydrologiques sont particulièrement variables et ce, à plusieurs fréquences. Ces contraintes influencent la dynamique du peuplement et une difficulté majeure consiste à déterminer une dynamique type, une structure de référence dans un espace-temps donné.

Enfin, une fois cette dynamique établie, les facteurs environnementaux structurant le peuplement ichtyologique sont examinés et leur importance relative est analysée et discutée. Dans le cadre de ce travail, seules les données concernant la petite faune (données TRANSECT) sont prises en compte dans l'étude de la dynamique du peuplement et des facteurs le structurant. Le cas de la grande faune (données CHALUT), qui a été moins travaillé, ne sera pas discuté.

Ce chapitre s'articule donc autour de 2 axes : mise en évidence d'une dynamique de référence et examen de l'influence des contraintes du milieu sur cette structuration du peuplement ichtyofaunistique. Pour chacune des parties (4.2 et 4.3), les techniques d'analyse de données sont longuement détaillées dans un souci pédagogique. Les résultats sont ensuite présentés en termes factuels. L'ensemble des éléments d'interprétation biologiques et écologiques sont renvoyés dans le paragraphe de discussion (4.4). Enfin, une hypothèse de fonctionnement est formulée à la lumière des éléments apportés dans ce chapitre (4.5)

4.2 Dynamique de référence

Document de référence, conditions de référence, milieu de référence, situation de référence, fonctionnement de référence... Le vocable « référence » est aujourd'hui à la mode en écologie aquatique, remis au goût du jour par la DCE. Décliné à l'infini, son sens est le plus souvent ambigu. Dans le domaine scientifique, on parle de référence lorsque l'on dispose d'éléments, de points que l'on a choisis ou déterminés au préalable comme cadre pour situer et résoudre un problème. Ainsi, il y a bien une notion de choix, de définition préliminaire. Il ne faut donc pas se laisser leurrer et préciser les choses dans chaque direction. Le paragraphe suivant fournit quelques exemples.

Cette partie a été présentée lors du 5ème Congrès de Limnologie-Océanographie en 2002 dont les actes seront publiés dans le Journal de la Recherche Océanographique (Lobry *et al.*, 2003c). Elle a aussi été publiée dans un ouvrage qui reprend les actes d'un colloque de l'European Water Agency (Lobry & Rochard, 2003).

4.2.1 Comment définir une situation de référence ?

La notion de situation de référence peut recouvrir plusieurs sens. On distingue au moins trois approches possibles.

1) Une approche « historique » qui consiste à se référer à une situation antérieure connue. On choisit généralement une période pour laquelle les impacts anthropiques sur le milieu étaient considérés moins importants. Dans le cas de la Gironde, les premières données disponibles correspondant au protocole d'échantillonnage décrit ci-dessus datent du début des années 1980 (CTGREF, 1979 ; Boigontier & Mounié, 1984). La situation de cette époque peut être considérée comme moins perturbée qu'elle ne l'est aujourd'hui et servir de référence. On peut alors se reporter à l'état du peuplement en 1979 en terme d'occurrence, de fréquence ou d'abondance des espèces ou en terme de structure des communautés ou des guildes.

En réalité, peu d'éléments permettent aujourd'hui de penser qu'il y a eu de grands changements dans la composition spécifique de la communauté ichtyologique de la Gironde. Dans le même temps, les niveaux d'abondance de plusieurs populations ont chuté. En particulier, la plupart des stocks de poissons migrateurs amphihalins sont sur le déclin ; la plupart des espèces (8 sur les 11 espèces caractéristiques de l'Europe de l'Ouest) sont d'ailleurs considérées comme menacées par l'Union Européenne (CEE, 1992). Ainsi, en première approche, si nous avions à nous prononcer sur l'état écologique de l'estuaire de la Gironde, nous le qualifierions de moyen voire bon. En effet, la richesse spécifique est plutôt élevée et la diversité est intéressante, notamment en terme de migrateurs amphihalins (cf. chapitre précédent). La chute des abondances incite cependant à rester prudent.

2) Une approche externe, « comparative », qui correspond à l'état d'esprit de la DCE. La référence est alors un autre estuaire de même type en terme de taille, de caractéristiques hydrologiques et de zone biogéographique. Cet estuaire de référence est non anthropisé et la qualité physico-chimique de l'eau y est bonne. Son peuplement piscicole est alors considéré comme « peuplement de référence ». Il peut être comparé au peuplement de l'estuaire d'intérêt, en l'occurrence la Gironde. Les méthodes de comparaison peuvent être de différents types. La plupart des travaux (Costa & Elliott, 1991 ; Elliott & Dewailly, 1995 ; Thiel *et al.*, 2003) utilisent le concept de guildes pour comparer la structure des peuplements de différents estuaires. Le chapitre précédent a mis en exergue les difficultés relatives à cet exercice et les critères à prendre en compte pour effectuer des comparaisons pertinentes. Cette piste ne doit cependant pas être ignorée car si en Gironde on ne dispose que de peu de recul (notamment en termes quantitatifs) sur des situations de références au sens historique du terme, la plupart des estuaires français et européens sont moins bien « fournis » au niveau des données. Une approche comparative doit donc aussi permettre de formuler des hypothèses de fonctionnement en comparant des estuaires soumis à des contraintes diverses.

3) Une approche interne, « fonctionnelle ». On se réfère à une situation moyenne correspondant à un fonctionnement courant de l'estuaire sur une période donnée, bien définie et bien connue. Pour déterminer la répartition spatiale et temporelle moyenne des cortèges ichtyologiques et la variabilité autour de cette moyenne, différentes techniques peuvent être utilisées. On citera notamment l'analyse multi-tableaux qui sera détaillée et appliquée dans ce chapitre.

Le but du présent exercice n'est pas de comparer les 3 approches mais de montrer que la notion de situation de référence ne comprend pas uniquement les notions de référence historique et de bon état écologique chères aux « DCEux⁷ ». Il est tout à fait intéressant de construire un « modèle » moyen permettant de caractériser une dynamique ordinaire à laquelle on pourrait éventuellement se référer en fixant éventuellement les bornes de sa variabilité sous contraintes évolutives. Ce modèle moyen est construit grâce à une analyse STATIS des données.

⁷ Adeptes de la DCE

4.2.2 L'approche STATIS

L'approche STATIS est une méthode particulièrement bien adaptée au traitement de notre information. Pourtant, elle ne connaît que peu d'exemples d'application en écologie et, en particulier, en écologie aquatique (Blanc, 2000). Pour plus de détails, le lecteur intéressé pourra se reporter aux travaux de Gaertner *et al.* (1998) ou aux exemples développés par Blanc (2000). L'étude de Baran (1995) est un exemple d'utilisation de cette approche particulièrement intéressant dans notre contexte de travail. Dans son étude sur la dynamique spatio-temporelle des peuplements de poissons estuariens en Guinée, l'auteur caractérise la variation de la structure spatiale du peuplement au cours d'un cycle annuel et utilise à cet effet des méthodes multitableaux de la famille STATIS.

4.2.2.1 Généralités

Parmi les différentes méthodes d'analyse multi-tableaux, nous avons utilisé la méthode ACT-STATIS ("Analyse Conjointe de Tableaux – Structuration des Tableaux à Trois Indices de la Statistique") et plus particulièrement la version AFC (Analyse Factorielle des Correspondances).

Le principe est d'étudier des données tridimensionnelles. L'objectif est de comparer les configurations de données différentes observées au même moment dans des endroits différents ou au même endroit à des moments différents. A partir de plusieurs tableaux de données d'un même objet d'étude pouvant présenter des structures différentes, il est possible de déterminer une structure (ou typologie) moyenne (« compromis ») et les fluctuations autour de ce compromis (Lekve *et al.*, 2002). La méthode ACT-STATIS permet ainsi l'analyse conjointe de tableaux successifs de même type. Elle calcule des distances euclidiennes entre différentes configurations des mêmes observations obtenues dans K circonstances différentes (Lavit *et al.*, 1994). En outre, d'un point de vue théorique, STATIS est radicalement originale : on y compare des structures de tableaux via leurs opérateurs d'inertie. K tableaux définissent K structures.

Pour cette partie de l'étude, on considère que les données faunistiques sont tridimensionnelles de type relevés x espèces x an. On dispose donc de K tableaux de données (un par an) de type relevés x espèces. La méthode STATIS permet de faire une analyse globale de ces matrices. En particulier, son but est de faire un bilan des structures spatiales et de leur stabilité ou, en d'autres termes, d'étudier les 'patterns' spatiaux des variations temporelles de la structure des assemblages ichtyologiques dans le milieu.

4.2.2.2 Principe général de la méthode STATIS

Le principe de la méthode STATIS est schématisé à la Figure 26. La description de la méthode est très largement inspirée de la thèse de Blanc (2000) qui est particulièrement claire à ce sujet. Il est conseillé au lecteur intéressé de consulter ce manuscrit qui constitue par ailleurs une excellente étude sur le traitement multi-tableaux des données spatio-temporelles en écologie.

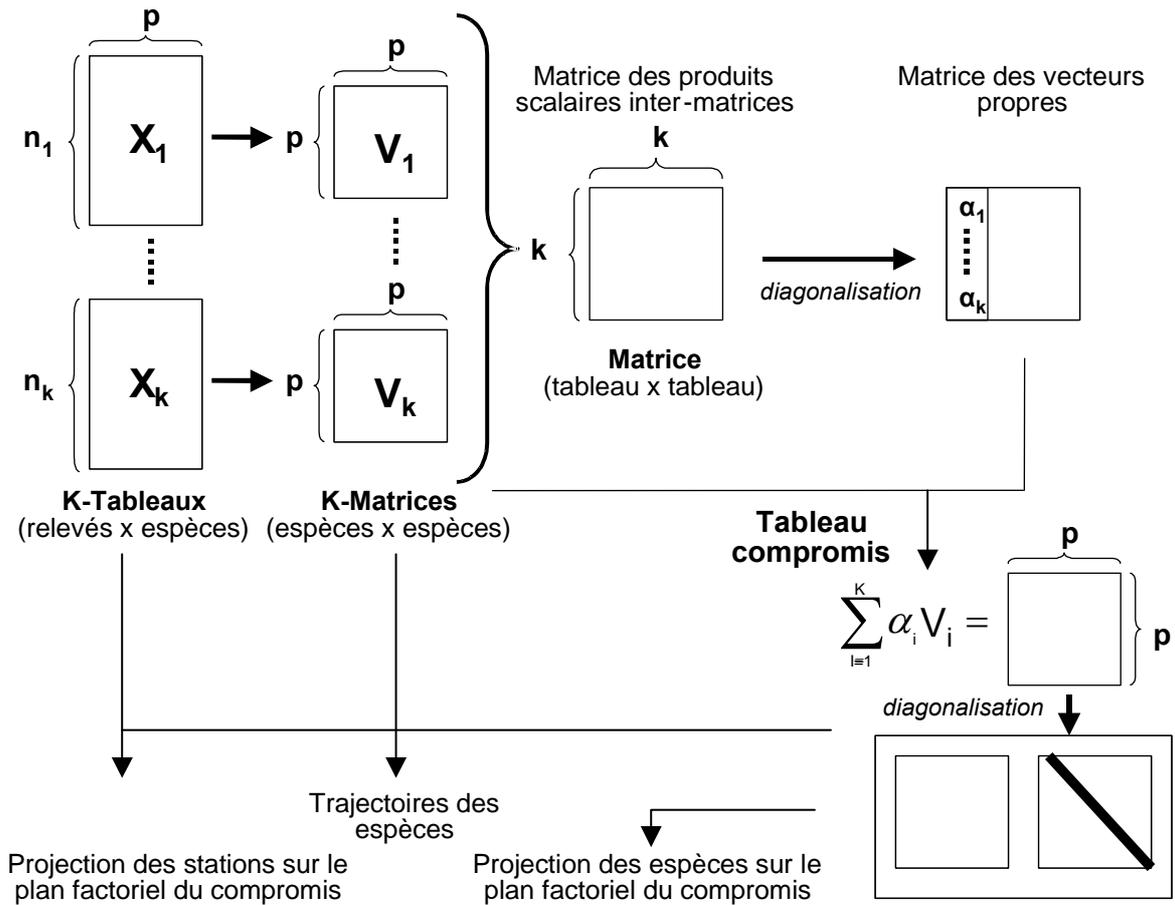


Figure 26. Principe de la méthode STATIS. D'après Gaertner *et al.* (1998)

Considérant le cas de l'étude de la dynamique spatio-temporelle de notre peuplement, p espèces ont été échantillonnées à k dates différentes au niveau de n_1, n_2, \dots, n_k points d'échantillonnage. Le nombre de relevés peut varier d'une date à l'autre. On dispose donc de K tableaux. A chacun des tableaux (de type relevés x espèces), on peut associer le triplet statistique (X_k, D_p, D_{nk}) . D_p et D_{nk} sont respectivement les matrices diagonales des poids des colonnes et des poids des lignes. Les K tableaux ont en commun la pondération D_p de leurs p colonnes communes.

On substitue à la notion habituelle d'inertie qui s'écrit :

$$I_t = \text{Trace}(X_k^t D_{nk} X_k D_p) = \sum_i \lambda_i$$

X_k^t étant la transposée de la matrice X_k et $\text{Trace}(X)$ représentant la somme des termes diagonaux de la matrice X , celle de variance vectorielle ou norme d'opérateur :

$$\mathbf{Vav}(X_k) = \text{Trace}(X_k^t D_{nk} X_k D_p X_k^t D_{nk} X_k D_p) = \sum_i \lambda_i^2$$

Pour comparer 2 tableaux \mathbf{X}_k et \mathbf{X}_j et mesurer leur co-structure, on calcule un produit scalaire défini comme leur covariance vectorielle :

$$\mathbf{Covv}(\mathbf{X}_k, \mathbf{X}_j) = \text{Trace}(\mathbf{X}_k^t \mathbf{D}_{nk} \mathbf{X}_k \mathbf{D}_p \mathbf{X}_j^t \mathbf{D}_{nj} \mathbf{X}_j \mathbf{D}_p)$$

La corrélation entre 2 triplets s'écrit donc :

$$\mathbf{Rv}(\mathbf{X}_k, \mathbf{X}_j) = \frac{\mathbf{Covv}(\mathbf{X}_k, \mathbf{X}_j)}{\sqrt{\mathbf{Vav}(\mathbf{X}_k)} \sqrt{\mathbf{Vav}(\mathbf{X}_j)}}$$

La similarité entre les tableaux est donc d'abord quantifiée par le coefficient \mathbf{Rv} , coefficient de corrélation (R) vectorielle (v). \mathbf{Rv} est l'équivalent entre deux tableaux du coefficient de corrélation de Pearson entre deux variables de même que le coefficient \mathbf{Covv} est l'équivalent entre deux tableaux d'une valeur de covariance entre 2 variables.

On décompose classiquement les analyses STATIS en 3 étapes.

(1) La première est l'étape d'analyse de l'interstructure et de recherche du compromis. A partir des K matrices \mathbf{V}_k de covariance entre variables-espèces (appelées « opérateurs d'inertie »), on calcule une matrice unique de corrélations vectorielles (matrice \mathbf{Rv}). Les composantes du premier vecteur propre issu de la diagonalisation de cette matrice \mathbf{Rv} fournissent les poids α_i attribués à chaque matrice de covariance \mathbf{V}_k . Une matrice « compromis » (\mathbf{V}) est construite comme combinaison linéaire pondérée des différents tableaux (\mathbf{V}_i) en utilisant ces poids. C'est donc aussi une matrice de covariance.

$$\mathbf{V} = \sum_{i=1}^K \alpha_i \mathbf{V}_i$$

Dans l'approche STATIS, les pondérations α_i des tableaux sont calculées de telle sorte qu'elles maximisent la variabilité de la décomposition spectrale de \mathbf{X} , c'est à dire qu'elle présente une inertie interne maximale sous la contrainte :

$$\sum_{i=1}^K \alpha_i^2 = 1$$

Ainsi, on donne une importance plus grande aux tables qui ont des structures similaires et moins d'importance aux autres dans la construction du tableau compromis (Gaertner *et al.*, 1998).

En règle générale, seul le premier vecteur issu de la diagonalisation de la matrice \mathbf{Rv} est considéré. Il permet de caractériser un modèle moyen alors que les suivants caractérisent l'écart au modèle moyen.

Pratiquement, l'analyse de l'interstructure s'effectue en interprétant un tableau-type de résultats dans lequel apparaissent différents coefficients : les coefficients de pondération de chacun des tableaux (α_j) pour le calcul du compromis, le nombre de lignes (Lignes) de chaque tableau, le carré de la norme de chaque opérateur (NS norm²) et le cos² de l'angle entre le tableau et le compromis. NS norm² correspond au degré de structure propre à chaque tableau. Le cos² est un indice de la qualité de l'expression, par un tableau, de la structure du compromis. Ces coefficients sont présentés plus en détails par Chessel *et al.* (1997b).

(2) Dans un deuxième temps, l'analyse du compromis s'effectue comme une analyse d'inertie classique à partir d'un seul tableau de données. La diagonalisation de la matrice compromis permet de définir un repère de référence qui exprime la structure commune moyenne aux K tableaux d'origine. On obtient un plan factoriel de référence des variables colonnes (dans notre cas les espèces). Les cartes des lignes (relevés) sont obtenues par projection des nuages des points-lignes n_i de chaque tableau initial X_i dans le repère de référence.

(3) Finalement, on peut projeter sur les axes et composantes principales du compromis les lignes, les colonnes, les axes et les composantes principales des analyses séparées de chacun des tableaux. Ces opérations permettent de discuter de la stabilité des tableaux autour de la moyenne (compromis), autrement dit d'analyser la reproductibilité de la structure du compromis par chacun des tableaux.

4.2.2.3 La méthode STATIS-AFC

Les explications suivantes concernant cette approche sont tirées de l'article de Chessel et Gaertner (1997).

A la base, la méthode STATIS fait appel à une stratégie d'ACP. Dans le cas présent, il semble plus judicieux d'opter pour une logique d'AFC. L'AFC code numériquement les espèces ce qui permet un double centrage et une double pondération par ligne et par colonne (on parle de double 'averaging'). Ceci implique qu'elle regroupe deux analyses sur profils (profils par lignes et profils par colonnes) décentrées sur les distributions marginales. La logique AFC permet de mieux isoler les gradients et de gommer la variabilité pour mieux se concentrer sur le compromis. Il existe cependant un problème qui vient du fait que l'analyse des correspondances définit les pondérations des lignes et des colonnes pour un tableau alors que l'ACP les importe. Il est donc nécessaire de procéder, péalablement à l'analyse STATIS, à une transformation des tableaux initiaux. Cette stratégie a été développée en partie suite aux travaux de Foucart (1978) par Chessel et Gaertner (1997) et Gaertner *et al.* (1998).

La transformation initiale des tableaux initiaux réside dans le calcul, pour chacun d'eux, de pondérations telles que chaque tableau soit défini par un triplet statistique d'AFC. Il s'agit donc d'effectuer les calculs simples suivants.

On note I le nombre total de lignes du tableau traité et J le nombre de colonnes. Soit K le nombre de sous-tableaux, l_k le nombre de lignes du sous-tableau k. On note, pour $1 \leq i \leq I$, $b(i) = k$ le fait que la ligne i appartienne au sous-tableau k. $X = [x_{ij}]$, avec $1 \leq i \leq I$ et $1 \leq j \leq J$, est le tableau initial ne comportant que des valeurs positives ou nulles.

On calcule d'abord les poids des colonnes avec :

$$\mathbf{x}_{.j} = \sum_{1 \leq i \leq I} \mathbf{x}_{ij} \quad \mathbf{x}_{..} = \sum_{1 \leq j \leq J} \mathbf{x}_{.j} \quad \mathbf{f}_{.j} = \frac{\mathbf{x}_{.j}}{\mathbf{x}_{..}} \quad \mathbf{D}_J = \text{Diag}(\mathbf{f}_{.1}, \dots, \mathbf{f}_{.J})$$

Cette pondération (somme unité) sera commune aux triplets statistiques associés à chacun des sous-tableaux. Pour le sous-tableau k, on calcule ensuite les distributions conditionnelles par colonnes :

$$\mathbf{x}_{.j}^k = \sum_{\mathbf{b}(i)=k} \mathbf{x}_{ij} \quad \mathbf{f}_{i/j} = \frac{\mathbf{x}_{ij}}{\mathbf{x}_{.j}^{\mathbf{b}(i)}}$$

On moyenne ces distributions conditionnelles pour obtenir la distribution marginale du sous-tableau k :

$$\mathbf{f}_i = \sum_{1 \leq j \leq J} \mathbf{f}_{.j} \mathbf{f}_{i/j} \quad \mathbf{D}_{i_k} = \text{Diag}(\mathbf{f}_i)_{\mathbf{b}(i)=k} \quad \mathbf{D}_I = \text{Diag}(\mathbf{f}_{i_1}, \dots, \mathbf{f}_{i_K})$$

La somme des poids des lignes d'un sous-tableau vaut 1 et la somme des poids de toutes les lignes du tableau vaut K. Le tableau est alors soumis au centrage de type AFC par :

$$\mathbf{y}_{ij} = \frac{\mathbf{f}_{i/j}}{\mathbf{f}_i} - 1$$

Le sous-tableau d'ordre k, formé des lignes du bloc associé, est défini par :

$$\mathbf{Y}_k = \left[\mathbf{y}_{ij} \right]_{\mathbf{b}(i)=k, 1 \leq j \leq J}$$

Il fournit le triplet $(\mathbf{Y}_k, \mathbf{D}_J, \mathbf{D}_{i_k})$ qui est un triplet d'AFC. La distance du chi2 entre distributions conditionnelles par colonnes, caractéristique de l'AFC, est retrouvée dans chacune des analyses séparées. Ces analyses séparées ne sont pas celles des analyses de départ mais celles des AFC pondérées par la distribution globale. La pondération \mathbf{D}_J des colonnes est commune à tous les triplets statistiques et les pondérations \mathbf{D}_{i_k} des lignes sont spécifiques de chacun des sous-tableaux. Elles sont telles que la somme de poids des lignes d'un sous-tableau vaut 1 et la somme des poids de toutes les lignes du K-tableaux vaut K.

Pour le reste, tout se passe, à partir de là, comme dans une analyse STATIS classique.

L'analyse STATIS-AFC permet d'accéder à un tableau compromis. Ce tableau n'a pas strictement la même forme que les tableaux de données de départ car il a subi plusieurs transformations. On propose alors d'utiliser les coefficients de pondération issus de l'analyse (α) pour construire un nouveau tableau en effectuant une combinaison linéaire des tableaux de base. On considère ce tableau comme un tableau référence analogue au compromis mais directement comparable aux tableaux de données de départ mais aussi à n'importe quel tableau de données portant sur les mêmes objets. Ainsi, on pourra

par exemple comparer cette référence à une année X de données. A titre d'exemple, dans le cadre de cette étude, nous avons choisi l'année 2000 pour effectuer la comparaison.

4.2.2.4 Application aux données disponibles

Dans la présente étude, seules les données d'échantillonnage TRANSECT récoltées entre 1991 et 1998 sont analysées. Cette période est alors qualifiée de période de référence (cf. chapitre 2). La petite faune ciblée dans le cas du protocole TRANSECT concerne donc les espèces de poissons de petite taille ou les stades jeunes d'espèces de plus grande taille (Tableau XVII). Pour des raisons historiques de suivi de la ressource, l'échantillonnage prend aussi en compte les crevettes blanches et grises. Nous avons décidé de les conserver dans l'analyse. Les données font apparaître une distinction entre stades 0+ et 1+ pour certaines espèces. Cette précision a été conservée afin de mieux apprécier les variations temporelles et éventuellement de détecter des différences de répartition selon le stade de développement ontogénique. Le terme « espèce » qui est employé dans le reste de l'analyse fait donc ici référence à la donnée agrégée espèces x stade. De plus, dans le cas de la crevette blanche, ce n'est pas l'âge qui est considéré mais le caractère ovigère ou non ovigère.

Tableau XVII. Codes des espèces utilisés dans l'analyse. * : espèces rares non retenues.

	Code	Nom latin	Nom vernaculaire	Stade
Poissons	ALA	<i>Alosa alosa</i> (L., 1758)	Alose vraie	0+
	ALF	<i>Alosa fallax</i> (LAC. 1803)	Alose feinte	0+
	ANC	<i>Engraulis encrasicolus</i> (L. 1758)	Anchois	0+
	ANG	<i>Anguilla anguilla</i> (L. 1758)	Anguille européenne	0+
	CCO*	<i>Cyprinus carpio</i> L., 1758	Carpe	all
	ANGJ	<i>Anguilla anguilla</i> (L. 1758)	Civelle	civelle
	EPEA	<i>Osmerus eperlanus</i> (L. 1758)	Eperlan	1+
	EPEJ	<i>Osmerus eperlanus</i> (L. 1758)	Eperlan	0+
	EPI	<i>Gasterosteus aculeatus</i> L. 1758	Epinoche	all
	FLEA	<i>Platichthys flesus</i> (L. 1758)	Flet	1+
	FLEJ	<i>Platichthys flesus</i> (L. 1758)	Flet	0+
	GOBA	<i>Pomatoschistus minutus</i> (PALL. 1770)	Gobie buhotte	1+
	GOBJ	<i>Pomatoschistus minutus</i> (PALL. 1770)	Gobie buhotte	0+
	LOU	<i>Dicentrarchus sp.</i>	Bar	0+
	LPM*	<i>Petromyzon marinus</i> (L. 1758)	Lamproie marine	0+
	LPR*	<i>Lampetra fluviatilis</i> (L. 1758)	Lamproie fluviatile	0+
	MUPA	<i>Liza ramada</i> (RISSO 1826)	Mulet porc	1+
	MUPJ	<i>Liza ramada</i> (RISSO 1826)	Mulet porc	0+
	PES*	<i>Lepomis gibbosus</i> (L. 1758)	Perche soleil	all
	SAN*	<i>Stizostedion lucioperca</i> (L., 1758)	Sandre	all
	SOL	<i>Solea vulgaris</i> QUENSEL 1806 ou <i>S. senegalensis</i> Kaup, 1858	Sole	0+
	SPT	<i>Sprattus sprattus</i> (L. 1758)	Sprat	0+
	SYNA	<i>Syngnathus rostellatus</i> NILSSON 1855	Syngnathe	1+
SYNJ	<i>Syngnathus rostellatus</i> NILSSON 1855	Syngnathe	0+	
Crevettes	CRBN	<i>Palaemon longirostris</i> (Milne Edwards, 1837)	Crevette blanche	non ovigère
	CRBO	<i>Palaemon longirostris</i> (Milne Edwards, 1837)	Crevette blanche	ovigère
	CRG	<i>Crangon crangon</i> (L. 1758)	Crevette grise	tous

Le principal objectif de la présente analyse est d'identifier et de caractériser la partie stable et la partie variable de la structure spatiale des assemblages sur la période. De ce fait, il semble raisonnable d'exclure de l'analyse les espèces rares, qui ne fournissent que très peu d'informations sur la structure spatio-temporelle des assemblages. Evidemment, ce choix peut être discuté car l'apparition ou la disparition d'espèces rares peut être due à un événement écologique majeur. Il s'agit donc d'un choix qui a été effectué dans le cadre de ce travail. En pratique, on ne retient pas les espèces pour lesquelles la fréquence d'occurrence est inférieure à 1%. Il reste donc 22 espèces. Pour chaque relevé, l'abondance des espèces est exprimée en nombre d'individus par 1000 m³ d'eau filtrée. Les données ont été log-transformées en utilisant la relation du type : $X \rightarrow \ln(X+1)$.

Afin d'approfondir l'étude de la structuration saisonnière, on procède à une réorganisation du tableau référence précédemment obtenu en fonction des saisons de prélèvements. La définition des saisons choisie est calendaire. On construit un tableau composé de 4 sous-tableaux, un par saison. On se rapproche, par exemple, nettement du cas décrit par Blanc *et al.* (1998) et Blanc et Beaudou (1998). On applique ensuite la même stratégie d'analyse que précédemment.

L'analyse de l'interstructure et la construction du compromis ont été réalisées sous ADE-4 version 2001-©CNRS 1995-2000.

4.2.3 Résultats de l'analyse

Ce paragraphe présente les résultats de l'analyse ainsi que quelques éléments d'interprétation qui seront ensuite discutés dans le paragraphe de discussion (4.4).

Les paramètres numériques associés à l'analyse STATIS sont regroupés dans le Tableau XVIII.

Tableau XVIII. Valeurs typologiques associées à l'analyse STATIS des données. Année : année d'échantillonnage ; Rv : coefficients de corrélation vectorielle entre tables ; Poids : poids des opérateurs dans la construction du compromis ; NS norm² : Carré de la norme (Hilbert-Schmidt) des opérateurs ; Cos² : cosinus carré de l'angle entre l'opérateur et le compromis estimé.

Année	Nb lignes	Rv	Poids (α_i)	NS norm ²	Cos ²
1991	263	1000	0,34	0,92	0,35
1992	256	788 1000	0,34	0,63	0,43
1993	288	649 570 1000	0,33	0,49	0,20
1994	287	821 783 747 1000	0,36	0,43	0,45
1995	287	689 667 696 759 1000	0,36	0,23	0,37
1996	263	621 693 675 701 826 1000	0,35	0,21	0,47
1997	288	737 765 659 756 844 846 1000	0,37	0,28	0,47
1998	261	690 742 727 794 835 838 845 1000	0,37	0,26	0,55

La diagonalisation de la matrice des Rv fournit les axes principaux de l'analyse. Le premier axe explique plus de 77,5% de l'inertie des données. La projection de chacun des tableaux de données sur les 2 premiers axes donne une bonne idée de la similarité entre les tables (Figure 27). Les valeurs de Rv correspondantes oscillent entre 570 et 846 mais la plupart sont supérieures à 621. Les tableaux ont donc des structures similaires mais chacun possède dans le même temps sa structure propre comme le montre l'hétérogénéité des normes des opérateurs, qui varient dans une proportion de 1 à 4. Si la configuration obtenue est assez homogène, on peut distinguer deux groupes séparés. La construction d'un compromis semble donc se justifier. Les valeurs des coefficients de pondération obtenus se situent entre 0,33 et 0,37. La contribution de chacun des tableaux à la construction du compromis est donc équilibrée. Il n'y a pas de grande valeur (le maximum peut être à l'unité) de poids et les \cos^2 ne sont pas très élevés. Cela signifie que chaque tableau a sa structure propre mais qu'il existe une structure commune. L'année 1993 est cependant particulière. Le tableau correspondant est caractérisé par des Rv et un \cos^2 relativement faibles. On peut penser que sa structure est assez différente des autres et qu'elle n'est pas très bien représentée par le compromis.

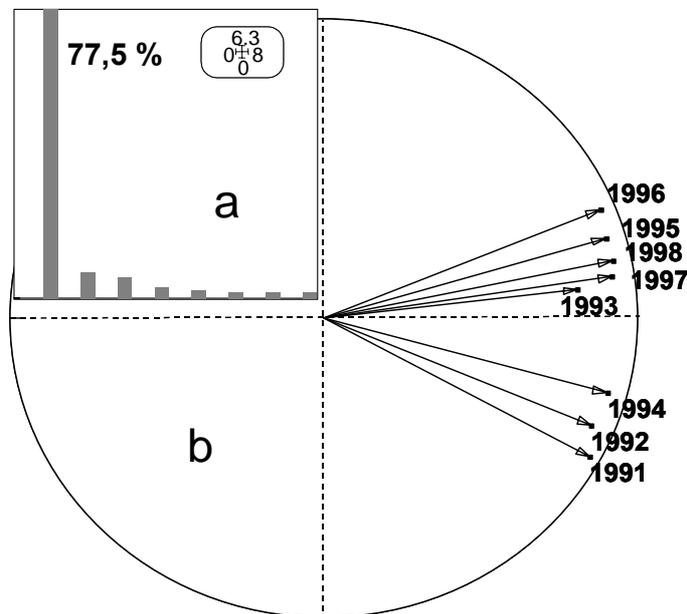


Figure 27. Analyse graphique de l'interstructure. (a) histogramme des valeurs propres générées par la diagonalisation de la matrice des RV ; (b) projection des 8 tableaux-années sur les axes 1 et 2 de l'interstructure.

L'analyse du tableau compromis commence par l'étude de l'histogramme des valeurs propres (Figure 28). 6 axes sont nécessaires pour expliquer plus de 50% de l'inertie totale. Cependant, comme la première dimension est clairement dominante, on décide de ne commenter que le premier plan du compromis (> 26% d'inertie expliquée). Ces valeurs peuvent laisser supposer que le compromis n'est que modérément structuré. Pourtant, compte tenu du nombre total de lignes dans le tableau (2193), les « scores » sont loin d'être mauvais. Néanmoins, il semble bien qu'il existe une variabilité non négligeable autour de la moyenne décrite par les premiers axes factoriels du compromis.

Dans le but de décrire la structure des données, les centres de gravité de chacun des relevés regroupés en fonction du mois d'échantillonnage, de la position dans la colonne d'eau (fond ou surface) et du transect (T2 à T5) sont projetés sur le premier plan issu de l'AFC du compromis (Figure 28b). On décèle alors une double structuration dans le temps et l'espace. Le long du premier axe, les relevés effectués en hiver sont opposés aux relevés effectués pendant la période estivale. Le deuxième axe discrimine les relevés effectués en automne de ceux réalisés au printemps. Un gradient amont-aval se dégage le long de l'axe 1 ainsi qu'une opposition entre relevés de surface et relevés de fond. Ainsi, on remarque que les relevés de surface sont associés avec les stations aval et, à l'inverse, les relevés de fond sont projetés sur le côté gauche de la carte factorielle, du côté des stations amont.

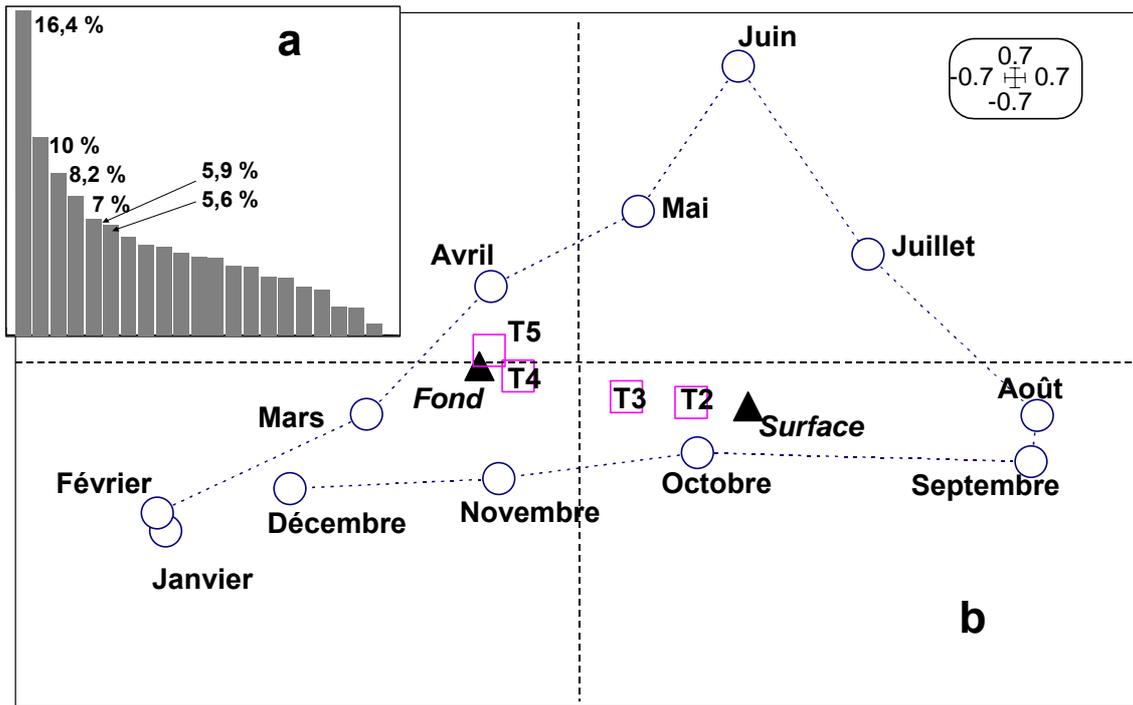


Figure 28. Analyse du compromis. (a) Histogramme des valeurs propres de l'AFC du compromis et pourcentage d'inertie expliquée pour les 6 premiers axes. (b) Projection sur le premier plan du compromis des centres de gravité des relevés en fonction du mois d'échantillonnage (O), du transect correspondant (□) et de la position de la station dans la colonne d'eau (▲)

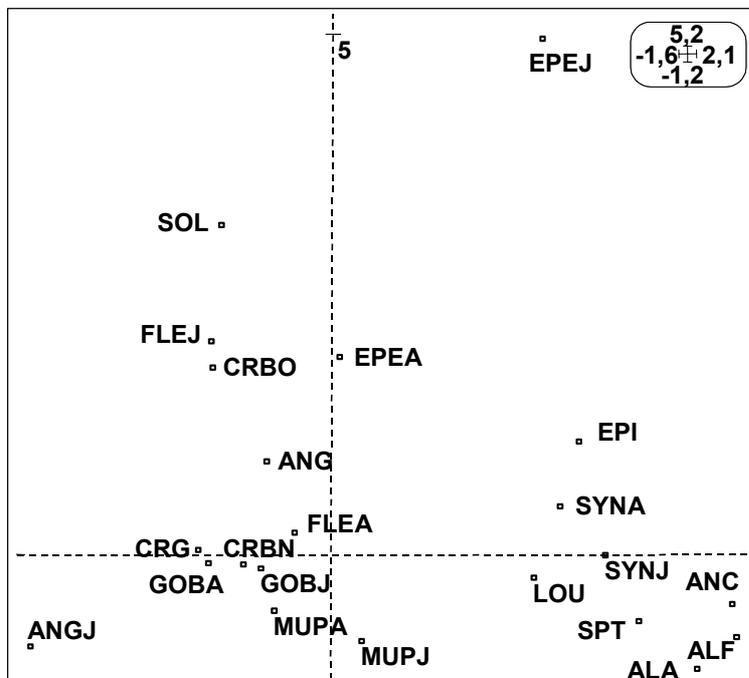


Figure 29. Analyse du compromis. Projection des variables (espèces) sur le premier plan factoriel.

Les variables-espèces sont, elles aussi, projetées sur le plan factoriel (Figure 29). Les codes des espèces sont projetés par averaging sur les stations, c'est à dire à la moyenne des relevés où on les trouve. La position de la civelle apparaît à l'écart des autres espèces dans le coin inférieur gauche du

graphe. Près de l'origine des axes, avec les mulets adultes et juvéniles, on trouve un groupe d'espèces benthiques et démersales : le gobie, le flet adulte, la crevette blanche non ovigère et la crevette grise. Les espèces positionnées dans la partie inférieure droite du plan sont des espèces principalement pélagiques telles que le bar, l'alose vraie et l'alose feinte, l'anchois, l'épinoche et le sprat. On note que le syngnathe (adultes et juvéniles) est associé avec ces espèces. Dans la partie supérieure de la carte factorielle, on trouve les juvéniles d'éperlan et si l'on redescend le long de l'axe 2, on distingue un groupe hétérogène composé des soles, des stades jeunes de flet, des stades 1+ d'éperlan, de l'anguille et des crevettes blanches ovigères.

4.2.4 Approfondissement de l'étude de la structure saisonnière

Cette partie de l'analyse est essentiellement illustrative et vient enrichir les propos précédents en les présentant sous un autre angle. Elle est moins détaillée que la précédente.

Un test de permutation souligne que la discrimination par saison est réellement significative ($p=0$). L'analyse de l'interstructure (Tableau XIX, Figure 30) montre que les saisons sont vraiment distinctes les unes des autres du point de vue de la structure des assemblages faunistiques. En effet, les R_v et les \cos^2 sont faibles ce qui suggère que chaque tableau possède une structure propre.

Tableau XIX. Valeurs typologiques associées à l'analyse STATIS des données. Saison : saison d'échantillonnage ; R_v : coefficients de corrélation vectorielle entre tables ; Poids : poids des opérateurs dans la construction du compromis ; NS norm² : Carré de la norme (Hilbert-Schmidt) des opérateurs ; \cos^2 : cosinus carré de l'angle entre l'opérateur et le compromis estimé.

Saison	Nb lignes	Poids (α_i)	R_v			NS norm ²	\cos^2	
Automne	550	0,47	1000			0,95	0,53	
Été	540	0,48	421	1000		0,77	0,49	
Hiver	551	0,51	576	368	1000	1,10	0,16	
Printemps	552	0,54	422	635	619	1000	0,35	0,32

Dans le même temps, on peut raisonnablement envisager la construction d'un compromis pertinent : on observe deux groupes de saisons (Figure 30) et la contribution de chaque tableau à la construction du compromis apparaît assez homogène.

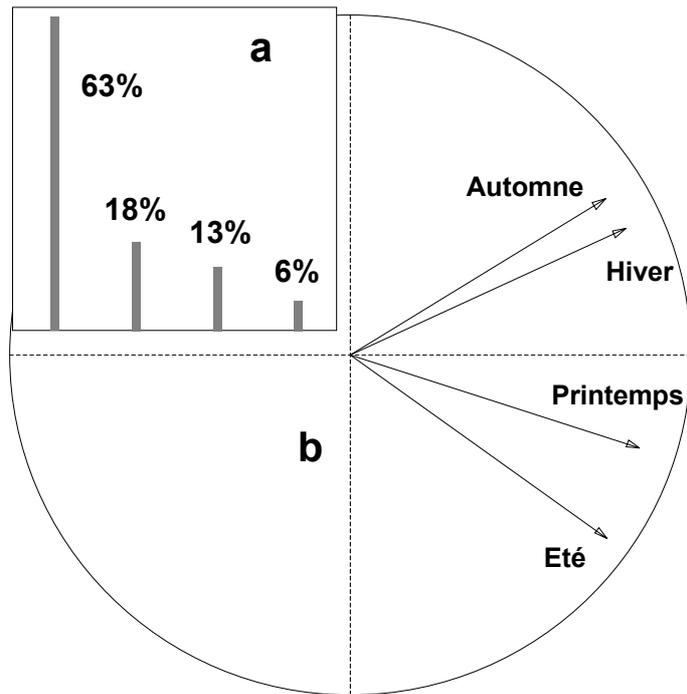


Figure 30. Analyse graphique de l'interstructure. (a) histogramme des valeurs propres générées par la diagonalisation de la matrice des RV ; (b) projection des 4 tableaux-saison sur les axes 1 et 2 de l'interstructure.

Le degré de structuration des assemblages ne semble pas équivalent d'une saison à l'autre comme cela est souligné par les valeurs prises par la norme de Hilbert-Schmidt des opérateurs (Tableau XIX) et la saison la moins bien représentée par le compromis est l'hiver.

Les stations sont désignées par une lettre entre A et L (Figure 31).

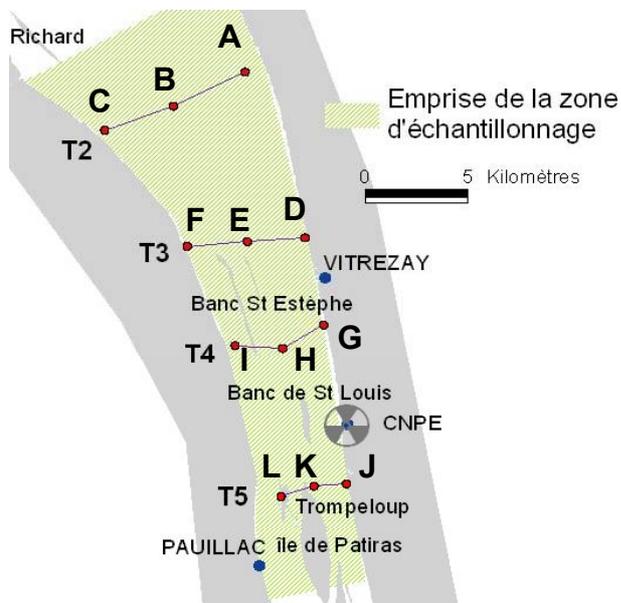


Figure 31. Localisation des stations dans la zone d'échantillonnage TRANSECT. Voir Chapitre 2 pour plus de détails.

Le 1^{er} facteur issu de l'AFC du compromis (Figure 32) discrimine bien les stations selon un axe aval (à gauche) – amont (à droite). On voit aussi apparaître, le long de cet axe, une opposition, entre les prélèvements de surface (à gauche) et les prélèvements de fond (à droite). Cette opposition est aussi légèrement marquée le long de l'axe 2. Cet axe discrimine aussi, notamment pour les transects amont,

les stations plutôt rivulaires (en haut) et les stations plutôt situées sur l'axe du fleuve (en bas). La station L apparaît associée aux stations axiales. Cela n'est pas incohérent car, en effet, elle est loin de la rive de l'estuaire.

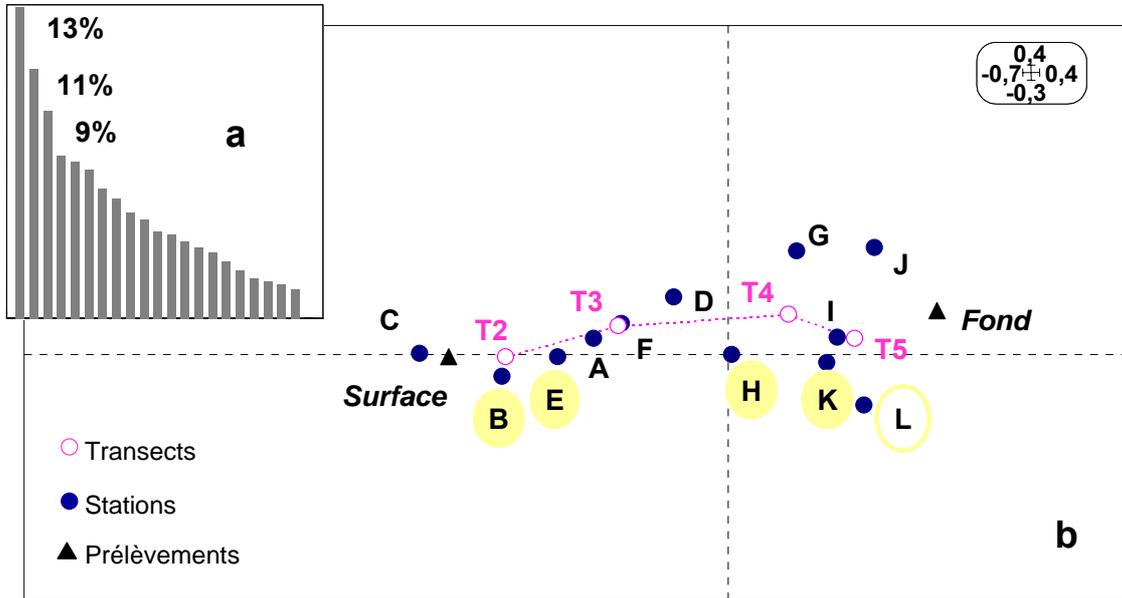


Figure 32. Premier plan de l'analyse du compromis : (a) Histogramme des valeurs propres de l'AFC du compromis et pourcentage d'inertie expliquée pour les 3 premiers axes. (b) Projection sur le premier plan du compromis des centres de gravité des relevés en fonction de la station d'échantillonnage, du transect et de la position du prélèvement dans la colonne d'eau. Les stations situées sur l'axe du fleuve apparaissent sur fond jaune. La station L apparaît cerclée de jaune (voir texte).

Si l'on projète les codes des espèces sur le premier plan du compromis (Figure 33), on retrouve les mêmes associations d'espèces associées aux mêmes transects que dans la partie précédente (4.2.3). La différence majeure réside dans la discrimination importante le long de l'axe 2 entre la crevette blanche ovigère et la civelle qui suggère que la première tend à évoluer nettement dans l'axe du fleuve tandis que la seconde privilégie les rives.

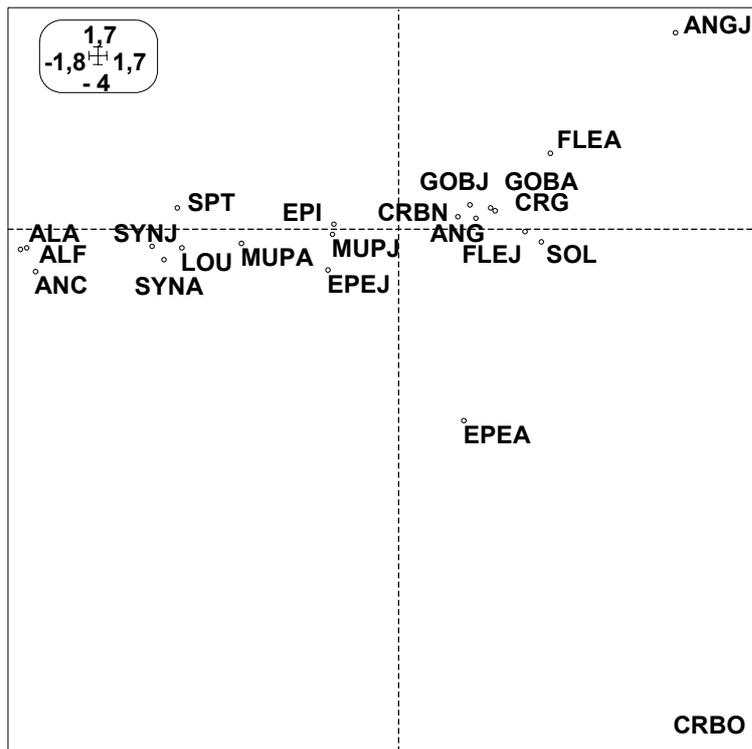


Figure 33. Analyse du compromis. Projection des variables (espèces) sur le premier plan factoriel.

L'analyse du compromis fournit une image de la structuration spatiale moyenne sur l'année. Afin de la décliner à l'échelle saisonnière, on étudie la trajectoire des stations de chacun des sous-espaces formés par les sous-tableaux sur le premier plan du compromis (Figure 34).

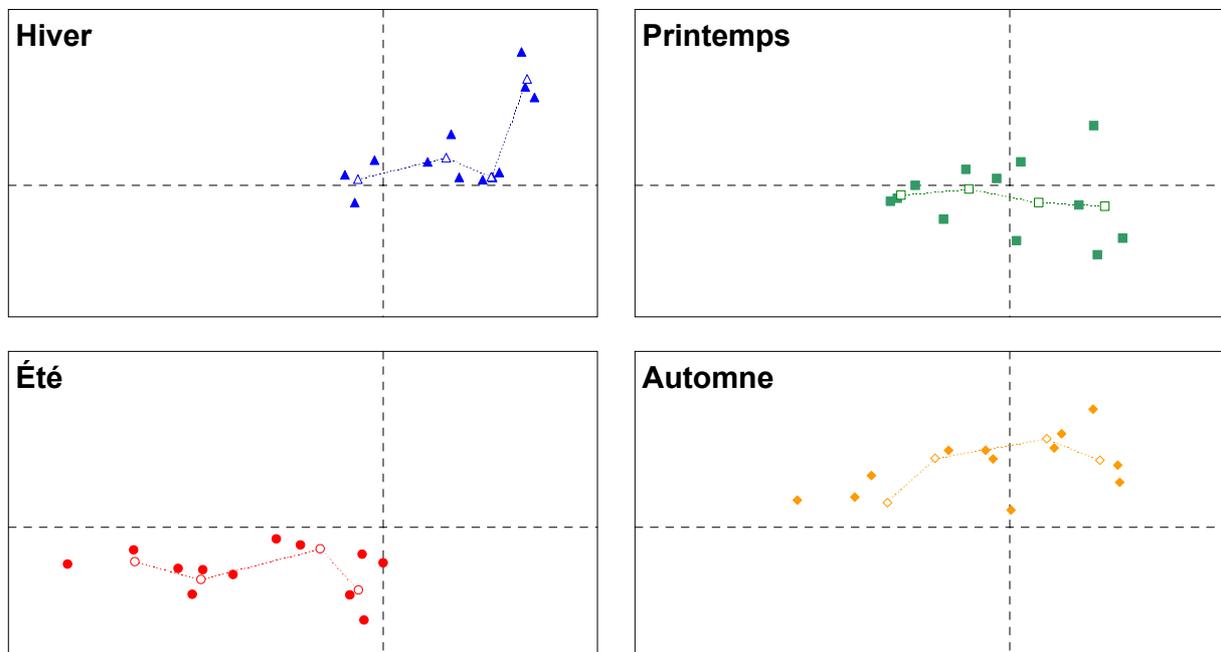


Figure 34. Trajectoire des stations sur le premier plan du compromis. Les symboles pleins indiquent les stations et les symboles vides indiquent les transects.

Les stations et les transects sont ainsi représentés pour chaque saison. Globalement, on retrouve le même schéma général : une structuration aval-amont marquée le long de l'axe 1 et une légère

structuration rive-large le long de l'axe 2. Les transect sont toujours ordonnés de la gauche vers la droite, de l'aval vers l'amont.

La position des ensembles de points sur le plan factoriel est intéressante à regarder. En hiver, ils sont agglomérés dans le quart supérieur droit, en été dans le quart inférieur gauche tandis qu'au printemps et en automne ils ont une position plus transversale.

4.2.5 Comparaison avec la situation d'une année quelconque

Le deuxième grand intérêt de l'approche STATIS est de fournir les base de la construction d'un tableau représentatif de la période choisie comme période de référence (ici 1991-98). Ce tableau que l'on a choisi de qualifier de « tableau de référence » (ou tableau-référence) peut alors être comparé à n'importe quel tableau de données de la même forme et obtenu de façon similaire. On choisit dans ce paragraphe de présenter une comparaison avec l'année 2000.

Le tableau de référence, construit sur la base des résultats de l'analyse de l'interstructure, présente une structure des données équivalente à celle qui a été observée sur le tableau compromis (Figure 35).

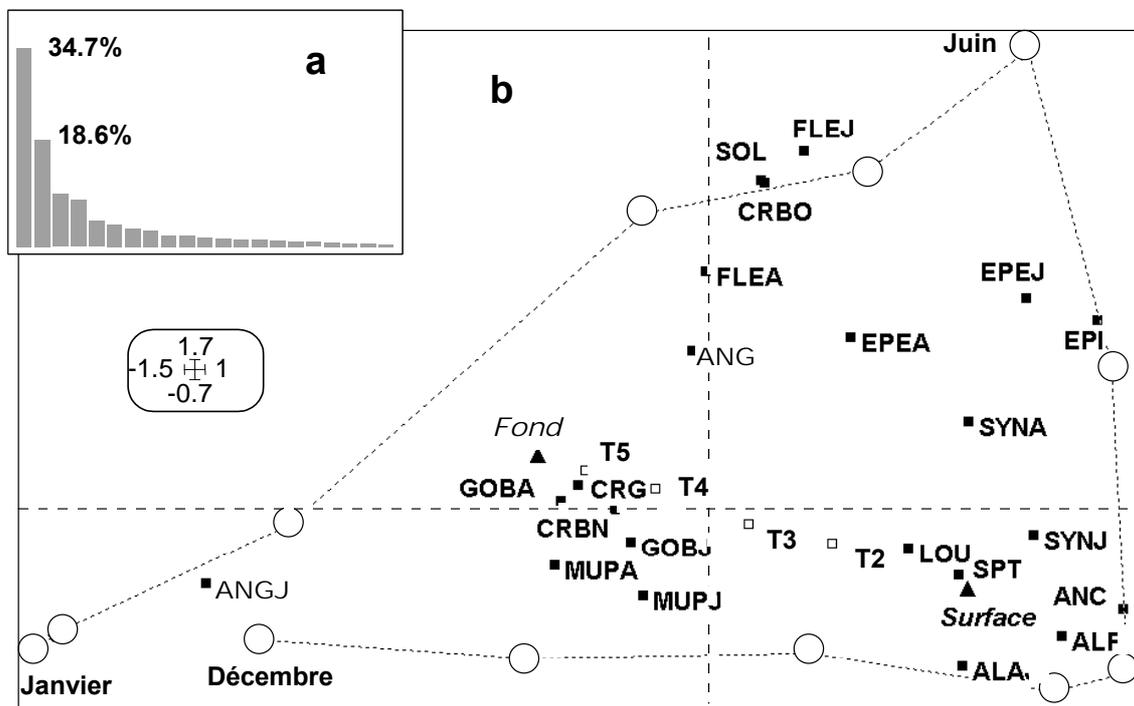


Figure 35. Premier plan de l'AFC du tableau-référence. (a) histogramme des valeurs propres avec le pourcentage d'inertie expliquée par les deux premiers axes. (b) Projection des codes des espèces (■) et du centre d'inertie des relevés en fonction du mois d'échantillonnage (○), du transect (□) et de la position dans la colonne d'eau (▲).

La comparaison entre le tableau de référence et le tableau de données de l'année 2000 choisi arbitrairement comme point de comparaison s'effectue de différentes façons et à plusieurs niveaux.

On peut d'abord calculer un coefficient de corrélation vectorielle entre les 2 tableaux. La valeur obtenue est de 857. Cette valeur se situe dans l'ordre de grandeur des valeurs du Tableau XVIII obtenues pour les différents tableaux de données utilisés pour construire le compromis.

Dans un second temps, on compare la liste des espèces échantillonnées en 2000 avec la liste des espèces recensées entre 1991 et 1998. On observe que certaines espèces capturées en 2000 ne l'ont pas été durant toute la période 1991-98. Ce sont : la motelle, *Ciliata mustela* (L., 1758), l'ombrine commune, *Umbrina cirrosa* (L., 1758), l'orphie *Belone belone* (L., 1761), le hareng, *Clupea harengus* L., 1758, et la gambusie, *Gambusia affinis* Girard, 1859.

Enfin, les variables (espèces) de l'année 2000 sont projetées sur le premier plan de l'AFC du compromis (Figure 36). Cette projection permet d'étudier les éventuelles différences de typologie en analysant les différences dans la position des codes des espèces sur la carte factorielle. S'il existe quelques décalages remarquables tels ceux que l'on peut noter concernant le flet adulte et les éperlans adultes et juvéniles par exemple, il est assez difficile de mesurer quantitativement les déviations par rapport à la situation de référence. En effet, les positions des codes des espèces sur les cartes factorielles en fonction des années forment des groupes plus ou moins homogènes selon les espèces. Ainsi, les positions de la civelle et de la crevette blanche sur les cartes factorielles des différentes années de la période de référence sont assez homogènes alors que les points pour l'éperlan ou le flet sont beaucoup plus dispersés (Figure 37).

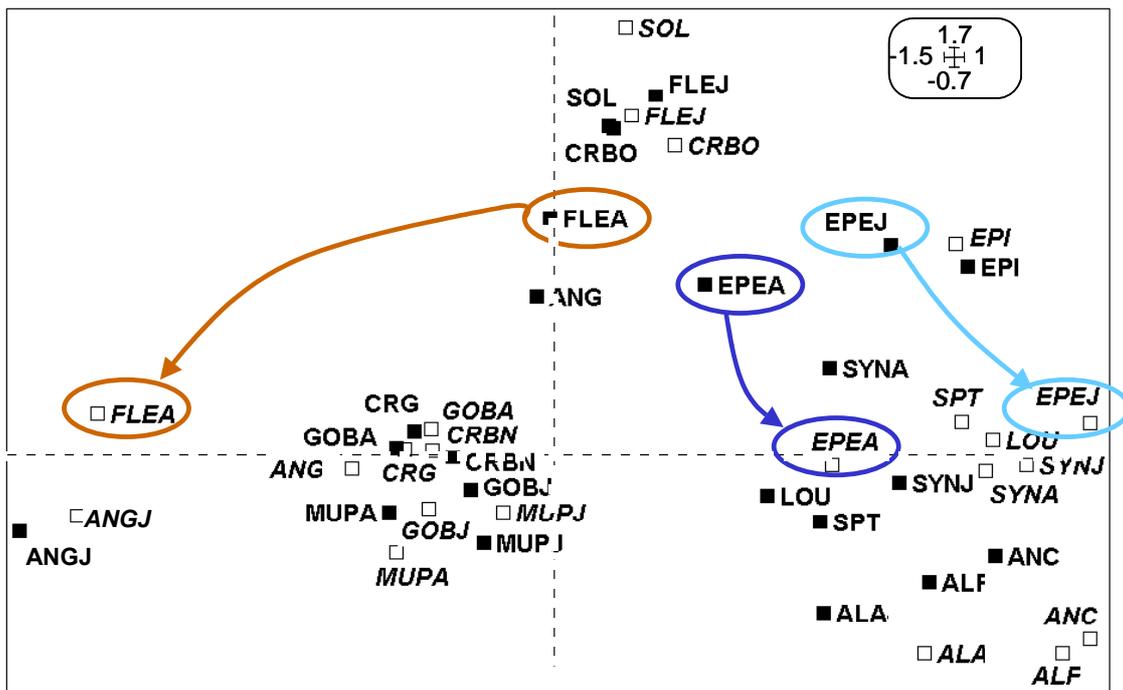


Figure 36. Projection du code des espèces du tableau de l'année 2000 sur le premier plan de l'AFC du tableau-référence. (■) codes des espèces du tableau-référence ; (□) codes des espèces du tableau de l'année 2000. On fait apparaître les différences de position pour le flet adulte et les éperlans adultes et juvéniles à titre illustratif (voir texte pour les explications).

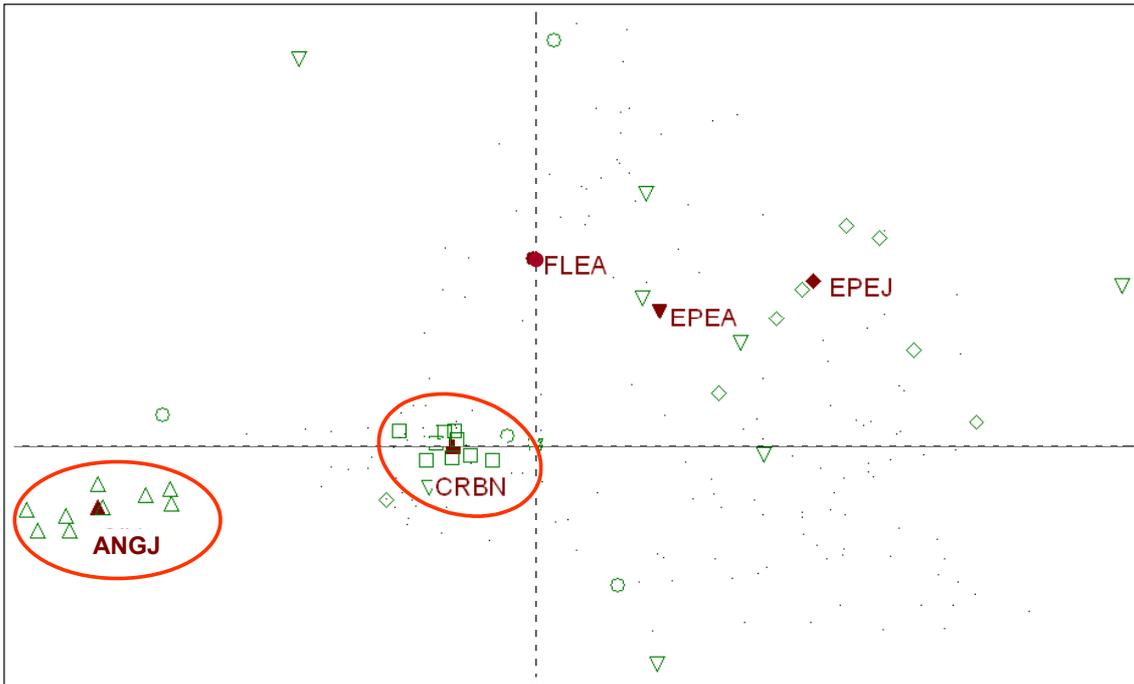


Figure 37. Projections des codes de certaines espèces sur le premier plan factoriel de l'AFC du tableau-références. Projection de la position d'après le tableau compromis (symboles pleins) et d'après chacune des huit années de la période de référence (symboles vides). Les points représentent les positions des autres espèces.

4.3 Les contraintes du milieu : éléments de structuration du peuplement

4.3.1 Hypothèses

Deux hypothèses alternatives peuvent être formulées :

- (1) **Hypothèse nulle (H0)** : la favorabilité du milieu, qui structure la répartition des cortèges ichthyologiques dans l'estuaire se limite à la composante physique. Celle-ci se définit par différents facteurs dont : la nature du substrat, la qualité physique de l'eau (température, salinité, turbidité), la profondeur et les facteurs hydrodynamiques (hydraulicité, marnage, débit). Sous cette hypothèse, on considère que les aspects trophiques ne sont pas nécessaires pour expliquer la répartition des assemblages dans l'estuaire.
- (2) **Hypothèse alternative** : la favorabilité du milieu, qui structure la répartition des cortèges ichthyologiques dans l'estuaire combine les aspects physiques et trophiques. Ces derniers peuvent être caractérisés par la distribution des proies.

Dans l'absolu, on ne peut accepter l'hypothèse nulle que s'il est possible d'expliquer la totalité de la structuration spatio-saisonnaire grâce à un ensemble de variables mésologiques. L'hypothèse

alternative doit aussi être nuancée. Si les variables testées n'offrent pas un degré d'explication suffisant pour accepter H_0 , on peut aussi envisager le fait que le choix des variables ne soit lui-même pas complètement satisfaisant. Le problème est, en grande partie, de mesurer ce « degré d'explication ». Cela peut être partiellement résolu au moyen d'une Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales (AFCVI). Cette méthode d'ordination sous contrainte (cf. paragraphe suivant) permet de réaliser le couplage d'un tableau faunistique et d'un tableau de variables mésologiques ainsi qu'une première quantification de la relation entre variables du milieu et structuration du peuplement.

4.3.2 L'Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales (AFCVI)

4.3.2.1 Généralités

Fondamentalement, l'Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales AFCVI, ou Analyse Canonique des Correspondances (ACC), s'emploie pour étudier les relations entre un tableau **M** de paramètres mésologiques et un tableau **F** de relevés faunistiques ou floristiques portant sur les mêmes relevés (ou individus). Généralement, **F** est considéré comme relevant de l'analyse des correspondances et **M** relève plutôt de l'Analyse en Composantes Principales (ACP). On cherche à expliquer la structure de **F** par **M**. Les variables du tableau **M** sont alors perçues comme des prédicteurs des variations observées dans **F**. La méthode est une méthode d'ordination sous contrainte car elle contraint les axes d'ordination à être des combinaisons linéaires des variables du tableau explicatif (Blanc, 2000).

Dans le présent manuscrit les 2 termes, ACC et AFCVI, sont employés indifféremment. D'un point de vue sémantique, les spécialistes et les puristes se demandent pourtant en quoi l'ACC, doublement dissymétrique, contenant une régression et un centrage différent pour la faune et le milieu, est-elle une analyse canonique (Chessel & Gimaret, 1997). En toute rigueur, l'analyse n'est réellement canonique que lorsque les données sont des occurrences même si cette méthode a bien été conçue pour traiter des tableaux de relevés flo-ro-faunistiques (Ter Braak, 1986) et si elle est utilisée en ceci pour étudier les relations espèces-milieu (Lebreton *et al.*, 1988a ; Lebreton *et al.*, 1988b ; Lebreton *et al.*, 1991 ; Prodon & Lebreton, 1994 ; Chessel, 1997 ; Chessel *et al.*, 1997a).

Ces considérations étant faites, en tant que simple utilisateur, on mettra en œuvre l'ACC en la considérant essentiellement comme une AFC sous contrainte (Chessel *et al.*, 1997a) ce qui nous conduit à employer parfois le terme d'AFCVI. L'AFCVI est un véritable microscope euclidien qui met en évidence tel ou tel aspect de la structure en fonction des réglages choisis (Chessel, 1997).

4.3.2.2 Principe de la méthode

Une procédure d'ACC se déroule en 3 étapes :

(1) Dans un premier temps, on effectue une analyse préliminaire des tableaux **M** et **F**. L'AFC de **F** est d'abord réalisée.

Rappel : La transformation effectuée en AFC correspond donc à un double centrage multiplicatif. L'analyse des correspondances code numériquement les espèces et les relevés. Ce code permet d'attribuer à chaque relevé une moyenne et une variance (Chessel *et al.*, 1997a). La variance des

moyennes est optimisée. Une des propriétés fondamentales de l'AFC est de les positionner pour maximiser la variance des positions des relevés obtenues par averaging, comme de positionner les relevés par des codes numériques pour maximiser la variance des positions des espèces obtenues par averaging. « Une des techniques de l'AFC consiste à effectuer une ordination réciproque des relevés et des espèces. A partir d'une ordination a priori des espèces, on procède à une ordination des relevés d'après la moyenne des espèces qu'ils contiennent. Cette nouvelle ordination des relevés est utilisée pour réordonner les espèces par la même technique, qui conduit à une nouvelle ordination des relevés. On réitère ces deux étapes jusqu'à ce que les deux ordinations se stabilisent » (Prodon & Lebreton, 1994).

L'ordination réciproque de l'AFC est propre à la structure du tableau **F**. L'objectif fondamental de l'ACC est de ré-effectuer cette opération en tenant compte des variables mésologiques mesurées sur les mêmes relevés.

On effectue ensuite l'ACP de **M** qui vise donc à ordiner les relevés en fonction des variables mésologiques. On en arrive naturellement à comparer le facteur 1 de l'AFC et le facteur 1 de l'ACP. La plus simple des manières de relier la structure d'ordination des relevés (F1, le facteur 1 de l'AFC de **F**) et les variables de milieu est, en effet, d'étudier le mode de variation de ces variables en fonction de ce facteur. Mais il faut d'abord normaliser ces variables. Le code issu de l'AFC étant centré pour la pondération marginale du tableau **F**, il est indispensable, pour des raisons de cohérence, d'utiliser cette pondération pour réduire le tableau **M** (Chessel *et al.*, 1997a). On effectue donc l'ACP de **M** en utilisant la pondération marginale de **F** pour les lignes (relevés). Ce transport de pondération est certainement un des éléments les plus discutables de l'ACC (ou AFCVI). Il impose de calculer des moyennes, des variances et des corrélations entre variables de milieu qui dépendent du cortège faunistique étudié. D'autres choix sont possibles mais ils ne seront pas discutés (Chessel, 1997). L'ACP résultante peut être discutée dans les mêmes termes qu'une ACP classique.

(2) Dans un deuxième temps, on examine la relation variables – facteurs – codes canoniques. La relation entre les variables du milieu et le 1^{er} axe factoriel (code F1) de l'AFC peut se quantifier de 2 manières. On peut effectuer la moyenne des carrés de la corrélation de chaque variable sur l'axe ou alors effectuer une régression multiple (Prodon & Lebreton, 1994 ; Chessel *et al.*, 1997a). Faire une régression c'est faire une projection. Dans le cas présent, on projette **F** dans le sous-espace formé par **M** conformément au schéma général de la Figure 38 pour deux tableaux quelconques **X** et **Y**.

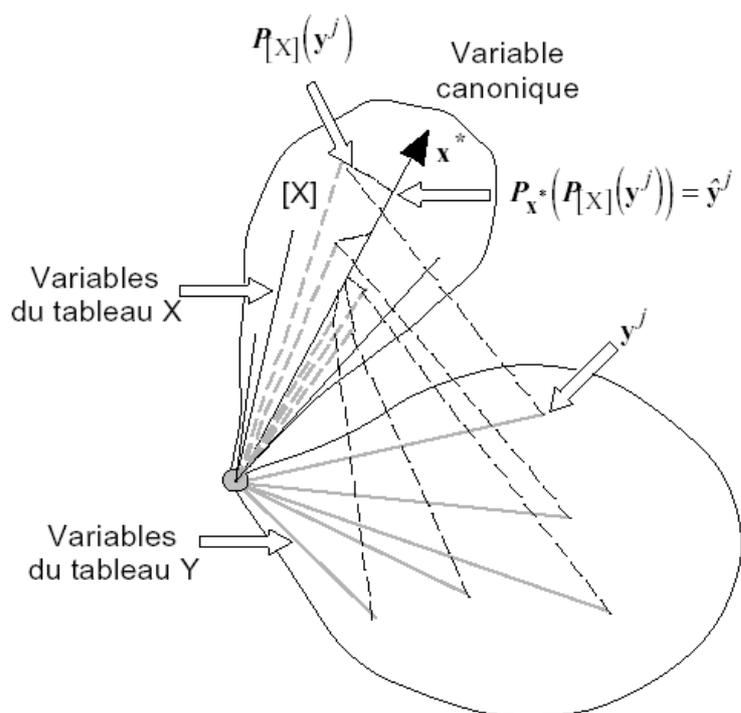


Figure 38. Schéma de la projection d'un tableau Y dans un sous-espace [X]. Voir texte pour les explications. Extrait de Chessel et Gimaret (1997).

Chessel et Gimaret (1997) écrivent : « Chacune des variables du tableau Y est projeté sur le sous-espace [X]. La nouvelle variable s'écrit $P_{[X]}(y^j)$. C'est l'estimation de la variable y^j par régression multiple sur les variables de X dites explicatives. L'ensemble de ces variables définit par ACP leur composante principale x^* . Les variables sont à nouveau projetées sur cette composante principale en

$$P_{x^*}(P_{[X]}(y^j)) = \hat{y}^j$$

On trouve ainsi une combinaison de variables de X qui sert de prédicteur unique pour toutes les variables de Y ».

Une option de décomposition de l'inertie est incluse dans le logiciel ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1997) qui a été utilisé pour cette analyse. Elle permet d'obtenir pour chaque espèce du tableau F le pourcentage de variance expliquée par la régression multiple de la colonne correspondante sur l'ensemble des variables du milieu (Chessel *et al.*, 1997a). On obtient aussi un pourcentage d'inertie expliquée total qui peut partiellement se concevoir comme une mesure du pouvoir structurant des facteurs mésologiques sur les assemblages faunistiques. Un test de Monte Carlo sur l'inertie totale projetée permet de vérifier si le pourcentage d'inertie expliqué est significatif. Ce point de vue est très général et il est peu adapté dans un certain nombre de cas à cause de la nature des courbes de réponses sur le gradient des variables du milieu qui ne peuvent être modélisées par régression linéaire si elle sont « en cloche ».

(3) Enfin, dans un troisième temps, on effectue l'analyse du plan issu de l'ACC. A ce stade, tout se passe comme si on effectuait une nouvelle analyse des correspondances de F en tenant compte de l'ordination des lignes imposée par les variables du milieu, autrement dit, du fait que les axes factoriels sont des combinaisons linéaires des variables du tableau explicatif (Blanc, 2000). Les combinaisons, de variance unité, maximisent la variance entre les positions moyennes des espèces sur ce code. La méthode de dépouillement est classique ; on examine les coefficients des variables de milieu appelés encore poids des variables, les valeurs de ces combinaisons qui font une ordination des relevés avec

des codes centrés de variance unité et les positions moyennes des espèces sur ces codes (Chessel *et al.*, 1997a).

4.3.2.3 Application aux données disponibles

Le tableau faunistique (F), dans lequel sont donc reportées les données biologiques, est le même que celui utilisé pour l'analyse STATIS. Les espèces rares (occurrence < 1%) ont encore une fois été retirées. En effet, il a été montré que la présence de la plupart de ces espèces rares dans la Gironde ne peut être reliée à aucune condition environnementale particulière (Mourand, 2000 – voir Chapitre 3).

Les valeurs de différentes variables mésologiques (Tableau XX) sont reportées dans un tableau de variables mésologiques (noté M) de type relevés x variables. Nous n'avons conservé que les variables d'hydrologie mesurées de la même façon sur la période 1991-1998. Afin de normaliser la distribution de la variable débit, une transformation du type débit \rightarrow Log(débit) a été effectuée. Plusieurs variables ont été testées pour caractériser le facteur « profondeur ». En particulier, le volume d'eau filtré par les deux types d'engins de pêche permet de discriminer les relevés de surface et les relevés de fond (Figure 39).

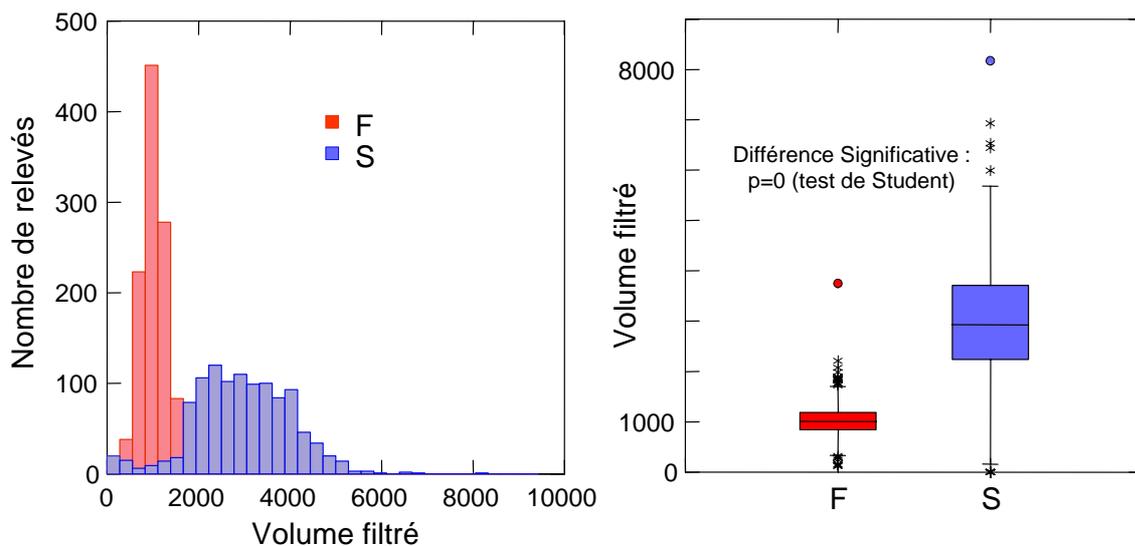


Figure 39. Volume filtré par les haveneaux de surfaces (en bleu) et par le cadre de fond (en rouge). A gauche : histogramme des valeurs ; à droite : boxplots.

Les variables relatives au substrat considéré comme stable sur la période représentent la surface de chacun des types de substrat dans chacun des cercles dans lesquels sont effectués les relevés. Elle a été calculée par SIG d'après les données du Département de Géologie et d'Océanographie de l'Université de Bordeaux I issues de l'analyse granulométrique de 642 échantillons collectés lors de 2 campagnes en 1998 et 1999. Enfin, une variable hydraulique (vitesse moyenne de l'eau en un point) dont on considère également qu'elle n'a pas subi de changement tendanciel sur la période est issue du modèle hydraulique SiAM-2DH adapté par Sottolichio (1999) à l'estuaire de la Gironde. Plusieurs combinaisons de variables du milieu ont été testées. Seuls les résultats relatifs à une de ces combinaisons sont présentés ici. Cette combinaison a été choisie selon un critère d'optimisation du pourcentage d'inertie totale expliquée par régression multiple sur les variables du milieu par rapport au nombre de variables introduites dans l'analyse.

Tableau XX. Description des variables mésologiques utilisées lors de l'analyse. Les surfaces des différents types de substrat sont exprimées en « unité cartographique ». L'unité cartographique est une unité arbitraire définie par le logiciel ArcView qui permet de comparer des surfaces.

Type	Code	Description	Valeurs	
			Min	Max
Hydrologie	Sal	Salinité mesurée au moment du prélèvement	0	28
	TEau	Température de l'eau mesurée au moment du prélèvement, en °C	3	27
	LogDE	Logarithme du débit de l'estuaire le jour du prélèvement, en m ³ s ⁻¹	1,95 (DE=90)	3,73 (DE=5365)
	Coef	Coefficient de marée au moment du prélèvement	34	114
Profondeur	Volume	Volume d'eau filtré par l'engin de pêche durant le prélèvement, en m ³	116,9	8176,9
	Hm	Hauteur d'eau au dessus de l'engin au moment du prélèvement, en m. Hm=1 pour les prélèvements de surface	1	10,1
	Prof	Prof=0 pour les prélèvements de surface et Prof=1 pour les prélèvements de fond.		
Substrat	Slikke	Surface de slikke estuarienne sous le cercle centré sur la station d'échantillonnage, en unité cartographique	0	73800
	Vase	Surface de vase sous le cercle centré sur la station d'échantillonnage, en unité cartographique	0	125800
	Sable-vase	Surface de substrat sablo-vaseux sous le cercle centré sur la station d'échantillonnage, en unité cartographique	0	800
	Sable	Surface de sable sous le cercle centré sur la station d'échantillonnage, en unité cartographique	0	115700
	Gravier	Surface de gravier sous le cercle centré sur la station d'échantillonnage, en unité cartographique	0	106500
Hydraulicité	Hydro	Moyenne des courants subis par un point fixe de l'estuaire au cours de 3 cycles de marée simulés, en m.j	9373	98731

Par souci d'homogénéité avec le paragraphe précédent, encore une fois, seules les données récoltées entre 1991 et 1998 sont incluses dans l'analyse.

Les données spatiales ont été traitées sous ArcView GIS 3.2a-©1992-2000 Environmental Systems Research Institute, Inc.

4.3.3 Résultats de l'AFCVI

La démarche se décompose en plusieurs étapes. Les analyses préliminaires sont présentées à titre indicatif mais leur interprétation n'est pas exposée dans ce manuscrit car elles apportent peu d'informations par rapport au reste de l'analyse.

4.3.3.1 Analyses préliminaires

Le premier plan factoriel de l'AFC de F et le cercle des corrélations de l'ACP de M sont présentés respectivement à la Figure 40 et à la Figure 41. On conserve 3 axes (37% d'inertie expliquée) pour l'AFC de F et 3 axes (81% d'inertie expliquée) pour l'ACP de M.

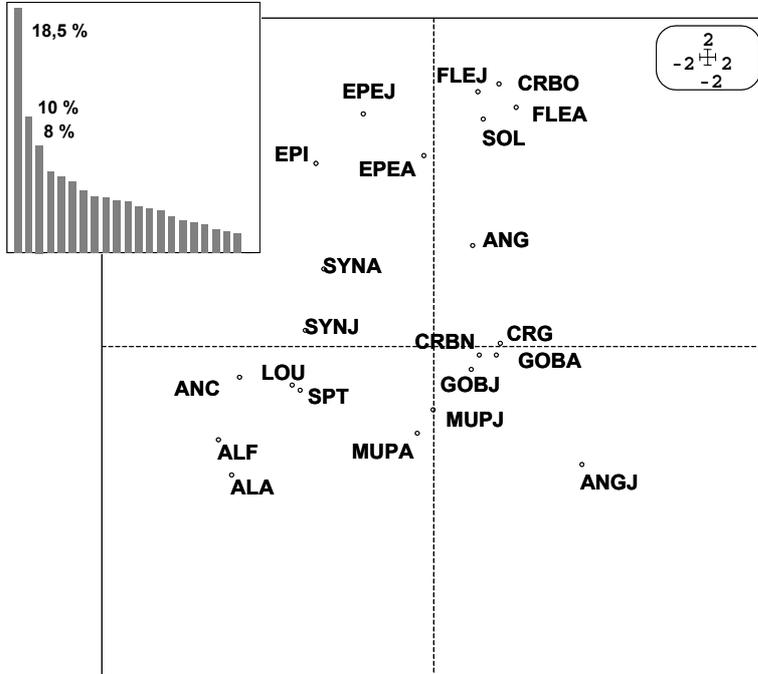


Figure 40. Premier plan de l'AFC du tableau faunistique.

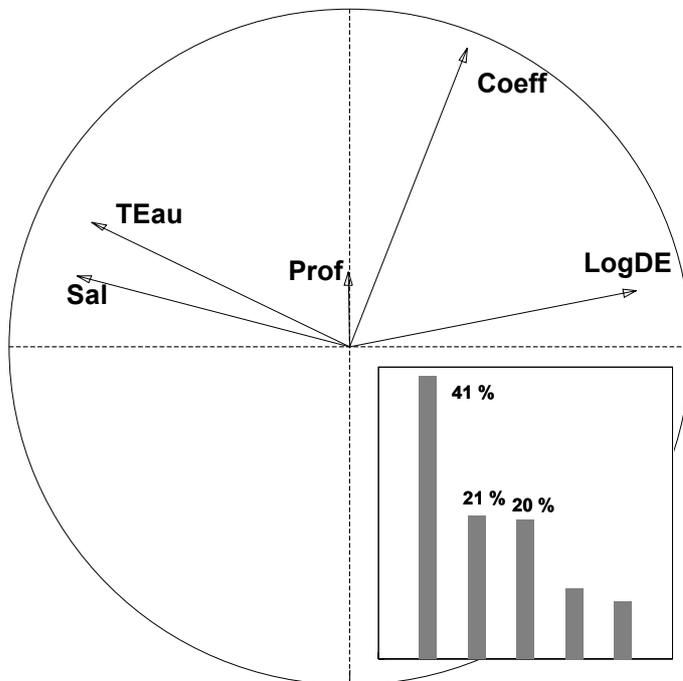


Figure 41. Premier plan de l'ACP du tableau de variables mésologiques.

4.3.3.2 Relation variables - facteurs - codes canoniques

Plusieurs combinaisons de variables du milieu ont été testées (Tableau XXI). Les différentes combinaisons testées sont toutes jugées hautement significatives à la suite du test de Monte Carlo. Nous avons choisi de conserver la combinaison variables hydrologiques + profondeur (exprimée en binaire). Dans ce cas là, 5 variables permettent d'expliquer, par régression multiple, 15,5 % de l'inertie totale projetée. L'ajout de 5 variables de substrat n'augmente que de 1% la part de variance expliquée et l'ajout de la variable hydraulité augmente aussi très peu la part d'inertie expliquée.

Tableau XXI. Combinaisons de variables testées lors de l'Analyse Canonique des Correspondances. % : pourcentage d'inertie prévisible par régression multiple (cf. texte) ; Test : résultat du test de Monte Carlo effectué sur le pourcentage.

Type de variables utilisées						
Hydrologie	Profondeur	Substrat	Hydraulité	Nombre de variables	%	Test
Toutes	Prof	-	-	5	15,5	significatif
Toutes	Volume	-	-	5	13,9	significatif
Toutes	Hm	-	-	5	13,1	significatif
Toutes	Prof	-	Hydro	6	15,6	significatif
Toutes	Prof	Toutes	Hydro	11	16,5	significatif

En décomposant l'inertie, on obtient, pour chaque espèce du tableau faunistique, le pourcentage d'inertie expliqué par la régression multiple de la colonne correspondante sur l'ensemble des variables du milieu (Tableau XXII). Les taxons les mieux représentés sont la civelle et le syngnathe juvénile.

Tableau XXII. Pourcentage de variance expliquée par la régression multiple de chaque colonne-espèce sur l'ensemble des variables de milieu.

Espèce	%	Espèce	%
ALA	14,5	FLEA	0,18
ALF	21,17	FLEJ	3,49
ANC	27,65	GOBA	28,28
ANG	0,68	GOBJ	16,62
ANGJ	42,15	LOU	6,3
CRBN	20,61	MUPA	2,3
CRBO	10,02	MUPJ	12,12
CRG	18,68	SOL	3,52
EPEA	0,96	SPT	2,77
EPEJ	5,86	SYNA	15,14
EPI	17,22	SYNJ	38,09

Au total, 15,5 % de l'inertie est prévisible par régression multiple et 84,5 % n'est pas modélisable. L'inertie de l'ACC (0,29) est la part expliquée de l'inertie de l'AFC de départ (1,84).

4.3.3.3 Poids des variables et position des relevés

La contribution des variables à la construction des 2 premiers codes canoniques (axes) est représentée à la Figure 42. En ACC, le code est une combinaison des variables du milieu.

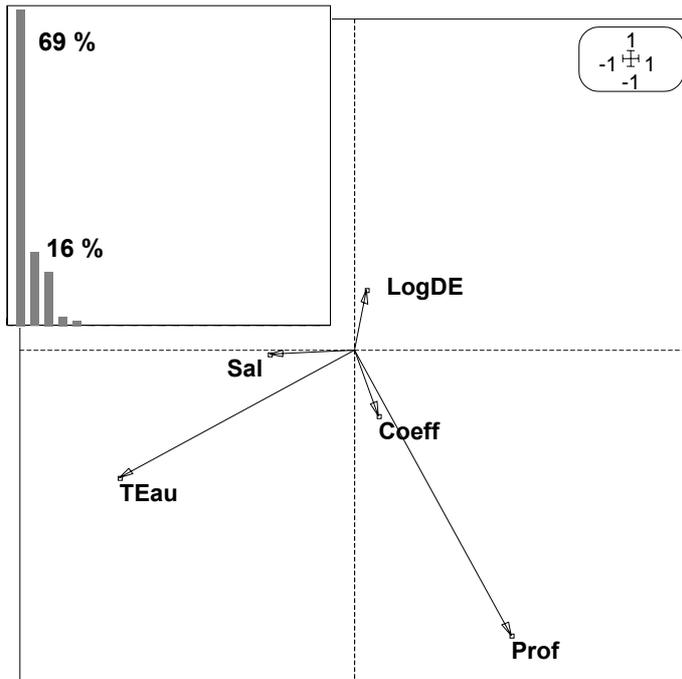


Figure 42. Contribution des variables mésologiques à la construction des 2 axes de l'ACC (85% de l'inertie expliquée)

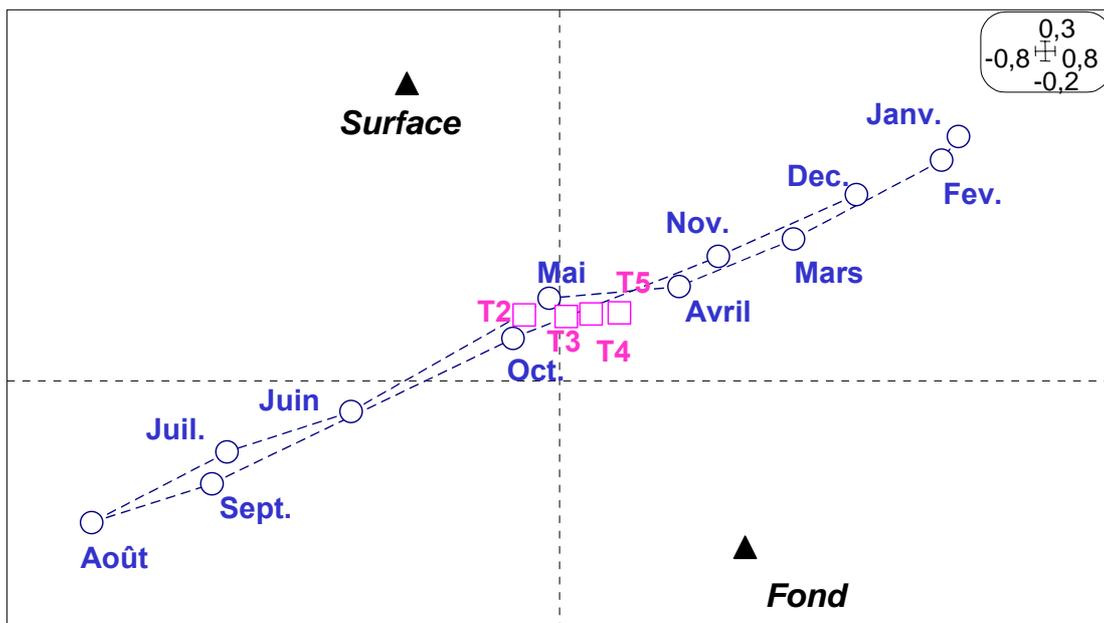


Figure 43. Position moyenne des relevés sur certains descripteurs spatio-temporels comme le mois, le transect et la position dans la colonne d'eau

Si l'on considère la position moyenne des relevés sur certains descripteurs spatio-temporels comme le Mois, le Transect et la Position dans la colonne d'eau (Figure 43), on met en évidence une structuration saisonnière le long d'un cycle annuel, un gradient amont aval marqué par la succession ordonnée des 4 transects et une opposition particulièrement marquée entre les stations de surface et les stations de fond. Ce schéma est à rapprocher de celui de la Figure 28.

La structuration des relevés semble tout à fait cohérente : la structure saisonnière est essentiellement liée à la température de l'eau, l'opposition surface/fond à la variable binaire Prof et le gradient amont-

aval peut être expliqué par la salinité. Les variables qui ont le plus grand poids sont la température de l'eau sur l'axe 1 et la position de la station (surface ou fond) sur l'axe 2.

4.3.3.4 Position moyenne des espèces sur les codes

Les espèces prennent position sur les codes à la moyenne pondérée des relevés où on les trouve (Figure 44).

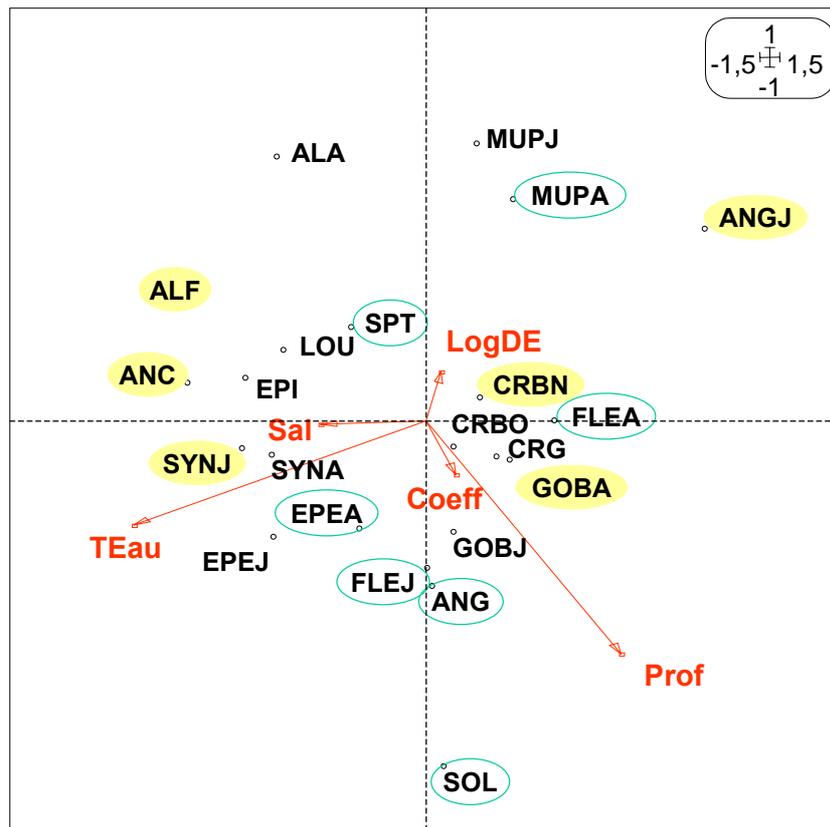


Figure 44. Position des espèces à la moyenne pondérée des relevés où on les trouve sur le premier plan factoriel de l'ACC. Les espèces les mieux représentées par la régression multiples sont surlignées en jaune ; les espèces les moins bien représentées sont entourées en vert. Voir Tableau XXII.

La civelle a une position assez éloignée du reste des espèces sur le plan d'inertie projetée. L'axe 1 discrimine deux groupes d'espèces. Les espèces qui apparaissent à gauche sont des espèces que l'on retrouve préférentiellement dans la colonne d'eau telles que le bar, l'anchois, le sprat, l'aloise feinte, l'aloise vraie et l'épinoche. La plupart (bar, anchois, syngnathe) sont d'origine marine. De l'autre côté, près de l'origine des axes, le groupe est formé d'espèces benthiques telles que le flet, les crevettes ou le gobie. Le reste des espèces est plus isolé, en position intermédiaire entre ces groupes. Le mullet se positionne entre le groupe des espèces à caractère pélagique et la civelle. La sole est séparée des autres espèces. Elle apparaît à l'opposée, le long de l'axe 2, de l'aloise vraie, du mullet et de la civelle.

4.4 Discussion

4.4.1 Situation et dynamique de référence

La carte des relevés du compromis issu de l'analyse STATIS des données TRANSECT (Figure 28) suggère donc clairement une double structuration dans l'espace et dans le temps. Les espèces sont ordonnées suivant leur moment de présence dans l'estuaire ou, en tout cas, dans la zone TRANSECT. La civelle, par exemple, arrive dans la partie haute de l'estuaire marin entre décembre et janvier essentiellement (Elie, 1979 ; Elie & Rochard, 1994). A l'inverse, le syngnathe, le bar ou l'anchois atteignent les eaux mésohalines puis oligohalines depuis l'océan à la fin de l'été. La position de quelques espèces et en particulier celles des espèces amphihalines sur le plan du compromis est particulièrement révélatrice du patron saisonnier. Ainsi, l'aloise est échantillonnée, dans le cadre des campagnes TRANSECT, pendant sa phase de migration d'avalaison des jeunes de l'année qui se déroule en été pour l'aloise feinte et en automne pour l'aloise vraie (Taverny, 1991 ; Lambert *et al.*, 1997 ; Girardin *et al.*, 2002). Les codes correspondants sont effectivement positionnés du côté des relevés d'été et d'automne sur la carte factorielle. De même, le pic d'abondance de l'éperlan dans l'estuaire se situe plutôt en été (mai, juin, juillet) et particulièrement en juin lorsque les jeunes de l'année arrivent dans l'estuaire et sont recrutés par les engins utilisés pour les échantillonnages TRANSECT. Les flets et les mulets sont plus ou moins présents tout au long de l'année dans l'estuaire, à l'intérieur duquel ils exécutent des déplacements, dans la partie haute pour le flet et dans la partie médiane et en aval pour le mulet. L'épinoche est fréquente dans les zones humides annexes et migre parfois vers l'axe de l'estuaire (juillet à septembre en Gironde). La position de toutes ces espèces sur la carte factorielle de l'AFC du compromis peut donc être reliée, en premier lieu, au moment où elles arrivent dans la zone d'influence des échantillonnages TRANSECT. Une variabilité annuelle existe mais le niveau saisonnier est incontestablement le principal niveau de variabilité en ce qui concerne la composition spécifique des assemblages estuariens dans la Gironde et dans bien d'autres estuaires (Potter *et al.*, 1986 ; Methven *et al.*, 2001 ; Thiel & Potter, 2001). Les populations de poissons et de crustacés se succèdent dans cette partie de l'estuaire tout au long de l'année.

Ce schéma temporel s'accompagne d'un 'pattern' spatial le long d'un gradient océan-fleuve symbolisé par la succession ordonnée des transects le long de l'axe 1 sur la carte factorielle. En effet, les espèces marines telles que l'anchois ou le sprat entre dans l'estuaire marin depuis l'océan pendant l'été et en automne (les larves sont présentes avant). Le cas de l'aloise est particulier. Le transect le plus aval présente généralement des densités plus importantes d'alosons. Castelnaud et Rochard (1996) notent que, certaines années, il existe un gradient décroissant significatif de l'abondance de ce stade vers l'amont. Pour ces auteurs, le fait de trouver des plus fortes densités de poissons dans le transect le plus aval pour des poissons qui viennent de l'amont laisse supposer une répartition plus aval que notre zone d'échantillonnage des alosons en estuaire (Taverny, 1991 ; Lambert *et al.*, 1997). L'écophase du cycle biologique de l'aloise échantillonnée dans le cadre de ce suivi est la phase de migration d'avalaison. Cette phase est généralement suivie d'une stabulation estuarienne dont la durée reste encore source de questions (Martin Vandembulcke, 1999). La différence de position sur le plan de l'AFC entre l'aloise feinte et l'aloise vraie s'explique probablement par le fait que cette dernière migre vers la mer plus tard dans l'année, en automne alors que la première effectue cette migration d'avalaison en été (Taverny, 1991).

Il n'y a que peu d'espèces qui soient constantes dans l'estuaire tout au long de l'année. Les plus fréquentes sont le gobie buhotte et la crevette blanche. Leurs codes sont positionnés près de l'origine

des axes sur le graphe. Cependant, bien qu'elles soient effectivement présentes toute l'année, ces espèces apparaissent plus caractéristiques des mois froids car il y a peu d'autres espèces présentes en hiver. Leur position sur la carte factorielle proche des transects 4 et 5 peut surprendre. On peut l'interpréter par le fait que le centre de gravité de ces populations est situé relativement en amont. En effet, le gobie comme la crevette blanche effectue des migrations saisonnières dans l'estuaire et certains individus remontent jusqu'à la partie basse des fleuves (Aurousseau, 1984 ; Boigontier & Mounié, 1984). Le constat est similaire pour les juvéniles de soles qui utilisent certaines zones de la partie oligohaline de l'estuaire comme zone de nourricerie à l'image de ce qu'il se passe dans l'estuaire de la Loire (Elie & Marchand, 1983). Il est légèrement différent pour les flets qui peuvent remonter très haut dans les fleuves mais que l'on retrouve aussi dans les zones littorales. La population est très étalée et le centre d'inertie est positionné dans la partie haute de l'estuaire alors que la population de gobies ou de crevettes blanches est plus compacte mais se déplace.

La succession des populations de poissons et de crevettes dans l'estuaire est intéressante à considérer en terme de flux de biomasse. Cet angle pourra être considéré lors de l'analyse des budgets énergétiques au sein de l'écosystème (cf. Chapitre 5). Dans le même ordre d'idée, on note par exemple que les relevés de surface sont associés avec les relevés réalisés en aval et que les relevés de fond sont associés avec ceux effectués en amont. Ceci peut s'expliquer par la position dans la colonne d'eau de la plupart des espèces marines rencontrées : elles sont pélagiques alors que la plupart des espèces résidentes sont benthiques ou démersales. Parmi les espèces marines caractéristiques, le syngnathe occupe une position particulière. Sur le plan de l'AFC, il est associé avec des espèces pélagiques (anchois, bar, sprat, aloses) comme il l'est effectivement dans les relevés puisqu'on retrouve les adultes en proportion importante dans les relevés de surface (test U, $p > 0,05$, pas de différence significative entre fond et surface) et même de façon privilégiée pour les juvéniles (test U unilatéral, $p < 0,05$, S domine F). Il semble, en effet, que le syngnathe reste dans la colonne d'eau du fait de l'importance du courant dans l'estuaire et de la quasi-absence de plantes aquatiques susceptibles de lui servir de substrat d'attache. Le syngnathe pénètre dans l'estuaire en été et en automne comme la plupart des espèces marines. A l'inverse, bien qu'elles soient pélagiques, le comportement alimentaire de l'éperlan et du mulot conduit ces espèces à nager près du fond. Il n'est pas si étonnant qu'elles soient placées près des relevés de fond sur la carte factorielle.

Il se produit donc une forme de transfert de biomasse dans la colonne d'eau du fond vers la surface entre la fin du printemps et le début de l'automne.

Les différents résultats obtenus en focalisant sur le niveau saisonnier confirment la forte structuration spatio-saisonnière des assemblages. On retrouve les points principaux décrits aux paragraphes précédents : gradient amont-aval et association des espèces marines pélagiques avec les stations aval et des espèces plus résidentes et benthiques avec les stations amont. L'été est bien caractérisé par des assemblages typiques des stations aval (espèces marines) tandis que la structuration hivernale est déterminée par des assemblages caractéristiques des stations amont (espèces benthiques). On observe plus particulièrement un fort contraste entre l'été et l'hiver d'un côté et l'automne et le printemps de l'autre. Ces deux dernières saisons apparaissent comme des périodes de transition entre les deux premières. Les assemblages faunistiques y sont intermédiaires et moins contrastés. Cela fait du peuplement automnal un peuplement que l'on pourrait probablement qualifier de plus complet (*i.e.* plus riche). Tout semble se passer comme s'il y avait un « écoulement » d'espèces d'été vers les parties hautes de l'estuaire marin au printemps et l'inverse en automne. Les assemblages estuariens présentent donc 4 structures saisonnières typiques.

4.4.2 Comparaison entre 1991-98 et 2000

La structuration des assemblages qui transparaît à travers l'étude du compromis et du tableau-référence est représentative de la période 1991-98. Cette période a été qualifiée dans ce manuscrit de période de référence. En particulier, ce qui apparaît à la Figure 37 n'est pas nécessairement valable en dehors de cette période bien que l'essentiel du pattern identifié pourrait constituer une hypothèse nulle de fonctionnement pour le futur. Cependant, il n'est pas surprenant de trouver des ensembles de points homogènes pour la civelle et la crevette blanche. Pourtant, les raisons sont opposées. Pour la première, cette situation reflète « l'étroitesse » de la période pendant laquelle les civelles remontent l'estuaire. On peut dire que l'estuaire n'est accessible pour elles qu'à une certaine (et courte) période de l'année. Cela est imputable aux particularités du cycle d'*Anguilla anguilla*. A l'inverse, pour la crevette blanche, l'homogénéité des positions provient de sa constance dans les prélèvements et de sa répartition dans l'ensemble de l'estuaire (malgré un centre d'inertie de la population proche des transects 4 et 5). Contrairement aux deux précédentes, des espèces comme le flet adulte et l'éperlan adulte et juvénile ont des positions éparées sur la carte factorielle. Les moments de présence de ces espèces dans l'estuaire sont probablement moins caractéristiques. Ainsi, aucun flet adulte n'a été échantillonné par le protocole TRANSECT en 1991-94 et en 1997. En 1995, les flets ont été capturés en septembre et novembre. En 1996, ils l'ont été en février, juin, juillet, août et novembre et en mai et juin en 1998. Les périodes de présence de l'espèce dans la partie de l'estuaire échantillonnée sont donc très différentes d'une année sur l'autre. L'écologie du flet n'est pas très bien connue dans l'estuaire de la Gironde et il est donc assez difficile de mettre en parallèle ces données avec le cycle écologique de *Platichthys flesus*. Ceci est d'autant plus vrai que l'engin d'échantillonnage utilisé n'est probablement pas efficacement adapté à la capture des poissons plats à cause des patins de 20 cm de haut sur lesquels repose le cadre de fond. Dans le cas de l'éperlan, la situation est légèrement différente. Durant la période de référence, la population a connu de grandes fluctuations d'abondance (Pronier & Rochard, 1998) qui rendent potentiellement quelques campagnes d'échantillonnages peu représentatives du comportement de l'espèce.

La valeur du coefficient de corrélation vectorielle (R_v) calculé entre le tableau relatif à l'année 2000 et le tableau-référence est élevée (857). Cela signifie que la structure des assemblages de poissons et de crevettes, dans la partie de l'estuaire échantillonnée, est sensiblement la même en 1991-98 et en 2000. Il existe cependant quelques différences. On peut détecter, par exemple, que certaines espèces semblent être apparues plus tôt (ex. l'anguille subadulte) en 2000 qu'en 1991-98 ; d'autres ont été détectées plus tard (ex. éperlans).

On pourrait imaginer que les différences au niveau de la composition spécifique entre 2000 et 1991-98 sont dues à des conditions hydrodynamiques ou environnementales particulières comme par exemple des hautes valeurs du débit. Cependant, il n'existe aucune preuve d'une différence significative de température de l'eau, de salinité ou de débit entre ces deux périodes (Figure 45). L'influence des variables environnementales sur la structuration des peuplements doit être étudiée dans l'estuaire de la Gironde (cf. 4.3) pour mieux répondre dans le cas présent. En outre, pour les espèces euryhalines d'origine marine, les phénomènes constatés pourraient résulter de l'influence de facteurs en zone marine.

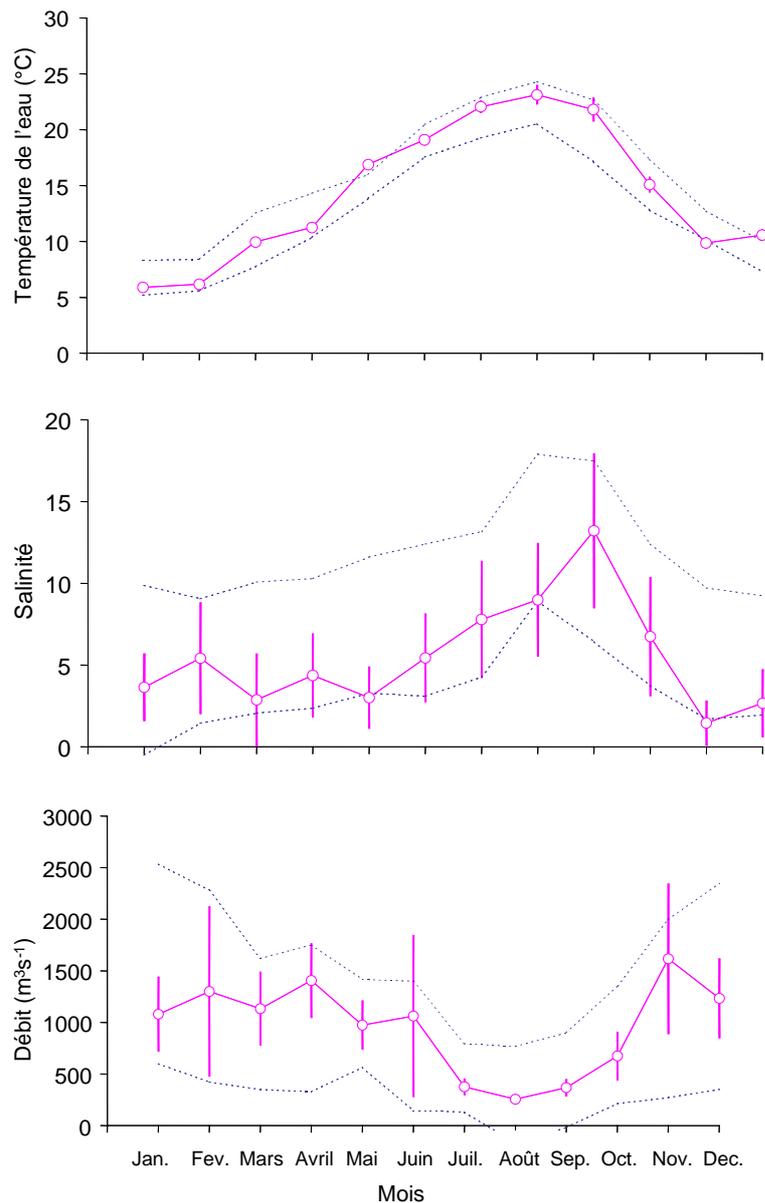


Figure 45. Valeurs moyennes (o) et écart-types (-o-) pour le débit (bas), la salinité (milieu) et la température de l'eau (haut) mesurés dans les échantillons de l'année 2000. Les pointillés indiquent les valeurs moyennes +/- écart-type pour la période de référence.

4.4.3 Dynamique du peuplement en liaison avec les variables du milieu

L'interprétation la plus naturelle de la dynamique de succession des assemblages dans l'estuaire repose a priori sur l'influence directe des variables environnementales sur la répartition des espèces dans le milieu. A ce stade de l'analyse, on peut supposer que le patron saisonnier peut être relié aux variations saisonnières du débit qui affectent les niveaux de salinité, de turbidité et de température dans l'estuaire. Ces facteurs hydrologiques sont probablement les plus structurants pour les communautés biologiques estuariennes et en particulier pour les poissons et les crustacés (Rebelo, 1992 ; Castel, 1993 ; Thiel *et al.*, 1995 ; Maes *et al.*, 1998 ; Marshall & Elliott, 1998).

Les résultats de l'AFCVI nous permettent de caractériser la liaison entre la dynamique du peuplement et les variables du milieu. En particulier, il s'agit de relier la position des espèces sur le plan de l'ACC avec leur écologie (Figure 44). D'un point de vue général, on constate que la position des espèces est en cohérence avec le moment de l'année où elles sont présentes dans la zone échantillonnée. On retrouve

le même cycle annuel que l'on avait observé dans les résultats de l'analyse STATIS. Les deux types de résultats peuvent être mis en parallèle. Cependant, par rapport aux résultats de STATIS, les résultats de l'ACC nous renseignent sur les facteurs du milieu qui contribuent le plus à expliquer cette structure spatio-saisonnière.

Si la position de l'ensemble des espèces paraît cohérente d'un point de vue spatio-temporel et en adéquation avec ce qui a été montré dans le cadre de la dynamique de référence extraite par l'analyse STATIS, certaines d'entre elles sont mieux « expliquées » que d'autres par les variables mésologiques. (Tableau XXII). Parmi les espèces les mieux représentées par la régression multiple, figurent la civelle, l'alose feinte, l'anchois, la crevette blanche non ovigère, le gobie adulte et le syngnathe juvénile. Toutes ces espèces ont un pourcentage de variance expliquée par la régression multiple (et donc par l'ACC) supérieur à 20 %. Cela signifie que ce sont les espèces pour lesquelles la combinaison des facteurs mésologiques choisis permet le mieux d'expliquer leur position sur la carte factorielle. Parmi ces facteurs, on peut chercher lesquels sont les plus explicatifs de la répartition pour chaque espèce.

Ainsi, il semble que la température soit le facteur qui explique le mieux, en termes statistiques, la présence de la civelle et du syngnathe, par exemple. Les civelles d'anguille apparaissent dans l'estuaire maritime en décembre ou janvier lorsque la température de l'eau se situe autour de 6-7°C. C'est à cette période qu'elles remontent l'estuaire avant de coloniser le bassin versant (Elie, 1979 ; Elie & Rochard, 1994). A l'inverse, le syngnathe est très caractéristique des périodes où les eaux sont chaudes. Il est présent dans cette partie de la Gironde lorsque la température de l'eau avoisine 20°C. Le bar, l'anchois, l'alose feinte et l'épinoche sont aussi présents dans l'estuaire dans ces conditions. Pourtant, pour le bar, l'épinoche, l'anchois et l'alose feinte, la salinité semble aussi jouer un rôle important.

D'un certain point de vue, cela reste subjectif car des variables telles que la température de l'eau, la salinité et le débit sont bien corrélées. Ainsi, les périodes durant lesquelles la température des eaux estuariennes est froide sont aussi des périodes de débit élevé (voire de crue) où les salinités sont très faibles. A l'inverse, durant les mois chauds, les débits sont faibles et la salinité élevée dans l'ensemble de l'estuaire. Pourtant, on peut commencer à formuler des hypothèses sur la hiérarchisation des effets structurants des facteurs du milieu en examinant le poids des facteurs à la construction des axes. Et c'est bien la température qui semble la plus discriminante sur la première bissectrice. Notamment pour le syngnathe et la civelle, mais aussi pour l'éperlan.

Sur la seconde bissectrice, c'est la profondeur qui discrimine les espèces. On retrouve les espèces typiquement pélagiques dans le carré supérieur gauche de la carte factorielle de l'ACC. Ces espèces, pour la plupart marines, sont aussi « contraintes » par la salinité et la température. Pour l'anchois, il semble raisonnable d'invoquer une combinaison des 2. Pour l'épinoche, l'interprétation est plus indirecte. L'épinoche est une espèce généralement qualifiée de dulçaquicole en Gironde car elle est fréquente dans les zones humides annexes. Elle se déplace vers l'axe fluvial en période d'étiage lorsque ces zones annexes ne sont plus assez inondées. On pourrait la considérer comme une espèce indicatrice de sécheresse. Pourtant, sa position sur le plan factoriel semble moins déterminée par la valeur du débit que par la valeur de la salinité. Il se trouve que, de fait, on retrouve des épinoches dans l'estuaire axial lorsque la salinité est élevée, en période d'étiage.

La salinité, et surtout la température, sont les variables hydrologiques qui expliquent le mieux la structure du peuplement. Pourtant, elles sont directement dépendantes du régime hydraulique et donc du débit qui, lui, ne semble pas très influent sur la position des variables-espèces. En outre, la température a un rythme saisonnier beaucoup plus régulier que le débit. Si on relie cela avec le cycle des espèces, cela confirme que ce dernier est lui aussi particulièrement régulier. On pourrait vérifier cela avec des analyses de corrélations temporelles mais elles n'ont pas été menées dans le cadre de ce travail et la question de la régularité des cycles reste en suspens. On pourra tout de même citer les travaux de Rochard (2001b) sur les rythmes de migration de la grande alose dans l'estuaire de la

Gironde et ceux de Beaulaton & Castelnaud (soumis) sur la civelle. Ceci étant, il semble que l'on puisse assimiler le cycle saisonnier aux variations de température de l'eau.

Pour les espèces résidentes, crevette blanche et gobie, ce cycle de température est aussi corrélé avec le cycle écologique de migration intra-estuarienne de ces espèces. En effet, en été et automne, lorsque les eaux se réchauffent, les populations des 2 espèces migrent en amont vers le bas du bassin versant.

On retrouve, dans cette analyse, le lien fort entre espèces de surface - salinités et températures élevées d'une part et espèces de fond - salinités plutôt faibles d'autre part. D'un point de vue physique, les débits moindres permettent aux espèces pélagiques de progresser plus amont dans l'estuaire. D'un point de vue écologique ces périodes correspondent à des périodes où la salinité est plus élevée dans une plus grande partie de l'estuaire permettant aux espèces d'origine marine de s'y répartir. En outre, il est intéressant de noter que c'est avec une variable binaire surface/fond plutôt qu'avec une variable quantitative (position dans la colonne d'eau mesurée depuis le fond ou la surface...) que l'on décrit le mieux l'inertie des assemblages. La composante verticale de l'habitat se réduit, dans la Gironde, à une distinction entre espèces strictement benthiques (sole, flet) ou benthodémersales (gobie) et espèces à caractère pélagique. Il est probable que ceci soit lié à la faible profondeur de l'estuaire qui limite une répartition des espèces en fonction de la profondeur. De plus, le traîneau suprabenthique utilisé pour les relevés de fond étant monté sur des patins, il sous-échantillonne les espèces benthiques. On n'a donc pas de distinction entre espèces benthiques et démersales. Il est possible que cette prédominance du nombre d'espèces pélagiques par rapport au nombre d'espèces benthiques dans notre échantillonnage explique en partie l'intérêt mineur des variables de substrat dans l'ACC. Elles apportent peu d'information si l'on se réfère au pourcentage d'inertie prévisible par régression multiple et elles sont peu interprétables sur le plan de l'ACC car elles sont toutes corrélées positivement à l'axe 1 et contribuent très peu à la construction de l'axe 2 (résultats non présentés dans ce manuscrit). Il est donc probable que pour l'assemblage ichtyologique pris en compte ici, les contraintes hydrodynamiques soient plus structurantes.

4.4.4 Intérêts et limites des approches retenues

Le principal avantage de la méthode ACT-STATIS telle que décrite dans le présent travail est d'extraire la partie stable de la structure des assemblages de poissons et de crevettes dans l'estuaire de la Gironde par ailleurs hautement variable dans le temps et dans l'espace. Elle nous permet ainsi de décrire les schémas d'utilisation de l'espace par cette fraction de l'ichtyofaune et de la carcinofaune sur une assez longue période (8 ans). Le pattern obtenu peut être considéré comme un modèle de la dynamique spatiale et temporelle du peuplement représentatif du fonctionnement ordinaire actuel, par opposition à un fonctionnement historique ou potentiel. On peut le qualifier de fonctionnement de référence s'il s'agit d'un modèle sur lequel on se base pour établir des comparaisons.

Ce modèle est en quelque sorte une moyenne. C'est la partie stable extraite de la variabilité observée. Sur la période de référence, il ne semble pas y avoir de tendances dans l'évolution de la structure de l'assemblage considéré ; le pattern décrit semble pertinent. La variabilité observée s'interprète en terme de fluctuations autour de ce compromis. Ces fluctuations sont illustrées par les variations d'abondance de l'éperlan ou les changements dans les périodes de présence du flet. La prise en compte de cette

variabilité est nécessaire mais on se rend compte que certains éléments de l'écologie de ces espèces sont mal connus.

Evidemment, la construction d'une situation de référence de la manière dont cela a été abordé dans ce travail n'est possible que dans le cas de masses d'eau pour lesquelles de longues séries de données de bonne qualité sont disponibles. A ce titre, l'estuaire de la Gironde apparaît comme un cas d'étude pertinent pour expérimenter et développer de telles approches. La présente étude s'est focalisée sur la caractérisation de la dynamique spatiale et temporelle des assemblages et plus précisément en terme de composition spécifique (avec quelques composantes relatives à l'écophase des espèces). En particulier, on a insisté sur un niveau de variabilité saisonnier. D'autres échelles d'appréhension des phénomènes sont évidemment possibles.

Dans le cadre comparatif, on manque encore d'éléments d'interprétations et, d'une manière générale, les « décalages » sont difficiles à quantifier, en particulier pour les espèces dont les trajectoires sur le plan du compromis au cours des différentes années de la période d'étude sont dilatées. Il semble donc qu'il soit difficile de détecter d'éventuelles anomalies pour ces espèces. A l'inverse, on peut imaginer pouvoir le faire pour des espèces telles que la civelle ou la crevette blanche. De manière plus générale, on peut raisonnablement penser que l'approche employée doit pouvoir permettre de détecter des changements tendanciels dans l'utilisation de l'espace par les espèces à l'échelle de la station. Elle nécessite cependant d'être associée avec des suivis de l'abondance des espèces dans le but de percevoir des changements plus singuliers.

Enfin, on note que la technique est assez robuste vis à vis du type de données employées et, en particulier, vis à vis de la transformation des données d'abondance. Ainsi, par exemple, on a procédé à la même analyse STATIS sur les mêmes tables avec des données d'abondance non log-transformées ou avec des données qualitatives nominales en classes d'abondances. Les résultats ne sont pas présentés ici mais il s'avère que l'on obtient des patterns similaires.

L'analyse de la dynamique des assemblages est bien complétée par l'approche proposée dans le cadre de l'AFCVI. Elle permet de mettre en évidence et de hiérarchiser les facteurs physiques structurants les assemblages. Cependant, d'un point de vue quantitatif, on voit que peu d'espèces sont bien prises en compte dans ce cadre et que le pourcentage global d'inertie prévisible par la régression multiple sur les variables de milieu est assez faible.

Il faut cependant relativiser l'importance de ce pourcentage comme mesure de la pertinence de l'ACC. D'une part, ce point de vue très général est peu adapté dans le cas présent à cause des courbes de réponses sur le gradient des variables du milieu qui ne peuvent être modélisées par régression linéaire si la courbe est « en cloche » (Chessel *et al.*, 1997a). D'autre part, les faibles valeurs s'expliquent en grande partie par le grand nombre d'individus statistiques (relevés) pris en compte dans l'analyse (n=2193). Ceci augmente la variabilité qui est par ailleurs déjà importante compte tenu des fluctuations naturelles des variables hydrologiques.

4.4.5 Influence des variables mésologiques

Ainsi, les assemblages ichthyologiques, constitués de juvéniles et de petits individus, dans la partie amont de l'estuaire de la Gironde, sont structurés par l'environnement hydrologique mais il semble qu'il n'y ait pas que cela. En effet, d'une part, le pourcentage d'inertie prévisible par régression multiple est faible. Malgré les réserves émises plus haut concernant ce paramètre, il reste une indication dont il faut tenir compte. D'autre part, si l'on compare les résultats de la présente étude avec ceux issus de l'analyse STATIS menée sur les mêmes données, on constate qu'on met en évidence dans les deux cas une structuration amont-aval et saisonnière marquée. Or, il est intéressant de noter que les variables du milieu n'interviennent pas dans la démarche STATIS. Plusieurs explications peuvent être avancées. En premier lieu, il est vraisemblable que l'application décrite dans ce chapitre se situe aux limites méthodologiques de l'ACC. On connaît mal les courbes de réponses des différentes espèces aux variables du milieu retenues qui doivent être « en cloche » pour que l'analyse soit optimale et notamment pour que le pourcentage d'inertie prévisible par régression multiple puisse être une mesure pertinente. En outre, les variables retenues peuvent ne pas être adaptées pour décrire efficacement la structure des assemblages. Il est à peu près certain que c'est le cas pour la variable d'hydraulicité testée qui n'est pas discriminante, probablement (au moins partiellement) à cause du fait qu'elle est constante dans le temps. De plus, les variables de la combinaison considérée comme optimum pour l'analyse de l'ensemble de l'assemblage peuvent ne pas suffire dans certains cas particulier comme par exemple celui de la sole pour laquelle on soupçonne une importance du substrat plus grande que pour les autres espèces. Cela peut aussi être le cas pour les autres espèces qui ne sont pas bien représentées par l'ACC. Ces espèces sont aussi celles pour lesquelles l'écologie estuarienne est la moins bien connue et le cas de plusieurs d'entre elles (mulet, flet) a déjà été abordé plus haut.

D'un point de vue écologique, on peut aussi imaginer que les contraintes hydrologiques du milieu ne sont pas le seul facteur structurant du peuplement piscicole. Potter *et al.* (1986) évoquent le fait que les changements saisonniers de la structure des assemblages ne peuvent être reliés directement aux variables environnementales. Ils seraient plutôt une résultante de la diversité des cycles écologiques et des périodes de recrutement. En particulier, pour les espèces amphihalines, il se pose un problème d'accessibilité de l'estuaire. Et, si l'entrée de la civelle dans l'estuaire peut être corrélée à certaines conditions de températures, elle est avant tout dépendante de différents autres facteurs liés à son cycle écologique et à la courantologie océanique. Ainsi, le milieu est accessible à certaines espèces uniquement à certains moments de leur cycle écologique et donc à certains moments de l'année. Une fois cette condition d'accessibilité remplie, d'autres contraintes du milieu (au sens large) vont structurer la répartition des populations dans l'estuaire.

Pour Whitfield (1983), les facteurs influençant la diversité piscicole dans le cas des estuaires sud-africains sont non seulement la tolérance des poissons à la salinité mais aussi leur aptitude à détecter la nourriture dans des eaux turbides et la composition spécifique de la communauté ichthyologique de la zone côtière adjacente.

Cependant, on ne peut pas ne pas remarquer qu'à la saisonnalité marquée dans la succession des espèces de poissons et de crevettes dans l'estuaire correspond une saisonnalité marquée dans l'abondance des ressources trophiques telles que phytoplancton, zooplancton, mysidacés et méiobenthos (Figure 46).

On peut donc esquisser une hypothèse fonctionnelle (paragraphe 4.5)

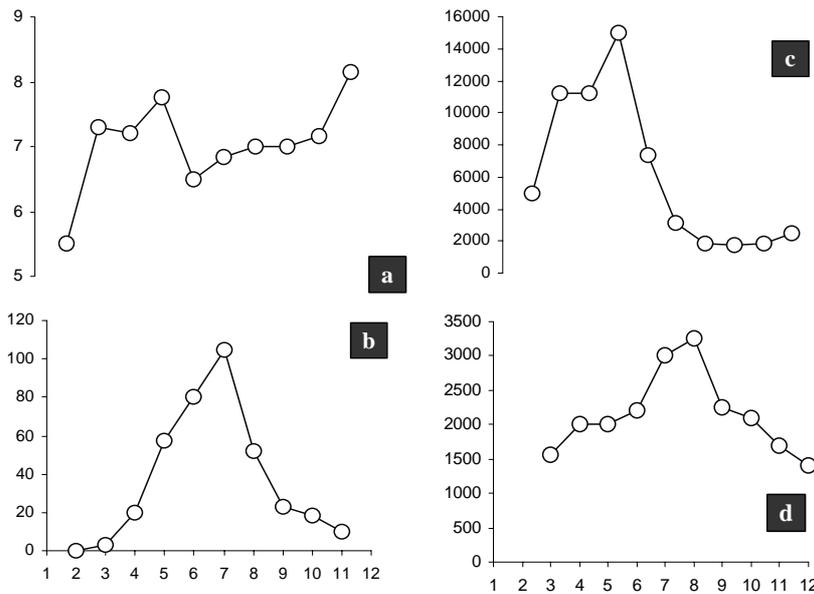


Figure 46. Variations mensuelles de la teneur en chlorophylle (en $\mu\text{g.l}^{-1}$; moyenne 1978-1992 ; a), de l'abondance de *Neomysis integer* (en ind.m^{-3} ; moyenne 1978-1991 ; b), d'*Eurytemora affinis* (en ind.m^{-3} ; moyenne 1978-1991 ; c) dans la partie médiane de l'estuaire (pk 52) et du meiobenthos (en ind.10 cm^{-2} ; 1976 ; d) au Verdon. D'après Castel *et al.* (1994)

4.5 Conclusion : Hypothèses de fonctionnement

Les hypothèses formulées portent évidemment sur les fractions de population échantillonnées par l'engin.

Les analyses successives sur les données TRANSECT montrent donc clairement une structuration forte des assemblages au niveau temporel selon un cycle saisonnier et au niveau spatial le long d'un gradient aval-amont avec une opposition surface-fond marquée. En réalité, il existe un lien fort entre espèces de surface - salinités et températures élevées d'une part et espèces de fond - salinités plutôt faibles d'autre part. La plupart des espèces marines pénètrent ainsi en estuaire en été. Elles sont, pour l'essentiel (exceptée la sole), pélagiques. Elles sont plus mobiles et réagissent aux fluctuations du milieu à l'échelle saisonnière au moins. La grande majorité des espèces benthiques de la petite faune a plutôt un comportement plus sédentaire. Du moins, elles restent à l'intérieur de l'estuaire.

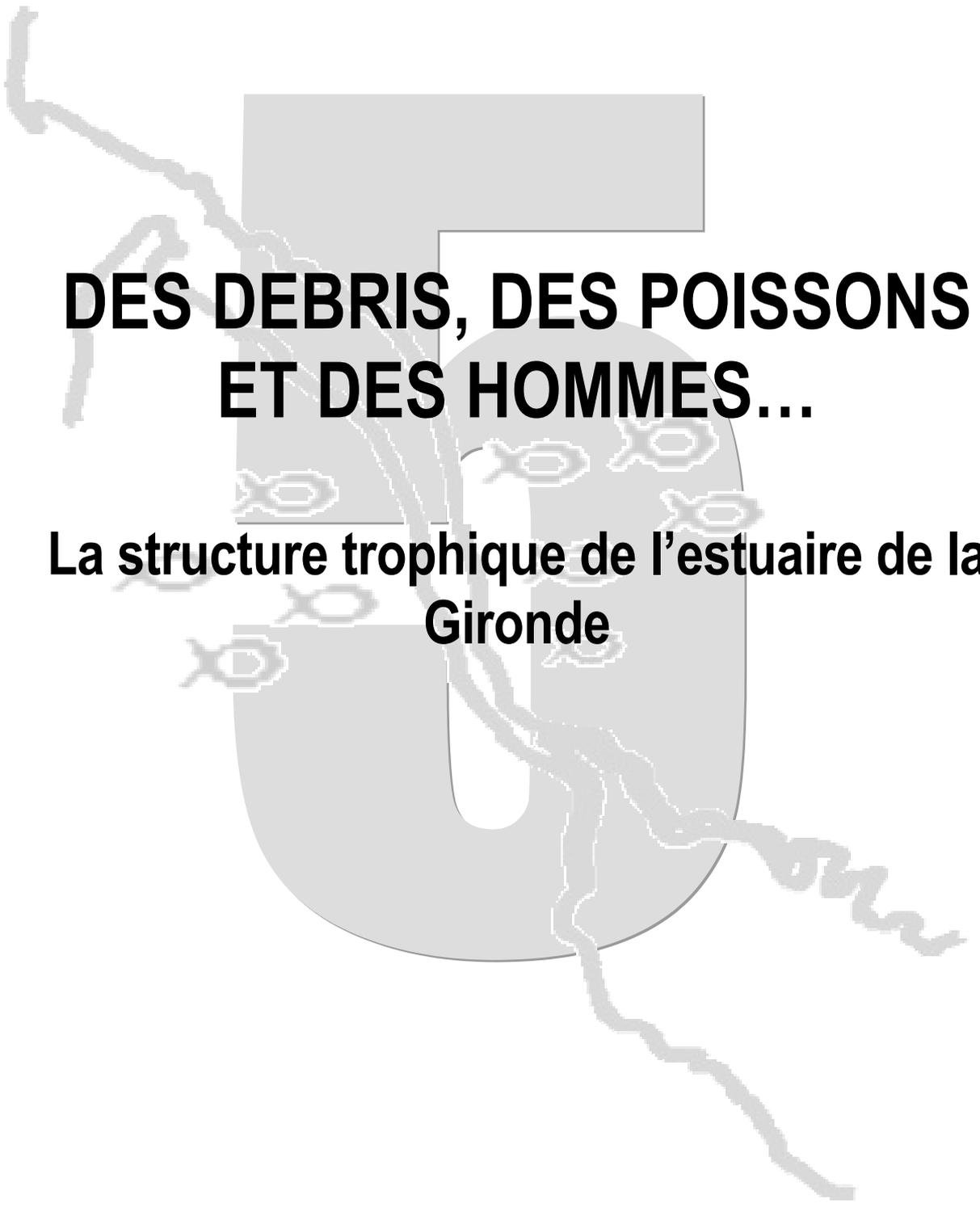
Il se produit donc une forme de transfert de biomasse dans la colonne d'eau du fond vers la surface entre la fin du printemps et le début de l'automne en même temps que les espèces pélagiques et marines se répartissent dans l'estuaire.

Une variabilité annuelle existe mais le niveau saisonnier est incontestablement le principal niveau de variabilité en ce qui concerne la composition spécifique des assemblages. Les populations de poissons et de crustacés se succèdent tout au long de l'année. Ceci justifie l'emploi du terme « cortèges » que nous préférons parfois à celui d'assemblage, moins évocateur de la dynamique du peuplement.

Les facteurs hydrologiques, et parmi eux la température essentiellement, expliquent une partie de cette dynamique structurelle mais il semble qu'il n'y ait pas que cela. On est donc amené à rejeter l'hypothèse nulle formulée plus haut (4.3.1). On peut supposer que d'autres facteurs interviennent et, en particulier, la favorabilité trophique peut également être un facteur déterminant. Ceci nous amène à nous poser la question du déterminisme d'entrée dans le système puis de répartition des espèces dans les estuaires et des éléments de structuration sous-jacents. Sont-ils plutôt d'ordre environnemental, physique, trophique ou les trois?

Pour apporter de nouveaux éléments de réponse à cette question à laquelle nous avons partiellement répondu, il est nécessaire de mieux connaître la structure trophique de l'écosystème. C'est l'objet du chapitre suivant (Chapitre 5).

*« Modeling is much too important to be left to modelers »
Carl Walters, 1986*



DES DEBRIS, DES POISSONS ET DES HOMMES...

**La structure trophique de l'estuaire de la
Gironde**

CHAPITRE 5 - DES DEBRIS, DES POISSONS ET DES HOMMES... : LA STRUCTURE TROPHIQUE DE L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE

En bref...

Devant la nécessité de mieux connaître la structure trophique globale de l'écosystème estuarien de la Gironde, une modélisation des flux par méthode inverse via le système ECOPATH a été entreprise. Elle conduit dans un premier temps à formuler une hypothèse de fonctionnement à l'état stable et à l'échelle annuelle.

La paramétrisation du modèle s'est faite en partenariat avec plusieurs équipes de recherche spécialisées dans différents maillons de la chaîne trophique. La plupart des groupes écologiques ont pu être pris en compte dans l'analyse avec des niveaux de précision divers en fonction des données disponibles.

Les résultats suggèrent que, malgré une production primaire faible (bien que probablement légèrement sous-estimée), cet écosystème reste très productif au niveau global et supporte, en particulier, d'importants stocks de poissons. La Matière Organique disponible qui provient du bassin versant est un élément important dans la stabilité du système. La majorité des flux sont d'ailleurs issus du compartiment détritique. Ainsi, malgré un stress hydrodynamique et physique particulièrement contraignant, l'écosystème renvoie une image de stabilité, d'optimisation des ressources disponibles et de haute adaptation aux contraintes du milieu. Cette exploitation des ressources se traduit aussi par un rôle non négligeable des prélèvements d'origine anthropiques, dirigés (pêcheries) ou corollaires d'une autre activité (CNPE). A l'échelle d'observation choisie, la capacité trophique ne semble pas limitée dans l'absolu malgré une limitation qui apparaît au niveau de l'exploitation par le système du compartiment zooplanctonique (copépodes).

Le modèle fournit une bonne base de travail pour les futures études à l'échelle écosystémique. Il permet surtout de faire une bonne synthèse des connaissances et des lacunes qu'il serait intéressant de combler.

5.1 Introduction

5.1.1 Contexte

La première partie de la cette thèse a permis de caractériser, dans le temps et l'espace, la distribution et la structure des assemblages ichtyologiques dans l'estuaire de la Gironde. Or, on sait que la dynamique d'un écosystème dépend assez largement des interactions interspécifiques (Barbault, 1992 ; Shin, 2000 ; Gascuel, 2001). Ainsi, pour bien apprécier le fonctionnement de ces assemblages, il convient d'adopter une vision un peu plus globale afin de replacer, en terme de flux trophiques, la composante piscicole au sein de l'écosystème dans son ensemble.

L'étude d'un écosystème dans son ensemble peut être abordée de différentes manières (Coquillard & Hill, 1997). Les plus courantes sont l'étude des propriétés émergentes du système (biodiversité, structure en taille...) et l'étude des interactions entre les compartiments. Dans un chapitre de sa thèse intitulé « de l'espèce à l'écosystème marin : théories et modèles », Shin (2000) souligne l'intérêt de la prise en compte des interactions trophiques entre espèces dès qu'il s'agit de dépasser le stade de l'approche strictement monospécifique. D'ailleurs, la plupart des modèles visant à aborder la structure et la dynamique d'un écosystème se sont appuyés sur la prise en compte des relations interspécifiques de type trophique (Shin, 2000 ; Gascuel, 2001).

L'intégration des concepts issus de la thermodynamique dans l'étude des relations trophiques a permis l'essor de la modélisation écosystémique. Lindeman (1942) fut probablement le pionnier du genre et on lui doit les pyramides trophiques telles qu'on les connaît aujourd'hui. Avec l'application de la théorie de l'information à l'écologie et à l'étude des relations entre espèces (Shannon, 1948 ; Pielou, 1966), le calcul d'indices quantitatifs capables de décrire le fonctionnement des écosystèmes s'est généralisé. Depuis Odum (1969), on commence à disposer de véritables outils théoriques pour l'étude des écosystèmes. C'est sur ces outils, sur les indices écosystémiques et surtout sur les techniques développées par Lindeman (1942) que s'appuient aujourd'hui la plupart des modèles écosystémiques.

Dans l'estuaire de la Gironde, il existe assez peu d'études à l'échelle de l'écosystème. Contrairement à ce qui a été fait sur la Loire par Elie et Marchand (1983), peu d'études à l'échelle de la communauté ichtyologiques décrivent même les relations avec les autres compartiments de l'écosystème girondin. On peut citer simplement les travaux de Boigontier et Mounié (1984) ou l'étude du CTGREF (1979) qui discutent de la place du compartiment piscicole au sein de l'écosystème et notamment des relations avec les maillons inférieurs et principalement les crevettes et les copépodes. Ces études et les travaux de Castel (1976) et Arousseau (1984) plaçaient les crustacés (copépodes et crevettes) et les gobies au cœur des transferts entre la base du réseau trophique et les communautés ichtyologiques. Une approche de modélisation trophique telle que développée dans ce chapitre doit nous permettre de vérifier cette hypothèse.

5.1.2 Choix du modèle

Le choix du modèle ECOPATH s'est imposé en première approche, dans le cadre de ce travail, pour plusieurs raisons. C'est un modèle puissant, bien documenté. Il présente la particularité d'avoir été

appliqué dans le Golfe de Gascogne (Ainsworth *et al.*, 2001), sur un tronçon de la Garonne à Toulouse (Palomares *et al.*, 1993) et plus récemment sur l'estuaire de la Seine (Rybarczyk & Elkaim, 2003) et sur la Baie de Somme (Rybarczyk & Elkaim, 2003), ce qui permet de disposer de points de comparaison intéressants avec l'estuaire de la Gironde. Parmi les différents modèles prenant en compte de manière plus ou moins directe les relations interspécifiques de type trophique (voir à ce sujet la revue proposée par Shin dans sa thèse), le système ECOPATH (Christensen & Pauly, 1992) jouit, en effet, d'un statut particulier. Sa large diffusion sous la forme d'un logiciel disponible en accès libre sur internet (www.ecopath.org) l'a rendu incontournable et, aujourd'hui, plus de 2000 utilisateurs sont recensés dans plus de 120 pays. Plus de 130 modèles sont déjà publiés. Plus encore, il est particulièrement intéressant de noter à quel point il fait partie aujourd'hui des classiques en matière de modélisation écosystémique. Ulanowicz (1993) présente ECOPATH comme un Ecoscope, i.e. un outil à travers lequel on peut observer la structure et le fonctionnement d'un écosystème entier. Aujourd'hui, son utilisation est encouragée par de nombreux organismes tels que le CIEM (Conseil International pour l'Exploitation de la Mer). Ainsi, dans une lettre adressée au Ministre des Pêches et des Océans canadien au sujet des priorités de recherche et d'évaluation (Woodman, 1996), il est vivement préconisé d'adopter une démarche écosystémique dans l'étude des ressources halieutiques notamment à travers l'utilisation du modèle ECOPATH. Ceci avec un objectif avoué de « faire le point sur l'écologie des poissons de fond du Canada atlantique ». C'est dans cette même optique que nous avons décidé d'appliquer la démarche à l'estuaire de la Gironde.

ECOPATH permet de quantifier par méthode inverse les flux trophiques à l'état stable au sein d'un écosystème (un réseau trophique sur un site d'étude) et d'évaluer quantitativement la biomasse, la production et la consommation pour chaque compartiment. Le programme fournit des valeurs d'indices qui caractérisent l'écosystème dans son ensemble ainsi que les compartiments.

5.1.3 Objectifs et limites de la modélisation

Ce chapitre a pour but de proposer une première description heuristique de la structure de l'écosystème à travers les principaux flux trophiques mis en jeu au moyen du modèle ECOPATH via le logiciel Ecopath with Ecosim 4.0 (EwE). Il s'agit d'une démarche préliminaire dans l'appréhension de la structure trophique globale de l'estuaire de la Gironde. Elle est limitée à plusieurs niveaux.

➤ D'un point de vue méthodologique, il semble clair que l'application du modèle à l'estuaire de la Gironde se situe probablement aux limites de son champ d'application théorique. En particulier, il s'agira de discuter de la réelle incidence de l'hypothèse d'un système à l'état stable dans un milieu aussi complexe et fluctuant et aussi connecté au milieu fluvial en amont et au milieu marin en aval.

➤ D'un point de vue technique, la paramétrisation se base essentiellement sur des données bibliographiques et des dires d'experts. En effet, le système nécessite un grand nombre de paramètres d'entrée dont la plupart n'est pas connue pour la Gironde. En particulier, les relations trophiques sont généralement difficiles à appréhender et les régimes alimentaires des différentes espèces présentes sont encore mal connus dans la Gironde même si les premières études sont en cours (Pasquaud, 2002).

Malgré ces réserves, il est raisonnable de considérer que le modèle puisse être un outil intéressant dans l'appréhension de l'estuaire de la Gironde en tant qu'écosystème. Pour paraphraser Coquillard et Hill (1997), on peut dire que « si le modèle reproduit fidèlement en termes quantitatifs le système réel, tout est au mieux. S'il ne le peut, contentons-nous tout d'abord d'explorer ses divers comportements et

interrogeons-nous sur la validité de ceux-ci dans le réel. En tout cas, aurons nous appris quelque chose, à savoir que nos connaissances du système sont encore insuffisantes ».

Cette démarche de modélisation a donc vocation à proposer un cadre théorique, une première formalisation possible de la structure trophique estuarienne afin de fournir une base de travail pour les études ultérieures portant sur le fonctionnement de l'écosystème. Elle ne sera complètement satisfaisante que si le modèle est mis à jour au fur et à mesure de l'état d'avancement des connaissances et s'il sert d'assise pour la discussion, éventuellement entre les différentes équipes concernées, autour du fonctionnement de l'écosystème.

En attendant, il permet sans doute de porter un premier regard sur la capacité trophique globale de l'estuaire. Est-elle limitée ? Dans quelle mesure permet-elle de supporter les pêcheries importantes dont elle est le siège ? Les estuaires sont réputés pour être parmi les écosystèmes les plus productifs (Rosado-Solorzano & Guzman Del Proo, 1998 ; Wilson, 2002), qu'en est-il de la Gironde ? Dans la Gironde comme dans la plupart des grands estuaires turbides, la production primaire phytoplanctonique est limitée (Lemaire *et al.*, 2002a, b ; Wilson, 2002), à partir de quel compartiment s'organise le réseau trophique ? Peut-on émettre des hypothèses sur le contrôle du réseau trophique : est-il de type « bottom-up » ou « top-down » ? De quels compartiments dépend son maintien ? Sur quelles composantes un défaut jouera-t'il en premier lieu ?

Autant de questions auxquels le présent chapitre contribuera à proposer quelques éléments de réponse et de discussion.

5.2 Le modèle ECOPATH

5.2.1 Généralités

ECOPATH est un outil conçu pour quantifier les flux de matière au sein d'un réseau trophique à partir de la connaissance des composantes du réseau et non de la connaissance explicite des flux eux-mêmes. Il repose donc largement sur une logique d'analyse inverse. Il permet d'évaluer quantitativement la biomasse, la production et la consommation ainsi que divers indices caractéristiques pour chaque compartiment et pour le système dans son ensemble sans modéliser explicitement les processus sous-jacents. Il permet ainsi une approche multispécifique, et, dans une certaine mesure, une approche holiste, de l'écosystème. Le logiciel EwE peut être utilisé pour étudier les pêcheries sous l'angle de l'écosystème, pour l'ensemble des analyses écosystémiques et pour explorer l'effet de mesures de gestion.

Conçu à l'origine pour les milieux marins et lacustres, le modèle ECOPATH a été utilisé pour des fleuves comme la Tamise (Mathews, 1993) et la Garonne (Palomares, 1991). Plus récemment, Philippe Boet *et al.* (com. pers.) ont travaillé à son utilisation pour la Seine. Quelques applications ont été publiées à ce jour concernant les systèmes estuariens. Elles portent sur des estuaires tropicaux (Santhanam *et al.*, 1993 ; Wolff *et al.*, 2000 ; Ray & Straskraba, 2001 ; Vega-Cendejas & Arreguin-Sanchez, 2001). Ce sont des systèmes riches où la végétation joue un rôle important. Monaco et Ulanowicz (1997) l'ont appliqué sur des baies estuariennes nord-américaines. Baird et Ulanowicz (1993) ont décrit quant à eux la structure trophique de 4 estuaires à marée dont 2 en Europe via des méthodes d'analyse inverse. Mais, jusqu'aux travaux de Rybarczyk et Elkaim (2003), le modèle n'avait pas été appliqué sur des grands estuaires européens tempérés de plaine côtière.

5.2.2 Les fondements du modèle

Le système ECOPATH est basé sur une approche présentée par Polovina (1984) pour l'estimation de la biomasse de divers éléments (espèces ou groupes d'espèces) d'un écosystème aquatique. Par la suite, elle fut combinée avec différentes approches issues de l'écologie théorique, notamment Ulanowicz (1986), pour l'analyse des flux entre les éléments d'un écosystème.

Le postulat de ce modèle est que, sur une période donnée, le système modélisé est à l'état stable, c'est à dire que, pour un compartiment du réseau trophique, ce qui est produit est égal à ce qui est consommé. Dans ce cas là, l'équation de production suivante est vérifiée :

$$\text{Production} = \text{Capture} + \text{Consommation} + \text{Accumulation} \quad (1)$$

L'utilisateur doit donc effectuer divers choix pour définir son modèle (Christensen & Pauly, 1992 ; Christensen *et al.*, 2000).

- 1) Un site d'étude. Afin de parvenir à un modèle pourvu de sens, les flux au sein du système modélisé doivent être supérieurs aux échanges avec l'extérieur.
- 2) Une représentation du réseau trophique au sein de l'écosystème étudié. Chaque compartiment trophique (espèce, groupe d'espèces, famille...) doit constituer une unité homogène en terme de productivité et de longévité ainsi qu'en terme de proies et de prédateurs.
- 3) La période sur laquelle le modèle va quantifier les flux à l'équilibre. Les modèles développés sous ECOPATH permettent généralement de représenter des bilans annuels ; l'alternative consiste à représenter des bilans saisonniers s'équilibrant entre eux (même si elle s'avère complexe à mettre en œuvre).
- 4) L'unité utilisée. Il peut s'agir de flux de matière exprimés en biomasse fraîche (t.km⁻²) ou en biomasse de carbone (ex. kgC.km⁻²). Il peut aussi s'agir de flux d'énergie exprimés en joules.km⁻² ou en cal.km⁻².

5.2.3 Les équations de base

Ensuite, pour chaque compartiment, on peut écrire, en décomposant (1) :

$$\text{Production} = \text{Prédation} + \text{Pêche} + \text{Autre mortalité} + \text{Accumulation de biomasse} + \text{Migration nette} \quad (2)$$

$$\text{Consommation} = \text{Production} + \text{Nourriture non assimilée} + \text{Respiration} \quad (3)$$

Ainsi, en reprenant (1) de manière formelle, on écrit que pour chaque compartiment i du réseau trophique (l'indice j est utilisé pour les prédateurs), la variation de biomasse dB_i

$$dB_i = P_i - M_i - M'_i - Y_i - Ex_i \quad (4)$$

Avec :

- B_i : la biomasse du groupe i
- P_i : la production du groupe i
- M_i : la mortalité par prédation subie par le groupe i
- M'_i : la mortalité autre que par prédation subie par le groupe i
- Y_i : les captures
- Ex_i : la biomasse nette du groupe i exportée hors du système

On peut écrire :

$$\begin{aligned} P_i &= (P/B)_i \cdot B_i \\ M_i &= \sum_{j=1}^n B_j \cdot (Q/B)_j \cdot DC_{ji} \\ M'_i &= B_i \cdot (1 - EE_i) \cdot (P/B)_i \\ Ex_i &= \text{Immigration} - \text{émigration} \end{aligned}$$

Avec, pour les n compartiments i :

- $(P/B)_i$: la productivité (à l'équilibre, $P/B = Z$ en halieutique)
- EE_i : l'efficacité écotrophique (fraction utilisée dans la chaîne trophique ou exportée)
- Y_i : les captures
- Q/B_j : le taux de consommation d'un prédateur
- DC_{ji} : la proportion de i dans la ration alimentaire de j
- B_{acc} : la biomasse accumulée par le système.

En général, le système est considéré à l'équilibre, on a donc : $dB_i = 0$; ce qui revient à écrire, en reportant dans (4) :

$$B_i \cdot (P/B)_i - \sum_{j=1}^n B_j \cdot (Q/B)_j \cdot DC_{ji} - B_i \cdot (1 - EE_i) \cdot (P/B)_i - Y_i - Ex_i = 0$$

On peut envisager une accumulation (B_{acci}) du compartiment i dans le système soit :

$$B_i \cdot (P/B)_i - \sum_{j=1}^n B_j \cdot (Q/B)_j \cdot DC_{ji} - B_i \cdot (1 - EE_i) \cdot (P/B)_i - Y_i - Ex_i = B_{acci}$$

Pour un système de n compartiments, on a n équations linéaires de ce type.

$$\left| \begin{array}{l} B_1 \cdot (P/B)_1 - \sum_{j=1}^n B_j \cdot (Q/B)_j \cdot DC_{j1} - B_1 \cdot (1 - EE_1) \cdot (P/B)_1 - Y_1 - Ex_1 = 0 \\ \dots \\ B_i \cdot (P/B)_i - \sum_{j=1}^n B_j \cdot (Q/B)_j \cdot DC_{ji} - B_i \cdot (1 - EE_i) \cdot (P/B)_i - Y_i - Ex_i = 0 \\ \dots \\ B_n \cdot (P/B)_n - \sum_{j=1}^n B_j \cdot (Q/B)_j \cdot DC_{jn} - B_n \cdot (1 - EE_n) \cdot (P/B)_n - Y_n - Ex_n = 0 \end{array} \right.$$

Pour chaque compartiment du système, le modèle requiert la connaissance des paramètres suivants :

- 1) 3 valeurs parmi **B**, **P/B**, **Q/B** et **EE**. La quatrième est estimée par le modèle (en général **EE**)
- 2) Les régimes alimentaires (au moins en terme de compartiments ciblés)
- 3) La proportion de la consommation non assimilée
- 4) La biomasse accumulée ou perdue entre 2 pas de temps consécutifs
- 5) Les gains et pertes de biomasse dus aux migrations
- 6) La proportion du surplus de détritits (pelotes fécales, organismes morts...) qui est stockée dans le compartiment détritits. Le reste est exporté hors du système.

5.2.4 Les paramètres d'entrée

Le Tableau XXIII regroupe les différents paramètres d'entrée du modèle et leur définition y est précisée. La paramétrisation du modèle réclame que, pour chaque groupe, toutes ces valeurs soient rentrées sauf une qui peut être alors estimée par le modèle. Généralement, la fraction d'habitat vaut 1, la biomasse accumulée vaut 0 (on est à l'équilibre), **U/Q** vaut 0,2 (par défaut) et on n'a pas d'importation de détritits (sauf cas particulier). Les paramètres d'entrée sont donc **B**, **P/B**, **Q/B** et **EE**.

Tableau XXIII. Définitions et abréviations des paramètres d'entrée du modèle ECOPATH.

Paramètre		Commentaire
Habitat area (fraction)		Fraction de la surface considérée dans laquelle apparaît le groupe. Généralement, la valeur est 1.
Biomass	B	Biomasse moyenne par unité de surface
Production/Biomass	P/B	Productivité (à l'équilibre, $P/B = Z$ en halieutique)
Consumption/Biomass	Q/B	Taux de consommation d'un prédateur
Ecotrophic Efficiency	EE	Fraction utilisée dans la chaîne trophique ou exportée (<i>i.e.</i> qui passe dans la chaîne alimentaire, qui est utilisée sous forme de biomasse accumulée ou exportée). EE est difficile à mesurer directement. Il varie entre 0 et 1. Il approche 1 pour les groupes soumis à des pressions de prédation importantes. La part de la production qui n'est pas incluse dans EE est souvent appelée « autre mortalité ». EE pour un groupe « détritits » est définie comme le ratio entre le flux sortant et le flux entrant. Il est toujours calculé par le modèle.
Biomass accumulation	Bacc	Bacc est un terme de production qui peut être entré pour chacun des groupes (sauf les détritits pour lequel il est calculé). Si B , P/B , Q/B et EE sont entrés, Bacc peut être calculé.
Unassimilated/Consumption	U/Q	La nourriture non-assimilée (urine et fèces) est dirigée vers les détritits. Par défaut, on estime que 80% de la consommation est utilisée pour les groupes de poissons carnivores ($U/Q = 0,2$). Pour les herbivores, U/Q est bien supérieur (jusqu'à 0,4 pour le zooplancton).
Detritus import		On peut envisager des importations et/ou des exportations de détritits dans le système.

Si toutefois, on ne dispose pas exactement des valeurs de ces paramètres, on peut envisager quelques alternatives (Tableau XXIV) :

Tableau XXIV. Paramètres alternatifs en entrée du modèle ECOPATH et leur définition

Paramètre	Commentaire
Production/Consumption	P/Q Ce paramètre correspond au taux de conversion brut. Il varie en général entre 0,05 et 0,3. Cela signifie que la consommation de la plupart des groupes est environ 3 à 10 fois supérieure à leur production. $Q/B = (P/B) / (P/Q)$
Production/Respiration	P/R Ce paramètre permet en général de calculer P.
Respiration/Consumption	R/Q Ce paramètre peut servir à calculer R ou Q
Respiration/Biomass	R/B Ce paramètre peut servir à calculer B
Consumption	Q
Respiration	R
Production	P
Unassimilated food	U

Le paramètre **DC** (Diet Composition) de l'équation de base correspond au régime alimentaire de chacun des groupes. Il est entré sous forme de tableau dans lequel on fait apparaître, pour chaque prédateur, la part du régime alimentaire que représente chacun des autres groupes.

Enfin, le terme de capture **Y**, est entré sous la forme d'un tableau dans lequel on fait apparaître la biomasse débarquée par chaque flottille pour chacun des groupes trophiques.

5.3 Les sorties du modèle

Les sorties du modèle sont essentiellement de 2 ordres. D'une part le modèle estime les paramètres manquants ; d'autre part, il calcule un certain nombre d'indices écologiques et permet diverses représentations du système.

5.3.1 Estimation des paramètres manquants et analyse basique

5.3.1.1 L'Efficacité Ecotrophique.

Dans un premier temps, le modèle résout le système formé par les équations de production de chacun des compartiments. Il calcule ainsi les paramètres manquants. En règle générale, ce type de résultat est d'une importance toute relative selon le paramètre que l'on laisse estimer par le modèle. Dans la majeure partie des cas, et en particulier dans le nôtre, le paramètre manquant est **EE**.

Pour les compartiments vivants, **EE** est le complémentaire de la fraction 'Autre Mortalité' :

$$EE = 1 - M'$$

où M' représente la mortalité autre que par prédation subie par le compartiment. Si l'on reporte dans l'équation de base (5.2.3), on obtient :

$$EE_i = \frac{\sum_j B_j(Q/B)_j DC_{j,i} + EX_i}{B_i(P/B)_i}$$

Pour les compartiments détritus, EE est calculé comme le ratio entre les flux depuis les détritus vers les autres groupes (consommation par prédation) et les flux depuis les compartiments vivants vers les détritus (rejets et morts des organismes) :

$$EE_i = \frac{DetEaten_i}{FlowIntoDet_i}$$

$DetEaten_i = \sum_j B_j(Q/B)_j DC_{j,i}$ est la quantité totale de détritus i consommée par les prédateurs j .

$FlowIntoDet_i = DtImp_i - R_i + det(0,i)$ représente l'ensemble des flux depuis les compartiments vivants vers les détritus comprenant les importations ($DtImp$), les rejets et les flux d'organismes morts ($det(0,i)$) auxquels on ôte la dissipation sous forme de respiration (R). Typiquement, $R=0$ pour les compartiments détritus sauf dans les cas où sont inclus les bactéries.

Quasiment toujours calculé par le modèle dans la plupart des applications, on peut considérer que EE est une propriété émergente propre au compartiment, révélatrice de sa connexion avec le reste du réseau mais il reste cependant un paramètre inhérent au modèle ECOPATH parfois difficile à interpréter. Plusieurs auteurs ont cependant utilisé ECOPATH pour évaluer d'autres paramètres et notamment la biomasse de certains compartiments (Polovina, 1984 ; Rosado-Solorzano & Guzman Del Proo, 1998 ; Wolff *et al.*, 2000 ; Zetina-Rejon *et al.*, 2003). Cela les a conduit à entrer une estimation pour l'Efficacité Ecotrophique. Ainsi, un EE de 0,95 basé sur les estimations de Ricker (1968) a été utilisé par Polovina (1984) dans son modèle originel et plus tard dans divers autres modèles.

Le guide d'utilisation du logiciel précise à ce propos (Christensen *et al.*, 2000) : « intuitivement, on peut imaginer que EE est très proche de 1 pour les proies de petite taille ». En effet, la faim et la maladie sont sans doute, pour ces organismes, des sources de mortalité moins fréquentes que la prédation. Pour certains groupes, cependant, la valeur peut être plus faible. Ainsi, le phytoplancton peut simplement « mourir » dans les systèmes où des blooms se produisent. EE vaut alors 0,5 ou moins. Les prédateurs supérieurs ont des EE faibles quand la pression halieutique est faible. C'est le cas pour les thons ou les cétaqués dans certains écosystèmes. Dans les systèmes où la pression halieutique est importante, EE oscille entre 0,7 et 0,9 (voire presque 1) pour les compartiments ciblés par la pêche.

Mais EE reste un paramètre difficilement accessible au premier abord. Dans un système comme celui de la Gironde, il est même difficilement estimable a priori car la structure trophique du système est mal connue et les pressions de prédation, les taux de mortalité par pêche et les taux de mortalité d'origine anthropique dus à la centrale sont très mal connus pour l'ensemble des espèces.

5.3.1.2 Production, consommation, respiration.

A partir des différents paramètres entrés ou estimés, ECOPATH permet d'accéder simplement à des valeurs de production ou de respiration totales pour l'ensemble du système comme à des taux de respiration ou des taux de production par rapport à la consommation pour les différents compartiments ou le système dans son ensemble. Ces derniers donnent une idée de l'efficacité des compartiments

dans les transferts trophiques. Toutes ces valeurs sont aussi des résultats écologiques propres ou qui peuvent être utilisés à des fins de comparaison entre différents systèmes. On pourra, par exemple, s'intéresser ainsi à :

- La consommation de nourriture.
- Les flux vers les détritiques : pour chaque organisme, cela représente la quantité de nourriture non assimilée et la mortalité naturelle non due à la prédation.
- Le rendement net. Il correspond au rapport Production / Assimilation. L'assimilation est la quantité de nourriture consommée qui n'est pas excrétée. Elle est donc égale à la somme de la production et de la respiration. Le rendement net est positif et compris entre 0 et 1. Les organismes hébergeant des algues symbiotiques peuvent toutefois posséder un rendement net supérieur à 1.

5.3.1.3 Somme des flux.

La somme des flux pour un compartiment ou pour le système dans son ensemble est une mesure de la « taille » du compartiment ou du système. On parle de 'Throughput'(T). T se calcule de la même façon à l'échelle d'un compartiment ou du système dans son ensemble.

$$T = \text{Consommation} + \text{Export} + \text{Respiration} + \text{FlowIntoDet}$$

Consommation : total des consommations à l'échelle du compartiment ou du système

Export : somme des flux a priori utilisables (à la différence de la respiration) mais qui ne sont pas directement dirigés vers une des boîtes explicitement incluses dans le système.

Respiration : part de production consommée par respiration

FlowIntoDet : somme des flux dirigés vers les Detritus

5.3.2 Calculs d'indices écologiques

Le logiciel ECOPATH permet d'approcher des concepts issus de l'écologie théorique développés en particulier par Ulanowicz (1986). Ce paragraphe en décrit quelques uns parmi les plus utiles.

5.3.2.1 Les niveaux trophiques.

Les organismes considérés peuvent se nourrir sur plusieurs niveaux trophiques et sont donc placés à des niveaux trophiques fractionnés. Dans le cas des détritiques et des producteurs primaires, cette valeur est, par définition, égale à 1. Pour les consommateurs, le niveau trophique (TL pour 'Trophic Level') est calculé comme suit :

$$TL_i = 1 + \sum_{j=1}^n DC_{i,j} \cdot TL_j$$

i désigne les proies et j les prédateurs

TL : niveau trophique

DC_{ji} : la proportion de i dans la ration alimentaire de j

5.3.2.2 L'indice de connectivité.

L'indice de connectivité, CI, est le ratio entre le nombre de liens réalisés entre compartiments et le nombre de liens possibles dans le système. La consommation de détritus est considérée dans le calcul mais pas les flux vers le compartiment **Détritus**. La valeur de CI est largement déterminée par le nombre de compartiments pris en compte dans le système. On lui préfère alors, parfois, l'indice d'omnivorie totale.

5.3.2.3 L'indice d'omnivorie.

Il correspond à la variance entre les niveaux trophiques des différentes proies d'un prédateur donné. Il est sans unité. Lorsqu'un prédateur est très spécialisé et se nourrit sur un seul niveau trophique, l'indice d'omnivorie est nul. Il est calculé comme la variance dans le niveau trophique des proies du groupe considéré.

$$OI_i = \sum_{j=1}^n (TL_j - TL)^2 \cdot DC_{j,i}$$

i désigne les proies et j les prédateurs

TL : niveau trophique moyen des proies

DC_{ji} : la proportion de i dans la ration alimentaire de j

L'omnivorie totale du système (OI) est définie comme la moyenne des indices d'omnivorie de chaque consommateur pondérée par le logarithme de la valeur de sa consommation (Q_i) :

$$OI = \frac{\sum_i OI_i \cdot \text{Log}(Q_i)}{\sum_i \text{Log}(Q_i)}$$

Q_i est le produit de la biomasse du groupe i par son taux de consommation.

OI augmente avec la complexité du système. Une valeur faible souligne la linéarité de la structure trophique tandis qu'une valeur élevée montre une structure en réseau. Les écosystèmes matures tendent à avoir ce type de structure synonyme de résilience (Odum, 1969 ; Salthe, 2003)

5.3.2.4 L'indice de recyclage.

Le recyclage de l'énergie est quantifié par l'indice de Finn (FCI pour 'Finn's cycling index'). L'indice exprime la part de flux qui est effectivement recyclée par le système. Les avis divergent (Christensen & Pauly, 1993c) mais on considère que FCI exprime quelque chose en relation avec la maturité du système ou, plus sûrement, avec son niveau de stress. Les systèmes matures sont ainsi supposés avoir un degré de recyclage plus élevé les rendant plus stables et moins dépendants aux entrées de nutriments, par exemple. Dans le même temps, lorsque le recyclage est trop important, le système peut devenir moins stable du fait de la difficulté d'entretenir les mécanismes complexes nécessaires au

maintien de flux internes au système. Il existe donc probablement un optimum de recyclage en liaison avec la stabilité et la maturité du système.

5.3.2.5 L'ascendance.

L'ascendance est une mesure dérivée de la thermodynamique et de la théorie de l'information. Elle correspond au niveau d'information mutuelle moyenne au sein d'un système. Si on connaît la position d'une unité d'énergie (ou de carbone) à un temps t, l'incertitude sur sa position à t+1 est réduite par une quantité définie comme l'information mutuelle moyenne :

$$I = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n f_{ij} \cdot P_i \cdot \log \left(\frac{f_{ij}}{\sum_{k=1}^n f_{kj} \cdot P_k} \right)$$

n est le nombre de compartiments dans le système,

si T_{ij} est une mesure du flux d'énergie de j vers i, alors f_{ij} est la fraction de la somme des flux originaires de j que représente T_{ij} soit : $f_{ij} = \frac{T_{ij}}{\sum_{k=1}^n T_{kj}}$

P_i est la probabilité qu'une unité d'énergie passe à travers i : $P_i = \frac{\sum_{k=1}^n T_{ki}}{\sum_{l=1}^n \sum_{m=1}^n T_{lm}}$

On définit alors l'ascendance comme le produit de cette information mutuelle moyenne par la somme totale des flux T :

$$A = T \cdot I$$

L'ascendance a la même valeur qu'elle soit calculée sur les flux entrant ou les flux sortant. La limite supérieure pour la valeur de A est appelée capacité de développement. On la calcule en effectuant le produit de T par l'entropie statistique (H) calculée selon la formule de Shannon-Wiener :

$$C = H \cdot T$$

$$\text{avec : } H = - \sum_{i=1}^n P_i \cdot \log P_i$$

La différence entre C et A représente la marge de développement du système (O, pour 'system overhead' en anglais). O peut être relié avec la stabilité du système, sa capacité de réaction à des fluctuations ou à des changements intempestifs, chroniques ou tendanciels.

Pour faciliter les comparaisons, la valeur de A est exprimée relativement à C. On parle d'ascendance relative. A et O peuvent être calculés sur les importations, les exportations, les flux internes ou la respiration.

Le concept d'ascendance intègre à la fois des notions relatives à l'importance de l'activité du système (croissance) ainsi qu'à son degré d'organisation (développement). De façon simple, mais incomplète, on peut dire que le concept d'ascendance, qui est un concept infodynamique (Salthe, 2003), peut, dans

une certaine mesure, être relié à celui de maturité (Christensen, 1995). En effet, la somme d'informations échangées dans un écosystème est supposée augmenter lorsque le système tend vers la maturité (Figure 47a). Comme aucun écosystème ne peut être parfaitement organisé, la différence entre l'ascendance et la capacité de développement représente le coût d'organisation du système (Baird *et al.*, 1991 ; Salthé, 2003). Avec la maturation du système et sa complexification, les coûts ont tendance à s'élever et la distance entre les deux courbes de la Figure 47b va avoir tendance à augmenter (Salthé, 2003). L'ascendance représente une complexité organisée et la distance entre les deux courbes représente une complexité désorganisée. Cette distance représente aussi la marge de manœuvre du système, l'étendue des possibilités qui peuvent être exploitées pour s'adapter aux situations d'urgence. Les fluctuations autour de H_{max} montrent que des comportements inhabituels peuvent être générés en cas d'urgence.

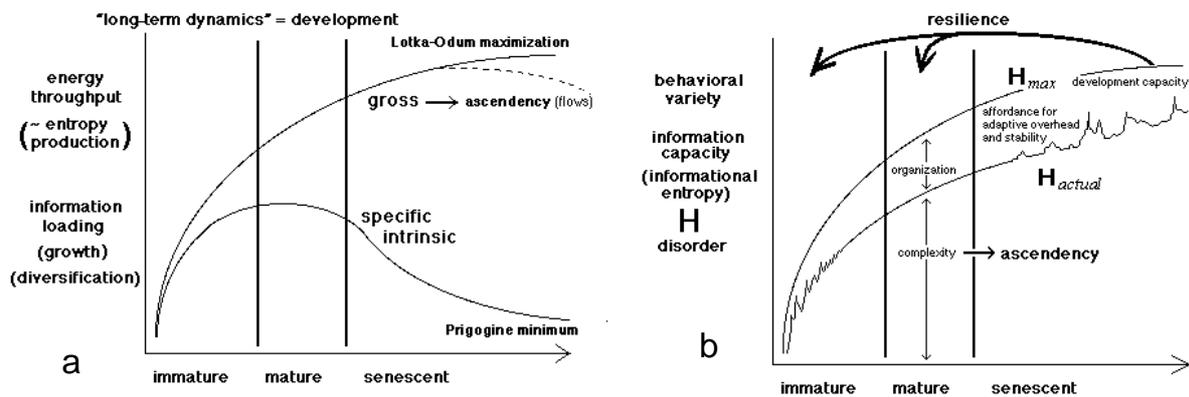


Figure 47. Evolution des flux énergétiques et des flux d'information au cours du développement d'un écosystème, d'après Salthé (2003). (a) : l'ordonnée liste différentes variables supposées évoluer comme l'indiquent les courbes. 'specific' et 'intrinsic' font référence à des taux par unité de masse. 'Lotka-Odum maximization' désigne le principe de maximisation de la puissance qui régit la somme des flux. Le 'Prigogine minimum' fait référence à l'hypothèse de Prigogine selon laquelle la sénescence est régie par un principe de minimisation de la production individuelle d'entropie. (b) : les termes listés en ordonnée représentent différentes manières d'exprimer le désordre H. H_{actual} est une restriction de H_{max} imposée par l'organisation du système.

Ainsi, A augmente avec le degré de maturation du système mais A/C diminue. L'ascendance est donc un indice riche en information mais sa valeur doit être interprétée avec précaution.

5.3.3 Représentation et analyse du réseau trophique

5.3.3.1 Représentation graphique des flux trophiques

La représentation graphique des flux trophiques au sein du système est un des points d'orgue de la mise en oeuvre du modèle. Elle obéit à un certain nombre de conventions dans EwE. Chaque compartiment est représenté par une « boîte ». Les boîtes sont supposées être tri-dimensionnelles avec une profondeur (non représentée) égale à leur hauteur ; le volume implicite de chacune des boîtes est alors proportionnel à la biomasse du compartiment représenté. Les boîtes sont réparties verticalement en fonction de leur niveau trophique. Les flux sortants sont représentés par des flèches sortant par le haut de la boîte tandis que les flux entrants le font par le bas. L'épaisseur des traits n'est pas proportionnelle à la valeur du flux.

5.3.3.2 Niveaux trophiques agrégés et pyramides trophiques.

En plus de la routine permettant de calculer des niveaux trophiques fractionnés pour chacun des compartiments, une autre permet au contraire d'agrégier le système entier en niveaux trophiques discrets au sens de Lindeman (1942). La routine utilisée est l'inverse de la première. Ainsi, par exemple, pour un compartiment dont le régime alimentaire serait à 40% celui d'un herbivore et à 60% celui d'un carnivore de premier ordre alors 40% et 60% des flux traversant ce groupe seraient respectivement attribués au niveau herbivore et au niveau consommateur primaire (Christensen *et al.*, 2000). A partir de là, le logiciel calcule l'efficacité de transfert entre les niveaux trophiques discrets en effectuant le ratio entre les flux vers le niveau trophique suivant et la somme des flux à ce niveau (Christensen & Pauly, 1993b). C'est une information intéressante qui permet d'accéder à l'utilisation de la production par l'ensemble du réseau trophique. Il s'agit d'une première donnée permettant d'effectuer un bilan des flux. L'efficacité de transfert d'un niveau trophique i vers les niveaux trophiques supérieurs (ET_i) se calcule comme suit :

$$ET_i = \frac{\text{Export}_i + \text{Pred}_i}{T_i}$$

Export _{i} : somme des flux a priori utilisables (à la différence de la respiration) mais qui ne sont pas directement dirigés vers une des boîtes explicitement incluses dans le système.

Pred _{i} : somme des flux consommés par prédation sur le niveau trophique i

T _{i} : somme des flux au niveau trophique i (Throughput)

Ces résultats synthétiques sont représentés sous la forme d'une pyramide. Chacun des étages de la pyramide représente un niveau trophique. Son volume est proportionnel à la somme des flux à ce niveau. L'angle supérieur de la pyramide est inversement proportionnel à l'efficacité de transfert globale, *i.e* à la moyenne géométrique des efficacités de transferts entre niveaux trophiques (Christensen *et al.*, 2000). L'étage du bas représente le niveau trophique II, les herbivores ou consommateurs primaires. La Figure 48 présente quelques exemples de pyramides.

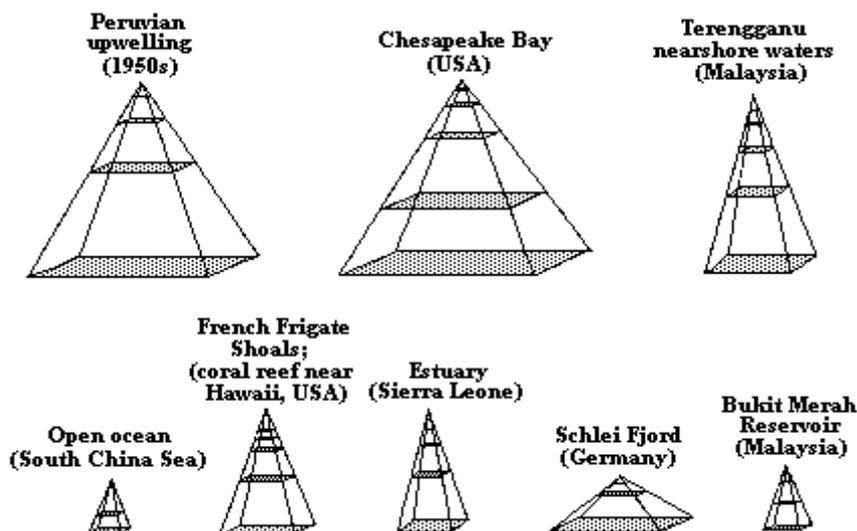


Figure 48. Quelques exemples de pyramides trophiques issues de différents modèles ECOPATH. D'après Christensen (2000)

5.3.4 Impacts trophiques directs et indirects

La routine 'Mixed Trophic Impact' disponible sous le logiciel EwE est un outil de diagnostic des impacts possibles dus aux interactions directes ou indirectes (dont la compétition) des compartiments les uns sur les autres (Christensen & Pauly, 1993b ; Christensen *et al.*, 2000).

L'effet positif d'une proie j sur un prédateur i s'écrit : $g_{i,j} = DC_{i,j}$

L'impact négatif du prédateur i sur j s'écrit comme une fraction de la prédation totale sur j causée par i ,

soit : $f_{i,j} = \frac{B_i(Q/B)_i DC_{i,j}}{\sum_{k=1}^n B_k(Q/B)_k DC_{k,j}}$ où n est le nombre de compartiments k dans le système.

L'effet net s'écrit donc : $q_{i,j} = g_{i,j} - f_{j,i}$

Tous les $q_{i,j}$ du système forment une matrice carrée $n \times n$ que l'on appellera Q . Si l'on suppose que l'impact total au niveau de chaque chaîne trophique peut s'écrire comme le produit de tous les q impliqués et si de plus on considère que l'effet combiné des différentes chaînes est la somme des effets de chaque chaîne, on peut écrire :

$$[M] = \sum_{h=1}^{\infty} [Q]^h$$

où $[M]$ est la matrice totale de tous les impacts trophiques.

Cette matrice peut être représentée sous la forme d'un graphique dans lequel les impacts des compartiments en ligne sur les compartiments notés en colonne sont représentés sous forme de barres. Les barres sont orientées vers le haut pour les impacts positifs et vers le bas pour les impacts négatifs.

Dans un système à l'état stable, cette analyse peut être considérée comme une analyse de sensibilité ordinaire mais elle n'a en aucun cas vocation à faire des prédictions.

5.4 La démarche adoptée pour la paramétrisation du modèle

5.4.1 Principe général

5.4.1.1 Synthèse des connaissances

Dans un objectif de synthèse des connaissances sur les différents compartiments biologiques de l'estuaire de la Gironde et avec une volonté de rapprochement de différentes équipes (notamment LOB et Cemagref), il est apparu intéressant d'organiser le travail autour de la modélisation ECOPATH de l'estuaire de la Gironde sous formes d'ateliers réunissant des scientifiques travaillant sur différents compartiments biologiques de l'estuaire de la Gironde. Ces ateliers avaient vocation, entre autres, à permettre aux experts des différents compartiments trophiques de l'estuaire de mettre en commun leurs connaissances du milieu.

Ces ateliers ont réuni :

- Mlle Valérie David, Messieurs Pierre Chardy et Benoît Sautour du Laboratoire d'Océanographie Biologique (LOB) d'Arcachon qui est un laboratoire de l'Université de Bordeaux I,
- Mlle Stéphanie Pasquaud et Messieurs Pierre Elie, Eric Rochard, Michel Girardin, Mario Lepage, Paul Gonthier et JérémY Lobry du Cemagref Bordeaux.

En collaboration avec Guy Bachelet, les chercheurs du LOB ont travaillé sur les premiers maillons trophiques tandis que les scientifiques du Cemagref ont axé leur contribution sur les compartiments relatifs à l'ichtyofaune et la carcinofaune.

Cette démarche de modélisation du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde se veut une première approche exploratoire. Dans cet objectif, les données sont essentiellement issues de la littérature. Selon leur précision, on peut construire une échelle de confiance qui distingue :

- 1) Les données issues de mesures ou d'échantillonnages sur le site considéré
- 2) Les données issues de mesures ou d'échantillonnages sur un site analogue
- 3) Les données extrapolées à partir d'autres espèces
- 4) Les données extrapolées à partir de relations empiriques
- 5) Les données issues d'autres modèles
- 6) Les données estimées (devinées ?)

En partant du principe que les données issues de mesures ou d'échantillonnages sur le site considéré pour l'espèce ou le compartiment considéré sont les meilleures pour paramétrer le modèle, on peut distinguer une échelle de valeur selon l'origine des données. A chaque paramètre (**B**, **P/B**, **Q/B**, **DC**, **Y**) et pour chaque compartiment vivant du système, on peut associer un indice d'origine des données et un intervalle de confiance. Christensen et Pauly (2000) distinguent 4 échelles de valeur à partir de leurs observations effectuées sur différents modèles (Tableau XXV).

Tableau XXV. Echelles de valeurs pour les indices d'origine des données (I) et les intervalles de confiance associés (CI) pour chacun des paramètres d'entrée du modèle. D'après Christensen et Pauly (2000).

Paramètre	Valeur	I	CI (+/- %)
B	Estimée par ECOPATH	0,00	n.a.
	Issue d'autres modèles	0,00	80
	Basée sur une estimation	0,00	80
	Basée sur une approximation ou une méthode indirecte	0,40	60
	Basée sur un échantillonnage, basse précision	0,70	30
	Basée sur un échantillonnage, haute précision	1,00	10
P/B ; Q/B	Estimée par ECOPATH	0,00	n.a.
	Basée sur une estimation	0,10	80
	Issue d'autres modèles	0,20	70
	Issue de relations empiriques	0,50	50
	Groupe similaire, système similaire	0,60	40
	Groupe similaire, même système	0,70	30
	Même groupe, système similaire	0,80	20
	Même groupe, même système	1,00	10
DC	Connaissances générales sur des groupes voisins	0,00	80
	Issues d'autres modèles	0,00	80
	Connaissances générales sur le même groupe	0,20	70
	Etude qualitative du régime alimentaire	0,50	50
	Etude quantitative mais limitée du régime alimentaire	0,70	40
	Etude quantitative détaillée du régime alimentaire	1,00	30
Y	Estimation	0,00	80
	Issue d'autres modèles	0,00	80
	Statistiques FAO	0,20	50
	Statistiques nationales	0,50	40
	Etude locale, basse précision ou incomplète	0,70	30
	Etude locale, haute précision, complète	1,00	10

On peut ainsi calculer un indice global P (Pedigree) qualifiant l'origine des données et leur éloignement par rapport à des données « locales ».

$$P = \sum_{i=1}^n \frac{I_{ij}}{n}$$

où I_{ij} est la valeur de l'indice pour le groupe i et pour chaque paramètre j de chacun des n compartiments.

P varie entre 0 (dans le cas où les données ne proviennent pas du tout du milieu considéré) et 1 (dans le cas où les données sont issues entièrement d'études sur le milieu considéré). Pour ré-étalonner par rapport au nombre de compartiments, on calcule une mesure d'ajustement global t^*

$$t^* = P \frac{\sqrt{(n-2)}}{\sqrt{1-P^2}}$$

La valeur de t^* indique si le modèle est bien ancré sur des données locales.

La formalisation que l'on choisit d'adopter dans un modèle ECOPATH dépend de la question posée.

L'objectif de ce travail est d'obtenir, en premier lieu, une représentation complète du réseau trophique girondin. Il s'agit donc de dégager des unités fonctionnelles homogènes (en particulier au niveau du régime alimentaire et des paramètres physiologiques tels que **P/B** et **Q/B**) symbolisant l'ensemble de la biocénose. Une première formalisation du réseau trophique se déduit donc progressivement du choix des compartiments d'intérêt. On peut les regrouper en plusieurs catégories :

- 1) les maillons trophiques inférieurs (plancton, petite faune vagile, benthos...)
- 2) les poissons et les crustacés décapodes
- 3) le compartiment détritus (tripton, matière organique importée, bactéries...)
- 4) les autres compartiments (essentiellement prélèvements d'origine anthropique : pêche, centrale...)

Cette première représentation repose sur l'idée que l'on se fait a priori des relations trophiques dans le système. Certains compartiments n'apparaissent pas car on considère que leur représentation explicite présente un intérêt minime (mammifères, oiseaux) mais surtout parce que l'on dispose de trop peu de données les concernant pour paramétrer le modèle (virus, bactéries).

L'unité choisie pour la modélisation est le $\text{kgC.km}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Elle correspond à l'unité commune la plus accessible pour les différents compartiments et elle semble bien convenir pour exprimer des flux de biomasse en carbone au sein du réseau trophique.

5.4.1.2 Les limites spatiales et temporelles du système

Afin de parvenir à un modèle pourvu de sens, il est important de choisir une limite spatiale et temporelle qui permette de considérer que les flux au sein du système que l'on envisage de modéliser sont supérieurs aux échanges avec l'extérieur.

Il semble alors intéressant de considérer la partie haline de l'estuaire dans son ensemble (du bec d'Ambès à la limite transversale de l'océan). Cette zone d'étude apparaît suffisamment vaste pour que les flux à l'intérieur du système puissent être considérés comme prédominants par rapport aux échanges avec l'extérieur. Ceci est d'autant plus vrai que l'on travaille à une échelle de temps suffisante pour lisser la variabilité temporelle importante de l'écosystème. Cependant, il convient de préciser un peu les limites amont et aval. Celles-ci doivent dépendre des données disponibles sur les différents compartiments du système et de l'emprise des zones d'échantillonnage.

Il est donc convenu que, dans le cadre de cette étude, nous nous intéressons à la zone comprise entre

- En amont : la presqu'île d'Ambès (pk 27)
- En aval : Meschers (pk 90)

Ainsi délimitée, cette zone représente une surface de l'ordre de 450 km^2 à marée haute (Figure 49).

Elle couvre des salinités au fond comprises entre 1 et 7 à l'amont et jusqu'à 15 à 30 à l'aval selon les débits. Elle apparaît comme un bon compromis entre les parties de l'estuaire sur lesquelles on dispose de données d'échantillonnage dont on se sert pour paramétrer le modèle et les zones sur lesquelles il n'y en a pas.

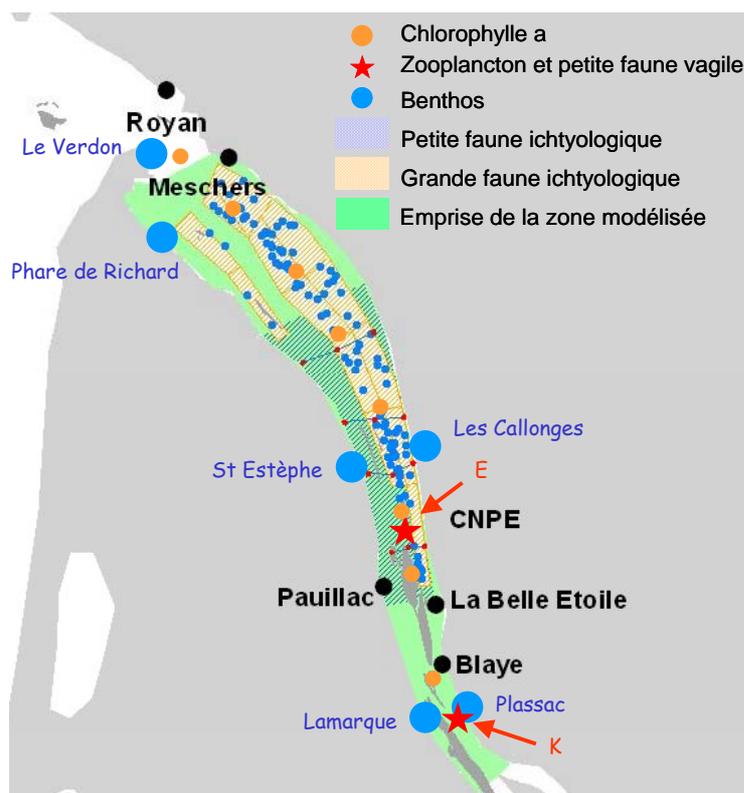


Figure 49. Couverture spatiale du système modélisé. On fait apparaître les points d'échantillonnage concernant la chlorophylle a, le benthos le zooplancton et la petite faune vagile (points E et K). Pour les compartiments poissons et crevettes, on fait apparaître l'emprise estimée des protocoles d'échantillonnage.

On postule que l'échelle temporelle adéquate pour assimiler notre zone d'étude à un système à l'état stable est, en première approximation, l'année. En effet, comme nous l'avons montré dans le chapitre 4, la variabilité saisonnière est très clairement la plus importante en ce qui concerne la structure des communautés, tant d'un point de vue qualitatif (composition) que quantitatif (abondance). Dans la grande majorité des cas, le signal est cyclique avec une périodicité annuelle (cf. chapitre précédent). C'est le cas des compartiments présents toute l'année dans l'estuaire mais aussi des compartiments qui y font un séjour occasionnel (ex. poissons d'origine marine).

Si le choix d'un pas de temps annuel contribue à supprimer les fluctuations saisonnières, il permet de prendre en compte l'ensemble du séjour des différents migrateurs (amphihalins ou autres) dans l'estuaire. Ceci conduit à admettre implicitement que les flux d'entrée et de sortie du système se compensent et/ou sont très faibles par rapport aux flux à l'intérieur.

5.4.1.3 Calcul par compartiments

Chaque unité fonctionnelle (groupe, compartiment) regroupe plusieurs espèces. Même si tous les compartiments sont construits avec des espèces proches au niveau écologique afin de garantir une certaine homogénéité, chaque espèce a son propre régime alimentaire (**DC**) et ses propres paramètres écophysologiques (**P/B**, **Q/B**, **R...**). Il se pose alors la question de pouvoir attribuer au groupe une valeur pour chacun des paramètres en vigueur dans ECOPATH.

Toutes les espèces d'un même groupe ne sont pas abondantes de façon équivalente dans l'estuaire sur une année, et les compartiments sont assez larges et souvent dominés par une ou un petit nombre

d'espèces. Aussi, comme chaque groupe est considéré homogène au niveau écologique, pour chaque paramètre d'entrée, nous avons choisi d'attribuer au groupe la moyenne des paramètres des différentes espèces qui le composent, pondérée par la biomasse de chacune des espèces.

5.4.2 Les prélèvements d'origine anthropique

5.4.2.1 La pêche

Certaines espèces font l'objet d'une pêche dirigée sur la zone considérée. C'est notamment le cas pour un certain nombre de poissons migrateurs amphihalins et pour la crevette blanche.

L'estimation des quantités débarquées par la pêcherie est issue du suivi halieutique de l'estuaire de la Gironde mené depuis 1978. Le protocole pour le suivi des captures a été revu en 1983. Les méthodes actuelles (Elie *et al.*, 1983 ; Albiges *et al.*, 1985 ; Rochard, 1992) reposent sur un recueil des CPUE par métier et par zone de pêche auprès de pêcheurs-échantillonneurs. On écrit donc :

$$P_{ijk} = C_{ijk} \cdot N_{ijk}$$

P_{ijk} représente la production pour une espèce i pêchée avec le métier k dans une zone j du système fluvio-estuarien Gironde-Garonne-Dordogne.

C_{ijk} représente la capture moyenne des pêcheurs-échantillonneurs pour une espèce i , avec le métier k et dans la zone j .

N_{ijk} représente le nombre de pêcheurs recherchant l'espèce i et pratiquant le métier k dans la zone j .

On effectue la moyenne des captures entre 1997 et 2000 pour paramétrer le modèle. Seules les captures effectuées dans les zones correspondant à l'estuaire marin sont prises en compte. On choisit de ne pas différencier les flottilles. On postule donc, dans le cadre du modèle, que les biomasses piscicoles débarquées sont dues à une seule flottille. La pêche non professionnelle est négligée dans cette zone.

Les espèces concernées sont essentiellement : l'anguille (anguilles jaunes et civelles), la crevette blanche, le maigre, les bars, les mullets, le flet, les raies, les soles, les lamproies et les aloses.

Dans la pratique, les quantités débarquées sont disponibles pour l'aloose vraie, la crevette blanche, l'anguille, la civelle et parfois le bar et le maigre. Les biomasses affectées à la catégorie « autres espèces » sont ventilées entre les autres espèces en fonction de leur abondance relative. Les captures de soles sont estimées à 1 tonne par an (Castelnaud, com. pers.).

5.4.2.2 La centrale

La centrale nucléaire est une source de mortalité d'origine anthropique. En cela, elle ressemble à une pêcherie classique à ceci près qu'elle rejette dans le milieu tout ce qu'elle y prélève. Les individus rejetés peuvent être vivants ou morts. Même si la centrale influence probablement la prédation sur les individus qu'elle rejette « vivants », il est difficile de considérer explicitement cet aspect qui est plutôt d'ordre comportemental : les prédateurs vont profiter de l'éventuelle fragilité des proies... Aussi, on ne prend en compte que la mortalité due à la centrale.

Les données sont issues de Boigontier et Mounié (1984). Elles ont été estimées par les auteurs entre août 1981 et juillet 1982. Afin de refléter l'évolution des abondances depuis ces dates et en considérant que la centrale « capture » les poissons à proportion de leur abondance dans le milieu, une correction a donc été effectuée. Elle a été calculée en fonction des abondances relatives des années 1981-82 d'un côté et 2000 de l'autre d'après les données issues du protocole TRANSECT.

On considère le compartiment **Centrale** comme une flottille qui rejetterait 100% de ce qu'elle capture. Les rejets sont dirigés, dans le modèle, vers un compartiment **Rejets** sur lequel peuvent venir se nourrir d'autres compartiments. La centrale a donc un effet de réducteur de niveau trophique en prélevant à divers niveaux trophiques et en rejetant au niveau des **Détritus**.

5.4.3 Les poissons

On choisit de ne retenir que les espèces de poisson échantillonnées dans l'estuaire entre 1991 et 1998 par le protocole TRANSECT et entre 1997 et 1999 pour le protocole STURAT (Tableau XXVI).

Parmi les espèces et les écophases potentiellement présentes dans l'estuaire au cours d'une année, toutes ne sont pas prises en compte. Certaines ont été exclues a priori comme le saumon, la truite de mer, la lamproie fluviatile et la lamproie marine car elles ne se nourrissent pas en estuaire.

Les aloses adultes en migration de reproduction ne sont pas considérées dans le modèle. Ce sont des individus de grande taille qui ne passent qu'un bref séjour en estuaire et vraisemblablement ne s'y nourrissent quasiment pas (Eiras, 1981).

Hormis ces exceptions, les autres espèces ont été conservées.

Un compartiment **Civelles** est explicitement distingué des autres.

5.4.3.1 Découpage en compartiments

Les poissons sont particulièrement étudiés et sont répartis en plusieurs compartiments. L'objectif est de composer des groupes homogènes sur le plan écologique considérant plusieurs paramètres :

- La guildes trophique considérée comme une première approche du régime alimentaire.
- La guildes écologique afin de tenir compte de l'origine des poissons. On a donc divisé l'ichtyofaune en quatre groupes (Elie & Marchand, 1983) : les poissons d'origine marine, les migrants amphihalins, les espèces résidentes et les poissons d'origine dulçaquicole.
- La position dans la colonne d'eau afin de discuter éventuellement des flux trophiques dans cette dimension.
- La classe de taille afin d'obtenir des groupes homogènes sur ce plan. 8 classes de taille ont été définies en fonction de la moyenne des longueurs médianes observées par trait de chalut pour chaque espèce : <10 cm, [10-20[, [20-30[, [30-40[, [40-50[, [50-60[, [60-70[et ≥70 cm. Les espèces capturées uniquement via le protocole TRANSECT (gobie, épineche et syngnathe), sont affectées dans la classe <10 cm.

Les classes sont notées respectivement <10 ; <20 ; <30 ; <40 ; <50 ; <60 ; <70 et >=70 dans le Tableau XXVI

La répartition selon les 3 premiers critères est effectuée conformément aux guildes définies dans le chapitre 3.

Le gobie, le flet et les espèces dulçaquicoles n'ont pas été inclus dans l'analyse afin de les distinguer a priori, du reste des compartiments.

Un premier découpage est effectué en utilisant ces différentes variables selon une procédure d'Analyse Factorielle Multiple (AFM) puis de classification sur les coordonnées factorielles par la méthode ascendante hiérarchique avec la technique d'agrégation de Ward.

A partir de cette classification, quelques réajustements sont effectués afin d'obtenir des groupes homogènes et d'isoler certaines espèces (gobie, syngnathe...). Au final, 47 espèces ont été retenues (Tableau XXVI). L'AFM et la classification ont permis de distinguer 7 groupes (Tableau XXVI).

Tableau XXVI. Liste des espèces piscicoles retenues pour le modèle. Trophique : guildes trophique ; L : classe de taille ; DV : position dans la colonne d'eau ; Ecologie : guildes écologiques ; Groupe : numéro du groupe dans lequel l'espèce a été classée à l'issue de la procédure d'AFM et de classification, Comp. : numéro du compartiment dans lequel l'espèce a été classée à l'issue du réajustement. La description des compartiments apparaît dans le Tableau XXVII. * espèces qui seront par la suite exclues de l'analyse.

Nom latin	Nom français	Trophique	L	DV	Ecologie	Groupe	Comp.
<i>Acipenser sturio</i>	Esturgeon européen	IF	<70	D	CA	1	1
<i>Alosa alosa</i>	Alose vraie	PS	<20	P	CA	2	3
<i>Alosa fallax</i>	Alose feinte	CS	<20	P	CA	2	3
<i>Anguilla anguilla</i>	Anguille	CS	<70	B	CA	1	2
<i>Argyrosomus regius</i>	Maigre	IF	<30	P	M	5	6
<i>Belone belone</i>	Orphie	IF	<50	P	M	5	6
<i>Chelon labrosus</i>	Mulet lippu	CS	<40	D	M	5	4
<i>Ciliata mustela</i>	Mottelle à 5 barbillons	IF	<20	B	M	5	6
<i>Clupea harengus</i>	Hareng	IF	<20	P	M	5	6
<i>Conger conger</i>	Congre	IF	>=70	B	M	5	6
<i>Dasyatis pastinaca</i>	Pastenague	IF	<30	B	M	5	10
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Bar franc	IF	<30	D	M	5	6
<i>Dicentrarchus punctatus</i>	Bar moucheté	IF	<30	D	M	5	6
<i>Diplodus sargus</i>	Sar commun	OV	<10	D	M	6	7
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Anchois	PS	<20	P	M	2	3
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Epinoche	IF	<10	P	FW	-	11
<i>Liza auratus</i>	Mulet doré	HC	<30	P	M	3	4
<i>Liza ramada</i>	Mulet porc	HC	<40	P	CA	3	4
<i>Merlangius merlangus</i>	Merlan	IF	<30	D	M	5	6
<i>Merluccius merluccius</i>	Merlu	FS	<30	D	M	7	6
<i>Osmerus eperlanus</i>	Eperlan	IF	<20	P	CA	2	3
<i>Petromyzon marinus*</i>	Lamproie marine	FS	<60	B	CA	4	5
<i>Platichthys flesus</i>	Flet	IF	<30	B	ER	-	10
<i>Pleuronectes platessa</i>	Carrelet	IS	<30	B	M	7	10
<i>Pomatoschistus minutus</i>	Gobie buhotte	IS	<10	B	ER	-	9
<i>Psetta maxima</i>	Turbot	FS	<20	B	M	7	10
<i>Raja clavata</i>	Raie bouclée	IS	<30	B	M	7	10
<i>Raja microcellata</i>	Raie mée	IF	<40	B	M	5	10
<i>Raja naevus</i>	Raie fleurie	IS	<20	B	M	7	10
<i>Raja undulata</i>	Raie brunette	IF	<30	B	M	5	10
<i>Rutilus rutilus</i>	Gardon	HC	<10	P	FW	-	11
<i>Salmo salar*</i>	Saumon Atlantique	CS	<60	P	CA	4	5
<i>Salmo trutta*</i>	Truite de mer	CS	<20	P	CA	2	5
<i>Sardina pilchardus</i>	Sardine	CS	<20	P	M	2	3
<i>Scomber scombrus</i>	Maquereau	IF	<40	P	M	5	6
<i>Scophthalmus rhombus</i>	Barbue	IF	<30	B	M	5	6
<i>Solea lascaris</i>	Sole pole	IS	<30	D	M	7	10
<i>Solea senegalensis</i>	Sole sénégalaise	IS	<30	D	M	7	10
<i>Solea vulgaris</i>	Sole commune	IS	<30	B	M	7	10
<i>Spondyliosoma cantharus</i>	Dorade grise	OV	<20	B	M	6	7
<i>Sprattus sprattus</i>	Sprat	PS	<20	P	M	2	3
<i>Stizostedion lucioperca</i>	Sandre	IF	<50	D	FW	-	11
<i>Syngnathus rostellatus</i>	Syngnathe	IS	<10	P	M	6	8
<i>Trachurus trachurus</i>	Chinchard commun	IF	<20	D	M	5	6
<i>Trigla lucerna</i>	Grondin perlon	IF	<20	D	M	5	6
<i>Trisopterus luscus</i>	Tacaud	IF	<20	D	M	5	6
<i>Umbrina cirrosa</i>	Ombrine commune	IF	<20	D	M	5	6

A l'issu de ce découpage, on a isolé certaines espèces (anguille, esturgeon, gobie, syngnathe) dont on estimait qu'il y avait un intérêt à les voir apparaître explicitement. Elles forment des compartiments à elles seules. Les espèces dulçaquicoles (épineche, gardon, sandre) ont été regroupées. Les différentes raies ont été rassemblées dans une catégorie *Raja sp.* que l'on a ajouté au groupe 7. *Liza ramada*, *L. auratus* et *Chelon Labrosus* composent un compartiment **Mulets**. La lamproie, le saumon et la truite de mer ne se nourrissent pas en estuaire. Ils ont été rassemblés dans le même compartiment, ils n'apparaîtront pas dans la suite de l'analyse. Enfin, le merlu a été transféré dans le compartiment **Grands Poissons Marins (GPM)** pour plus d'homogénéité. On obtient ainsi 11 compartiments relatifs à l'ichtyofaune (Tableau XXVII)

Tableau XXVII. Description des compartiments ichtyofaunistiques (Comp.) retenus pour le modèle ECOPATH.

Comp.	Nom	Caractéristiques
1	Esturgeon	Migrateur amphihalin résidant plusieurs années en estuaire. Espèce démersale et strictement invertivore.
2	Anguille	Migrateur amphihalin dont certains spécimens peuvent résider plusieurs années en estuaire. Espèce opportuniste benthique et carnivore.
3	Petits pélagiques	Espèces pélagiques dont les individus sont généralement petits et se déplacent le plus souvent en banc. Espèces amphihalines ou strictement marines à tendances planctonophage ou carnivores (invertébrés, copépodes). Ex. anchois, sprat...
4	Mulets	Espèces pélagiques se nourrissant généralement du périphyton. Parfois omnivores ou invertivores.
5	Divers migrateurs amphihalins	Espèces amphihalines ne se nourrissant pas en estuaire (saumon, truite..).
6	Grands poissons marins (GPM)	Espèces euryhalines d'origine marines généralement prédatrices présentes en estuaire lorsque les débits sont faibles (bars, maigre...)
7	Grands pélagiques	Espèces pélagiques marines généralement invertivores et présentes occasionnellement en estuaire (daurade...)
8	Syngnathe	Espèce marine fréquente en estuaire où elle présente un comportement pélagique du fait des forts courants et de l'absence de végétation.
9	Gobie	Espèce résidente très fréquente en estuaire. Constitue généralement une proie privilégiée pour les prédateurs piscivores.
10	Poissons plats	Poissons plats, la plupart d'origine marine ou migrateurs amphihalins.
11	Poissons d'eau douce (P. eau douce)	Poissons d'origine dulçaquicole présents accidentellement en estuaire généralement en période de crue (sandre et gardon) ou à l'inverse de sécheresse (épineche).

5.4.3.2 Estimation des biomasses

Les biomasses piscicoles sont calculées, pour les espèces exploitées, à partir des données de pêcheries. L'utilisation de ces données est jugée plus pertinente, d'un point de vue quantitatif, à l'échelle à laquelle on se place, que les données d'échantillonnage, et ce, du fait des biais d'échantillonnages évoqués dans les différents autres chapitres de ce manuscrit. Le taux d'exploitation, qui correspond au rapport Y/B , biomasse capturée sur biomasse totale dans le milieu, est fixé a priori à

0,1. Dans un système à l'état stable, il correspond plus ou moins à la mortalité par pêche. Cependant, aucune étude halieutique n'a été jusqu'à estimer des stocks ou des taux d'exploitation dans l'estuaire de la Gironde. Il est plus raisonnable d'envisager que le rapport Y/B peut varier entre 0,1 et 0,8 ce qui semble constituer des limites raisonnables dans un cadre halieutique aussi méconnu. Cet intervalle sera pris en compte dans la paramétrisation (cf. 5.4.7)

Considérant le CNPE comme une flottille de pêche, on applique le même critère aux gobies et aux syngnathes particulièrement visés par cette pêcherie particulière.

Pour la **civelle**, les premières études sur le sujet, basées sur des résultats relatifs à l'Adour (Prouzet *et al.*, 2000) montrent qu'il est vraisemblable que la mortalité par pêche dans l'estuaire de la Gironde avoisine 0,15 (Beaulaton, com.pers.).

Les résultats concernant les estimations de biomasse sont regroupés dans le Tableau XXVIII.

Tableau XXVIII. Estimation des biomasses d'après les données de pêcheries actuelles (PECHE) et de mortalités dues au CNPE. Y/B_{\min} et Y/B_{\max} correspondent aux taux d'exploitation minimum et maximum envisagés, B_{\min} et B_{\max} aux biomasses minimum et maximum qui en découlent.

	PECHE (t)	CNPE (t)	Y/B_{\max}	Y/B_{\min}	B_{\min} (t)	B_{\max} (t)	B_{\min} (kgC/km ²)	B_{\max} (kgC/km ²)
Civelle	30	0		0,15		200		28
Anguille	13		0,8	0,1	16	130	2	18
Crevette blanche	36	4	0,8	0,1	50	402	7	56
Crevette grise		3	0,8	0,1	4	29	1	4
Maigre	62		0,8	0,1	78	620	11	87
Bar	2		0,8	0,1	2	15	0	2
Mulet	34		0,8	0,1	43	340	6	48
Flet	3		0,8	0,1	4	31	1	4
Raies	0		0,8	0,1	0	1	0	0
Soles	1		0,8	0,1	1	9	0	1
Syngnathe		6	0,8	0,1	8	60	1	8
Gobie		33	0,8	0,1	41	328	6	46

Pour les compartiments qui ne sont ni exploités par la pêche proprement dite ni impactés directement par le CNPE, on calcule des abondances relatives par rapport aux espèces exploitées. Sont concernées : les **petits pélagiques** (sprat, anchois), les **poissons d'eau douce** (barbeau essentiellement) et les **grands pélagiques** (daurade). On choisit le bar comme espèce de référence pour les **petits pélagiques** et on se base sur les données issues de Ainsworth *et al.* (2001) pour le Golfe de Gascogne (Sprat/Bar = 0,48 ; Anchois/Bar = 9,6). On pondère ensuite par rapport aux données d'abondances relatives entre sprat et anchois dans les échantillonnages au chalut du protocole STURAT (environ 2 fois plus de sprats que d'anchois). Finalement, on applique un rapport :

$$\frac{B_{\text{Petits pélagiques}}}{B_{\text{Bar}}} = 3,52$$

Pour le barbeau et la daurade, on utilise les données CHALUT :

$$\frac{B_{\text{Daurade}}}{B_{\text{Bar}}} = 0,0012$$

$$\frac{B_{\text{Barbeau}}}{B_{\text{Bar}}} = 0,07$$

Enfin, la biomasse d'esturgeon est calculée d'après les données CHALUT sur la base d'une estimation de biomasse d'après une relation taille-poids (cf. chapitre 2) et d'une détermination de la densité.

Les biomasses piscicoles sont exprimées en unités de poids frais. On passe du poids frais au poids en carbone en utilisant 2 facteurs de conversion (Jorgensen *et al.*, 1991) :

- $dw = 0,14 ww$
- $C = 0,45 dw$

où dw est le poids sec ('dry weight'), ww le poids frais ('wet weight') et C le poids en carbone.

5.4.3.3 Estimation des paramètres et des régimes alimentaires

Lorsque les valeurs des paramètres écophysologiques (en particulier **P/B** et **Q/B**) n'existaient pas dans la littérature (ce qui s'est avéré être la règle générale) on a procédé à des estimations en fonction de données sur la croissance (L_{inf} , $t_0...$) d'après diverses formules empiriques. La plupart des données sont issues de Fishbase.org.

➤ Le paramètre **P/B**

Dans le cas d'un modèle à l'équilibre ou lorsque l'on respecte l'équilibre des masses, on peut écrire que la productivité **P/B** est égale à la mortalité totale (Z en halieutique).

$$P/B = Z = M + F$$

où M est la mortalité naturelle et F la mortalité par pêche.

Dans l'estuaire, pour la plupart des espèces, on considère que F est inconnue. On n'a en effet aucune idée du taux de mortalité induit par la pêche sur l'ensemble de la population pour des espèces dont une partie du cycle de vie s'effectue en mer ou en fleuve. De plus, pour certaines espèces, une partie seulement de la population est présente en estuaire. On sous estime donc **P/B** en écrivant :

$$P/B \approx M$$

Dans le cas (fréquent) où des données sur la mortalité naturelle ne sont pas accessibles, M peut être estimée à partir d'une relation empirique (Pauly, 1980) reliant M à deux paramètres de croissance de l'équation de Von Bertalanffy et à la température moyenne de l'eau :

$$M = K^{0,65} \cdot L_{inf}^{-0,279} \cdot T_c^{0,463}$$

On rappelle : $L_t = L_{inf} (1 - e^{-K(t-t_0)})$

De même, on doit à Hoenig (1983) une relation empirique permettant d'estimer **P/B** à partir de la longévité de l'espèce t_{max} (en année).

$$\ln Z = 1,44 - 0,984 \cdot \ln t_{max}$$

Faute de données, t_{max} peut être calculé de la façon suivante :

$$t_{max} = t_0 + \frac{3}{K}$$

Aussi, à chaque espèce de l'ichtyofaune on associe une valeur de **P/B** calculée en faisant la moyenne des estimations issues des 2 relations empiriques ci-dessus.

↳ Le paramètre Q/B

Q/B peut être estimé à partir de la relation empirique proposée par Palomares et Pauly (Palomares, 1991 ; Palomares & Pauly, 1999) :

$$Q/B = 7,964 - 0,204 \log W_{inf} - 1,965T' + 0,083A + 0,532h + 0,398d$$

où

W_{inf} est le poids asymptotique issu des équations de Von Bertalanffy. En général, sa valeur se déduit de la valeur de L_{inf} et des relations taille-poids.

$$T' = \frac{1000}{T_c + 273,15} \text{ où } T_c \text{ est la température de l'eau en } ^\circ\text{C}.$$

A est ce que Palomares et Pauly appellent 'aspect ratio'. La valeur de A se calcule d'après la taille et la forme de la nageoire caudale du poisson (Figure 50). C'est un indicateur de l'activité métabolique à mettre en liaison avec la capacité de nage.

h et d sont des variables binaires qui indiquent si l'espèce est herbivore ($h=1, d=0$), détritivore ($h=0, d=1$) ou carnivore ($h=0, d=0$).

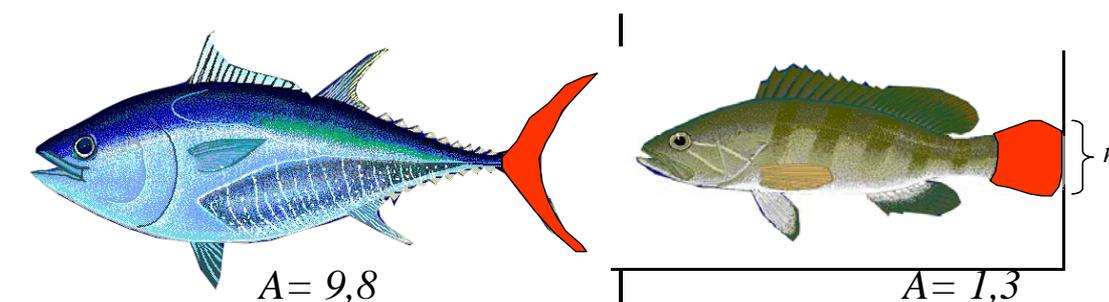


Figure 50. Représentation schématique de la méthode de calcul de l' 'aspect ratio' (A). $A = h^2/s$ où s représente la surface de la nageoire (en foncé). D'après Christensen (2000).

↳ Les régimes alimentaires

Les régimes alimentaires (**DC**) sont décrits sous la forme d'une matrice prédateur/proie dans laquelle apparaît le régime alimentaire de chaque espèce (ou compartiment) en fonction des autres espèces (ou compartiments). Les données sont issues de la littérature et ont, le plus généralement, été trouvées sur Fishbase.org.

Parfois, les auteurs font apparaître la mention « poissons » sans autre précision dans le régime alimentaire de certaines espèces. La paramétrisation du modèle ECOPATH exige que la description du régime alimentaire soit ventilée en compartiments et il est impossible de garder l'indication « poissons » telle quelle. On suggère ainsi, pour les espèces concernées de considérer comme proie piscicole les compartiments dont la gamme de taille est inférieure au compartiment considéré. La part du régime alimentaire attribué à chacun des compartiments plus « petit » est effectuée en pondérant par la biomasse du compartiment.

On peut envisager d'en faire de même concernant les proies ichtyoplanctoniques en ventilant (et en pondérant par la biomasse) sur les compartiments dont la phase larvaire fait partie de l'ichtyoplancton estuarien.

5.4.4 les crustacés décapodes

L'ensemble « crustacés décapodes » se limite à un compartiment **Crevettes** composé de la crevette blanche *Palaemon longirostris* et de la crevette grise *Crangon crangon*. Les biomasses sont estimées de la même façon que pour les espèces piscicoles exploitées soit par la pêche *sensu stricto* soit par la centrale.

Les paramètres **P/B** et **Q/B** sont tirés de Ainsworth *et al.* (2001) qui prennent en compte *Crangon crangon* et *Palaemon serratus*. Le régime alimentaire est adapté de Mouny (1998), Ainsworth *et al.* (2001) et Loizeau *et al.* (2001). Les biomasses sont exprimées en unités de poids frais. On passe du poids frais au poids en carbone en utilisant les 2 même facteurs de conversion que pour les poissons (Jorgensen *et al.*, 1991).

5.4.5 Les détritits

Dans la modélisation ECOPATH, les flux issus de la mortalité naturelle de chacun des compartiments des fèces et des pseudo fèces sont dirigés vers le compartiment **Détritits**. Il reçoit aussi les flux provenant des rejets de la pêche et de la centrale. Ces rejets sont une source de nourriture importante pour certains prédateurs aquatiques et pour certains oiseaux. Dans notre modèle, le compartiment **Détritits** inclut les bactéries associées dont il faudra certainement à terme estimer la biomasse qui est sans nul doute considérable. Aussi, la production bactérienne ne peut être considérée explicitement car le compartiment **Détritits** est un compartiment « mort » i.e sans paramètres de production et de consommation associés. Cette option de modélisation est utilisée dans la plupart des modèles ECOPATH (Christensen & Pauly, 1993a ; Rosado-Solorzano & Guzman Del Proo, 1998 ; Wolff *et al.*, 2000). De plus, dans l'estuaire de la Gironde comme dans la plupart des autres écosystèmes, il n'existe pas d'estimations raisonnables de la biomasse ni de la production bactériennes.

La biomasse de **Détritits** est un paramètre d'entrée nécessaire à la paramétrisation du modèle notamment, lorsque des détritivores sont inclus dans le système. Elle est calculée à partir d'une estimation du stock estuarien -environ 67500 tonnes contenues dans les MES et 17400 tonnes dans les sédiments (Latouche & Jouanneau, 1994 ; Romaña & Guillaud, 1994)- et des apports en Carbone Organique Particulaire (COP), estimés à environ 137000 tonnes par an, auxquels on ôte ce qui est expulsé soit environ 14500 tonnes (Romaña & Guillaud, 1994).

5.4.6 Les maillons trophiques inférieurs

5.4.6.1 Les producteurs primaires

Du fait de la grande turbidité des eaux, le phytoplancton est réputé peu abondant dans l'estuaire de la Gironde ; il est surtout présent à l'embouchure et dans la partie fluviale de l'estuaire (Burdloff, 1997).

Cependant, le phytoplancton d'origine fluvial est largement minéralisé dans le bouchon vaseux (Lemaire *et al.*, 2002a). Dans la Gironde comme dans la plupart des estuaires de plaine côtière, une part importante de la production primaire est attribuable au microphytobenthos dont une partie est remise en suspension sous l'action des courants ; le phytoplancton sensu stricto a probablement une importance très faible, d'autant plus que plusieurs espèces ont une forte affinité benthique (Castel, 1981). On estime que, dans le système considéré dans le cadre de cette modélisation, l'ensemble de la production primaire est dû à ces deux types d'organisme. En outre, il est difficile de distinguer la part respective de chacun des deux ensembles (Castel, 1981). Ils seront donc considérés au sein d'un même compartiment : le compartiment **Producteurs primaires**.

Un des moyens de considérer ce compartiment est de s'intéresser à la production chlorophyllienne (Lemaire *et al.*, 2002b). Les données sont issues d'échantillonnage en estuaire le long du gradient de salinité (Figure 49). Lemaire estime la densité en chlorophylle a à $0,58 \mu\text{g.l}^{-1}$. On utilise un facteur de conversion **C/Chla** de 50, assez classique en écologie, avec C correspondant au poids en carbone et Chla à la biomasse de chlorophylle a mesurée.

Les abondances sont exprimées en gC.m^{-3} . Une estimation du volume de l'estuaire est tirée de Taverny (1991). Elle correspond à un volume moyen calculé au moment des prélèvements effectués par l'auteur. Ces prélèvements ont été effectués à différents moments de la marée pour différents coefficients. L'estimation est associée à une surface. On obtient un volume moyen de l'estuaire de l'ordre de $2,9.10^9 \text{ m}^3$ [$2,66.10^9$; $3,11.10^9$] pour une surface associée de 393 km^2 [380 ; 399].

Le compartiment **Producteurs primaires** sera parfois abrégé en **Prod. Prim.** dans la suite du manuscrit.

5.4.6.2 Les copépodes et la petite faune vagile

Dans de nombreux estuaires européens (Escaut, Ems, Seine), l'essentiel des espèces de l'ichtyofaune et de la carcinofaune, se nourrissent, selon leur stade ontogénique, à partir des fortes biomasses mésozooplanctoniques ou de la petite faune vagile (David, 2001). Dans l'estuaire de la Gironde, la communauté zooplanctonique autochtone est paucispécifique. Elle est essentiellement représentée par le copépode calanoïde *Eurytemora affinis* (Castel *et al.*, 1976 ; Castel, 1981 ; Sautour & Castel, 1995). D'autres espèces de copépodes ont été identifiées comme *Acartia biflosa* et *A.tonsa* (espèce invasive). Ces 3 espèces coexistent au printemps et en été en zones méso et polyhaline mais les deux dernières présentent des abondances nettement plus faibles (David, 2001).

Les données de biomasse et de production sont issues de Irigoien (1994) pour *Acartia* et de Castel (1986) pour *Eurytemora*. La valeur de **Q/B** est tirée de Kiorboe *et al.* (1985) à propos de *A. tonsa* et de Barthel (1983) pour *E. affinis*. Le régime alimentaire a été déduit des travaux de Gasparini et Castel (1997) sur la Gironde pour toutes les espèces. **U/Q** est fixé à 0,4 pour ces espèces considérées comme plutôt herbivores ou détritivores (Christensen *et al.*, 2000).

La petite faune pélagique vagile quant à elle est dominée par les mysidacées *Neomysis integer* et *Mesopodopsis slabberi* (Sorbe J.C., 1981 ; Castel, 1993). *N. integer* possède la particularité de pouvoir exploiter le matériel détritique, directement ou à travers la production secondaire mésozooplanctonique (Mees *et al.*, 1995).

Les données de biomasse concernant la petite faune vagile proviennent des suivis effectués par le LOB aux abords du CNPE du Blayais (David, 2001 - Figure 49). Les taux de production et de consommation sont issus de la littérature (Mees *et al.*, 1995 ; Froneman, 2001). Les régimes alimentaires sont déduits des travaux en cours de David pour *N. integer* et de Froneman (2001) pour *M. slabberi*.

La description de la communauté zooplanctonique et de la petite faune vagile est largement issue de David (2001). Les données bibliographiques concernant ces compartiments ont été recueillies par Valérie David (LOB, Arcachon).

Les données d'abondance sont exprimées en gC.m⁻³. On les ramène à des biomasses par unité de surface en utilisant la même estimation du volume que précédemment.

Le compartiment **Petite Faune Vagile** sera parfois abrégé en **PFV** dans la suite du manuscrit.

5.4.6.3 Le benthos

Si les estuaires sont réputés pour être des milieux très productifs d'un point de vue biologique, ils le doivent en partie à la production secondaire d'origine benthique, en particulier sur les estrans vaseux (Bachelet *et al.*, 1981 ; Bachelet, 1985) même si le nombre d'espèces diminue rapidement vers l'amont. La plupart de ces espèces sont des mangeurs de dépôts. Au sein de la communauté zoobenthique, on distingue le macrobenthos du meiobenthos en fonction de la taille des organismes. Le meiobenthos est constitué d'organismes d'une taille inférieure à 2 mm et retenus par un tamis de 0,5 mm. Peu de données sont disponibles concernant le meiobenthos dans l'estuaire de la Gironde. La macrofaune benthique est beaucoup mieux connue (Bachelet, 1979 ; Bachelet *et al.*, 1981 ; Sorbe J.C., 1981 ; Bachelet, 1985). Elle est caractérisée par sa rareté sur les fonds toujours immergés, son abondance sur les estrans vaseux et sa paucispécificité due aux conditions drastiques d'hydrodynamisme et de turbidité. Les échantillonnages réalisés en zone infralittorale par Brosse (2003) en 2000 et 2001, ont toutefois mis en évidence des zones avec des densités du même ordre de grandeur que celles rencontrées dans les zones intertidales.

Les données de densité dans les zones intertidales sont issues de campagnes menées par Bachelet (pour le macrobenthos) et Bachelet et Castel (pour le meiobenthos) dans le cadre du programme européen MAST "JEEP-92 (Joint European Estuarine research Project)". Des densités moyennes sur 4 carottes effectuées entre 0 et 5 m de profondeur ont été calculées à 3 niveaux de la vase : (1) un niveau toujours recouvert à marée haute (bas niveau ; étage IIIc sur la Figure 51), (2) un niveau moyen alternativement couvert et découvert lors de marées de coefficients moyens (étage IIIb) et (3) un haut niveau recouvert uniquement lors des marées de vives eaux (étage IIIa). On effectue la moyenne des 3 niveaux pour chacun des sites considérés. 6 sites (Figure 49) ont été échantillonnés, de façon plus ou moins régulière pour plusieurs d'entre eux, en avril et octobre 1991 et 1992. La moyenne sur l'ensemble des sites à l'intérieur de la zone d'étude et sur l'ensemble des campagnes a été effectuée pour attribuer une valeur de densité à l'estuaire. En effet, avril et octobre correspondent aux saisons où apparaissent les pics et les creux de densités pour la faune benthique (Bachelet, 1979).

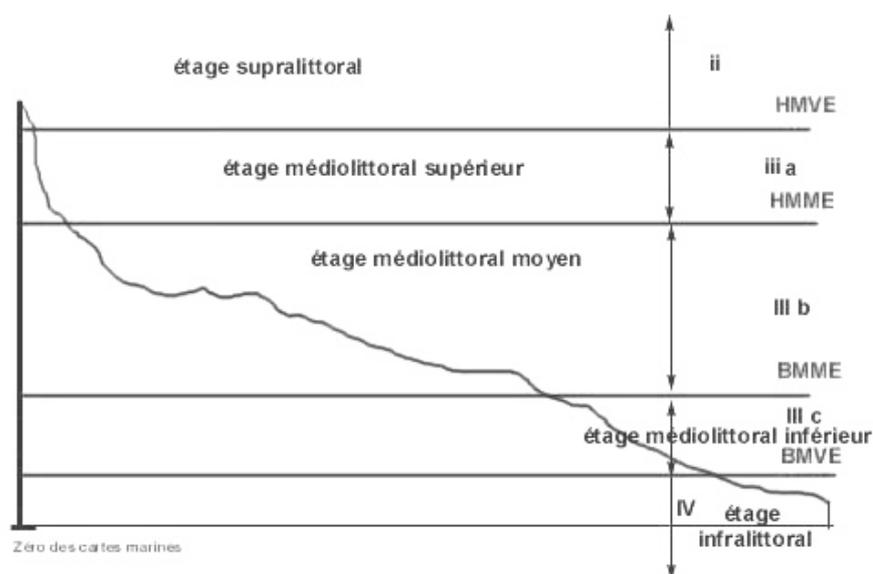


Figure 51. Découpage de la zone littorale en plusieurs étages selon la classification de Glémarec.

Concernant la macrofaune, les densités sont exprimées en Poids sec (PS) ou Poids sec sans cendres (PSSC). Un coefficient de conversion de 1 gC pour 2 gPSSC (Mc Lusky, 1981) été appliqué. Une valeur de **P/B** de 2,5 a été choisie (Bachelet, com.pers.). Dans le cas de la méiofaune, les densités sont exprimées en nombre d'individus par 10 cm². Un poids individuel moyen de 0,5 µgPS (Faubel, 1982) puis un coefficient de conversion de 0,4 gC pour 1 gPS (Steele, 1974) ont été appliqués. Une valeur de **P/B** égale à 15 a été estimée (Chardy & Dauvin, 1992). Dans les deux cas, les valeurs de **Q/B** et les régimes alimentaires ont été déduits en effectuant une moyenne à partir de différentes valeurs utilisées dans d'autres modèles (Christensen & Pauly, 1993a).

Pour les zones infralittorales, les données de Brosse (2003) ont été utilisées. Elles permettent d'évaluer des densités en macrofaune benthique dans différentes zones de l'estuaire à partir des résultats de 2 campagnes d'échantillonnage à la benne Shipeck (juin 2000 et mai 2001). La benne Shipeck est un outil quantitatif qui permet de collecter faune et sédiment sur une surface carrée de 20 cm x 20 cm et une profondeur de 10 cm. Seules les données de 2001 ont été conservées car elles concernent une plus large partie du système. Les données sont exprimées en nombre d'individus par m². On utilise un poids individuel de 0,0024 g (poids frais) pour *Polydora sp* qui représente 90% du nombre d'individus dans les échantillons. Un coefficient de conversion de 0,2 a été appliqué pour passer du poids frais au poids sec (Sambily, 1993). Un rapport **Macrobenthos / Méiobenthos** a été calculé pour les zones intertidales ; ce même rapport a été appliqué pour calculer la densité de méiobenthos dans la zone infralittorale. Par ailleurs, les mêmes coefficients de conversions et paramètres que pour la faune intertidale ont été conservés.

U/Q a été fixé à 0,4 pour ces deux compartiments benthiques du fait de la grande part de **Détritus** dans leurs régimes alimentaires (Christensen *et al.*, 2000).

La surface des zones intertidales a été estimée à 14% de la surface de l'estuaire à marée haute en postulant qu'elles correspondent aux zones de slikke estuarienne et marine et aux zones de schorre et en utilisant les données de sédimentologie de l'estuaire du PAB (cf. chapitre 2). La surface des zones infralittorales propices à la faune benthique est donc de 86% auxquels on retire environ 30% de zones sableuses et rocheuses et 5% correspondant au chenal de navigation considéré comme pratiquement azoïque du point de vue de la faune benthique en raison des dragages réguliers dont il est l'objet (Girardin *et al.*, 2001). La surface des zones infralittorales propices à la faune benthique est donc approximée à 60% de la surface de l'estuaire à marée haute.

5.4.7 La gestion de l'incertitude

La plupart des données présentées ci-dessus sont des moyennes ou des données estimées. Le module ECORANGER, intégré au logiciel ECOPATH, permet de gérer une certaine forme d'incertitude autour des paramètres d'entrée du modèle. ECORANGER est une routine qui permet d'entrer des intervalles de confiance pour chacun des paramètres (**B**, **P/B**, **Q/B** et **DC**) avec des valeurs minimales et maximales à ne pas dépasser. L'intervalle de confiance peut aussi être entré comme un pourcentage autour de la valeur de départ. Des valeurs sont ensuite choisies aléatoirement dans les intervalles prédéfinis en utilisant une loi de distribution sélectionnée par l'utilisateur qui a le choix entre distribution uniforme, triangulaire ou normale. Le modèle résultant est ensuite évalué pour voir s'il répond aux contraintes d'équilibre d'ECOPATH. Le processus de ré-échantillonnage est répété selon une méthode Monte Carlo. Le meilleur modèle équilibré est choisi selon un critère, soit de minimisation des écarts par rapport aux données d'entrée, soit de maximisation de la biomasse, de la somme des flux ('Troughput') ou de l'ascendance. Si aucun modèle ne répond aux contraintes d'ajustement, le « moins pire » est choisi.

Les contraintes d'ajustements sont les suivantes : les valeurs de **EE** ne doivent pas dépasser 1 et les valeurs de **P/Q** ne doivent pas excéder 0,5. En effet, sauf cas particuliers (ex. bactéries, symbiontes), on estime qu'un organisme ne peut produire plus de biomasse que la moitié de ce qu'il consomme.

Dans le cas présent, comme dans la plupart des modèles ECOPATH, les données de départ sont empreintes d'incertitudes. C'est notamment le cas pour les biomasses des compartiments ichtyofaunistiques et du compartiment **Crevettes** pour lesquels il est a priori difficile de choisir dans l'intervalle considéré (correspondant à des biomasses telles que les taux d'exploitation sont compris entre 0,1 et 0,8). Mais c'est aussi évidemment vrai pour tous les autres paramètres pour lesquels on peut trouver un intervalle des possibles plus ou moins étendu. Aussi, à chacun des paramètres d'entrée du modèle, on attribue un intervalle de confiance estimé de différentes manières selon les compartiments et selon les paramètres. On calcule donc :

- un écart de +/- 20% autour de la valeur d'entrée pour les biomasses des compartiments **Producteurs Primaires, Copépodes, Petite Faune Vagile, Méiobenthos et Macrobenthos** pour lesquels on considère que les données sont assez représentatives. On peut assimiler cet écart de +/- 20% à une marge d'erreur autour d'une valeur moyenne.
- un intervalle de données borné par une biomasse minimum et une biomasse maximum pour les compartiments piscicoles et les **Crevettes** (Tableau XXVIII).
- un intervalle de données borné par des valeurs minimales et maximales issues de la littérature (Christensen & Pauly, 1993a ; Ainsworth *et al.*, 2001 ; Rybarczyk & Elkaim, 2003 ; Rybarczyk *et al.*, 2003) pour les **P/B** et les **Q/B** de l'ensemble des compartiments.
- un degré d'incertitude de +/- 20% autour de la valeur d'entrée pour les régimes alimentaires (**DC**) et les données de capture (**Y**).

5.5 Résultats et interprétation

Le premier niveau de résultats est, de façon basique, l'estimation simple des paramètres manquants *i.e.* des paramètres qui n'ont pas été entrés dans le logiciel lors de l'étape de paramétrisation du modèle. Le deuxième type de résultats concerne la représentation des flux et des interactions trophiques au sein du réseau. Dans un troisième temps, le modèle calcule différents indices écosystémiques permettant de discuter l'état de maturité du système et de le comparer à d'autres.

5.5.1 Estimation des paramètres

5.5.1.1 Résultats des ajustements

L'ajustement s'est fait en plusieurs étapes.

On a ajusté le modèle en ré-échantillonnant sur toute l'étendue des intervalles pour l'ensemble des compartiments et des paramètres. Le meilleur modèle a été conservé. Dans celui-ci, les **Copépodes**, les **Anguilles** et les **Poissons d'Eau Douce** présentent des **EE** supérieures à 1 tandis que le **Meiobenthos**, les **Mulets** et les **Grands Poissons Marins** présentent des **P/Q**>0,5.

Comme le modèle obtenu ne satisfaisait pas à toutes les contraintes, on a ajusté en ré-échantillonnant sur toute l'étendue des intervalles uniquement pour les compartiments pour lesquels **EE**>1 et **P/Q**>0,5. On a gardé le meilleur modèle. **EE** reste supérieur à 1 pour les **Copépodes** tandis que **P/Q** reste supérieur à 0,5 pour le **Meiobenthos**, les **Mulets** et les **Grands Poissons Marins**.

Nous avons recommencé en travaillant à nouveau les données concernant les compartiments pour lesquels **P/Q**>0,5 et en autorisant une marge d'erreur de +/- 20% sur les paramètres d'entrée pour les **Copépodes**, pour lesquels **EE**>1, mais aussi pour la **Petite Faune Vagile** dont les taux de prédation sur les **Copépodes** sont élevés. On a obtenu alors un modèle équilibré.

Hormis pour le compartiment **Copépodes**, l'ensemble des paramètres de base obtenus après les ajustements successifs (Tableau XXIX et Tableau XXX) restent compris dans les intervalles fixés au préalable (voir paragraphe 5.4.7) ou en sortent de très peu (**Mulets** et **Grands Pélagiques**). La valeur de **P/B** attribuée aux Copépodes avant ajustements était déjà élevée. Elle était issue de la littérature disponible sur ces groupes dans l'estuaire de la Gironde. Les ajustements ont conduit à une valeur encore plus importante.

Tableau XXIX. Paramètres de base des compartiments du réseau trophique. En gras, les paramètres estimés par le modèle. TL : niveau trophique continu de chaque compartiment ; Habitat : surface de l'habitat exprimée par rapport à la surface totale de la zone modélisée ; B : biomasse de chacun des compartiments dans la fraction du milieu utilisée par le compartiment. B' : biomasse dans l'ensemble de la zone. L'unité pour B, B' et Imports est le kgC.km²an⁻¹ et l'unité pour P/B et Q/B est l'an⁻¹.
1. Pour plus de détail sur les éléments, voir Tableau XXIII et Tableau XXIV.

Compartiments	TL	Habitat	B	B'	P/B	Q/B	EE	P/Q	U/Q	Imports
Prod.Prim.	1,0	1,00	226,64	226,64	200,86	-	0,82	-	-	-
Copépodes	2,0	1,00	460,92	460,92	35,93	101,77	0,93	0,35	0,40	-
PFV	2,6	1,00	289,30	289,30	9,89	92,83	0,06	0,11	0,20	-
Meiobenthos	2,1	0,74	238,73	176,66	10,02	21,83	0,51	0,46	0,40	-
Macrobenthos	2,0	0,74	987,15	730,49	4,30	32,62	0,20	0,13	0,40	-
Crevettes	2,3	1,00	41,47	41,47	6,54	15,73	0,33	0,42	0,20	-
Esturgeon	3,2	1,00	1,04	1,04	0,07	3,29	0,00	0,02	0,20	-
Anguille	3,3	1,00	2,17	2,17	1,01	6,28	0,80	0,16	0,20	-
Petits pélagiques	3,0	1,00	6,84	6,84	3,75	17,72	0,67	0,21	0,20	-
Mulets	2,4	1,00	23,81	23,81	3,47	7,53	0,11	0,46	0,20	-
GPM	3,7	1,00	20,94	20,94	2,01	4,07	0,26	0,50	0,20	-
Grands pélagiques	3,2	1,00	0,00	0,00	0,91	7,27	0,00	0,13	0,20	-
Syngnathe	3,0	1,00	1,87	1,87	1,26	8,35	0,77	0,15	0,20	-
Poissons plats	3,1	1,00	5,66	5,66	1,68	5,27	0,99	0,32	0,20	-
Gobies	3,1	1,00	33,07	33,07	1,55	12,79	0,72	0,12	0,20	-
P. eau douce	3,1	1,00	0,19	0,19	0,59	4,75	0,90	0,13	0,20	-
Civelle	1,0	1,00	28,05	28,05	-	-	0,00	-	-	0,00
Detritus/Rejets	1,0	1,00	188667	188667	-	-	0,15	-	-	272222

Tableau XXX. Matrice proie/prédateur représentant la part de chaque compartiment en ligne dans le régime alimentaire de chaque compartiment en colonne.

Proie \ Prédateur	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1 Prod.Prim.	0,36	0,31	0,22	0,46	0,46				0,29						
2 Copépodes		0,56						0,84				0,72		0,49	
3 PFV						0,13	0,01	0,05		0,09				0,35	0,01
4 Meiobenthos			0,11	0,02				0,01	0,35			0,28			
5 Macrobenthos				0,02	0,24	0,77	0,27	0,05		0,01	0,81		0,82		0,77
6 Crevettes					0,01	0,06	0,58	0,01		0,33	0,10		0,16	0,08	0,17
7 Esturgeons															
8 Anguilles															
9 Petits pélagiques						0,01	0,02		0,09	0,02					0,01
10 Mulets									0,05						
11 GPM									0,02						
12 Grands pélagiques															
13 Syngnathes															
14 Poissons plats						0,05			0,09				0,01		
15 Gobies						0,05	0,05		0,31	0,07			0,01		0,03
16 P. eau douce								0,01							0,01
17 Civelle								0,01							
18 Rejets / Detritus	0,64	0,13	0,67	0,51	0,29		0,01	0,02	0,36	0,01				0,08	
Import															
Total	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00

5.5.1.2 Interprétation des paramètres

Les valeurs de **B** et le **P/B** estimées pour les **Copépodes** sont supérieures aux valeurs maximales des intervalles fixés au préalable. Ceci signifie que l'ajustement du modèle a nécessité une production (**B x P/B**) plus élevée pour ce compartiment qu'elle ne l'avait été envisagée au départ. Globalement, les valeurs de **B** pour l'ensemble des compartiments se situent dans la moitié supérieure des intervalles. Les taux d'exploitation correspondants (Tableau XXXI) sont compris entre 0,10 (**Poissons Plats**) et 0,80 (**Anguille**).

Tableau XXXI. Biomasses après ajustements (B modèle), données de captures relatives à la pêche ($Y_{Pêche}$) et à la centrale (Y_{CNPE}) et taux d'exploitation correspondants ($Y/B_{Pêche}$ et Y/B_{CNPE}). Les valeurs de biomasses et de captures sont en $kgC.km^2.an^{-1}$.

	$B_{modèle}$	$Y_{Pêche}$	Y_{CNPE}	Y_{tot}	$Y/B_{Pêche}$	Y/B_{CNPE}
Crevettes	41,466	5,006	0,990	5,996	0,12	0,02
Anguille	2,167	1,754	-	1,754	0,81	-
Petits pélagiques	6,844	-	3,620	3,620	-	0,53
Mulets	23,809	4,777	-	4,777	0,20	-
GPM	20,935	8,890	-	8,890	0,42	-
Syngnathe	1,867	-	0,910	0,910	-	0,49
Poissons plats	5,659	0,593	-	0,593	0,10	-
Gobies	33,072	-	4,590	4,590	-	0,14
Civelle	28,051	3,813	0,397	4,210	0,14	0,01

Seuls la **Petite Faune Vagile**, l'**Anguille**, les **Grands Poissons Marins** et le **Syngnathe** ont une biomasse après ajustements dans la partie basse de l'intervalle de valeurs autorisées. Il est intéressant de remarquer que ce sont des compartiments prédateurs, et notamment des prédateurs de **Copépodes**. La **Petite Faune Vagile**, en particulier, représente une source de mortalité importante sur ce compartiment. C'est d'ailleurs indirectement sur le taux de prédation par la **PFV** qu'il a fallu jouer pour équilibrer le modèle. Les taux de mortalité par prédation engendrée par chaque compartiment sur ses proies sont indiqués dans le Tableau XXXII.

Tableau XXXII. Taux de mortalité par prédation engendrée pour chaque compartiment en ligne par chaque compartiment en colonne. Les compartiments sont numérotés et seuls les numéros sont repris pour désigner les colonnes.

Proie \ Prédateurs	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1 Prod.Prim.	73,862	36,802	3,722	48,404	1,326	-	-	-	0,226	-	-	-	-	-	-
2 Copépodes	-	32,813	-	-	-	-	-	0,222	-	-	-	0,024	-	0,447	-
3 PFV	-	-	-	-	-	0,002	0	0,021	-	0,026	-	-	-	0,512	0
4 Meiobenthos	-	-	2,399	2,295	-	-	-	0,006	0,357	-	-	0,025	-	-	-
5 Macrobenthos	-	-	-	0,588	0,211	0,004	0,005	0,009	-	0,001	0	-	0,033	-	0,001
6 Crevettes	-	-	-	-	0,141	0,005	0,191	0,026	-	0,678	0	-	0,118	0,837	0,004
7 Esturgeon	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8 Anguille	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9 Petits pélagiques	-	-	-	-	-	-	0,02	0,317	-	1,129	0	-	-	-	0,001
10 Mulets	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,178	-	-	-	-	-
11 GPM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,089	-	-	-	-	-
12 Grands pélagiques	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13 Syngnathe	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14 Poissons plats	-	-	-	-	-	-	0,122	-	-	1,38	-	-	0,053	-	-
15 Gobies	-	-	-	-	-	0,005	0,022	-	-	0,798	0	-	0,008	-	0,001
16 P. eau douce	-	-	-	-	-	-	0,494	-	-	-	-	-	-	-	0,043

Les **Efficacités Ecotrophiques** (Tableau XXIX) varient entre 0 pour les compartiments qui ne sont l'objet ni d'une prédation, ni d'une pêche (**Esturgeon, Grands Pélagiques, Civelle**) et 0,989 pour les **Poissons plats** qui sont, eux, pêchés et soumis à une prédation importante (Tableau XXXIII). On note que, contrairement à ce qu'il est communément admis pour les écosystèmes marins classiques (Christensen *et al.*, 2000), **EE** pour le compartiment **Producteurs Primaires**, est très supérieur à 0,5. La production primaire, relativement limitée dans l'estuaire du fait de la faible abondance de phytoplancton, est donc bien exploitée par le système. Ceci semble être partiellement le cas, à un autre niveau, pour les **Poissons d'eau douce**. La valeur de **EE** supérieure à 0,9 qui leur est attribuée par le modèle est essentiellement due à la prédation par les **anguilles**. Pourtant, même s'ils représentent moins de 1% du régime alimentaire de ces dernières, leur abondance est faible et le taux de prédation résultant est élevé.

Tableau XXXIII. Coefficients de mortalité, en pourcentage du taux de production, pour chacun des compartiments inclus dans le modèle. On rappelle que le taux de production P/B est égal au taux de mortalité par pêche auquel on ajoute le taux de mortalité par prédation, le taux « autres mortalités », l'accumulation de biomasse et l'exportation nette. Ces deux derniers coefficients sont nuls et n'apparaissent pas dans le tableau.

	Mortalité P/B = par pêche	Mortalité + par prédation	+ Autres mortalités
Prod.Prim.	100 = 0	+ 82	+ 18
Copépodes	100 = 0	+ 93	+ 7
PFV	100 = 0	+ 6	+ 94
Meiobenthos	100 = 0	+ 51	+ 49
Macrobenthos	100 = 0	+ 20	+ 80
Crevettes	100 = 3	+ 31	+ 67
Esturgeon	100 = 0	+ 0	+ 100
Anguille	100 = 80	+ 0	+ 20
Petits pélagiques	100 = 28	+ 39	+ 33
Mulets	100 = 6	+ 5	+ 89
GPM	100 = 21	+ 4	+ 74
Grands pélagiques	100 = 0	+ 0	+ 100
Syngnathe	100 = 77	+ 0	+ 23
Poissons plats	100 = 6	+ 93	+ 1
Gobies	100 = 18	+ 54	+ 28
P. eau douce	100 = 0	+ 90	+ 10

5.5.2 Résultats : flux et interactions trophiques

5.5.2.1 Représentations du réseau

La représentation graphique du réseau complet et de l'ensemble des flux montre bien la complexité du réseau (Figure 52).

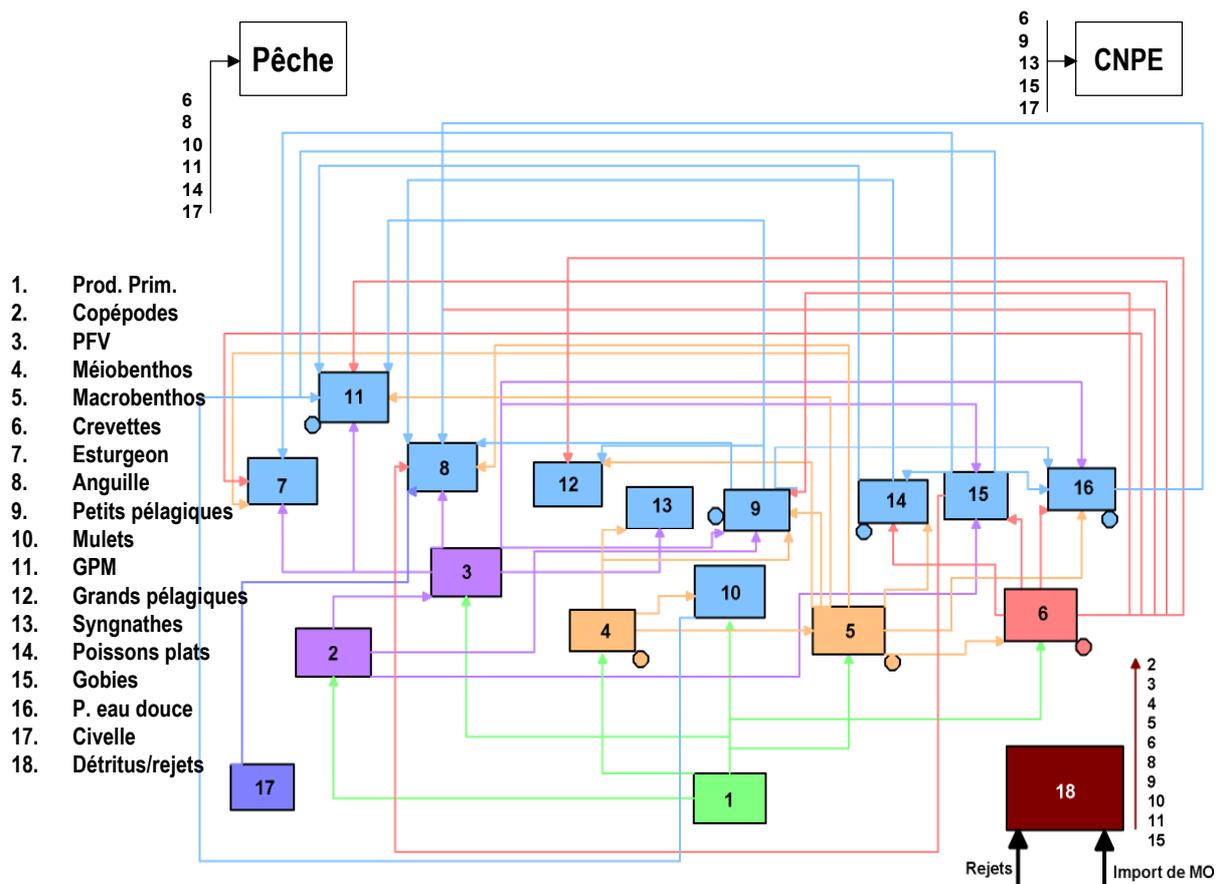


Figure 52. Représentation graphique du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde. Pour les abréviations voir texte (5.4) ; pour les règles de représentation graphique, voir texte (5.3.3). Les producteurs primaires sont représentés en vert, les débris en marron, la civelle en bleu foncé, les maillons trophiques inférieurs en violet, le benthos en orange, les crevettes en rose et les poissons en bleu.

La composante piscicole est plus détaillée que les autres dans ce modèle (11 compartiments avec la civelle). Ceci a pour effet de multiplier les compartiments à un niveau trophique relativement élevé (entre 2,39 pour les **Mulets** et 3,73 pour les **GPM**). Les **Grands Poissons Marins** peuvent être assimilés à des prédateurs supérieurs tandis que les autres poissons (hors **Mulets** et **Civelle**) peuvent être catégorisés comme petits prédateurs ou prédateurs intermédiaires. On obtient une première « signature » (au sens caractéristique) du réseau trophique.

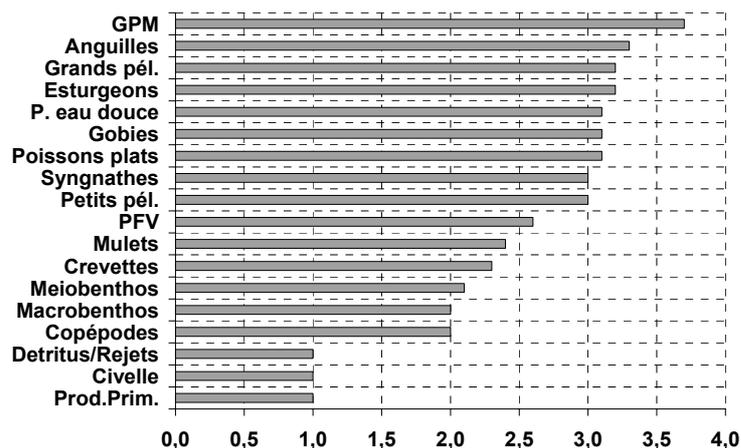


Figure 53. Niveau trophique de chacun des compartiments du système. Pour les abréviations voir texte (5.4)

Comme dans l'ensemble des écosystèmes, on peut représenter sous la forme d'une pyramide les différents niveaux discrets depuis les producteurs (Niveau I) jusqu'aux consommateurs terminaux (Niveaux V et VI ici). Dans le cas de l'estuaire de la Gironde, la pyramide des biomasses de l'écosystème aquatique (Figure 54) apparaît relativement tassée. Ainsi, même si le nombre de compartiments y est plus important que dans un certain nombre d'autres systèmes modélisés, les niveaux trophiques élevés sont très peu abondants par rapport aux consommateurs primaires constitués des **Copépodes**, du **benthos**, et en partie, des **Crevettes** et des **Mulets**.

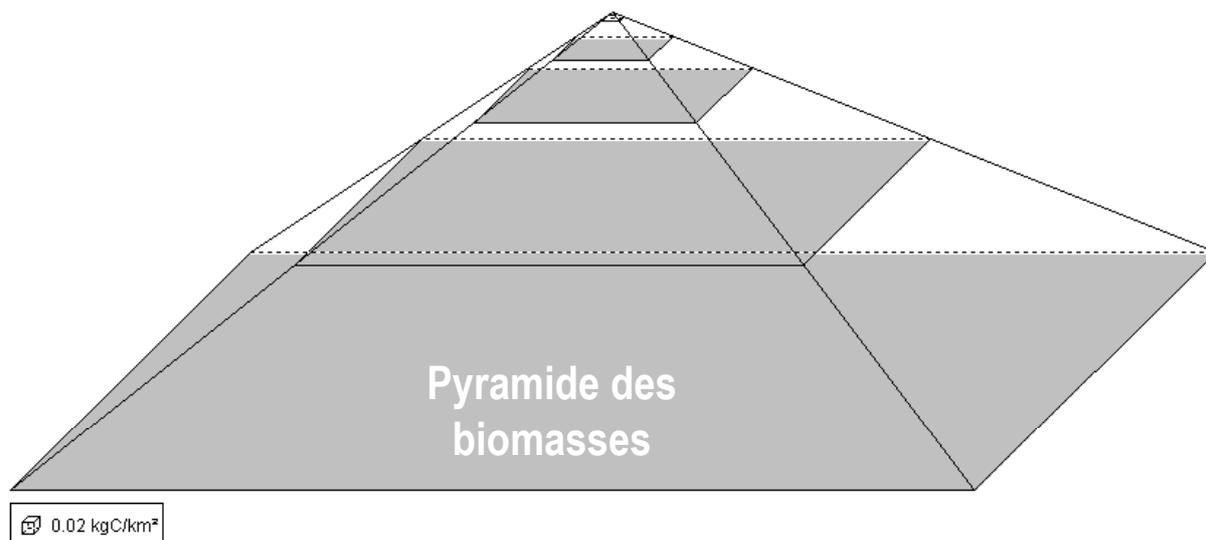


Figure 54. Pyramide des biomasses. Le volume de chaque étage représente la biomasse de chaque niveau trophique discrétisé. L'étage du bas représente le niveau trophique II.

Ceci a pour effet de concentrer les flux en valeur à la base du réseau alors que le nombre de liens semble plus grand dans la partie supérieure. Si l'on s'intéresse à la pyramide des flux (Figure 55), on constate que l'essentiel des flux se situe à la base de la pyramide. L'efficacité de transfert globale est réduite. Elle est de 10,7 % entre les niveaux trophiques I et VI ce qui semble une valeur acceptable par rapport à ce qu'il est communément admis (efficacité de transfert moyenne de 10 % entre les niveaux trophiques). En revanche, elle n'est que de 6,8 % entre les consommateurs primaires et les prédateurs terminaux (hors prélèvements d'origine anthropique). Il existe une cassure entre les niveaux III et IV (Tableau XXXIV). Or, le niveau trophique III est composé à 93 % du compartiment **PFV** dont la faible

valeur d'efficacité écotrophique montre qu'il est très peu prédaté. Cela explique le faible niveau de transfert vers les niveaux supérieurs. Malgré cela, les biomasses de ces niveaux ne sont pas négligeables, en particulier les biomasses de crevettes et de poissons. Ceci est difficile à concevoir en adoptant une vision strictement linéaire des transferts trophiques tant les compartiments sont connectés les uns aux autres. Ainsi, même les compartiments avec un niveau trophique élevé ont tendance à se nourrir sur des compartiments de bas niveau trophique.

Près de 44 % des flux au niveau I, dont l'essentiel est issu du compartiment **Détritus** (88 %), ne sont pas transférés dans le reste du réseau trophique. Ceci est à mettre en relation avec la valeur très faible de **EE** pour ce compartiment (0,15).

Tableau XXXIV. Détail des flux concernant chaque niveau trophique discret et efficacités de transfert (ET). Les flux sont exprimés en kgC.km^{-2} . Import représente les importations de MO, Pred. ce qui est consommé par prédation, Export les flux qui ne sont pas directement dirigés vers un autre compartiment, Flux aux Det les flux dirigés vers les Detritus, Respiration la part de production consommée par la respiration et Throughput la somme des flux à chaque niveau trophique.

Niveau trophique	Import	Pred	Export	Flux aux Det	Respiration	Throughput	ET (%)
VI		0	0	0,02	0,01	0,03	12,12
V		0	1	4	2	7	10,87
IV		7	8	52	83	149	9,80
III		149	24	4995	11070	16237	1,06
II		16237	9	37983	31485	85715	18,95
I	272222	85715	275073	8267	0	641277	56,26

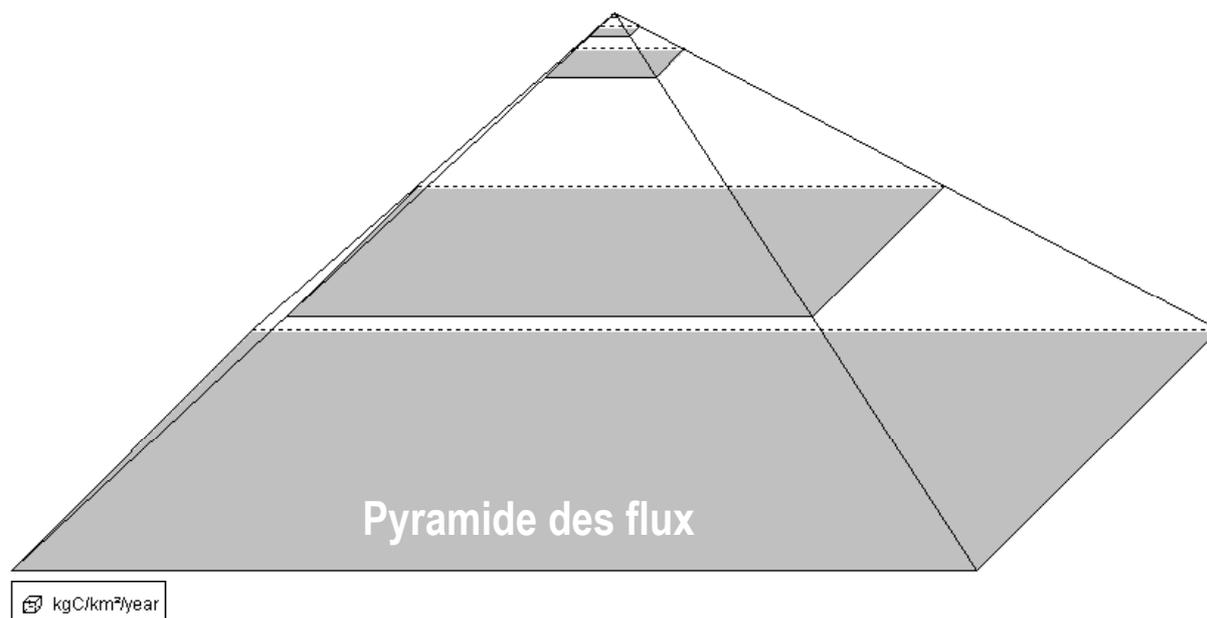


Figure 55. Pyramide des flux. Le volume de chacun des étages de la pyramide, représentant un niveau trophique, est proportionnel à la somme des flux à ce niveau. L'angle supérieur de la pyramide est inversement proportionnel à la moyenne géométrique des efficacités de transferts entre niveaux trophiques (Christensen *et al.*, 2000). L'étage du bas représente le niveau trophique II.

La pyramide des flux peut être décomposée sous la forme de chaînes de Lindemann (Figure 56). Elles représentent les flux entre les niveaux trophiques. Elles montrent bien que l'essentiel des flux provient du compartiment **Détritus** mais que cela est dû en grande partie aux entrées de MO provenant de

l'amont. L'estuaire de la Gironde, comme l'estuaire de la Seine, « shows a picture of an ecosystem crossed by a significant continuous flow of energy (in detrital form) with an autochthonous origin and which exports a significant part of total flow » (Rybarczyk & Elkaim, 2003). Ce flux continu se fait, d'une part, au travers du réseau trophique et, d'autre part, sous forme libre, dans l'eau, puisqu'une grande partie est probablement exportée.

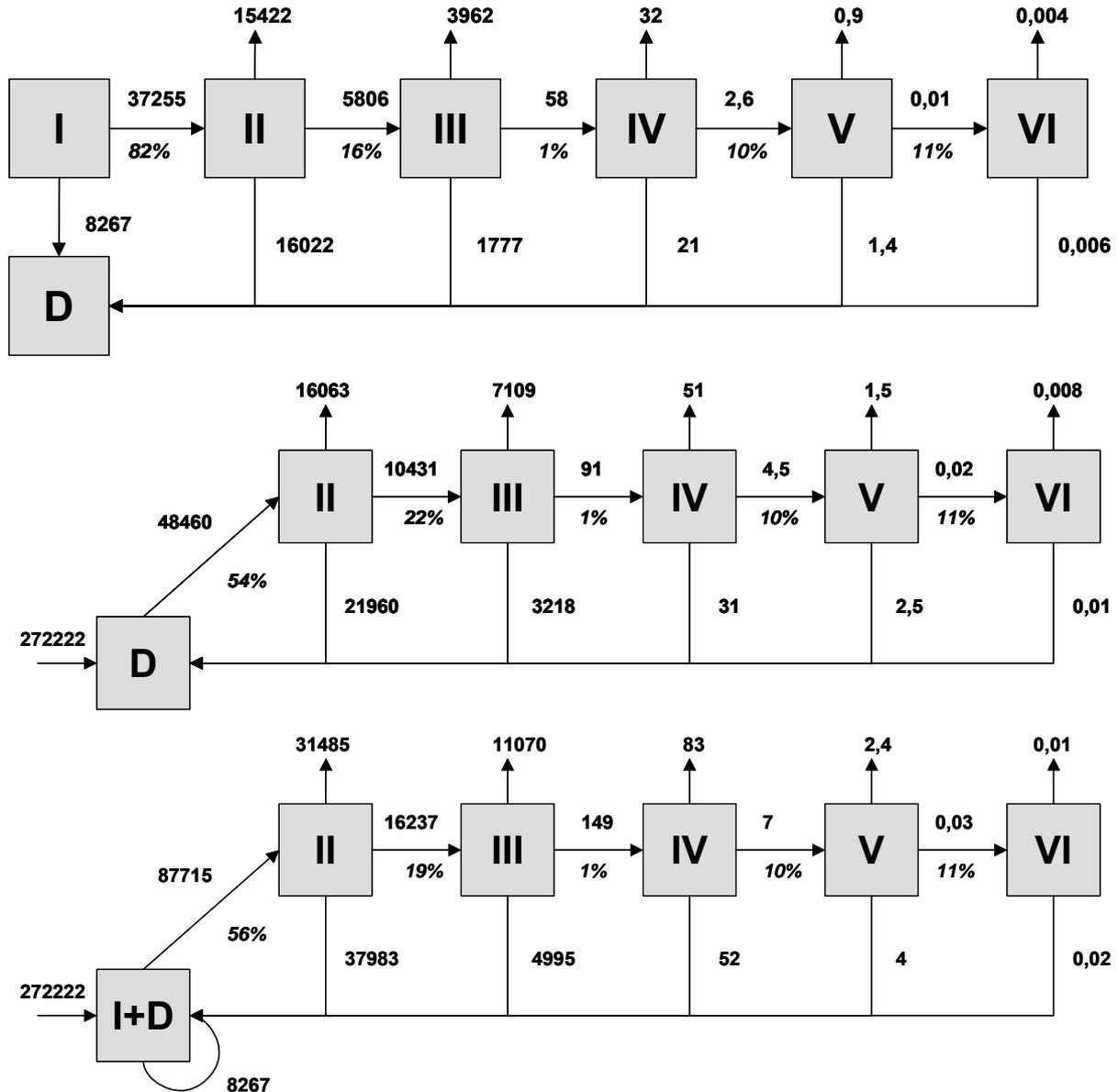


Figure 56. Chaînes de Lindemann. En haut, on représente les flux à partir des Producteurs Primaires, au milieu, à partir des **Détritus** et en bas, à partir des deux combinés. Les flux sont exprimés en kgC/km².an⁻¹. Chaque boîte représente un niveau trophique. Les flèches dirigées vers le haut représentent la respiration, les flèches dirigées vers le bas représentent les flux vers les **Détritus**. Les flèches reliant une boîte à l'autre représentent les flux entre les niveaux trophiques. On fait apparaître sous ces dernières les efficacités de transfert en %. Les exports ne sont pas représentés.

5.5.2.2 Interactions trophiques

L'analyse des grands flux à l'intérieur du système nous amène à examiner l'impact de tel ou tel compartiment sur les autres compartiments du système (Figure 57).

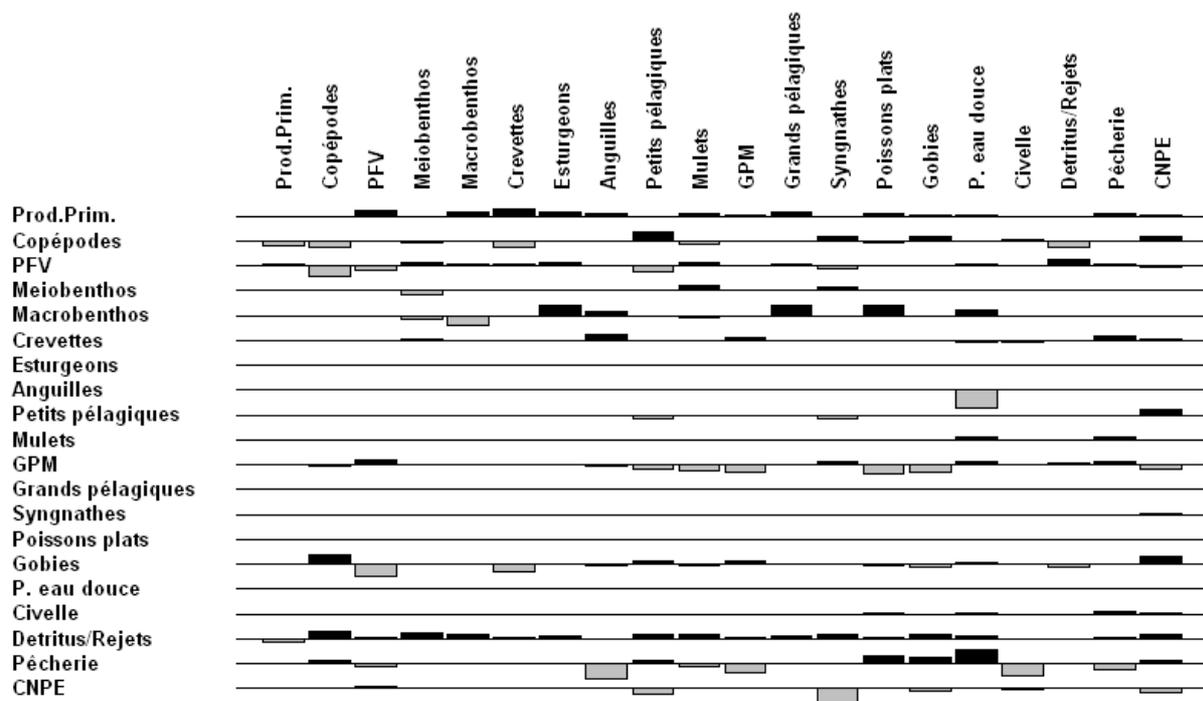


Figure 57. Représentation graphique des impacts trophiques (directs et indirects) des compartiments en ligne sur les compartiments en colonne. Les barres dirigées vers le haut indiquent un impact positif et les barres dirigées vers le bas, un impact négatif. Les impacts sont relatifs mais on considèrera que l'importance de l'impact est proportionnelle à la hauteur de la barre pour les groupes en lignes.

Le propos ici n'est pas de détailler l'ensemble de ces impacts. On s'attachera simplement à en examiner les plus remarquables.

S'il peut paraître tautologique de souligner la somme d'impacts positifs de la production primaire sur l'ensemble des compartiments, il est intéressant de noter que cet impact se fait ressentir y compris sur la pêche et la centrale. Le compartiment **Détritus** se distingue lui aussi par un impact positif non négligeable sur la plupart des compartiments du système excepté ... la production primaire. En effet, en favorisant les autres groupes, il augmente indirectement la pression de prédation sur les **Producteurs Primaires**. La réciproque aussi est vraie, mais la valeur de l'impact est beaucoup plus faible et n'apparaît pas sur le graphique. Cette légère différence dans les impacts réciproques peut provenir du fait que la favorisation par les **Producteurs Primaires** des prédateurs des **Détritus** est compensée par un flux important depuis le premier compartiment vers le second.

Ce type d'analyse permet de mettre en exergue les interactions prédateurs-proies les plus importantes. Parmi celles-ci, on retrouve la relation entre la **Petite Faune Vagile** et les **Copépodes** qui est évoquée par ailleurs (cf. 5.5.1.2). On trouve aussi la pression de prédation importante exercée par l'**Anguille** sur les **Poissons d'Eau Douce** en tant que seul prédateur de ce groupe et celle exercée par les **Gobies** sur la **PFV**. A l'exception des **Gobies** dont elle constitue 35 % du régime alimentaire (Tableau XXX), La **PFV** est peu « exploitée » par les autres compartiments. La réciproque (impact positif de la proie sur le

prédateur) n'est pas toujours aussi claire. Cela dépend en partie du degré de dépendance du prédateur vis à vis de la proie et en partie aussi des autres impacts engendrés ou subis par le compartiment. Ainsi, par exemple, l'impact positif de la **PFV** sur les **Gobies** n'est pas aussi ostensible que l'impact négatif engendré par le deuxième sur le premier ; il n'est même pas visible sur le graphique. Cela peut être lié au fait que la **PFV** favorise aussi des compétiteurs des **Gobies** comme les **Crevettes**, voire de petits prédateurs des **Gobies** comme les **Poissons d'Eau Douce** ou l'**Esturgeon**. On parle alors de cascade trophique.

L'étude des impacts trophiques indirects permet de mettre en évidence ce qu'il est convenu d'appeler des cas de prédation bénéfique. Il s'agit de cas pour lesquels l'impact négatif direct sur la proie est compensé par des impacts positifs indirects. C'est le cas, par exemple, de la relation entre **Gobies** et **Copépodes**, pour ne parler que du cas le plus flagrant. Les premiers sont des prédateurs des seconds mais aussi des prédateurs de la **PFV**. Les **Gobies** ont donc tendance à favoriser les **Copépodes** en se nourrissant d'un de leur plus important prédateur.

Cette partie de l'étude permet aussi de visualiser l'impact des prélèvements d'origine anthropique sur l'ensemble des compartiments du système. Cet impact est loin d'être négligeable, notamment par rapport à la prédation. Il se fait évidemment ressentir sur les espèces capturées, mais pas seulement et pas toujours dans le sens présumé. Ce sont l'**Anguille**, les **GPM** et la **Civelle** qui « souffrent » le plus de l'activité de pêche. Ce n'est là, pas très étonnant car la **Pêcherie** constitue le seul « prédateur » pour ces groupes si l'on omet le cannibalisme des **GPM**. L'impact du **CNPE** est particulièrement remarquable pour le **Syngnathe** dont il constitue la principale, et quasi unique, cause de mortalité (Tableau XXXIII). Malgré des taux de prélèvements élevés (près de 15% de la biomasse présente), l'impact global net de la **Centrale** et de la **Pêche** sur les **Crevettes** est si faible qu'il n'apparaît pas sur le graphique. Par le jeu de cascades trophiques, cet impact négatif direct sur les **Crevettes** est compensé par des impacts positifs indirects : l'impact négatif sur les prédateurs des **crevettes** que peuvent être notamment les **GPM**, l'**Anguille** ou les **Petits Pélagiques** ainsi que par un léger impact positif sur le compartiment **Détritus** (qui n'apparaît pas sur le graphique) dont se nourrissent les **Crevettes**. Ce type de compensation explique aussi l'impact positif de la pêche sur les **Copépodes**, les **Gobies**, les **Poissons d'Eau Douce**, qui ne sont pas ciblés, ou sur les **Poissons Plats**, qui eux sont ciblés (mais faiblement). Ce dernier cas pourrait être assimilé à de la prédation bénéfique telle que présentée plus haut. A l'inverse de la centrale, la **Pêcherie** influence le système différemment selon les compartiments alors que le **CNPE** se caractérise davantage par des impacts négatifs. Cela traduit le fait que ses prélèvements se font sur des niveaux trophiques plus faibles. Enfin, concernant ces deux compartiments, il est intéressant de noter que chacun d'eux a un impact négatif sur lui-même et que la **Pêcherie** a un impact légèrement positif sur le **CNPE** en ôtant du système ses « compétiteurs » potentiels *i.e.* les prédateurs des espèces capturées par la **Centrale**.

5.5.3 Paramètres et indices systémiques : éléments de diagnostic du fonctionnement du système.

Les divers indices systémiques qui peuvent être calculés directement grâce au logiciel permettent de formuler des hypothèses sur l'état écologique de l'écosystème dans son ensemble et de réaliser un premier diagnostic sur son fonctionnement. Ces résultats prennent encore plus de sens lorsqu'ils sont comparés avec des résultats de même type obtenus sur des systèmes de même nature ou sur des systèmes adjacents. L'estuaire de la Seine (Rybarczyk & Elkaim, 2003), la baie de Somme (Rybarczyk *et al.*, 2003), le Golfe de Gascogne (Ainsworth *et al.*, 2001) et la baie de Marennes-Oléron (Leguerrier

et al., 2003) ont été choisis comme points de comparaisons avec une attention particulière concernant l'estuaire de la Seine (Tableau XXXV).

Tableau XXXV. Paramètres et indices écosystémiques relatifs à l'estuaire de la Gironde, l'estuaire de la Seine (Rybarczyk & Elkaim, 2003), la baie de Somme (Rybarczyk *et al.*, 2003), le Golfe de Gascogne (Ainsworth *et al.*, 2001) et la baie de Marennes-Oléron (Leguerrier *et al.*, 2003).

Indice	Gironde	Seine	Somme	GdG	MOB	Unités
Somme des consommations	102 972	1 110 250	322 760			kgC.km ² an ⁻¹
Somme des exportations	275 115	548 430	837 490		157 000	kgC.km ² an ⁻¹
Somme des flux respiratoires	42 641	623 190	38 590		309 000	kgC.km ² an ⁻¹
Somme des flux aux Détritus	323 533	1 321 350	1 113 210			kgC.km ² an ⁻¹
Throughput total du système	744 260	3 603 220	2 312 050		2 111 000	kgC.km ² an ⁻¹
Production totale	70 339	886 790	615 910			kgC.km ² an ⁻¹
Niveau trophique moyen des captures	2,81	-	-	3,34	-	
'Gross Efficiency'	0,001007	-	-	0,000355	-	
Production primaire totale	45 522	853 410	598 590			kgC.km ² an ⁻¹
Production primaire / Respiration	1,068	1,37	15,51	1,563		
Production nette	2 882	230 220	559 990			kgC.km ² an ⁻¹
Production primaire / Biomasse	22,5	38,3	21,8	14,8		
Biomasse / Throughput	0,003	0,01	0,01	0,024		
Biomasse totale (hors détritus)	2 021	22 300	27 440			kgC.km ²
Somme des captures	46	-	-		-	kgC.km ² an ⁻¹
Détritivores / Herbivores (D/H)	1,3	2,5	8			
Indice de connectivité (CI)	0,27	0,24	0,25	0,34		
Indice d'omnivorie (OI)	0,12	0,11	0,01	0,16		
Indice de recyclage de Finn (FCI)	0,04	0,16	0,12	0,04	0,21	
Ascendance relative (A/C)	0,48	0,35	0,35	0,28		
Ascendance relative interne Ai/Ci	0,17	0,23	0,25	0,22		

5.5.3.1 Valeur des flux

La plupart des valeurs de flux relatives à la Gironde sont faibles comparées à celles des autres écosystèmes. En effet, la somme totale des flux (Throughput) est 5 fois plus importante dans l'estuaire de la Seine que dans celui de la Gironde. Ceci est en grande partie dû à une production totale 12 fois plus élevée et en particulier une production primaire nette 19 fois supérieure. Cette dernière s'explique par des densités de phytoplancton supérieures dans l'estuaire de la Seine et dans la Baie de Somme (resp. 70 et 46 fois) par rapport à la Gironde (Tableau XXXVI).

Cet écart de densité est provoqué par des eaux plus translucides, plus propices au développement phytoplanctonique dans la baie de Somme (Loquet *et al.*, 2000 ; Rybarczyk *et al.*, 2003) et dans l'estuaire de la Seine (Bodineau *et al.*, 1998 ; Rybarczyk & Elkaim, 2003). Dans le même temps, cette différence d'abondance ne se ressent pas de façon aussi importante sur la différence de production, signe d'une productivité estimée plus grande dans l'estuaire de la Gironde. Les écarts s'amenuisent au fur et à mesure que l'on s'intéresse aux niveaux trophiques plus élevés. En particulier, avec une production primaire nettement moindre, l'estuaire de la Gironde supporte des biomasses de poissons 2 fois plus élevées que l'estuaire de la Seine ou la baie de Somme et même une pêche professionnelle. L'efficacité brute de la pêche, ou Gross Efficiency (GE), qui représente le ratio entre captures et production primaire nette, est d'ailleurs élevée (0,001 en Gironde contre 0,0004 pour les pêcheries du Golfe de Gascogne). Ceci peut indiquer que le taux d'exploitation de l'écosystème par la pêche (pêche professionnelle + CNPE) est important.

Tableau XXXVI. Comparaison des biomasses, productions et consommations des écosystèmes de l'estuaire de la Seine et de la Baie de Somme avec celui de l'estuaire de la Gironde. Les valeurs sont des rapports entre les valeurs relatives à la Seine et à la Somme d'un côté sur les valeurs relatives à la Gironde pour des compartiments équivalents.

	Seine			Somme		
	B	P	Q	B	P	Q
Phytoplancton	69,6	17		46,2	12	
Zooplancton	3,7	1,7	15,2	0,1	0,02	0,4
N. integer	2,5	3,6	8,9			
Crevettes	23,3	5,4	41,0			
Gobies	0,5	0,4	1,0			
Benthos	2,2	0,1	0,6	13,7	2,4	12,7
Poissons	0,6	0,4	0,3	0,4	1,3	1,2
P.plats	1,2	2,2	1,6			
GPM	0,2	0,1	0,4			
Autres	0,7					
Oiseaux	-	-	-	-	-	-
Detritus	2,3			0,9		

Cette « déperdition » d'énergie vers les niveaux trophiques supérieurs est à mettre en parallèle avec des flux respiratoires et des flux d'exportations importants. Les exportations ne sont pas des exportations hors du système au sens strict du terme mais des flux qui sont produits, utilisables (à la différence des flux respiratoires) mais ne sont pas dirigés vers un des compartiments du système et donc ne sont pas utilisés. Dans le cas des différents écosystèmes (hors Golfe de Gascogne) présentés dans le Tableau XXXV, ces flux sont essentiellement dus à des surplus de **Détritus** qui peuvent éventuellement être exportées hors du système, vers le milieu marin. Cela souligne encore une fois, le rôle important que joue le compartiment **Détritus** dans les flux trophiques au sein de l'écosystème que constitue l'estuaire de la Gironde mais aussi, semble-t'il, pour la plupart des écosystèmes estuariens, si l'on en croit les différents exemples évoqués dans ce chapitre. Cet aspect est cependant renforcé en Gironde car la production primaire est moindre et, par contre, la MO d'origine détritique représente une large partie de la base du réseau trophique. Paradoxalement, le rapport **D/H**, qui représente le ratio entre consommation de **Détritus** et consommation de **Producteurs Primaires**, n'est pas très élevé (1,3). Une partie de la richesse en MO détritique est « gâchée » tandis que la production primaire est plutôt optimisée. Il faut signaler, en particulier, que la production nette du système, quoique faible, reste largement positive alors que dans le cas où le système connaît de larges importations de carbone organique depuis le bassin versant, cette valeur peut être négative (ex. baie de Chesapeake (Monaco & Ulanowicz, 1997))

La grande différence au niveau des flux entre l'estuaire de la Gironde d'un côté et l'estuaire de la Seine et la baie de Somme de l'autre repose donc essentiellement sur l'abondance de producteurs primaires et sur la production qu'ils génèrent. Cette production est relativement peu transférée dans le reste du réseau. En particulier, les **EE** pour le phytoplancton et le phytobenthos de la Somme sont très faibles (0,08 et 0,03). Les efficacités de transfert entre les niveaux I et II sont de 2,6 % pour la Seine et 3,9 % pour la Somme contre 56 % pour la Gironde. Elle atteint même, pour cette dernière, 82 % si l'on considère la seule production primaire (ratio entre production primaire nette et consommation par les herbivores). Le transfert vers les niveaux trophiques supérieurs est moins efficace dans l'estuaire de la Seine et dans la baie de Somme. Cependant, les flux de consommation, de respiration, les exportations et surtout les flux vers les **Détritus** restent importants dans les deux premiers écosystèmes. En particulier, ce dernier flux est d'autant plus important que le transfert vers les consommateurs est inefficace.

La production du compartiment benthique (**Meiobenthos** et **Macrobenthos**), quant à elle, n'est pas beaucoup moindre dans l'estuaire de la Gironde que dans la baie de Somme (2,4 fois moindre) en regard de la différence de biomasse (près de 14 fois moindre). Elle est même plus élevée dans la Gironde (10 fois) que dans la Seine pour une biomasse 2 fois moindre. Ceci suggère une productivité plus élevée dans la Gironde pour ces compartiments. Cependant, le résultat de cette production est peu utilisé puisque les **EE** sont relativement faibles (0,5 et 0,2).

D'un point de vue général, la production de flux reste importante dans le système estuarien de la Gironde, notamment en regard de la biomasse présente dans le système. En effet, le ratio Production primaire totale sur Biomasse totale est du même ordre de grandeur que dans les autres systèmes comparés et le ratio Biomasse totale / Throughput total est 3 à 4 fois plus faible ce qui montre bien l'efficacité de la masse biologique présente à générer des flux.

5.5.3.2 Indices écosystémiques

L'interprétation des indices écosystémiques calculés par le modèle se fait généralement en terme de complexité, stabilité et maturité. Si la question de la stabilité reste en suspens, notamment au sein d'un travail qui ne prend pas en compte les aspects dynamiques, les notions de complexité et de maturité sont à examiner dans le contexte girondin.

Une partie de la complexité du système repose sur la prise en compte effective de liens entre les différents compartiments. Ici, les relations entre les compartiments sont uniquement de type trophique et elles émanent, pour partie, directement de la matrice de régimes alimentaires (**DC**) qui est une entrée du modèle. Les autres flux entre compartiments (et en particulier vers les **Détritus**) sont liés à la mortalité et à l'excrétion. La complexité du système se mesure donc, en partie, par le nombre de liens entre compartiments que l'on évalue à travers les indices de connectivité (CI) et d'omnivorie (OI). Dans le présent modèle, CI vaut 0,27 ; c'est à dire que 27 % des liens possibles sont réalisés. Cette valeur est tout à fait conforme à ce qu'on peut obtenir dans un système à 18 compartiments d'après ce qu'ont observé Christensen et Pauly (1993c). Même si ces auteurs notent aussi que, d'après leurs observations, le nombre de compartiments n'explique qu'un quart de la variabilité de l'indice. Cette valeur est aussi tout à fait comparable avec celles obtenues dans les modèles relatifs à l'estuaire de la Seine et à la baie de Somme dans lesquels les résolutions (nombre de compartiments, niveau d'agrégation par compartiments) sont sensiblement équivalentes. L'interprétation de la connectivité reste ambiguë (Christensen & Pauly, 1993c) mais, en tout cas, celle de l'estuaire de la Gironde ne semble pas se distinguer des systèmes comparables. L'interprétation de cet indice est rendue difficile par le fait que sa valeur dépend directement du nombre de compartiments pris en compte dans l'analyse et donc de la résolution adoptée. Dans une certaine mesure, l'indice d'omnivorie permet de contourner ce problème. Sa valeur avoisine les 12 % dans l'estuaire de la Gironde. Elle est comparable à celle calculée pour l'estuaire de la Seine et près de 10 fois supérieure à celle calculée pour la baie de Somme. Les deux estuaires ont donc une structure trophique plus complexe et moins linéaire que celle de la baie. Il n'en reste pas moins que cette valeur est peu élevée ce qui témoigne que la structure trophique du système n'est pas très interconnectée. Les régimes alimentaires sont plutôt spécialisés, au moins en regard des proies principales. Cela conduit à observer une relation quasi linéaire entre le niveau trophique des prédateurs et le niveau trophique moyen de leurs proies ($R^2= 0,99$; $p<0,01$; Figure 58). Les prédateurs supérieurs sont capables de s'alimenter sur des niveaux trophiques élevés mais aussi sur des niveaux trophiques bas (cf. écarts-types). CI et OI nous indiquent que la complexité du système est moyenne mais qu'elle est comparable à celle d'autres écosystèmes de même type.

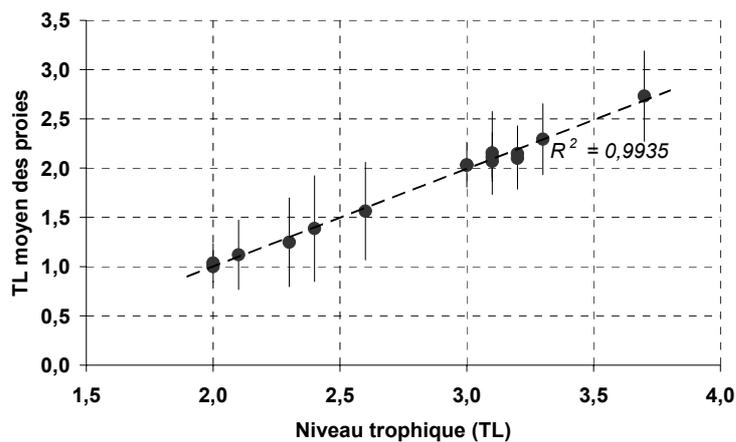


Figure 58. Niveau trophique (TL) moyen des proies (+/- écart-type) en fonction du niveau trophique de chacun des compartiments.

Il est nécessaire de faire remarquer dès maintenant que OI, malgré son utilisation répandue en terme de comparaisons d'écosystèmes, n'est pas tout à fait indépendant du nombre de compartiments comme souligné par Christensen (1995). Cette remarque change probablement très peu l'interprétation sur le fond car le niveau d'agrégation dans la définition des groupes trophiques est plus important vers les niveaux trophiques faibles. De ce fait, en effet, l'indice d'omnivorie est moins biaisé. Mais, il est difficile de quantifier réellement l'influence du niveau de résolution taxonomique sur la valeur de l'indice.

La linéarité des relations trophiques peut être mise en relation avec la taille des compartiments. En utilisant $\log(B/P)$ comme mesure indirecte de la taille, on peut mettre en évidence que le niveau trophique d'un compartiment augmente avec la taille de celui-ci (Christensen & Pauly, 1993d).

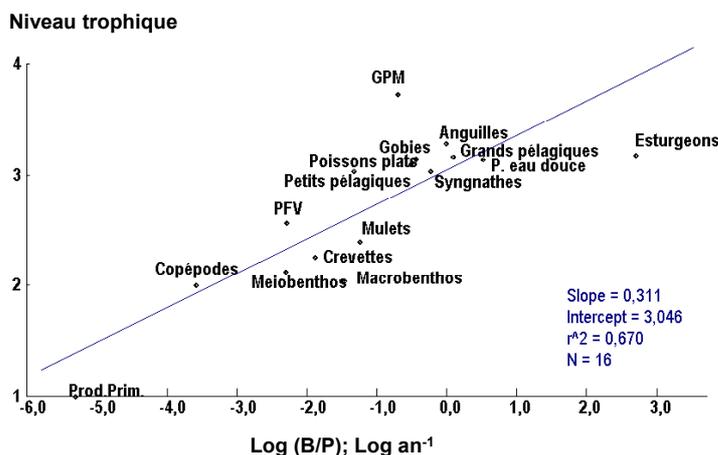


Figure 59. Représentation du niveau trophique des compartiments en fonction de leur taille mesurée par $\log(B/P)$ en année. Cette mesure peut être assimilée à la longévité. Une droite de régression a été ajustée ($R^2=0,67$).

Dans le cas du système estuarien girondin (Figure 59), la linéarité de la relation se vérifie assez bien même si les **Grands Poissons Marins** et l'**Esturgeon** ont une position décalée. La gamme de proies accessibles à un groupe est donc d'autant plus large que ce groupe est composé d'organismes de grande taille même si cela n'empêche pas d'obtenir une structure trophique en réseau plutôt que linéaire. Le cas de l'**esturgeon** est assez symptomatique du cas de grands organismes se nourrissant sur des bas niveaux trophiques. A l'inverse, les **GPM** ont une capacité à se nourrir d'organismes assez grands. On peut aussi imaginer, par exemple, que le **P/B** pour ce groupe a été légèrement surestimé.

Plus sûrement, le fait de prendre en compte adultes et juvéniles au sein d'un même compartiment conduit parfois à biaiser l'interprétation du régime alimentaire, notamment dans les gammes de taille accessibles. Tout ceci n'enlève rien au fait qu'un bon nombre des compartiments de notre modèle sont capables de s'alimenter sur des bas niveaux trophiques, ce qui aura d'ailleurs pour conséquence d'engendrer également des chaînes trophiques plus courtes.

Ainsi, le recyclage de la matière est relativement faible dans le réseau trophique de l'estuaire de la Gironde : FCI = 4 %. Cette valeur est faible par rapport à celles obtenues dans l'estuaire de la Seine (16 %), dans la Baie de Somme (12 %), dans la baie de Marennes Oléron (21 %) ou à celles reportées par Zetina-Rejon et al. (2003) pour la lagune côtière de Huizache-Caimanero (10 %), par Wolff et al. (2000) sur la mangrove Caeté au Brésil (17 %) ou par Monaco & Ulanowicz (1997) à propos des baies de Narragansett (48 %) ou de Chesapeake (24 %). Une faible valeur de FCI peut être aussi associée à la quantité importante de biomasse disponible, notamment via les **Détritus**. Cette quantité rend la nécessité d'adopter une stratégie de recyclage intensif moins pressante. Dans le même temps, les chaînes trophiques (*i.e.* le chemin parcouru par une unité de carbone au travers du réseau) sont courtes (2,34 liens en moyenne) même si la plus longue est constituée de 7 liens. Cela signifie qu'une unité de carbone reste peu de temps dans le réseau, que les compartiments exploitent beaucoup la production primaire et la MO d'origine détritique disponible et que malgré un indice d'omnivorie globale peu élevé, la plupart des compartiments sont capables de se nourrir sur des niveaux trophiques bas. Ainsi, l'écart type relatif au niveau trophique moyen des proies de chaque compartiment est relativement important, notamment pour les prédateurs supérieurs (Figure 58).

La mesure probablement la plus utilisée pour quantifier la complexité et la maturité du système est l'ascendance. Sa valeur est supposée croître avec le degré de maturité du système. La valeur de l'ascendance totale dans le système est de 939500 kgC.km⁻².an⁻¹.bits pour l'estuaire de la Gironde. Cette valeur le place loin derrière la Seine, la Somme ou les baies américaines de Narragansett, de Chesapeake ou du Delaware (Monaco & Ulanowicz, 1997) mais au même niveau que l'estuaire Ems (Baird & Ulanowicz, 1993) ou la mer Baltique (Baird *et al.*, 1991). La faiblesse de cette valeur est due à la faible somme totale des flux (T) qui caractérise le réseau trophique de l'estuaire de la Gironde ce qui biaise la comparaison. Aussi, il semble plus pertinent d'utiliser l'ascendance relative comme mesure du développement et de la maturité du système comme cela est suggéré par la plupart des auteurs (Baird *et al.*, 1991 ; Baird & Ulanowicz, 1993 ; Christensen, 1995 ; Monaco & Ulanowicz, 1997 ; Rybarczyk & Elkaim, 2003 ; Rybarczyk *et al.*, 2003). La valeur obtenue pour la Gironde est de 0,48. Cela signifie que l'écosystème a atteint 48 % de sa capacité de développement. Cette valeur est supérieure à celles obtenues pour l'ensemble des écosystèmes cités ci-avant. Cela tendrait à signifier que pour les niveaux de production et de biomasse considérés, le réseau trophique girondin a atteint un niveau de complexité et d'organisation sensiblement plus important que celui des autres systèmes modélisés. Cependant, si l'on considère l'ascendance relative interne, la valeur tombe à 17 %. Elle est légèrement inférieure à celles de la Seine, de la Somme, du Golfe de Gascogne et largement inférieure à celles des baies nord-américaines. En outre, compte-tenu de l'utilisation du logarithme dans la formule de Shannon-Wiener, de légères différences dans la valeur de l'indice peuvent révéler de plus larges disparités (Monaco & Ulanowicz, 1997). Ainsi, si l'on ne prend en compte que les flux internes, et en particulier si on laisse de côté l'importation de MO dans le système, le réseau trophique apparaît nettement moins complexe et organisé. Il se révèle beaucoup plus dépendant de ses connexions avec l'extérieur et notamment, avec l'amont. Cela suggère qu'il est moins stable et moins enclin à résister aux perturbations. En même temps, il possède une plus large marge de manœuvre (O). Car en effet, c'est là que se situe le paradoxe : d'un côté l' 'overhead' représente le coût énergétique pour l'écosystème inhérent à la circulation de matière et d'énergie de manière organisée ; de l'autre il représente les degrés de liberté

dont dispose l'écosystème pour répondre à une nouvelle perturbation (Ulanowicz & Norden, 1990 ; Baird *et al.*, 1991 ; Baird & Ulanowicz, 1993 ; Christensen, 1995 ; Salthe, 2003).

5.6 Discussion

Ce chapitre de discussion autour des résultats du modèle et du modèle lui-même reprend quelques points du chapitre de résultats pour les commenter. Il reprend aussi et surtout les hypothèses et postulats qui ont été formulés au cours de la démarche de modélisation afin de discuter leur influence éventuelle sur les résultats du modèle.

5.6.1 Les résultats du modèle

5.6.1.1 Les Efficacités Ecotrophiques estimées

Les valeurs des paramètres estimés par le modèle, et en particulier **EE**, apportent déjà un certain nombre d'enseignements.

C'est notamment le cas pour le compartiment **Copépodes** auquel le modèle attribue une valeur de **EE** élevée. On peut en déduire que

- (1) le compartiment **Copépodes** est un compartiment-clé ce qui sous-entend qu'il est bien « exploité » par le reste du réseau trophique (il pourrait être limitant pour d'autres compartiments)
- (2) les compartiments qui sont susceptibles d'exercer des pressions de prédation élevées ont, par nécessité d'ajustement du modèle mais aussi probablement par nécessité écologique, une abondance limitée dans l'écosystème.

L'**EE** calculée pour le **Syngnathe** est aussi remarquable. Voilà un compartiment qui peut être considéré comme une impasse trophique car il semble n'être prédaté par aucun autre ; il ne fait l'objet d'aucune pêche mais il est soumis à une pression importante de la part de la **Centrale**. Cela entraîne une mortalité par pêche (au sens du modèle) élevée (77% de la production) et de fait, une valeur d'efficacité écotrophique forte.

Les compartiments **PFV**, **Macrobenthos** et **Mulets** ont des **EE** inférieures à 0,2 et même à 0,1 dans le cas de **PFV**. Ces valeurs sont surprenantes en ce qui concerne la petite faune vagile et la faune macrobenthique dont on aurait pu attendre, de part leur niveau trophique, qu'elles soient un maillon très exploité pour la conversion de la production primaire et de la Matière Organique Particulaire (MOP). Leur production est finalement peu utilisée par le reste du système qui trouve d'autres ressources. Le constat est similaire, à une moindre échelle, pour les **Crevettes** ($EE=0,33$). Concernant les **Mulets**, la ressource qu'ils constituent dans le milieu ne semble guère être transférée dans le réseau trophique.

Parmi les compartiments ayant des valeurs de **EE** très faibles, on trouve la **Civelle** ($EE = 0$) et les **Détritus** ($EE = 0,15$). En particulier, la valeur nulle pour la **Civelle** pourrait surprendre sachant qu'elle est l'objet d'une pêche. Mais, par convention, ce compartiment a été assimilé à un compartiment **Détritus** afin de pouvoir s'affranchir d'une production et d'une consommation nulles. Le calcul de **EE** ne prend donc pas en compte les captures pour ce type de compartiments. Il correspond à un simple

rapport entre les flux depuis le compartiment et les flux vers le compartiment. Les flux vers le compartiment **Civelle** sont nuls, la valeur de **EE** est donc fixée à 0 mais cette valeur n'a pas de signification écologique réelle. En revanche, pour le compartiment **Détritus/rejets**, elle représente la part de la MO disponible (stock ou importation nette) qui est consommée par les autres compartiments du système. 85% de cette MO ne sont donc pas utilisés par le système. Elle peut être exportée ou stockée. Dans le cas présent, la question se pose. En effet, la valeur d'importation retenue est une valeur d'importation nette. Ceci tendrait à signifier que les 85% de la MO totale non utilisés sont stockés. Restent-ils disponibles sous forme de MO sachant que le stock de MOP a déjà été pris en compte ? On peut penser que le Carbone Organique Particulaire peut s'hydrolyser en Carbone Organique Dissout et être expulsé sous forme de COD dans l'océan. Cependant, ce flux de COD vers la zone côtière, estimé à 37600 tonnes (Romaña & Guillaud, 1994), ne suffit à expliquer que la destination de 30% du surplus de MO estimé par le modèle. La quantité de MO minéralisée est évaluée à 150 tonnes par jour (Frankignoulle *et al.*, 1998) ce qui représente environ 50% du surplus. Il est donc possible qu'un des termes du bilan soit erroné, en particulier, il est possible que les exportations hors du système soient plus conséquentes que prévues initialement par Romaña (1994). Même si les différences que l'on observe dans le bilan de Carbone Organique dans l'estuaire peuvent refléter nos incertitudes en matière de régimes alimentaires et autres paramètres écophysologiques, ils peuvent également être l'occasion de rediscuter en prenant plus en compte les flux relatifs à la partie vivante de l'écosystème. On pourrait éventuellement envisager la création d'un compartiment « Bouchon Vaseux » qui permettrait de prendre explicitement en compte l'importance de celui-ci dans le bilan de MO.

5.6.1.2 Impacts trophiques et prospectives

Les résultats relatifs aux impacts trophiques directs et indirects indiquent les relations fortes qui existent entre les compartiments du système.

Si l'on s'aventurait au jeu des prospectives, qu'il convient de ne pas pousser trop avant sous peine d'enfreindre exagérément l'hypothèse de l'état stable, on serait ainsi tenté d'avancer qu'une diminution de la mortalité engendrée par la **centrale** induirait plutôt des conséquences directes positives (notamment pour le **Syngnathe**) tandis qu'une réduction de l'activité de pêche aurait des conséquences plus diverses, à plusieurs échelons, et sur un plus grand nombre de compartiments. Ces conséquences seraient sans doute plus profondes et plus difficiles à prévoir. En ce sens, il est sans doute essentiel pour une bonne compréhension de l'écosystème de bien connaître la pêcherie, de mieux maîtriser les volumes de captures et notamment de captures accessoires qui sont vraisemblablement non négligeables (en particulier lors de la pêche à la crevette) mais qui n'ont pu être prises en compte dans le modèle, faute de données.

Là s'arrêtent les capacités du modèle à faire de la prospective, à échafauder des scénarios. En effet, l'adaptation d'un écosystème à une perturbation, à une rupture de l'état stable, est un processus dynamique qui dépasse le cadre de cette approche purement statique.

5.6.2 Hypothèses et contraintes

5.6.2.1 La contrainte de l'état stable

Un estuaire est, par définition, une zone de transition. Il s'agit donc d'un système ouvert. Il n'est donc pas envisageable de chercher à définir un système fermé afin de satisfaire les conditions de stabilité

(équilibre ?) requises par le modèle. Evidemment, cela ne tient pas pour les flux de MO totale et ceux-ci ont donc explicitement été pris en compte. Le flux net de MO en provenance de l'amont est unidirectionnel et non nul. En outre, comme nous l'avons vu, le devenir du surplus de MO calculé par le modèle reste, pour partie, mal expliqué. L'existence de ce flux important, sur lequel on reviendra, montre bien, en tout cas, que le système est particulièrement connecté avec les systèmes adjacents et particulièrement avec le bassin versant amont. Cette connexion est loin d'être négligeable : l'importation de MO dans le système estuarien représente plus du tiers de la somme totale des flux au sein du système modélisé ! La question de l'importance de la somme des flux à l'intérieur du système par rapport aux échanges avec l'extérieur reste posée. Il est difficile d'y répondre car ces flux ne sont pas mesurés. Il est aussi difficile de savoir quelle influence cette donnée peut avoir sur le comportement du modèle et sa validité. En effet, dans le cas où les seconds seraient largement prépondérants, les équations de production et de consommation pour chacun des compartiments ne seraient plus forcément vérifiées à l'intérieur du système. Ce cas pourrait éventuellement se produire si une espèce de poisson se nourrissait plutôt à l'intérieur de l'estuaire et croissait et se reproduisait et/ou mourrait à l'extérieur, ou inversement. Mais on peut aussi, au contraire, raisonnablement postuler que ces équilibres (puisque'il s'agit bien d'équilibres dans le présent modèle) sont vérifiés, au moins partiellement, dans chacun des milieux fréquentés par l'espèce. En outre, à l'échelle de l'année, il n'est pas déraisonnable de postuler que les échanges avec l'extérieur sont algébriquement nuls... ou presque. Cela signifie implicitement que l'on admet que les entrées et les sorties se compensent à l'échelle à laquelle on se place, c'est à dire à l'échelle annuelle. Compte tenu de la bonne reproductibilité interannuelle des schémas de la dynamique des assemblages observés sur les poissons (cf. chapitre 4), cette hypothèse semble crédible. Il n'y a pas d'accumulation de biomasse, la plupart des migrateurs, amphihalins ou saisonniers, entrent et ressortent, par l'amont ou l'aval de l'estuaire, au cours de l'année. Pour les autres, ils restent suffisamment longtemps pour être considérés comme résidents. Les départs sont alors compensés par des arrivées. On considère alors, par exemple, que chaque cohorte d'anguille sortant de l'estuaire en migration de reproduction est remplacée par une cohorte s'installant en estuaire. En réalité, plusieurs sortent pendant qu'une s'installe en nombre plus important. Ca pourrait être aussi le cas pour l'esturgeon européen en migration catadrome mais en l'état actuel de la population, la succession des cohortes n'est plus aussi régulière.

Ainsi, il est probable que le modèle se situe aux limites de l'état stable mais il n'est pas rigoureusement déraisonnable de se placer dans ce contexte qui s'avère bien plus utile que contraignant (Christensen & Pauly, 1993b).

5.6.2.2 La complexité du système

L'exemple de la Gironde tend, dans une certaine mesure, à confirmer l'hypothèse selon laquelle l'efficacité de transfert augmenterait avec le nombre de niveaux trophiques présents dans le système ainsi qu'avec la connectivité effective (nombre de connexions observées) et potentiellement avec le nombre d'espèces (Valandro *et al.*, 2003). On observe en effet 6 niveaux trophiques et une efficacité de transfert globale de 10 % dans l'écosystème de l'estuaire de la Gironde contre 5 niveaux trophiques et une ET globale de 3 % pour la Seine et 4 niveaux trophiques pour la Somme et une ET égale à 4 %. Ce résultat tendrait à montrer, selon Valandro *et al.* (2003), qu'une complexité élevée va de paire avec une efficacité élevée et une stabilité moindre. Pourtant, la complexité du système est en partie définie par le modélisateur lorsqu'il choisit l'échelle à laquelle il se place (Legay, 1996). Typiquement, dans le cadre de cette étude, il a été décidé de modéliser un système à 18 compartiments (hors pêche et centrale) représentatif d'une zone de 450 km² à une échelle temporelle annuelle.

5.6.2.3 Le choix des compartiments

Le choix des compartiments a, en grande partie, été régi par la quantité d'information disponible sur les différents maillons de la chaîne trophique. Evidemment, le pragmatisme de cette approche n'est pas pleinement satisfaisant bien qu'il soit relativement indissociable de la démarche ECOPATH. Il a conduit à ignorer un certain nombre de groupes écologiques dont l'importance n'est sans doute pas négligeable.

Tout d'abord, les premières comparaisons avec les modèles développés sur l'estuaire de la Seine et sur la Baie de Somme mettent en avant l'importance du microphytobenthos. Dans le cadre de ce modèle, nous avons associé ce compartiment au phytoplancton en partie pour des raisons écologiques et en partie par manque de données. Il n'est pas improbable que cela ait amené à sous estimer la production primaire dans l'estuaire. A l'avenir, il serait intéressant de mieux cerner la production primaire d'origine benthique par rapport à la production primaire d'origine pélagique. Notamment dans une optique d'un examen approfondi des transferts d'énergie et de biomasse dans la colonne d'eau qui ont été évoqués au chapitre 4. Ceci étant, comme cela a été souligné dans le paragraphe 5.5.3.1, eut égard à la turbidité relative des eaux des différents milieux, la production primaire est de toute façon potentiellement plus faible en Gironde qu'en Seine ou dans la baie de Somme.

En remontant légèrement le long de la chaîne trophique, on peut remarquer l'absence d'un compartiment « bactéries ». La boucle microbienne joue pourtant un rôle fondamental dans l'exploitation de la MO particulaire et son transfert vers le reste du réseau trophique (Jones & Henderson, 1993). Quand on sait que le flux de MO est le flux le plus important dans le modèle de l'estuaire de la Gironde et que 88 % des flux trophiques sont issus du compartiment **Détritus**, on pourrait imaginer qu'une prise en compte explicite de ce compartiment serait plus satisfaisante. Cela aiderait notamment à mieux comprendre les phénomènes de recyclage. Cependant, la plupart des modèles trophiques n'incluent pas les bactéries ce qui pose deux questions : pourquoi ? Et, est-ce pertinent de les prendre en compte dans une optique de comparaisons ? Comme nous, certains auteurs se sont interrogés (Christensen & Pauly, 1993c ; Wolff *et al.*, 2000) et ont résolument opté pour une non prise en compte de ce compartiment supplémentaire. D'après eux, les flux à travers ce compartiment pourraient sérieusement éclipser les autres flux trophiques du système. En effet, la productivité microbienne est probablement très importante et la somme de Détritus à traiter ne l'est pas moins. Enfin, il faut bien avouer que ce compartiment est mal connu dans la Gironde (et ailleurs !), même si les premiers résultats quantitatifs sont aujourd'hui disponibles.

Parmi les groupes écologiques largement ignorés dans l'analyse figure le microzooplancton. David (2001) souligne la nécessité de prendre ce compartiment « en considération étant donné son importance quantitative en terme de carbone organique particulaire (100 fois plus que le zooplancton, d'après Castel (1981)) et son implication dans l'alimentation des copépodes lorsque la production phytoplanctonique est limitée par la turbidité (Gasparini & Castel, 1997) ». A l'avenir, il pourrait s'avérer judicieux, au fur et à mesure de l'avancement des connaissances sur ce maillon, de le prendre en compte dans les modèles trophiques en vue de mieux quantifier l'importance de la consommation des copépodes. En effet, la présente étude a montré que, tels que décrits actuellement, les flux trophiques au niveau du compartiment **Copépodes** sont très tendus. Il est donc nécessaire de mieux appréhender ce groupe et les groupes qui sont en prise directe avec lui. En particulier, le microzooplancton pourrait être considéré comme une proie potentielle pour la **Petite Faune Vagile** et ainsi permettre de relâcher un peu la pression de prédation sur les **Copépodes**, prédation qui pourrait se révéler légèrement sur-estimée dans les résultats actuels.

Les isopodes et les amphipodes tels que les gamarres n'ont pas été pris en compte dans l'analyse non plus. Pourtant, leur abondance est certainement loin d'être négligeable (Cemagref, données non publiées). Depuis les travaux de Sorbe (1978 ; 1979), qui sont très qualitatifs, aucun suivi quantitatif n'a été mené dans l'estuaire de la Gironde et aucune donnée n'est donc disponible pour paramétrer le modèle. Les gamarres sont probablement des compétiteurs des mysidacés vis à vis des copépodes mais ils sont également des prédateurs potentiels. Leur prise en compte en abondance dans le modèle pourrait donc modifier les pressions sur ces deux groupes mais il est difficile de prévoir de quelle manière. En effet, ils pourraient avoir un impact direct en augmentant la pression de prédation sur les **Copépodes**. A l'inverse, indirectement, en augmentant la pression de prédation sur la **PFV**, l'impact négatif sur les **Copépodes** serait contrebalancé par un impact positif indirect. Difficile donc de prévoir l'impact réel de l'introduction d'un compartiment gamarres. Cependant, les plus récentes études sur les régimes alimentaires de l'ichtyofaune de l'estuaire de la Gironde (travaux de Pasquaud, en cours) font état de la présence en quantités non négligeables de gamarres dans le bol alimentaire de nombreux poissons. Les gamarres pourraient donc éventuellement être une passerelle pour les transferts trophiques vers les maillons supérieurs.

Dans le cas des oiseaux aussi, les données manquaient. Lorsque, au cours de la démarche, nous avons cherché des groupes écologiques véritablement piscivores au sein d'un écosystème comme l'estuaire de la Gironde, il est vite apparu que l'on ne peut guère se tourner que vers les oiseaux. Il existe très peu d'études quantitatives sur la prédation exercée par les oiseaux piscivores sur leurs proies ; l'une des plus récentes menée sur un milieu saumâtre l'a été sur le lac de Grand-Lieu et le marais de Bourgneuf en Loire-Atlantique par Feunteun et Marion (1994). Les résultats de cette étude ne sont pas transposables à l'estuaire de la Gironde car le peuplement ichtyologique de ces zones est très particulier et ne correspond pas au peuplement girondin. De plus, le héron gris *Ardera cinerea* n'est pas un oiseau caractéristique de l'estuaire. On y retrouverait plutôt des mouettes et des cormorans mais aucune donnée quantitative n'est disponible concernant les populations présentes. Aucune donnée n'est disponible non plus concernant les populations d'oiseaux limicoles présentes sur les vasières latérales. Elles n'ont donc pas pu être prises en considération dans l'analyse trophique à l'instar de ce qui a été fait sur l'estuaire de la Seine et la baie de Somme par Rybarczyk et Elkaim (2003) et Rybarczyk *et al.* (2003). Dans les deux cas, les résultats mettent en avant des abondances importantes et des flux de consommation importants, équivalents ou supérieurs à ceux calculés pour les poissons qui s'alimentent sur les mêmes communautés de suspensivores, dépositivores et prédateurs zoobenthiques. On peut donc imaginer qu'il existe des prélèvements non négligeables par les oiseaux. Cette source de prédation, si elle était comprise dans le modèle, aurait pour effet d'augmenter les valeurs d'**Efficacité Ecotrophique** calculées pour le **Meiobenthos** et le **Macrobenthos**. Ces deux compartiments ne sont donc, peut être, pas si mal exploités que cela par l'écosystème si on l'élargit aux oiseaux, même si, apparemment, les communautés aviaires ne sont pas aussi abondantes sur l'estuaire de la Gironde que sur celui de la Seine (Cemagref, données non publiées).

Dans une mesure différente, ce commentaire peut aussi s'appliquer à la carcinofaune. Mis à part les crevettes, aucun autre crustacé décapode n'a été inclus dans le modèle alors que l'estuaire est aussi fréquenté par des crabes verts *Carcinus maenas*, des crabes chinois *Eriocheir sinensis* et des crevettes bouquet *Palaemon serratus* par exemple.

Enfin, parmi les groupes trophiques « oubliés », on peut citer les méduses ou les huîtres qui sont aussi présents dans des proportions inconnues dans l'estuaire et dont l'importance dans le fonctionnement du système est mal cernée. Quoi qu'il en soit, les densités sont globalement assez faibles et ces compartiments ont sans doute un rôle assez mineur d'un point de vue trophique.

Toutes les espèces de poissons qui méritaient d'être prises en compte dans le modèle l'ont été. L'agglomération en guildes aboutit à des compartiments relativement homogènes et à un découpage cohérent. On peut cependant, dans le cadre du modèle, s'interroger sur l'intérêt des compartiments **Grands Pélagiques** et **Civelle**. Le premier est très peu abondant et n'a quasiment aucune influence sur

les autres groupes écologiques mais les flux dont il est à l'origine ont le mérite d'être quantifiables. Le second n'est impliqué que dans une relation trophique mineure avec l'**Anguille** mais il est aussi l'objet d'une pêche et soumis à l'influence de la **Centrale** ; deux éléments dont il était intéressant de tenir compte, notamment pour la **civelle**. En outre, on peut trouver un intérêt à voir apparaître un compartiment comme la **Civelle** représentant distinctement un stade post-larvaire d'un autre compartiment du système modélisé. Cela pose la question de la distinction adultes/juveniles qui n'est généralement pas prise en compte dans l'analyse.

Le fait de prendre en compte adultes et juvéniles au sein d'un même compartiment conduit parfois à biaiser l'interprétation du régime alimentaire, notamment dans les gammes de taille accessibles. Dans l'idéal, des modèles structurés en taille peuvent être envisagés (Silvert, 1993). De tels modèles permettent, notamment, de mettre en valeur une prédation elle-même structurée en taille. Dans un contexte estuarien, ils pourraient permettre une meilleure prise en compte de la fonction de nourricerie. Pourtant, peu de modèles sont construits ainsi, notamment parce qu'il est difficile d'estimer des paramètres écophysiologiques différents en fonction de la taille alors que, très probablement, la productivité ou le taux de consommation d'une espèce varie en fonction de sa taille et de son stade de développement. Cette agglomération entre adultes et juvéniles a donc l'inconvénient majeur de provoquer une perte d'information quant au fonctionnement écologique de l'écosystème mais elle se situe dans la logique de la plupart des modèles du même type ce qui présente l'avantage de faciliter les comparaisons entre les systèmes. Ceci dit, à l'avenir, séparer les adultes et les juvéniles serait un premier pas dans l'optique d'une amélioration du modèle et notamment d'une éventuelle prise en compte des aspects dynamiques au niveau spatio-saisonnier, à condition de connaître les paramètres écophysiologiques associés.

Le choix des compartiments et, en partie, le choix de l'échelle spatiale et temporelle reposent donc essentiellement sur des notions pratiques d'accès aux données et d'estimations de paramètres d'entrées. Cependant, même pour les compartiments retenus et à l'échelle choisie, l'estimation et l'ajustement des paramètres reste un travail périlleux.

5.6.3 Estimation et ajustement des paramètres

Le travail de paramétrisation du modèle s'est effectué en deux étapes. La première a consisté à choisir une technique d'estimation pour chacun des paramètres d'entrée ainsi qu'une gamme de valeurs possibles pour ces paramètres. Dans un second temps, une procédure d'ajustement des paramètres aux contraintes mathématiques du modèle a été mise en place grâce au module ECORANGER. Chacune des deux étapes nécessite d'être discutée, en particulier au niveau de la variabilité qu'elle peut induire sur les résultats du modèle.

5.6.3.1 Analyse de sensibilité

Des analyses de sensibilité ne sont que très rarement associées aux modèles d'estimations de flux à l'intérieur des écosystèmes en général et aux modèles ECOPATH en particulier. Ainsi, aucune analyse de sensibilité détaillée n'apparaît dans aucun des modèles présentés dans l'ouvrage de Christensen et Pauly (1993a) ni dans aucun des modèles ECOPATH évoqués dans ce manuscrit. Les quelques

travaux qui s'y attèlent discutent l'influence des paramètres entrés sur les flux estimés (Leguerrier *et al.*, 2003). Effectuer une analyse de sensibilité complète (i.e. influence des paramètres entrés sur les paramètres estimés, sur les flux et sur les indices calculés, influence du niveau d'agrégation des compartiments...) est un travail particulièrement complexe. De telles analyses font généralement l'objet d'études à part entière (Amara *et al.*, 2000 ; Diffendorfer *et al.*, 2001 ; Abarca-Arenas & Ulanowicz, 2002).

Différents éléments de la présente discussion s'attachent donc simplement à montrer, de façon qualitative, l'influence des choix effectués et des paramètres entrés sur les résultats obtenus.

D'abord, d'un point de vue qualitatif, le premier moyen d'aborder la sensibilité des résultats d'un compartiment par rapport aux paramètres d'un autre est l'étude de ce que l'on a appelé les impacts trophiques directs et indirects.

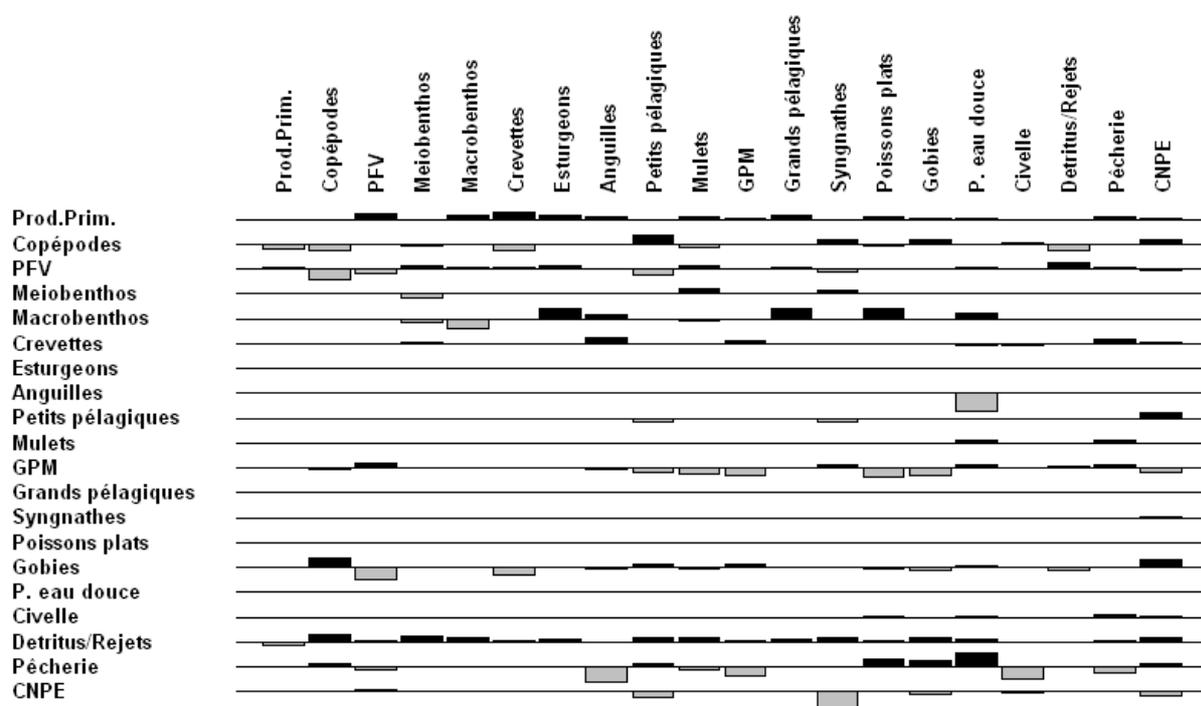


Figure 57. Représentation graphique des impacts trophiques (directs et indirects) des compartiments en ligne sur les compartiments en colonne. Les barres dirigées vers le haut indiquent un impact positif et les barres dirigées vers le bas, un impact négatif. Les impacts sont relatifs mais on considèrera que l'importance de l'impact est proportionnelle à la hauteur de la barre pour les groupes en lignes.

Ce type d'analyse sur les interactions trophiques peut être perçue comme une analyse de sensibilité ordinaire (Christensen *et al.*, 2000). Elle met en avant, compte-tenu de l'importance des impacts dont ils sont à l'origine, qu'il serait pertinent de parfaire les connaissances et d'affiner les paramètres concernant la **Pêcheurie**, le **CNPE**, les **Detritus** ou le **Macrobenthos**. A l'inverse, dans le cadre de ce type d'approche, il est sans doute moins nécessaire de se focaliser sur des compartiments tels que l'**Esturgeon**, les **Petits** et **Grands Pélagiques**, les **Poissons d'Eau Douce**, les **Syngnathes** ou même les **Poissons Plats** qui semblent avoir des influences limitées sur les autres compartiments en ceci que de légers changements dans leurs paramètres d'entrée n'auraient que peu de répercussions sur les autres groupes pris en compte dans le système.

Il est difficile de pousser plus avant l'analyse de sensibilité, notamment en termes quantitatifs. Cela exigerait d'utiliser, voire de mettre au point, des programmes capables de refaire tourner complètement le modèle en changeant un seul paramètre à la fois pour voir l'influence de celui-ci sur les indicateurs globaux (T, A, FCI...). Cela représente plus de 100 paramètres (35 paramètres écophysiologiques, 11 paramètres de capture et 68 paramètres de régimes alimentaires) à faire varier et dont il faut analyser l'influence sur une vingtaine d'indicateurs systémiques. Ce travail, particulièrement intéressant et probablement très instructif n'a pu être réalisé dans le cadre de cette thèse. Cependant, ce point souligne bien un des traits critiquables du modèle ECOPATH. D'un côté, la méthode proposée est pratique et a le mérite d'être assez bien standardisée. De l'autre, le paramétrage est délicat : le nombre de paramètres nécessaires est élevé (et difficile à obtenir) ; les approximations sont nombreuses et leurs effets sont difficiles à mesurer.

5.6.3.2 L'estimation des paramètres d'entrée

La paramétrisation du modèle a nécessité d'estimer des valeurs pour l'ensemble des paramètres d'entrée. Considérant que l'estimation de l'Efficacité Ecotrophique était la plus difficile à faire, il a fallu estimer la biomasse, la productivité, le taux de consommation, le régime alimentaire et les biomasses capturées par la pêcherie ou détruites par la centrale pour chaque compartiment. Des données ont été tirées de la littérature, des relations empiriques ont été utilisées conduisant à poser des hypothèses parfois lourdes.

➤ *Les biomasses de poissons*

En particulier pour les poissons, la démarche ECOPATH amène à raisonner en terme de stocks et non en terme de flux de populations. Compte-tenu de la dynamique de la plupart des espèces et du fait qu'elles utilisent généralement l'estuaire comme un habitat transitoire, le raisonnement en flux pourrait paraître plus approprié. Dans le même temps, si l'on considère effectivement que les échanges avec l'extérieur se compensent globalement, pour le pas de temps retenu, assimiler les populations à des stocks en place ne revient pas à commettre une grande erreur. Reste à savoir si l'on ne surestime pas artificiellement les abondances de ces espèces en n'effectuant pas une moyenne sur l'année. En effet, dire que $Y = 8,9 \text{ kgC.km}^{-2}$ de **Grands Poissons Marins** sont débarqués par an, c'est dire qu'à un moment donné de l'année, il y a eu au moins cette quantité de **GPM** dans l'estuaire. Admettre que ce chiffre correspond à un taux d'exploitation par pêche $Y/B = 0,42$ revient à considérer que l'abondance de cette espèce est de $B = Y/(Y/B) = 8,9/0,42 = 21 \text{ kgC.km}^{-2}$ tout au long de l'année. L'erreur potentielle commise est d'autant plus grande que la durée de la saison de pêche pour l'espèce considérée est brève.

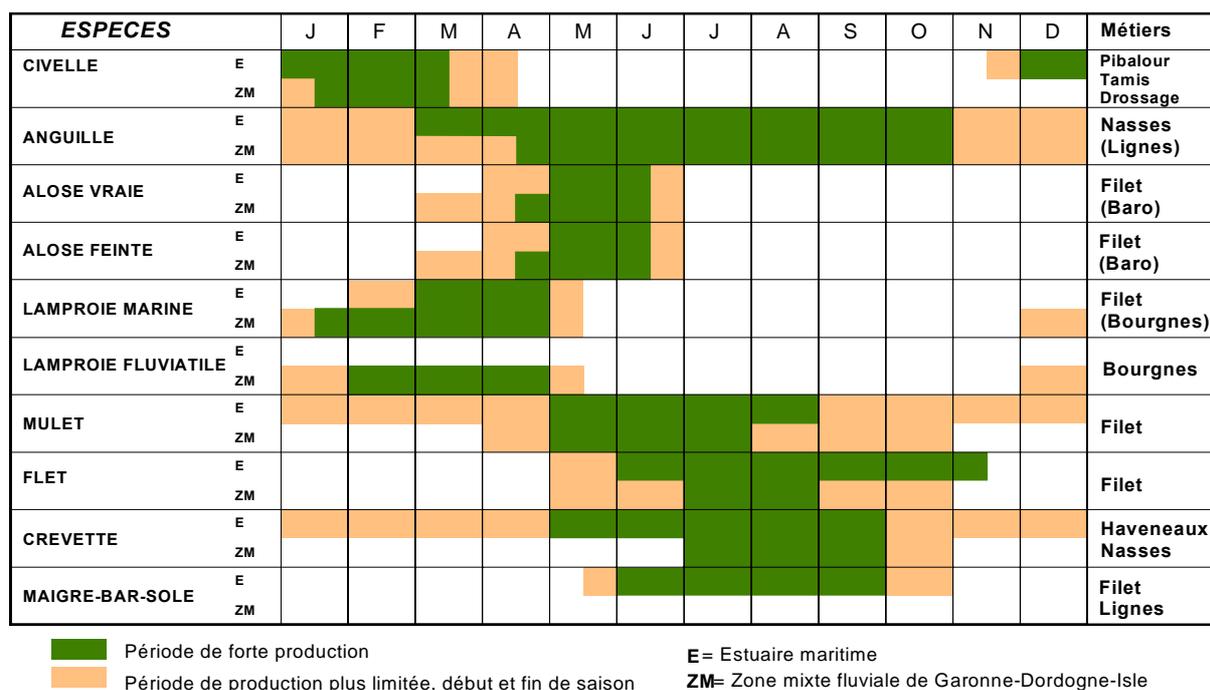


Figure 60. Calendrier de la pêche en Gironde. D'après Girardin *et al.* (2002).

Ainsi, pour l'anguille, le mulot ou la crevette blanche, l'erreur est faible car ces espèces sont exploitées quasiment tout au long de l'année. Pour la civelle, le maigre, le bar, la sole ou le flet, elle est sans doute supérieure car la donnée de pêcherie est une donnée ponctuelle. Pour ces espèces, une moyenne sur l'année aurait pu être envisagée. En effet, la pêcherie, compte tenu de ses contraintes propres (plusieurs métiers pratiqués par le même pêcheur, plusieurs espèces cibles...) n'est pas forcément le meilleur échantillonneur. Mais, moyenner sur l'année en considérant que les espèces sont absentes en dehors des périodes où elles sont pêchées revient donc aussi à commettre une erreur en sous estimant probablement le stock. De même, la solution qui consiste à redresser la valeur en utilisant les données d'échantillonnage, solution qui a été envisagée, n'est pas pleinement satisfaisante non plus car les pics d'abondances ne correspondent pas parfaitement aux périodes de captures et il est difficile d'intercalibrer les deux types de données dont on sait qu'elles ne concordent pas, au moins d'un point de vue quantitatif (l'aspect qualitatif est impossible à explorer du fait du caractère ponctuel des données de pêcheries). Aussi, il apparaît que, d'un point de vue technique, la solution choisie représente la solution la plus raisonnable à plusieurs des égards, même si elle surestime les valeurs d'abondance. Elle permet d'être cohérente avec les données de pêcherie (au sens large *i.e.* captures par la pêcherie professionnelle et par la centrale) et avec la logique des interactions trophiques. En effet, c'est bien l'ensemble du stock, au moment où il est présent, qui interagit avec les autres compartiments.

➤ Les paramètres relatifs au benthos

Pour le benthos, une surface d'habitat qualifié de « propice au développement de la faune benthique » a été calculée. Cette approximation est probablement légèrement sous estimée car l'ensemble des zones intertidales n'est pas pris en compte dans les données cartographiques du PAB. Concernant les zones infralittorales, l'échantillonnage est plus exhaustif et laisse à penser que les approximations réalisées en terme de substrat et d'espèces prises en compte pour le **Macrobenthos** sont raisonnables.

Le **Meiobenthos**, quant à lui, semble poser plus de problèmes. C'est plutôt le rapport entre les abondances de **Macrobenthos** et de **Meiobenthos** qui paraît sujet à interrogation tant il est disproportionné en faveur du premier alors que l'inverse aurait paru plus logique. Compte tenu des protocoles d'échantillonnage appliqués, on peut penser que la méiofaune est sous-estimée par rapport à la macrofaune benthique. La composante méiobenthique de la faune estuarienne est sans doute assez mal connue et son rôle au sein du système mal cerné. Cependant, l'**Efficacité Ecotrophique** de ces compartiments étant relativement peu élevée (0,5 et 0,2), on peut imaginer que paramétrer une biomasse plus élevée pour ces groupes n'aurait que très peu d'influence sur le reste du système estuarien.

➤ *Les données de pêche et le CNPE*

Enfin, les estimations pour les compartiments **CNPE** et **Pêche** sont dans des ordres de grandeur cohérents. Elles sont actualisées et on peut les considérer fiables. Les mortalités réelles engendrées par la pêche, comme cela a déjà été évoqué plus haut, mériteraient des études complémentaires, notamment au niveau des prises accessoires mais aussi au niveau de la fraction « autres espèces » des données de capture. Concernant la centrale, le correctif appliqué fait intervenir des données d'échantillonnage. Contrairement à ce qui a été évoqué ci-dessus par rapport à la pêche, le rôle « échantillonneur » de la centrale semble bien correspondre au protocole TRANSECT. En outre, ces deux types de données ont déjà été mis en concordance dans la thèse de Boigontier & Mounié (1984) dont les premières sont issues. On peut donc estimer que le coefficient correctif n'est pas mauvais.

➤ *Pedigree des données*

La plupart des données autres que les biomasses sont issues de la littérature ou calculées à partir de relations empiriques. Le logiciel EwE permet de calculer l'adéquation de la paramétrisation du modèle avec des données locales, supposées les plus fiables. Dans notre cas, le pedigree (P) vaut 0,09 et la mesure d'ajustement global aux données locales (t^*) vaut 0,35. Il n'existe pas encore de références pour cette valeur, Messieurs Christensen et Pauly sont en train d'en créer une. Mais on peut dire, et ce n'est pas vraiment une surprise compte tenu de la démarche adoptée, que les données utilisées pour paramétrer le modèle ne sont pas d'une grande précision au sens où la précision des données dépend de leur origine (en particulier géographique). Malgré tout, même s'il reste une grande marge de manœuvre, elles ne sont pas incohérentes si on les compare à celles qui ont pu être utilisées dans d'autres modèles (cf. 5.5.1.2).

Assez étrangement, Kavanagh (2002) estime que, juste après les Efficacités Ecotrophiques (**EE**), ce sont les matrices de régimes alimentaires (**DC**) et les biomasses (**B**) qui sont typiquement les moins bien connus des paramètres ECOPATH. En réalité, les autres paramètres ne sont pas forcément mieux connus ou plus souvent étudiés mais les ordres de grandeur sont mieux appréhendés et les intervalles de confiance plus étroits. Ainsi, Christensen *et al.* (2000) estiment que les marges d'erreurs oscillent autour de +/- 80 % pour **DC** et **B** et autour de +/- 20 % pour **P/B**, **Q/B** et **Y**. Dans le cadre de ce travail, l'estimation des intervalles de confiance a plutôt porté sur l'origine des données et le type de données disponibles. Cela a abouti à évaluer des intervalles beaucoup plus grands, dans de nombreux cas, pour **B**, **P/B** et **Q/B**. La plupart des marges d'erreur accordées trouvent leur justification dans les données issues de la littérature ou parce qu'il a été estimé, à dire d'expert, que les données étaient fiables. Dans ce deuxième cas, un intervalle de confiance de +/- 20 % a été fixé. Concernant la matrice de régimes alimentaires, la question reste posée. Il n'a pas été toujours très facile de trouver des données

suffisamment précises et suffisamment « locales ». La plupart des travaux décrivent qualitativement le régime alimentaire (types de proies, proies préférentielles...). Parfois, les abondances relatives sont exprimées en nombre d'individus plutôt qu'en biomasse. Ce problème est d'ailleurs bien révélateur des difficultés qu'il existe à décrire les régimes alimentaires. Les erreurs dans l'estimation de ce paramètre ne sont donc pas improbables. Certains flux pourraient avoir été négligés ou, au contraire, artificiellement pris en compte. Cela aurait évidemment une incidence non négligeable sur le « comportement » du système modélisé. **DC** est probablement le paramètre qui mérite le plus d'être validé. Des études, menées par le Cemagref, sont en cours concernant les régimes alimentaires des poissons dans l'estuaire de la Gironde. Les prochains résultats permettront de sensiblement améliorer la fiabilité du modèle.

5.6.3.3 L'ajustement du modèle

Après avoir estimé une valeur *a priori* pour chacun des paramètres d'entrée, la deuxième étape dans la procédure d'ajustement du modèle est le passage dans le module ECORANGER de EwE. La procédure de ré-échantillonnage permise par le module est très pratique et très simple à mettre en place. Conçu à la base pour explorer le champ des possibles (ou des mathématiquement acceptables) et choisir le modèle optimum, ce module a permis de progresser par étape dans l'ajustement de notre modèle. Il est ainsi assez étonnant de constater que cette procédure a abouti à la détermination d'un unique jeu de données acceptable. En toute rigueur d'ailleurs, le module n'a d'ailleurs pas permis d'aboutir à une solution. Ce qui constitue déjà, en soi, un résultat. Cela signifie en effet qu'il existe un ou plusieurs groupes pour lesquels les intervalles de confiance sont trop étroits pour permettre une plage de valeurs compatibles avec la résolution du système d'équations différentielles et les contraintes d'équilibre. C'est vraisemblablement le cas pour le compartiment **Copépodes** qui est le compartiment qui a posé le plus de problèmes lors de l'ajustement. Ainsi, dans l'état actuel de nos connaissances sur ce compartiment dans l'estuaire de la Gironde, il apparaît qu'il est exploité par le reste de l'écosystème aux limites de ses capacités de production.

La succession d'étapes que nous avons mis en place pour contourner l'échec relatif du passage dans le module ECORANGER –à savoir, plusieurs passages par la procédure de ré-échantillonnage en fixant à chaque fois plusieurs paramètres- est critiquable. Elle a, en effet, amené à effectuer un certain nombre de choix arbitraires. Limités par les contraintes techniques, ces choix paraissent sensés et logiques.

La procédure sous-jacente derrière le module ECORANGER est une procédure 'output based', c'est à dire basée sur des manipulations effectuées au niveau des données d'entrée. Cette procédure peut affecter les résultats de l'analyse mais les changements sont généralement moins profonds qu'en utilisant d'autres types de procédure d'ajustement (Allesina & Bondavalli, 2003).

Finalement, on peut dire que compte tenu des circonstances, la procédure d'ajustement des paramètres mise en place est tout à fait acceptable.

5.7 Conclusion : diagnostics et perspectives

5.7.1 Diagnostic sur le modèle

Tout au long de ce chapitre, nous avons essayé de mettre en évidence les limites et les intérêts de l'approche ECOPATH en général et de l'approche ECOPATH dans un contexte estuarien en particulier. Il est intéressant de noter que, finalement, dans les travaux publiés, assez peu d'utilisateurs se risquent à cet exercice. Il est clair que le modèle possède un certain nombre de contraintes, techniques et conceptuelles, lourdes qui en limitent la portée. En particulier, elles conduisent à effectuer de nombreuses approximations dont il est difficile d'estimer l'influence sur les résultats du modèle.

On considèrera, cependant, que le modèle est techniquement recevable, mathématiquement acceptable, « *paulytiquement* » correct et qu'il est, potentiellement, le plus réaliste à ce jour.

En effet, techniquement, le choix du modèle et l'approche adoptée sont pertinentes dans un contexte où il semblait opportun de se baser sur la littérature et les données existantes compte-tenu des objectifs de synthèse et de bilan des connaissances. Mathématiquement, il satisfait aux contraintes d'équilibre et ce résultat a été obtenu dans un esprit tout à fait conforme à ce que proposent les gens qui ont adapté le modèle et développé le logiciel pour l'utilisation de leur outil. En particulier, il s'est agi de « faire avec » le manque apparent de données disponibles pour paramétrer le modèle en contournant parfois le problème comme ce fut le cas pour les estimations des biomasses piscicoles. Pourtant, rappelons que l'estuaire de la Gironde est un système particulièrement étudié ! Enfin, dans la mesure où il n'existe pas d'autres modèles à cette échelle de l'écosystème estuarien de la Gironde, il n'est pas incohérent de dire que ce travail de modélisation est le plus juste à ce jour.

Il n'est, toutefois, pas possible de nier la question de la fiabilité des résultats compte-tenu de l'imprécision dans l'estimation des paramètres et surtout de l'absence de démarche de validation. Une telle démarche est difficile à entreprendre et il n'a pas été possible de le faire dans le contexte de cette thèse. Pourtant, il serait nécessaire de l'envisager dans le cadre d'éventuelles suites à cette expérience. Les deux principaux points d'achoppements sont la matrice **DC** et l'estimation des biomasses de poissons et de crevettes. Ainsi, même si cette remarque est vraie pour toutes les approches de modélisation (Coquillard & Hill, 1997), il est nécessaire de souligner à nouveau que les résultats du modèle doivent ainsi être compris comme une hypothèse de fonctionnement de l'écosystème en l'état actuel des connaissances et non réellement comme une représentation de ce fonctionnement.

Enfin, le modèle permet de fixer les priorités de travail futures. Il synthétise, avec une vision écosystémique, une information éparse qui jusque là était toujours compartimentée et non intégrée.

5.7.2 Diagnostic sur l'écosystème

Dans l'hypothèse de fonctionnement proposée, nous effectuons les diagnostics suivants.

L'écosystème présente un mélange de caractéristiques propres à un système mature et à un système immature. Ce constat peut être fait pour de nombreux systèmes, mais il est particulièrement vrai pour les estuaires (Baird *et al.*, 1991 ; Baird & Ulanowicz, 1993 ; Monaco & Ulanowicz, 1997) ou les mangroves (Wolff *et al.*, 2000 ; Vega-Cendejas & Arreguin-Sanchez, 2001) pour lesquels cette dualité est très marquée.

La maturité est une caractéristique de l'écosystème que l'on pourrait qualifier d'émergente. Dans sa théorie de la succession, Odum (1969) liste une série de 24 critères permettant de définir l'état de développement d'un écosystème selon les tendances attendues lors de ce processus (Tableau XXXVII). Les résultats du modèle ECOPATH permettent d'accéder à la plupart d'entre eux (Christensen, 1995).

Si, à titre d'exemple, on considère simplement les aspects énergétiques, on peut dire que le **P/R** de l'écosystème estuarien de la Gironde est plutôt proche de 1. Sa valeur vaut 1,7 alors qu'elle dépasse 15 pour le système représentant la baie de Somme. Le **P/B** est plutôt faible compte tenu d'une production, somme toute, relativement faible. La production nette n'est pas très élevée par rapport à celle de la Seine, de la Somme et des estuaires nord-américains décrits par Monaco & Ulanowicz (1997), la baie de Chesapeake exceptée. Ces trois critères sont plutôt synonymes d'un écosystème mature. A l'inverse, la biomasse supportée par unité d'énergie est, elle aussi, plutôt faible. Et, même si la structure de la chaîne trophique est plutôt linéaire, les flux sont plutôt dominés par les **Détritus**. Ces deux derniers critères plaident en faveur de l'immaturité du système.

S'il est difficile de conclure sur un certain nombre de critères qui ne sont pas directement accessibles via ECOPATH et sur d'autres qui sont difficile à interpréter (ex. B/P), parmi ceux sur lesquels on peut se prononcer, on en compte donc autant qui plaident en faveur d'un écosystème mature qu'en faveur d'un système en développement. Plusieurs explications sont possibles : (1) les critères de Odum ne sont pas suffisamment discriminants, (2) le système est à mi-chemin entre un stade mature et un stade immature, (3) l'estuaire est un système particulier et son degré de maturité est indéfinissable. A priori, chacune des 3 remarques est, dans une certaine mesure, pertinente. La maturité d'un écosystème est en effet une notion difficile à cerner et encore plus à quantifier. Les critères de Odum permettent de discuter les propriétés du système et de parfois se prononcer sur son stade de développement. Ils peuvent être utilisés pour hiérarchiser les systèmes ou effectuer le suivi à long terme d'un écosystème en particulier (Christensen, 1995). Parmi ces critères, les propriétés d'homéostasie peuvent être, à elles seules, utilisées pour discuter de la stabilité et du degré de stress du système via respectivement l'ascendance (Ulanowicz & Norden, 1990 ; Salthe, 2003) et le taux de recyclage (Baird *et al.*, 1991).

Tableau XXXVII. Modèle tabulaire de la succession écologique selon Odum (1969). On fait apparaître les tendances attendues selon les stades du développement des écosystèmes ainsi que les paramètres ECOPATH permettant d'accéder à ces caractéristiques. En gras, les caractéristiques propres à la Gironde.

Attribut du système	Stades en développement	Stades matures	Paramètres ECOPATH
Energétique			
1 Production brute / Respiration	≥ 1	~1	P/R
2 Production brute / Biomasse	Elevé	Faible	P/B
3 Biomasse / Flux énergétiques	Faible	Elevé	B/T
4 Production nette	Elevé	Faible	PP - R
5 Chaines trophiques	Linéaires (broutage prédominant)	En réseau (détritus prédominants)	CI; OI
Structure			
6 MO totale	Peu	Beaucoup	B
7 Nutriments inorganiques	Extrabiotiques	Intrabiotiques	
8 Diversité spécifique	Faible	Elevée	
9 Equitabilité	Faible	Elevée	
10 Diversité biochimique	Faible	Elevée	
11 Hétérogénéité spatiale	Faiblement organisée	Bien organisée	
Traits d'histoire de vie			
12 Niches (spécialisation)	Larges	Etroites	OI
13 Taille des organismes	Petite	Grande	B/P
14 Cycles écologiques	Courts, simples	Longs, complexes	B/P
Recyclage des nutriments			
15 Cycles des minéraux	Ouvert	Fermé	FCI
16 Taux d'échange des nutriments entre les organismes et leur environnement	Rapide	Lent	
17 Rôle des Détritus dans la régénération	Mineur	Important	Flux liés aux Détritus
Pression de sélection			
18 Croissance	Rapide (stratégie r)	Maitrisée (stratégie K)	B/P
19 Production	Quantitative	Qualitative	
Homéostasie globale			
20 Symbioses internes	Peu développées	Développées	
21 Conservation des nutriments	Faible	Bonne	FCI
22 Stabilité (résistance aux perturbations externes)	Faible	Bonne	'Overhead'
23 Entropie	Elevée	Faible	R/B
24 Information	Faible	Elevée	I

D'après Baird *et al.* (1991), la faible valeur de FCI indique que le système n'est pas stressé. On rencontre pourtant de très faibles valeurs de cet indice pour des systèmes d'upwellings qui sont soumis à un stress physique très important (Baird *et al.*, 1991). Les auteurs font la différence entre les causes de stress et leur incidence sur le recyclage. Le stress hydrologique des upwellings et des estuaires se distingue du stress chimique et physique dû aux pollutions et aux agressions du point de vue de la fréquence et de la durée de la perturbation. Cependant, dans les estuaires, la cause de stress peut

provenir des contraintes environnementales particulièrement structurantes et des pressions anthropiques très présentes. Les fluctuations saisonnières de débit, de température et de salinité, les variations de hauteur d'eau ou la turbidité sont autant de conditions extrêmes auxquelles doivent s'adapter les communautés écologiques. De cette adaptation dépend la stabilité du système. Elle se mesure à travers l'ascendance et la capacité de développement du système. L'"Overhead" du système, que l'on peut assimiler à sa marge de manœuvre relative (cf. 5.3.2.5), est importante dans le cas de la Gironde. Sa capacité de réaction aux perturbations extérieures est donc potentiellement élevée. On pourrait qualifier le système de réactif voire de résilient. Le degré d'organisation actuel du système semble pouvoir être conservé. En même temps, le principal élément structurant du réseau trophique est le flux de MO en provenance de l'amont. C'est lui qui stabilise le système. Dans l'hypothèse proposée, la valeur de ce flux est largement excédentaire. Si la permanence de ce flux est assurée, la faible valeur de l'ascendance relative interne n'est pas alarmante quant à la capacité d'organisation du système. Il en ressort que, comme dans les autres estuaires mais peut être plus qu'ailleurs, la stabilité du système dépend de sa capacité à s'adapter aux contraintes du milieu. Malgré un stress potentiel important, ces systèmes sont en mesure de faire face en maintenant une complexité suffisante. Cette complexité reste limitée et son succès repose en large partie sur la reproductibilité de la structure trophique d'une année sur l'autre (cf. chapitre précédent).

La plupart des composantes de l'écosystème sont toujours présentes dans ou à proximité du système. On pourrait estimer qu'il existe un fonctionnement de base tout au long de l'année, essentiellement benthique dont l'origine des flux serait principalement détritique. Lorsque les conditions deviennent plus favorables à la production primaire, à l'entrée et à l'activité des espèces marines, l'organisation du réseau trophique prend une autre dimension et s'élargit vers le haut, vers les niveaux trophiques supérieurs. Les causes de stress hydrologiques agissent sur les compartiments supérieurs. Malgré cela, la valeur du recyclage global reste faible contrairement aux hypothèses formulées par Baird *et al.* (1991). La notion de maturité fait référence à la configuration et à la structure des interactions trophiques plutôt qu'à la présence de composantes individuelles (groupes écologiques, espèces...) à un instant donné. La maturité, dans le cadre des écosystèmes soumis à d'importantes fluctuations du milieu tels que les estuaires ou les upwellings, est autant synonyme de potentialité d'organisation du système que d'une complexité avérée et constante dans le temps.

On commence là à aborder des notions de dynamique. La modélisation à l'état stable et à l'échelle annuelle est en partie justifiée, on l'a vu, par la bonne reproductibilité annuelle des processus. Pourtant, si l'on aborde les notions d'adaptation aux contraintes du milieu, l'aspect temporel entre en ligne de compte. Sans aborder les processus dynamiques qui régissent la succession des étapes dans le cycle annuel du système qui devront faire l'objet d'une autre étude, il s'agit quand même de tenir compte de la saisonnalité de la production lorsqu'une question comme celle de la capacité trophique du milieu est abordée. Les présents résultats tendent à suggérer que la capacité trophique de l'estuaire de la Gironde n'est pas limitée en ceci qu'elle repose en large partie sur les flux de MO en provenance du BV et que les maillons méio et macrobenthiques ne paraissent pas exploités au maximum par le reste des composantes du système. Dans cette hypothèse, seules les contraintes, essentiellement hydrodynamiques, empêchent le système d'évoluer vers une organisation plus complexe et un stade de maturité plus avancé en empêchant certains groupes écologiques d'être présents dans le milieu. Pourtant, on ne peut pas négliger d'éventuels effets 'bottle neck'. La production de ressources trophiques est astreinte à un rythme saisonnier (cf chapitre 4), tout comme l'arrivée de MO en provenance du bassin versant est régie par l'hydrodynamisme fluvial. Si, au total, sur l'année, la ressource n'est pas limitante, elle peut l'être à certains moments (période hivernale, étiage, sécheresse...). Ce pourrait être notamment le cas pour la production primaire et secondaire dont les pics successifs sont limités dans le temps. Tout est donc affaire de co-occurrence spatio-temporelle

entre la ressource et les espèces qui l'exploitent. L'omnivorie des différents groupes trophiques est faible. C'est en particulier vrai pour les poissons « d'été » (cf. chapitre précédent), plutôt planctonophages. Ils sont donc inféodés à cette ressource qu'ils ne peuvent exploiter dans l'estuaire qu'à certaines périodes de l'année. D'après les résultats du modèle, la ressource phyto et zooplanctonique est plus limitante (**EE** élevées) que la ressource d'origine benthique qui elle est exploitée tout au long de l'année par des espèces « d'hiver ». La variation saisonnière de la capacité trophique du milieu conditionne le type de faune ichtyologique présente dans l'estuaire et structure fortement les assemblages. Par conséquent, elle limite véritablement la capacité d'accueil.

Cela se traduit par une répartition différentielle des flux selon les saisons (Figure 61). Le flux amont de MO est légèrement compensé par un flux aval en été de phytoplancton et d'espèces piscicoles. D'un point de vue quantitatif, l'influence amont est nettement supérieure à l'influence aval, en hiver comme en été.

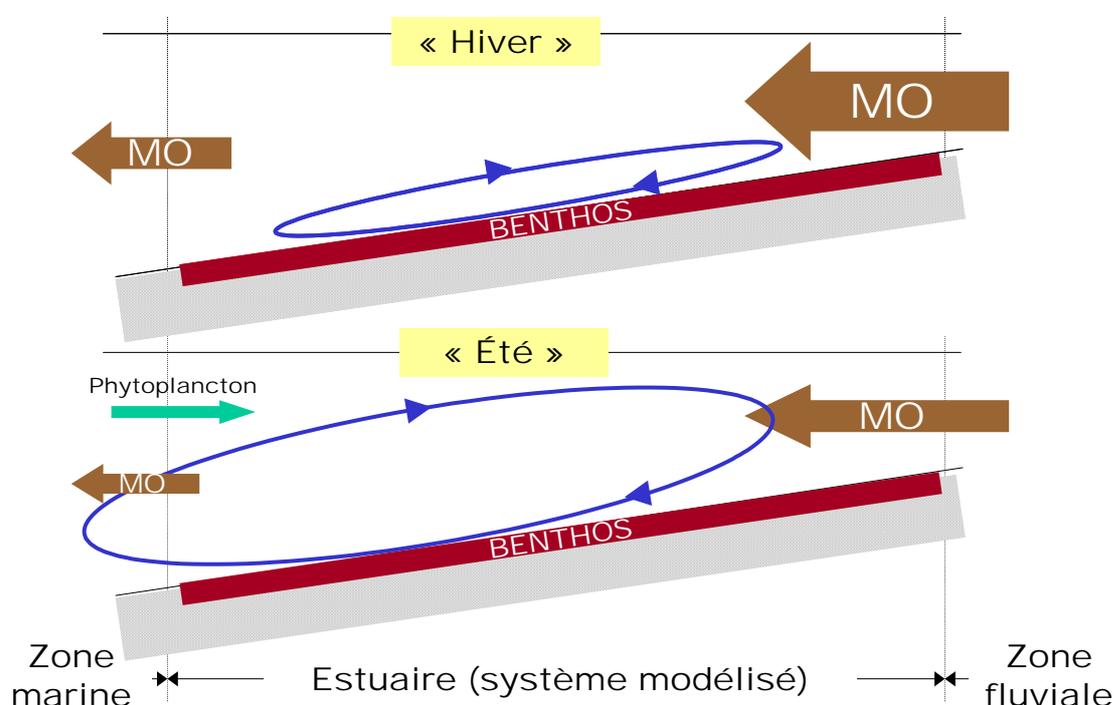


Figure 61. Représentation schématique de la répartition différentielle des flux selon les saisons.

Ainsi, l'œil de l'ichtyologiste perçoit les communautés piscicoles estuariennes comme des communautés à dominantes marines. A l'inverse, d'un point de vue énergétique et trophique, l'estuaire est totalement sous influence fluviale. L'état écologique de l'écosystème dépend de la quantité et de la qualité des apports du bassin versant auquel il est donc extrêmement lié.

Le regard que l'on porte sur la place du compartiment poisson dans l'écosystème est éminemment subjectif. En l'occurrence, celui-ci a été beaucoup plus détaillé dans la présente analyse que le reste des groupes écologiques. En terme de flux, l'ichtyocénose est concernée par à peine 0,12 % de la somme totale des flux et 0,59 % de la somme des flux des compartiments vivants. Autant dire que sa place dans l'écosystème est plutôt d'ordre qualitatif. 48 % des flux générés par les poissons sont dus au

seul compartiment **Gobies** et si on excepte les **Mulets** et la **Civelle**, les compartiments ichtyofaunistiques sont exclusivement situés dans la partie supérieure de la pyramide trophique. Les poissons, auxquels on peut ajouter les **crevettes**, « bonifient » la matière organique en la rendant exploitable pour l'homme.

On peut donc enfin se poser la question du type de contrôle qui s'exerce sur l'écosystème. Est-il de type 'top-down' ou 'bottom-up' ? Certes, il est un peu incongru de considérer cette notion complètement dynamique à partir des résultats issus d'une modélisation à l'état stable mais quelques indices permettent d'apporter des éléments de discussion. La remarque ci-dessus sur la place des poissons (et plus généralement des groupes de niveaux trophiques élevés) dans le réseau tend à plaider pour un contrôle de type 'bottom-up'. D'autant que le flux de MO d'origine fluviale qui stabilise le système n'est pas sensible aux perturbations venant des autres éléments du système. Les détritiques, quant à eux, ont un impact positif sur la plupart des autres compartiments. Les interfaces avec cette composante détritiques que peuvent constituer le **Meiobenthos**, le **Macrobenthos** ou les **Crevettes** ne sont pas exploités au maximum et on peut supposer que la pression de prédation pourrait être augmentée. Dans le même temps, il est difficile d'imaginer ce qu'il adviendrait si l'abondance de ce type de ressources venait à diminuer de manière drastique. Compte-tenu de leurs interactions avec l'ensemble des autres compartiments et de la somme de leurs impacts positifs ou négatifs, il est probable que cela désorganiserait profondément le système. A l'inverse, comme cela a déjà été noté plus haut, l'impact de la centrale et de la pêcherie est loin d'être négligeable et il est aussi probable que des changements concernant ces compartiments engendreraient des remaniements de grande ampleur. Cette dernière constatation suggère un contrôle plutôt de type 'top-down'. La plupart des écosystèmes basés en plus ou moins grande partie sur l'exploitation des détritiques sont contrôlés par les « donneurs » (Polis & Strong, 1996) sauf dans le cas d'écosystèmes dans lesquels les niveaux trophiques supérieurs peuvent interférer directement et de façon relativement substantielle sur la composante détritique à travers les décomposeurs ou les éléments en décomposition (Ruetz *et al.*, 2002). Cela n'est pas le cas dans l'estuaire de la Gironde et au final, il semblerait donc que le contrôle soit de type 'bottom-up'. Qu'en est-il réellement ? Seule une étude dynamique, via le module ECOSIM par exemple, pourrait permettre de réellement trancher.

5.7.3 Perspectives à envisager

Comme cela a été montré tout au long de ce chapitre, les limites du modèle sont essentiellement de trois ordres : (1) les nombreuses approximations, (2) le manque de validation et (2) l'hypothèse de l'état stable.

Les deux premiers problèmes se rejoignent. Ils concernent la fiabilité du modèle, sa crédibilité. Ils doivent être traités conjointement mais de façon distincte. Le premier en appelle à la quantité et à la qualité des données disponibles. La démarche présentée a permis de faire le point sur les connaissances autour de l'écosystème estuarien de la Gironde et a montré leurs limites. En particulier, un certain nombre de compartiments n'ont pas pu être pris en compte. On pense notamment à certains décapodes et surtout aux isopodes et aux amphipodes. Aucun des partenaires, aucune des équipes concernées ne suit ces groupes qui ont pourtant, probablement, un rôle important dans le fonctionnement du système. Les approches écosystémiques sont aujourd'hui encensées par les communautés scientifiques, quel que soit leur domaine de prédilection. Il est donc nécessaire de

s'assurer que l'ensemble des composantes de l'écosystème est considéré. D'autres groupes écologiques sont mal connus. Ainsi, il est probable que les connaissances sont lacunaires sur les producteurs primaires benthiques qui, si l'on en croit les études sur les autres estuaires, sont une source de production fondamentale dans la structure du réseau trophique. Là encore, une amélioration des connaissances est nécessaire. Concernant les poissons, la qualité des données est parfois décevante pour un groupe aussi bien étudié. S'il est admis que des analyses trophiques globales du type ECOPATH peuvent s'avérer des outils pertinents dans l'étude des écosystèmes comme cela est suggéré dans ce travail, il sera indispensable de collecter plus de données ou de disposer de plus de points de comparaisons. En particulier, il pourrait être très utile de disposer d'études halieutiques plus poussées aboutissant à des estimations de stock ou de flux. Des études sont en cours et d'autres études viendront renforcer nos connaissances sur les divers maillons trophiques. Nous proposons que ce modèle continue à en faire la synthèse et à les intégrer au fur et à mesure car là se situe son réel point fort : proposer des hypothèses de fonctionnement compte-tenu des connaissances disponibles. Ces hypothèses doivent être interprétées, discutées, débattues et le modèle peut tout à fait servir de base de travail pour les futurs développements de l'approche écosystémique au niveau de l'estuaire de la Gironde.

Il gagnera cependant réellement en pertinence si une démarche de validation peut être entreprise. Elle le sera à moitié si les données et la compréhension du système s'améliorent. La seconde moitié sera plus difficile à atteindre. Comment vérifier l'ascendance, le taux de recyclage ou production réelle ? Ce défi ne concerne pas exclusivement cette approche ECOPATH mais aussi toutes les approches structures – fonctions ; approches qui sont au cœur des préoccupations scientifiques au travers notamment des appels d'offres du Programme National sur l'Environnement Côtier (PNEC) par exemple.

Afin de l'améliorer, il serait intéressant de compléter le modèle en utilisant une démarche d'analyse inverse plus classique dans lequel on essaierait de caractériser explicitement les échanges avec l'extérieur du système, et en particulier les flux de poissons. Cela permettrait, dans un premier temps, de mieux contourner l'hypothèse de l'état stable dont semble parfois si éloigné le système estuarien. Mais les véritables perspectives qui méritent d'être explorées en terme de modélisation du réseau trophique concernent l'intégration du temps. Les premiers résultats ont permis d'aborder quelques points de la dynamique du système et de fournir quelques éléments de prospective. Ces aspects doivent être approfondis pour mieux comprendre le fonctionnement de l'écosystème. Plusieurs niveaux d'appréhension peuvent être envisagés. On peut imaginer décliner un modèle à l'état stable par saison. Cela implique d'adapter les valeurs des différents paramètres en fonction des saisons ce qui n'est pas chose aisée tant il est déjà difficile d'obtenir une donnée globale. En réalité, en première approximation, on pourrait simplement re-paramétrer le modèle en n'y incluant que les compartiments présents à une saison donnée. En toute rigueur il faudrait travailler à la cohérence entre les saisons successives (Christensen *et al.*, 2000) mais il n'est pas forcément nécessaire de s'y astreindre pour une première étape. L'utilisation du modèle ECOSIM peut s'avérer intéressante car sa logique suit celle d'ECOPATH. Mais comme lui, ce module nécessite une paramétrisation importante parfois difficile à mettre en œuvre (Le Pape & Fontenelle, 2001). Le principal inconvénient du module ECOSIM reste qu'il n'est pas véritablement un modèle dynamique. Il permet surtout de travailler sur les temps de transition entre 2 états stables. En ceci il constituerait une étape supplémentaire après la déclinaison du modèle annuel en modèles saisonniers.

D'autres modèles pourraient aussi être testés incluant ou non les aspects spatiaux ou temporels. Tous seraient sans doute sujet à caution et objectivement critiquables. Il n'en reste pas moins qu'ils

fourniraient, comme le présent modèle, des hypothèses de fonctionnement plus ou moins pertinentes, plus ou moins recevables mais qui auraient le mérite d'exister. La démarche de modélisation trophique paraît une démarche indispensable afin de mieux comprendre le fonctionnement de l'écosystème, la dynamique des communautés qui le composent et d'explorer, éventuellement l'impact de modifications majeures du milieu sur l'écosystème.

Remerciements

Ce travail constitue avant tout un exercice de synthèse des connaissances auprès de différentes équipes et de différents experts. Je tiens donc à remercier ici les personnes qui, de près ou de loin, ont contribué à cette étude par leurs conseils, leurs connaissances, en me fournissant des données ou des références bibliographiques. Je pense à Messieurs Sautour (LOB), Girardin, Elie et Lepage (Cemagref) pour leurs précieux conseils, à Messieurs Castelnaud et Beaulaton (Cemagref) pour leurs données de captures et à Monsieur Bachelet (LOB) pour ses données concernant la faune benthique. Enfin, je tiens tout particulièrement à remercier Valérie David (LOB) sans qui ce travail n'aurait sans doute pas été possible.

*« L'intuition, c'est l'intelligence prise en excès de vitesse »
Albert Einstein*



**SYNTHESE ET
CONCLUSION**

CHAPITRE 6 - SYNTHÈSE ET CONCLUSION

6.1 L'art délicat de la conclusion

Conclure un mémoire de thèse est un art particulièrement délicat. Techniquement, il s'agit généralement de reprendre les questions posées en introduction et de montrer comment le travail présenté permet d'y répondre (au moins partiellement), quels sont les « bémols » que l'on peut entrevoir et les perspectives que l'on peut proposer. Fondamentalement, il s'agit de mettre un point final à un travail forcément inachevé, à un moment, celui de la rédaction définitive, où l'on est pourtant le mieux à-même d'en entrevoir l'intérêt, les applications, les moyens de l'améliorer. A un moment même où, parfois, on se dit que, si c'était à refaire, on ne referait sans doute pas exactement comme ça.

Mais, puisque c'est la règle et puisque « il faut bien conclure un jour » (mon directeur de thèse, com. pers.) alors, inévitablement, le présent chapitre se risquera à ce périlleux exercice dialectique. Il tâchera donc, dans un premier temps, de tirer les enseignements de la présente étude en terme de fonctionnement des communautés ichthyologiques, de l'écosystème estuarien de la Gironde voire des écosystèmes estuariens en général. Puis, quelques éléments de réponses seront apportés aux questions de recherche finalisée posées par la DCE et par les gestionnaires des milieux estuariens dans leur ensemble. Enfin, on s'attachera à proposer des perspectives de recherches et à poser les questions soulevées par les résultats présentés dans ce manuscrit. Ce dernier exercice est particulier et un peu frustrant pour le thésard (« voilà tout ce que je n'ai pas pu faire et tout ce qu'il reste à faire... »). En même temps, il le motive et le rend aussi, quelque part, satisfait d'être actif à la construction de son domaine de recherche.

Les thèses, ont en effet ceci de remarquable qu'elles commencent par des questions et finissent ... par des questions ! Autant dire que l'on se situe quelque part entre l'aphorisme de Socrate⁸ et peut être le bon mot de De Gaulle⁹. Quoi qu'il en soit, une chose est sûre : conclure une thèse n'est jamais réellement satisfaisant pour l'auteur tant est présent l'amer sentiment d'inachevé. Percevons alors la conclusion comme un jalon qui aurait le mérite d'exister et, pour nous, comme l'occasion de formuler des hypothèses fonctionnelles, dans une vision presque « popperienne » de la science. Percevons-la comme un point de départ.

Le but du paragraphe suivant n'est pas de reprendre dans le détail les résultats qui sont présentés et discutés dans chacun des chapitres mais d'insister sur quelques points importants de démarche, de méthode et sur les enseignements à tirer de cette étude.

⁸ « tout ce que je sais c'est que je ne sais rien »

⁹ « des chercheurs qui cherchent, on en trouve mais des chercheurs qui trouvent, on en cherche ! »

6.2 Retour sur les principaux résultats

6.2.1 Contexte de l'étude

Le sujet de thèse à l'origine de ce manuscrit s'intitulait : « Analyse spatio-temporelle des cortèges ichtyologiques fréquentant l'estuaire de la Gironde - établissement d'une situation de référence en vue d'identifier les anomalies de fonctionnement ». Le décor était planté. Evidemment, quelques années de travail sont bien loin d'avoir épuisé ce vaste sujet, notamment dans son aspect finalisé. Celui-ci a donc été recentré mais aussi élargi. C'est vers l'étude de la structuration-type, à l'échelle annuelle, des cortèges ichtyologiques de l'estuaire de la Gironde que le présent travail s'est principalement focalisé (Chapitres 3 & 4). Mais, dans le même temps, une démarche à l'échelle de l'écosystème dans son ensemble a été entreprise (Chapitre 5). L'objectif, *in fine*, était de pouvoir présenter des comparaisons et des généralisations à d'autres systèmes estuariens à partir des résultats obtenus sur l'estuaire de la Gironde pris comme référence.

D'un point de vue pratique, l'ambition de ce travail était de proposer une démarche à l'échelle de la communauté au moyen des données d'échantillonnage disponibles. De ce côté-là, le contrat semble avoir été rempli. Et, **finalement**, il ressort que, d'un point de vue général, **les travaux présentés dans ce manuscrit se caractérisent autant par une mise en avant de la contribution méthodologique que par les résultats intrinsèques qu'ils apportent**. Ainsi, on s'est attaché à proposer différentes manières d'aborder le problème, différents angles d'approche, différents regards, différentes échelles d'observation et d'intégration des niveaux de complexité.

Les principales contributions de cette thèse s'articulent autour de 3 axes : choix des échelles d'observation, choix des techniques d'analyse de données et proposition d'une approche du fonctionnement du système étudié.

6.2.2 Les échelles d'étude choisies

Le choix de l'échelle d'étude se raisonne en fonction de la question posée. Dans le chapitre 1, nous avons souligné la façon dont le contexte scientifique (généralisation des approches à l'échelle de la communauté) et la demande des acteurs de la gestion (DCE) ont justifié le choix d'une approche relativement agrégée. La plupart des questions actuelles se situent, en effet, à l'échelle du milieu (questions de gestion) et de l'écosystème (questions scientifiques). Ce travail y répond en utilisant une démarche hiérarchique.

Elle se traduit, en premier lieu, par le choix des cortèges ichtyologiques comme élément représentatif du fonctionnement du système dans son ensemble. Le chapitre 1 reprend les divers éléments qui amènent à considérer particulièrement ce groupe faunistique et à effectuer ce postulat. Les résultats de ce travail de thèse confirment tout d'abord que la dimension de l'assemblage est une échelle d'étude pertinente en écologie aquatique et en écologie estuarienne en particulier. Ce résultat n'est pas nouveau ; l'histoire de l'écologie des communautés est déjà longue (Barbault, 1992). Notre manière

d'aborder cette dimension se caractérise toutefois par la prise en compte du peuplement dans son ensemble tout en tenant explicitement compte de sa composition spécifique. La plupart du temps, dans la présente étude, les espèces sont d'ailleurs individualisées. Les approches les plus intégratives (ex. indicateurs de diversité) peuvent manquer d'un certain relief limitant ainsi leur dimension explicative. Dans le même temps, une approche peuplement ne se conçoit pas comme une somme d'approches populationnelles. Aussi, il est nécessaire de replacer le peuplement au cœur de l'écosystème.

C'est l'objet du deuxième temps de notre démarche hiérarchique. Une modélisation de la structure trophique globale de l'écosystème a donc été effectuée. Cette étape a permis de changer d'échelle et de passer de la dimension de l'assemblage à celle de l'écosystème. Ce changement d'échelle écologique, avec la prise en compte d'un niveau de complexité supérieur, est effectué en conservant les mêmes dimensions spatiales et temporelles. La modélisation ECOPATH nous conduit, en effet, à formuler une hypothèse d'équilibre de masse à l'échelle annuelle sur l'ensemble de l'estuaire marin (tel que nous l'avons défini au chapitre 2).

Cette démarche en deux temps cadre bien, comme le soulignent Coquillard & Hill (1997), avec l'intérêt, dans une approche écologique à une certaine échelle, de prendre en compte les niveaux d'agrégation immédiatement connexes. Dans notre cas, pour une approche centrée sur le peuplement (de poissons, en l'occurrence), nous avons été amenés à considérer explicitement la dimension de l'espèce et celle de l'écosystème. On montre aussi que l'échelle annuelle est une échelle d'étude pertinente pour appréhender le fonctionnement de l'écosystème dans son ensemble et du sous-système « poisson » en particulier.

6.2.3 Assemblage, peuplement, cortège, communauté...

Assemblage, peuplement, cortège, communauté... Il n'aura pas échappé au lecteur que ces différents termes ont souvent été indifféremment employés tout au long de ce mémoire. Est-ce à dire que nous considérons qu'ils sont équivalents ?

Il existe pourtant quelques différences.

Le terme d'*assemblage* est directement tiré de l'anglais. Il désigne un ensemble plus ou moins organisé d'espèces. C'est le terme le plus neutre. En toute rigueur, *peuplement* et *communauté* ne lui sont pas équivalents et ne sont pas strictement équivalents entre eux (Dajoz, 1975 ; Barbault, 1992). Un *peuplement* (écologie des peuplements) est un ensemble d'individus de plusieurs espèces (populations) - en général du même groupe systématique - qui vivent dans un milieu donné. Il n'est donc pas incohérent de parler du peuplement piscicole de l'estuaire de la Gironde. Encore que, compte-tenu des importantes variations saisonnières de la composition spécifique des assemblages, il n'y a pas un seul peuplement mais plusieurs. Cependant, on peut considérer que l'usage nous autorise à employer ce terme. Le terme de *communauté*, quant à lui, a une acception généralement plus large. Une *communauté* (écologie des communautés) est un ensemble structuré de végétaux et d'animaux supérieurs et inférieurs, de composition floristique et faunistique déterminée, présentant des interrelations et occupant un milieu défini par son homogénéité écologique (à l'échelle considérée) et limité dans le temps et l'espace. Ainsi, on assimile parfois la notion de *communauté* à celle de *biocénose*. Cependant, le terme de *communauté* est souvent utilisé avec une portée plus réduite que ne le prévoit la définition. C'est notamment le cas lorsqu'on lui associe une précision sur le groupe écologique considéré (ex. la communauté ichtyologique du lac de Grand-Lieu). Dans ces cas là, la

notion de *communauté* se rapproche de celle de *peuplement*. A la différence près que la première induit l'existence d'une structure et d'interrelations entre les différentes composantes.

Dans le cas qui nous intéresse ici, il semble donc que l'emploi indifférencié des termes *assemblage*, *peuplement* ou *communauté* ne soit pas réellement sujet à confusions ou contresens. D'autant qu'à ces termes, on a montré, au chapitre 4, qu'il était probablement plus approprié de préférer le terme de *cortèges* qui illustre mieux la dynamique de succession des populations dans l'estuaire.

Ainsi, en conclusion de ce point de sémantique, on considère que, même si en toute rigueur ils ne sont pas équivalents, on peut employer indifféremment l'ensemble de ces termes. On pourrait même ajouter celui d'*ichtyosystème*. L'essentiel reste qu'il n'y ait pas d'ambiguïté sur l'objet d'étude ainsi désigné. L'apport de ce travail concernant ce débat est l'émergence (ou le renforcement) du concept de *cortège* qui convient parfaitement dans le contexte estuarien.

6.2.4 Intérêt des techniques d'analyses multivariées

Afin de bien appréhender la structure, la dynamique et le fonctionnement des systèmes (ou « sous-système ») écologiques tels que nous avons souhaité les étudier, il est nécessaire de mettre en place des démarches avec des méthodes adaptées à la prise en compte de la dynamique des communautés à une échelle spatiale et temporelle adéquate.

L'intérêt des diverses méthodes d'analyses multivariées n'est plus à démontrer dans ce domaine. Chessel (1992) écrit : « L'analyse des données est un langage de description d'objets à plus de trois dimensions. Elle a le statut de l'appareil d'optique. Sa base est mathématique, ce qui donne au moins une définition aux objets en cause. Son objectif premier se dit universel. Elle touche l'écologie de face car un des objets de base y est le groupe d'assemblages d'individus de plusieurs catégories à une date et en un lieu donnés. »

Parmi les diverses méthodes d'analyses multivariées que l'on peut appliquer à l'écologie, les analyses multitableaux présentent, notamment, l'intérêt de permettre de traiter des volumes importants de données tri-dimensionnelles de type variables x temps x espace (Blanc, 2000). Dans les milieux estuariens, compte-tenu de la variabilité de l'environnement abiotique, dégager et examiner la stabilité temporelle des structures spatiales et, de manière orthogonale, la stabilité spatiale des structures temporelles est un enjeu majeur.

L'étude des variations spatiales et temporelles des descripteurs peut déjà représenter, pour certains auteurs, une première approche fonctionnelle de l'écosystème (Blanc, 2000). L'étude de leur stabilité présente un intérêt tout particulier en terme opérationnel. L'analyse STATIS, notamment, représente, selon nous, un moyen puissant d'atteindre la notion de situation de référence (chapitre 4). Certes, cette notion semble assez éloignée de la conception d'état de référence prévue par la DCE mais, de façon rationnelle, on peut raisonnablement penser que la première est un outil intéressant pour atteindre l'autre. Ainsi, le schéma de la dynamique spatio-temporelle des cortèges ichtyologiques de l'estuaire de la Gironde mis en évidence grâce à l'analyse STATIS des tableaux de données d'échantillonnage est présenté comme un modèle du fonctionnement caractéristique de l'ichtyosystème. Selon la terminologie de Legay (1996), un tel modèle appartient probablement à la famille des modèles dialectiques et se situe à mi-chemin entre les modèles dits discursifs et les modèles formels. Le fonctionnement est traité ici en terme de co-occurrence spatio-temporelle des espèces. Le modèle propose ainsi une hypothèse

dynamique et offre une représentation graphique qui « permet de manipuler d'un coup la plus grande information possible » (Chessel, 1992).

Plus encore, c'est dans la seconde étape d'analyse des données (celle de l'ACC) que la fonction de modèle que nous attribuons à l'analyse multivariée prend tout son sens. L'Analyse Canonique des Correspondances peut, en effet, être perçue, sous certaines conditions, comme une « AFC à coordonnées modélisables » (Chessel *et al.*, 1997a). Menée à bout, la réflexion sur les résultats de l'ACC doit ainsi nous permettre d'atteindre, de modéliser et de prédire des notions de niche écologique et de favorabilité de l'habitat. Malheureusement, dans un cadre multispécifique, ces notions sont complexes et difficiles à mettre en exergue et à discuter. Mais surtout, malgré une significativité non remise en cause, le faible pouvoir explicatif de la matrice de variables mésologiques sur les variables écologiques nous a conduit à ne pas approfondir la question en terme de modélisation et de prédiction.

Cet échec relatif nous a amenés à choisir entre : (1) nous pencher sur des méthodes d'analyses susceptibles d'améliorer le degré d'explication de la structure des cortèges par les variables du milieu (ex. méthodes non linéaires, analyses de co-inertie...) ou (2) rechercher des variables du milieu plus « explicatives » voire rechercher des facteurs trophiques (présence-absence ou abondance de proies telles que les copépodes...) susceptibles d'intervenir dans le déterminisme de l'organisation des peuplements, ou enfin (3) mieux considérer la structure trophique de l'écosystème et replacer le compartiment piscicole au sein de celle-ci. Les deux dernières approches ne sont pas indépendantes. Nous avons traité la dernière. Elle a le mérite de permettre un changement d'échelle du peuplement vers l'écosystème. Dans l'idéal, un retour à l'étape précédente en enrichissant la description de l'environnement par des aspects trophiques devra être envisagé.

La démarche de modélisation via les techniques d'analyses multivariées n'a pas été menée à son terme mais elle laisse entrevoir de grandes possibilités, notamment pour la mise en place d'indicateurs de qualité du peuplement. En effet, comme nous l'avons fait au chapitre 4, il est possible de comparer deux jeux de données traités par analyses factorielles. En approfondissant les aspects nécessaires de la mathématique cartésienne, il est même envisageable de pouvoir quantifier les écarts entre une carte factorielle correspondant à une observation ponctuelle et une carte factorielle correspondant à une référence via les coordonnées des descripteurs. Ces descripteurs peuvent être les occurrences ou abondances des espèces elles-mêmes ou des métriques choisies dans le cadre de la construction d'un indice.

6.2.5 Première approche de la relation structure / fonction

La relation structure / fonction sous contraintes environnementales et anthropiques est actuellement au cœur de la recherche en écologie aquatique. On retrouve notamment cette notion dans l'appel d'offre du Programme National sur l'Environnement Côtier (PNEC) sur les eaux littorales et les estuaires. La véritable difficulté dans l'étude de cette relation à l'échelle d'un écosystème est d'avoir une mesure objective de la fonction que l'on étudie. Typiquement, si le fonctionnement de l'écosystème d'intérêt est décrit par rapport aux flux trophiques en son sein, il serait nécessaire de pouvoir mesurer ces flux ou certains de ces flux pour vérifier les hypothèses de fonctionnement. Ces mesures sont particulièrement difficiles à réaliser. Un des moyens de contourner le problème peut être de se satisfaire d'une modélisation cohérente (mais où s'arrête et où commence la cohérence d'un résultat de modélisation ?) de la distribution des flux trophiques à l'intérieur d'un système écologique. Mais là encore, il faudrait pouvoir obtenir quelques données objectives pour confronter les résultats du modèle au réel (Legacy,

1996 ; Coquillard & Hill, 1997). Dans le cas de la modélisation ECOPATH que nous avons développée dans ce travail, la solution n'est pas simple à mettre en œuvre mais le problème n'est pas insoluble. Il pourra s'agir éventuellement de revenir, sous certaines conditions, sur le bilan de MO dans l'estuaire ou sur les biomasses estimées pour les compartiments ichthyologiques.

Quoi qu'il en soit, on peut considérer, dans une certaine mesure, que la démarche employée dans le cadre de cette thèse et que la façon dont nous l'avons structurée ont permis d'aborder successivement la structure des cortèges ichthyofaunistiques et leur fonction au sein de l'écosystème ainsi que le fonctionnement de l'écosystème dans son ensemble. Il manque encore une véritable approche de la dynamique trophique au sein de l'écosystème pour mieux appréhender la teneur de la relation entre structure des peuplements et fonctionnement du système mais espérons que dans les années à venir une telle approche sera développée.

A bien des égards, un des enseignements majeurs suite à l'examen de cette relation concerne la mise en évidence d'une prédominance du compartiment benthique lors des saisons froides et d'un rééquilibrage vers le compartiment pélagique en été et en automne (Chapitre 4). Il existe donc un transfert de biomasse et de flux trophiques dans la colonne d'eau en fonction des saisons. Celui-ci traduit la typicité de la structuration spatio-saisonnière des assemblages ichthyologiques en particulier et de la structure trophique de l'écosystème en général. L'étude de cette dernière mériterait d'être approfondie mais les premiers éléments d'interprétation que l'on peut déduire de nos résultats laissent entrevoir le rôle important du couplage dynamique fort entre benthos et pélagos dans le fonctionnement de l'écosystème. Ceci pourrait constituer un point de départ pertinent pour une meilleure appréhension de la relation structure / fonction dans l'estuaire.

La démarche peut évidemment être appliquée à d'autres systèmes estuariens. Les résultats concernant l'existence d'une structuration spatio-saisonnière forte des assemblages piscicoles sont comparables à certains résultats qui ont été mis en évidence dans d'autres estuaires européens (Elliott & Taylor, 1989 ; Elliott *et al.*, 1990 ; Costa & Elliott, 1991 ; Pomfret *et al.*, 1991 ; Rebelo, 1992 ; Hamerlynck & Hostens, 1994 ; Mees *et al.*, 1995 ; Thiel *et al.*, 1995 ; Maes *et al.*, 1998) avec des méthodes plus ou moins similaires. Le facteur saisonnier ne se traduit pas par les mêmes variations dans la structure des cortèges selon le lieu géographique. Ainsi, des prédateurs pélagiques et démersaux (mais en tout cas mobiles) tels que la morue ou le merlan interviennent dans les estuaires nord-européens en hiver dans un rôle quasiment symétrique à celui que remplissent le maigre ou le bar en été dans les estuaires du sud de l'Europe. D'autres types de variations saisonnières peuvent se rencontrer dans des estuaires un peu moins tempérés en Australie (Roy *et al.*, 2001), en Nouvelle Zélande (Deegan *et al.*, 1997) ou en Afrique (Whitfield, 1983 ; Baran, 1995). Mais ce qu'il est nécessaire de remarquer c'est que ces variations reflètent non seulement (mais c'est trivial) l'utilisation de l'estuaire par l'ichtyofaune mais surtout le fonctionnement global de l'écosystème ainsi que, probablement, sa qualité. Ce fonctionnement global de l'écosystème a été approché dans ce travail via une modélisation ECOPATH de la structure trophique à l'échelle annuelle. Il nous a semblé que cette démarche était nécessaire bien que non suffisante. Pourtant, il existe assez peu d'études de ce niveau concernant les estuaires européens. La littérature nord-américaine présente quelques cas d'études aux Etats-Unis mais ils concernent essentiellement des baies (Baird *et al.*, 1991 ; Baird & Ulanowicz, 1993 ; Monaco & Ulanowicz, 1997) dont le fonctionnement, bien que comparable, n'est pas tout à fait similaire au fonctionnement d'un estuaire macrotidal tempéré de plaine côtière. Toutefois, il semble qu'il soit possible de mettre en évidence certaines caractéristiques de fonctionnement propres aux systèmes écologiques estuariens. Parmi elles, ce sont surtout la large part accordée à l'hétérotrophie et la haute adaptation aux contraintes du milieu qui prédominent.

Enfin, dans cette optique générale et concernant la démarche appliquée, on retiendra la phrase de Maury (1998) sur la nécessité « d'apprendre à raisonner des échelles locales aux échelles globales et réciproquement. En cherchant à articuler les échelles globales et locales ; une représentation hiérarchique des écosystèmes est un moyen d'aller dans cette direction ». Cette réflexion sur la spatialisation des échelles d'études, nous proposons de la décliner sur la nécessité de la mise en œuvre à diverses échelles écologiques des études en adoptant, de ce point de vue là aussi, une approche hiérarchique.

L'ensemble de ces résultats en terme de structure, de fonctionnement et de lien entre les deux, dont certains peuvent paraître relativement amont, peuvent se décliner vers des objectifs plus finalisés.

6.3 Avis et recommandations en matière de suivi et de gestion

Le contexte actuel en matière de gestion est particulièrement structurant pour la recherche en écologie aquatique. C'est notamment vrai en ce qui concerne la mise en place de la DCE. Les questions se situent clairement aujourd'hui à l'échelle du milieu et se posent en terme de suivi, d'échantillonnage et, *in fine*, de gestion. Nous proposons, dans le cadre de cette conclusion générale, de montrer comment les différents éléments discutés dans cette thèse peuvent permettre d'émettre des avis et des recommandations en matière de gestion (au sens large).

6.3.1 En matière de suivi

6.3.1.1 Mise au point d'un indice « poissons »

La littérature regorge de propositions d'indices synthétiques susceptibles d'être utilisés pour évaluer la qualité d'une population, d'un peuplement ou d'un écosystème. Peu ont été développés pour le suivi de l'état des peuplements ichthyologiques estuariens. Parmi eux, deux exemples sont cités dans l'article : *Fishes as indicators of environmental and ecological changes within estuaries: a review of progress and some suggestions for the future* de Whitfield et Elliott (2002). Ce sont les travaux de Ramm sur un *Community Degradation Index* (CDI) (Ramm, 1988, 1990 ; Whitfield, 1996) et les travaux de Deegan *et al.* (1997) sur un *Estuarine Biotic Integrity Index* (EBI), un indice composite adapté aux estuaires. Ces deux indices sont de bons exemples de la diversité qui existe en la matière. Le premier repose sur la comparaison entre une richesse spécifique observée et une richesse spécifique potentielle. Cette dernière correspond au maximum de richesse spécifique observée dans un estuaire du même type physique. L'EBI est, quant à lui, un indice composite qui prend en compte une dizaine de métriques reposant en partie sur la notion de guildes (ex. nombre d'espèces benthiques, nombre d'espèces utilisant l'estuaire comme nurserie...).

Le chapitre 3 de cette thèse a montré tout l'intérêt du concept de guildes comme première approche fonctionnelle du milieu et son efficacité dans les comparaisons multisites. C'est pourquoi, il nous semble particulièrement pertinent de bâtir un indice poisson basé sur ce type d'approche.

A ce jour, les travaux sont encore en cours pour construire un indicateur « poissons » répondant au cahier des charges fixé par la DCE. Plusieurs propositions sont à l'étude au niveau européen. Elles sont

toutes organisées autour de l'utilisation d'un ensemble de métriques à l'image de ce qui est proposé dans le cadre de l'EBI (Coates *et al.*, 2003 ; Borja *et al.*, 2004). Dans le cadre du groupe de travail européen COAST en charge de ces réflexions et compte tenu des présents résultats, il nous semble que cette optique est la bonne. De nombreux exemples dans le domaine marin illustrent l'insuffisance, en général, de l'étude de la seule diversité spécifique pour diagnostiquer l'état de santé d'un écosystème (Gascuel & Menard, 1997 ; Heip *et al.*, 1998 ; Lobry *et al.*, 2003a) et suggèrent de la compléter par des informations sur le fonctionnement écologique du système. Ces informations peuvent être apportées de façon intégrée mais néanmoins pertinente en considérant certains aspects fonctionnels des groupes écologiques présents, comme nous l'avons fait au chapitre 1 en utilisant un découpage en guildes écotrophiques.

D'un point de vue technique, comme nous l'avons évoqué plus haut, il est possible d'utiliser des techniques d'analyses factorielles pour manipuler les différentes métriques des indices. Plusieurs métriques devront être testées dans une démarche de validation multisites afin de mieux appréhender la variabilité des structures sous différentes contraintes géographiques. Mais, il semble que certaines d'entre elles présentent un intérêt tout particulier. Ainsi, il existe un consensus assez général autour de l'utilisation de certaines guildes telles que :

- Les espèces benthiques. Elles sont réputées pour être de bons indicateurs de pollutions.
- Les espèces qui utilisent l'estuaire comme zone de nurserie. Elles sont représentatives de cette fonction essentielle des estuaires et, à ce titre, indicatrices d'une certaine qualité de l'habitat. Elles peuvent être de différents types : euryhalines d'origine marine ou amphihalines.
- Les espèces résidentes. Elles sont les mieux adaptées au milieu et enregistrent les stress sur une plus longue période.
- Les espèces amphihalines. Elles sont parmi les plus sensibles à la qualité chimique de l'eau, à la qualité physique et, en particulier, à la connectivité de l'habitat.
- Les espèces piscivores. Leur position dans le réseau trophique leur permet d'intégrer un large signal provenant de l'ensemble du système. En outre, on formule généralement l'hypothèse que les systèmes dégradés contiennent assez peu d'espèces appartenant à des niveaux trophiques élevés et d'espèces piscivores en particulier (Coates *et al.*, 2003).

A la lumière des différents résultats apportés dans les différents chapitres de ce mémoire, il nous paraît intéressant de réfléchir à la prise en compte de critères supplémentaires.

L'évolution du nombre et de la proportion d'espèces rares pourrait éventuellement être un indicateur de la qualité du peuplement. En effet, une évolution de cette métrique pourrait être synonyme d'une modification de l'habitat rendant certaines espèces plus rares ou au contraire d'autres plus fréquentes. Ainsi, par exemple, l'apparition d'espèces telles que les ombrines (encore rares dans la Gironde), concomitante avec l'augmentation de fréquence de la sole sénégalaise et du maigre et avec la diminution de fréquence d'espèces telles que l'éperlan est sans doute révélatrice d'une élévation de la température de l'eau de l'estuaire. Ce changement semble d'ailleurs effectif depuis un certain nombre d'années (Pronier & Rochard, 1998).

Certaines espèces pourraient être utilisées en tant qu'espèces indicatrices. On pourrait citer l'éperlan ou le flet. Si le flet fait partie des espèces pour lesquelles un consensus se dégage (en tant qu'espèce permanente, benthique et invertivore), l'éperlan ne peut être utilisé au sud de l'estuaire de la Gironde. C'est donc son rôle indicateur qu'il faut prendre en compte et déterminer l'équivalent dans les autres estuaires.

Enfin, ce travail de thèse a contribué à mettre en évidence l'importance du couplage benthos-pélagos dans la dynamique du système et il a évoqué le rôle possiblement limitant des copépodes dans les transferts trophiques. Ces deux aspects (probablement liés) méritent d'être pris en compte dans une démarche de suivi. Ainsi conviendrait-il de mettre en avant des proportions d'espèces pélagiques ou zooplanctonophages par exemple. Malheureusement, on l'a vu, et c'est particulièrement vrai pour les espèces pélagiques, le suivi de ces guildes est loin d'être indépendant des techniques d'échantillonnage utilisées.

6.3.1.2 Echantillonnage

Il est évidemment indispensable de faire correspondre les protocoles d'échantillonnages avec les objectifs de suivi que l'on se fixe et, en particulier, avec les métriques choisies dans la mise en place de l'indicateur du suivi du système ou du peuplement. Dans le cadre des cortèges ichtyofaunistiques, le chapitre 3 a identifié un certain nombre de biais possibles. Aujourd'hui, il est nécessaire d'effectuer des propositions au niveau de la période d'échantillonnage, de la fréquence et de l'engin. Nous reprenons et complétons ici les préconisations effectuées dans un document établi par le Cemagref à la demande du groupe de travail DCE Eaux Littorales (Lepage & Girardin, 2004).

Il est nécessaire que l'échantillonnage permette d'obtenir une image fidèle de la richesse spécifique. Cela implique, en terme de période, d'effectuer l'échantillonnage à une période de l'année où la richesse est maximale. Cette période dépend évidemment du type d'échantillonnage effectué et de la catégorie de peuplement visée (grande faune, petite faune, écophases larvaires, post-larvaires, juvéniles...). Concernant la grande faune, le chapitre 4 suggère les mois d'automne entre septembre et novembre (Figure 62).

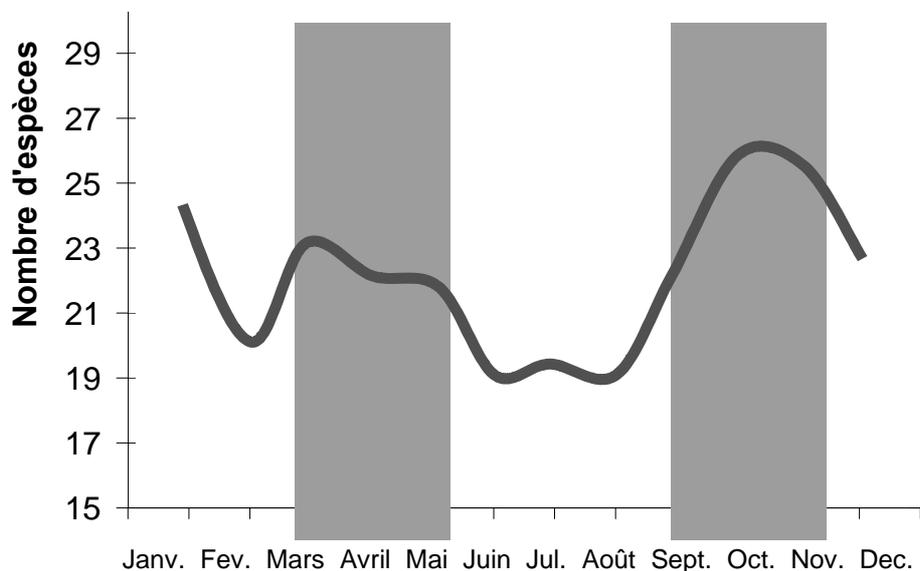


Figure 62. Schéma représentant l'évolution annuelle de la richesse spécifique estimée après ré-échantillonnage d'après les données CHALUT (pour les détails voir chapitre 4). La période de richesse spécifique maximale est située entre septembre et novembre.

Compte-tenu des hypothèses de fonctionnement formulée dans le chapitre 4, ces périodes sont aussi des périodes intéressantes pour la petite faune.

La guidance Monitoring préconise de faire les échantillonnages à deux périodes de l'année pour les contrôles de surveillance dans le cadre de la DCE. Dans ce contexte, le printemps (mars-mai) semble un complément intéressant de la période automnale. En effet, la richesse spécifique est assez élevée mais surtout, cette période est primordiale dans le fonctionnement de l'écosystème ; elle correspond au moment du transfert des flux dans la colonne d'eau qui a été évoqué plus haut.

Lepage et Girardin (2004) précisent que « dans le cas d'étude de communautés piscicoles, il est nécessaire de privilégier des engins ayant un large spectre de sélectivité pour couvrir autant que possible une large gamme de tailles et d'espèces ». Parmi les engins les plus fréquemment évoqués, on trouve le chalut de fond à grande ouverture verticale et le chalut à perche (Elie & Marchand, 1983 ; Ramm, 1988 ; Deegan *et al.*, 1997 ; Rochard *et al.*, 1997). Le chapitre 3 a montré et discuté tout l'intérêt du chalut à grande ouverture qui permet d'échantillonner une gamme de tailles et d'espèces étendue. Il permet notamment de prendre en compte une partie des espèces pélagiques dont on a vu l'importance en terme de fonctionnement. Cependant, les grandes dimensions de cet engin et la puissance de traction importante qu'il requiert limitent son utilisation aux grands estuaires type Seine, Loire ou Gironde (Lepage & Girardin, 2004). Le chalut à perche apparaît alors comme une alternative pertinente en terme de représentativité de la faune échantillonnée et son encombrement devrait faciliter son emploi dans des estuaires plus modestes. Malheureusement, la capturabilité des espèces pélagiques est plus limitée avec cet engin qu'avec son homologue à large ouverture verticale. On pourrait alors envisager d'utiliser un engin complémentaire tel qu'un haveneau de surface.

Le problème de l'effort de pêche minimal à mettre en place est toujours délicat dans l'échantillonnage des peuplements piscicoles. Il l'est probablement encore plus dans un contexte estuarien car la composition spécifique des cortèges ichtyologiques est particulièrement fluctuante et ceux-ci sont essentiellement constitués d'espèces rares. La rareté d'une espèce étant, évidemment, étroitement liée à l'effort d'échantillonnage mis en place (Frontier, 1983), la véritable question repose sur la place des espèces rares au sein de l'écosystème et surtout au sein de la représentation que l'on souhaite avoir de celui-ci. Cette question n'est pas tranchée mais il est probable qu'il faudra effectuer des prélèvements réguliers le long du gradient de salinité pour avoir une bonne représentativité du peuplement. Le nombre de traits à effectuer est difficile à quantifier. Imaginez qu'une campagne CHALUT classique d'une vingtaine de traits longs de 4 km en moyenne ne parvient à échantillonner que 0,25 % de la surface de l'estuaire ! Des études sont aujourd'hui en cours pour déterminer l'effort de pêche et la fréquence d'échantillonnage nécessaires pour obtenir une image suffisamment représentative du peuplement afin d'en tirer une information sur son état écologique. En partant du principe que le suivi effectué en Gironde est beaucoup plus complet que le type de suivi qui sera réclamé dans le contexte de la Directive, l'étude pourra s'effectuer en « dégradant » de façon progressive les données et en choisissant un critère permettant de caractériser les assemblages piscicoles.

La question de la fréquence est donc, elle aussi, posée. Dans son cadrage actuel, la DCE prévoit un échantillonnage triennal de la faune piscicole. Il est difficile d'imaginer qu'une fréquence aussi lâche, même dans un contexte de suivi, suffira à caractériser correctement l'état de l'ichtyofaune. Il est donc nécessaire de mesurer de façon plus précise la variabilité interannuelle et plus exactement la reproductibilité des patterns de fonctionnement observés.

6.3.2 En matière de gestion du milieu : diagnostic « à dire d'expert »

Dans de nombreux cas, les activités humaines peuvent seulement être suspectées d'avoir un impact potentiel sur les communautés ichtyologiques du fait des interactions fortes entre l'environnement biotique et abiotique. Il est donc particulièrement difficile de quantifier les impacts qu'elles engendrent car les estuaires sont des écosystèmes complexes dans lesquels de nombreuses perturbations naturelles sont induites par des changements naturels hydroclimatiques (Marchand *et al.*, 2002).

Dans ce cadre, le diagnostic « à dire d'experts » fait partie intégrante de la démarche DCE. Aujourd'hui, si l'on devait se prononcer sur l'état des cortèges piscicoles de l'estuaire de la Gironde, le diagnostic serait probablement partagé.

L'ichtyofaune de l'estuaire de la Gironde apparaît, à bien des égards, riche et diversifiée. La plupart des groupes fonctionnels sont présents et certaines populations sensibles fréquentent encore l'estuaire (ex. esturgeon européen). Mais pour combien de temps ? En effet, l'ensemble des observateurs s'accorde à penser que les abondances de poissons, et notamment de poissons amphihalins, connaissent une diminution importante depuis une quinzaine d'années dans la Gironde. Ainsi, l'état écologique du peuplement piscicole girondin est encore probablement moyen, voire bon, en comparaison de la plupart des autres grands estuaires ouest-européens. Cela traduit, entre autres, la persistance des principales fonctions du système. Mais, il reste nécessaire de le surveiller. L'essentiel aujourd'hui est sans doute de préserver la qualité écologique du système. Il faut aussi, toutefois, garder à l'esprit que la qualité de certaines composantes du peuplement estuarien dépend de la qualité de systèmes connexes soit marins, soit fluviaux.

Nous l'avons signalé, le milieu subit aujourd'hui et depuis de nombreuses années, diverses pressions d'origine anthropique susceptibles d'altérer ou d'avoir altéré le fonctionnement de l'écosystème. Parmi elles, deux ont été plus particulièrement évoquées dans le cadre de ce mémoire. Ce sont la pêche professionnelle et le CNPE. Cette thèse ne s'est pas donnée pour objectif principal de traiter de l'influence de ces activités sur le fonctionnement du système ; néanmoins, l'exercice de modélisation ECOPATH nous en a laissé entrevoir quelques aspects. Pêche et Centrale font intégralement partie du système et participent ainsi au pseudo-équilibre atteint (ou postulé). Autant dire qu'avec l'influence qu'elles ont sur l'ensemble des compartiments de l'écosystème, une modification de leur emprise pourrait avoir des conséquences importantes sur le fonctionnement du système dans son ensemble. Le chapitre 5 a, en effet, montré que leur influence s'exerçait à des degrés divers selon les compartiments, à des niveaux trophiques différents en fonction de l'activité et que le jeu des cascades trophiques rendait difficile l'exercice de prospective. Le principe de précaution et la prudence imposeraient donc de veiller à ce que la pression induite par ces deux activités n'augmente pas. Cette préconisation va d'ailleurs dans le sens prévu par la DCE dans un objectif de maintien et de restauration de la qualité des milieux.

Parmi les autres activités humaines qui peuvent avoir un impact sur l'écosystème, signalons le dragage et l'extraction de granulats. Pour diverses raisons, au moment où ce mémoire est rédigé, ces 2 activités se retrouvent au cœur de l'actualité : le dragage car des projets d'études de son influence sur le milieu sont en discussion (Girardin *et al.*, 2001) et l'extraction de granulats car un projet très controversé a été déposé. Nous avons affaire ici à un autre type de pression qui s'exerce non plus sur les populations elles-mêmes mais sur leur habitat. Les résultats de ce travail de thèse ne permettent pas réellement de se prononcer sur l'impact éventuel de ces deux activités sur le fonctionnement global de l'écosystème estuarien. On atteint là les limites objectives de cette étude et on entre dans le domaine de la prospective et des perspectives.

6.4 Prospectives et perspectives

6.4.1 Suggestions pour le futur

La présente conclusion reprend l'essentiel des éléments de réponses que l'on peut apporter aux différentes questions qui ont été déclinées au chapitre 1. Les paragraphes qui précèdent laissent entrevoir quelques perspectives à court et moyen terme. Elles sont directement issues des résultats présentés dans ce manuscrit et visent pour la plupart à les approfondir. Elles ont été présentées et méritent certainement d'être discutées et affinées. Parmi elles, on retiendra par exemple les perspectives qu'offrent les analyses multivariées en tant que modèles, explicatifs voire prédictifs. On soulignera aussi la nécessité d'effectuer des comparaisons multisites, à l'échelle nationale et européenne, afin de mettre en relation typologie des sites et typologie des peuplements et des assemblages. En particulier, nos connaissances restent limitées sur les autres systèmes estuariens français, notamment au niveau de leurs composantes piscicoles. Pourtant, l'habitat estuarien en France représente près de 15 % de l'habitat estuarien total de la région Boréale-Atlantique d'Europe (*ie* entre le Danemark et Gibraltar) (Elliott & Hemingway, 2002). Si, encore une fois, l'estuaire de la Gironde apparaît comme un cas d'étude particulièrement approprié, il est souhaitable qu'il ne reste pas « un terrain de jeu » unique. La démarche comparative entreprise devra être menée en complément d'un approfondissement de l'étude des séries chronologiques qui nous semble indispensable pour la caractérisation de la variabilité interannuelle.

Si les différents résultats acquis dans le présent travail nous semblent pouvoir constituer une base de connaissances solide et un point de départ pertinent pour la construction d'un référentiel de fonctionnement opérationnel et pour les recherches futures dans le domaine, certaines questions se posent encore et d'autres ont émergé.

La question du statut écologique de l'estuaire, et, avec elle, celle de la dépendance des peuplements littoraux vis à vis de ce milieu reste encore ouverte. Compte-tenu des résultats qui soulignent les particularités du système estuarien, nous postulons qu'il s'agit d'un écosystème à part entière. Comme Baran (1995), nous doutons que l'on puisse véritablement considérer les estuaires comme de parfaits écotones. D'un strict point de vue ichtyologique, en effet, la communauté résidente ne présente pas réellement une richesse spécifique supérieure aux écosystèmes adjacents. Quoi qu'il en soit, d'un point de vue fonctionnel, l'estuaire est plus qu'une simple zone de transition entre deux systèmes écologiques et, il est loin de n'être qu'une annexe de la frange littorale. Son fonctionnement semble en effet très spécifique bien qu'il soit très connecté au fonctionnement des écosystèmes marins et fluviaux, à l'aval et à l'amont. Reste la problématique du déterminisme de répartition des assemblages dans les estuaires soulevée dans ce mémoire et à laquelle le chapitre 4 a apporté une solution partielle. Des outils tels que la modélisation déterministe ou la modélisation multi-agents nous paraissent intéressants à mettre œuvre pour explorer l'éventail des réponses possibles à cette question : *les assemblages ichtyologiques estuariens sont-ils plutôt structurés par l'environnement physique ou par la favorabilité trophique du milieu ?*

Se pose alors la question de la capacité trophique réelle du milieu. Nous avons vu qu'à l'état stable, celle-ci ne semblait pas limitée dans la Gironde. Qu'en est-il réellement d'un point de vue dynamique ? On peut se demander s'il n'existe pas des périodes de l'année où certaines ressources s'avèrent limitantes modifiant ainsi la structure des différentes communautés écologiques. Ceci expliquerait, en partie, les variations spatio-saisonnnières de la structure des assemblages ichtyologiques mises en évidence ainsi que la variation saisonnière de la structure trophique globale de l'écosystème suggérée dans le chapitre 5.

Aujourd'hui, on dispose donc d'outils et de méthodes permettant de raisonner à l'échelle de l'écosystème estuarien. La modélisation trophique présentée dans cette thèse en est une illustration. Elle a permis de souligner la capacité des communautés écologiques estuariennes à s'adapter aux contraintes du milieu et, dans une certaine mesure, à optimiser l'utilisation des ressources disponibles. On a alors parlé d'une certaine stabilité du système. Comme Baran (1995), il nous semble important de souligner que la caractérisation de la structure et de la dynamique des systèmes étudiés n'est qu'une première étape et que : « la mise en évidence des mécanismes sous-jacents à la stabilité et à la résilience des peuplements estuariens est un champ d'étude d'importance majeure dans la mesure où il permettrait de mieux assurer le maintien de la diversité (diversité spécifique, diversité fonctionnelle, donc diversité de la ressource) face aux modifications à court terme d'un milieu qui figure parmi les plus affectés par l'action anthropique et les changements globaux. » Cette mise en évidence ne pourra se faire qu'en testant différentes hypothèses de fonctionnement émises à différents niveaux, de la population à l'écosystème. Pour cela, il s'avère nécessaire de disposer, en plus de connaissances théoriques solides, d'outils de modélisation divers et performants. Nous en avons proposé quelques-uns, il en existe d'autres. En écologie estuarienne comme dans bien d'autres domaines de recherche, ces hypothèses ne pourront raisonnablement être testées qu'en les confrontant au réel. Cette confrontation nécessite évidemment de disposer de données de bonne qualité. Mais, on l'a vu, elle nécessite aussi de disposer de données variées issues de différents contextes géographiques, hydroclimatiques ou anthropiques. Aujourd'hui, comme en 1968, « le choix n'est pas entre rester dans le domaine des données et faire de la théorie ; il se fait simplement entre des modèles plus ou moins abstraits, plus ou moins généralisés, plus ou moins éloignés de l'observation directe, plus ou moins aptes à représenter les phénomènes observés » (Von Bertalanffy, 1968).

6.4.2 Et si... ?

Et si demain la centrale arrêta de fonctionner ? Et si demain on diminuait drastiquement la pêche ? Et si, à long terme, on assistait à un réchauffement global très important ? Toutes ces questions, et bien d'autres, correspondent à des interrogations légitimes de la part des curieux, des « gestionnaires » ou de la « société ».

Probablement que l'arrêt de la pêche et celui de la centrale se traduiraient par de profondes modifications de l'équilibre du système et une augmentation globale, à court terme au moins, de la biomasse des prédateurs supérieurs tels que le bar, le maigre et l'anguille.

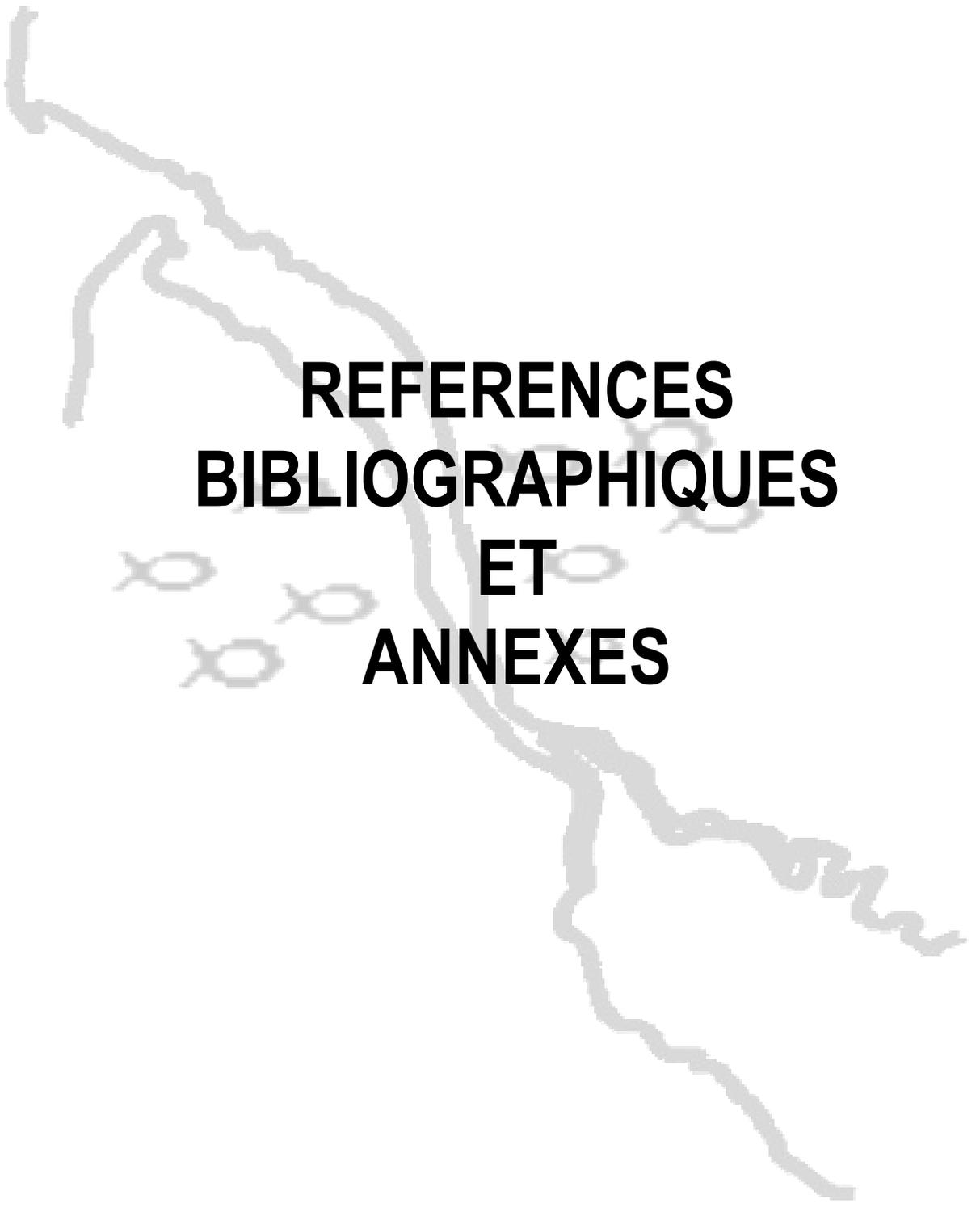
A plus long terme, probablement que le réchauffement global se traduirait par des changements plus profonds que les seules augmentations de l'abondance de maigres, d'ombrines et de soles sénégalaises et les disparitions de l'éperlan, du saumon ou du merlan.

Enfin, à beaucoup plus long terme, il est probable que la progression de la Gironde le long de la trajectoire proposée par Roy *et al.* (2001) induirait une diversification des habitats ainsi qu'un relâchement des contraintes physiques. Cela conduirait donc à une diversification de la faune en faveur notamment des espèces planctonophages. Ceci induirait ainsi des chaînes trophiques plus longues à partir de celles-ci et probablement une légère rupture dans la dynamique benthopélagique des flux telle qu'elle est suggérée dans ce mémoire.

Et si tout ça se produisait en même temps ?

Evidemment, à l'heure actuelle, les réponses à ces questions ne sont que des prospectives plus ou moins subjectives. On reste dans le domaine de la science-fiction. Science-fiction un brin éclairée mais science-fiction tout de même. Pourtant, le chemin n'est sans doute plus si long avant de pouvoir effectuer des simulations et de pouvoir tester des scénarios de gestions à l'échelle du peuplement et de l'écosystème. Espérons que cette thèse pourra contribuer à fournir, en termes d'approche, de démarche, d'outils et de connaissances, une référence sur laquelle s'appuyer.

A SUIVRE



**REFERENCES
BIBLIOGRAPHIQUES
ET
ANNEXES**

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABARCA-ARENAS L. G. & ULANOWICZ R. E., 2002. The effects of taxonomic aggregation on network analysis. *Ecological Modelling*, **149**: 285-296.
- AINSWORTH C., FERRISS F., LEBLOND E. & GUÉNETTE S., 2001. The Bay of Biscay, France; 1998 and 1970 models *In*: GUÉNETTE S., CHRISTENSEN V. & PAULY D. (eds) Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: models and analyses, 271-313, The Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, B.C., Canada.
- ALBIGES C., ROCHARD E., ELIE P. & BOIGONTIER B., 1985. Etude de suivi halieutique de l'estuaire de la Gironde. Cemagref de Bordeaux, Div. A.L.A., E.D.F, 175p.
- ALLESINA S. & BONDAVALLI C., 2003. Steady state of ecosystem flow networks: A comparison between balancing procedures. *Ecological Modelling*, **165**: 221-229.
- AMARA R., LAGARDERE F., DESAUNAY Y. & MARCHAND J., 2000. Metamorphosis and estuarine colonisation in the common sole, *Solea solea* (L.): Implications for recruitment regulation. *Oceanologica Acta*, **23**: 469-484.
- AUGER C. & VERREL J. L. editors, 1997. Les estuaires français : évolution naturelle et artificielle, IFREMER, Paris, 366p.
- AUROSSEAU J.-M., 1984. Eléments d'écologie de la crevette blanche, *Palaemon longirostris*, dans l'estuaire de la Gironde. Dynamique de la population et production. Thèse de Doctorat, Université Paris VI, 227p.
- BACHELET G., 1979. Les peuplements macrobenthiques de l'estuaire de la Gironde: évolution annuelle des paramètres démographiques. *Journal de la Recherche Océanographique*, **4**: 3-13.
- BACHELET G., BOUCHET J. M. & LISSALDE J. P., 1981. Les peuplements benthiques dans l'estuaire de la Gironde : Biomasse, productivité et évolution structurale. *Océanis*, **6**: 593-620.
- BACHELET G., 1985. Distribution et structure des communautés benthiques dans l'estuaire de la Gironde. *In*: BORDOMER 1985, Bordeaux, 8-11 Octobre 1985, ADERMA Ed., 541-554.
- BACHELET G., CASTEL J., DESPREZ M. & MARCHAND J., 1997. Biocénose des milieux estuariens *In*: DAUVIN J. C. (ed) Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantiques, Manche et Mer du Nord : synthèse, menaces et perspectives, 130-140, Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie - Service du Patrimoine Naturel / IEGB / MNHN, Paris.
- BAIRD D., MCGLADE J. M. & ULANOWICZ R. E., 1991. The comparative ecology of 6 marine ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **333**: 15-29.
- BAIRD D. & ULANOWICZ R. E., 1993. Comparative-study on the trophic structure, cycling and ecosystem properties of 4 tidal estuaries. *Marine Ecology-Progress Series*, **99**: 221-237.
- BARAN E., 1995. Dynamique spatio-temporelle des peuplements de poissons estuariens en Guinée : Relations avec le milieu abiotique. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, 236p.
- BARBAULT R., 1992. Ecologie des peuplements, structure, dynamique et évolution. Masson, Paris, 273p.
- BARNES R. S. K., 1994. A Critical Appraisal of the Application of Guelorget and Perthuisot's Concepts of the Parallic Ecosystem and Confinement to Macrotidal Europe. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **38**: 41-48.
- BARTHEL K. G., 1983. Food uptake and growth efficiency of *Eurytemora affinis* (Copepoda:Calanoida). *Marine Biology*, **74**: 269-274.
- BAUCHOT M. L. & PRAS A., 1980. Guide des poissons marins d'Europe. Delachaux et Niestlé, Lausanne- Paris, 427p.
- BAUCHOT R. & BAUCHOT M. L., 1978. Coefficient de condition et indice pondéral chez les Téléostéens. *Cybium*, **3**: 3-16.
- BEAULATON L. & CASTELNAUD G., soumis. Glass eel (*Anguilla anguilla*) abundance trend in the Gironde basin for the period 1978-1999 from fishery data *In*: CASSELMAN J. & CAIRNS D. (eds) International eel symposium, American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- BLABER S. J. M. & BLABER T. G., 1980. Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *Journal of Fish Biology*, **17**: 143-162.
- BLABER S. J. M., 2002. 'Fish in hot water': The challenges facing fish and fisheries research in tropical estuaries. *Journal of Fish Biology*, **61 Supplement A**: 1-20.

- BLANC L. & BEAUDOU B., 1998. Stabilité temporelle des structures spatiales des peuplements piscicoles des régions Languedoc-Roussillon et Provence-Alpes-Cote d'Azur. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **348**: 23-45.
- BLANC L., CHESSEL D. & DOLEDEC S., 1998. Etude de la stabilité temporelle des structures spatiales par analyses d'une série de tableaux de relevés faunistiques totalement appariés. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **348**: 1-21.
- BLANC L., 2000. Données spatio-temporelles en écologie et analyses multitableaux : examen d'une relation. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard - Lyon I, 266p.
- BODENHEIMER R. S., 1955. *Precis d'écologie animale*. Payot, Paris, 315p.
- BODINEAU L., THOUMELIN G., BEGHIN V. & WARTEL M., 1998. Tidal Time-scale Changes in the Composition of Particulate Organic Matter Within the Estuarine Turbidity Maximum Zone in the Macrotidal Seine Estuary, France: the Use of Fatty Acid and Sterol Biomarkers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **47**: 37-49.
- BOIGONTIER B. & MOUNIÉ D., 1984. Contribution à la connaissance de la dynamique de la macrofaune benthodémersale et pélagique en Gironde. Tentatives et difficultés pour relativiser l'impact mécanique d'une centrale nucléaire: le Blayais (Gironde). Thèse de Doctorat de 3ème cycle, ENSAT, 491p.
- 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**: 191-202.
- BORJA A., FRANCO J., VALENCIA V., BALD J., MUXIKA I., JESUS BELZUNCE M. & SOLAUN O., 2004. Implementation of the European water framework directive from the Basque country (northern Spain): a methodological approach. *Marine Pollution Bulletin*, **48**: 209-218.
- BOUDOU, 2002. Approche intégrée de la contamination des réseaux trophiques dans l'estuaire de la Gironde *In*: CASTAING P. (ed) Rapport final LITEAU Gironde : rôle de la dynamique des masses d'eau et des sédiments fins dans les transferts chimiques et biologiques dans l'estuaire, 162-250.
- BROSSE L., ROCHARD E., DUMONT P. & LEPAGE M., 2000. Premiers résultats sur l'alimentation de l'esturgeon européen, *Acipenser sturio* Linnaeus, 1758 dans l'estuaire de la Gironde et comparaison avec la macrofaune estuarienne présente. *Cybiurn*, **24**: 49-61.
- BROSSE L., 2003. Caractérisation des habitats des juvéniles d'esturgeon européen, *Acipenser sturio*, dans l'estuaire de la Gironde : Relations trophiques, hiérarchisation et vulnérabilité des habitats. Thèse de Doctorat, Université de Toulouse III, 258p.
- BUDZINSKI H., GOURSOLLE R. & LEMENACH K., 2002. Etude de la contamination des réseaux trophiques estuariens en PCB : application à l'estuaire de la Gironde *In*: CASTAING P. (ed) Rapport final LITEAU Gironde : rôle de la dynamique des masses d'eau et des sédiments fins dans les transferts chimiques et biologiques dans l'estuaire, 245-250.
- BURDLOFF D., 1997. Potentiel nutritif des particules et implications biologiques en milieu estuarien. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux 1, 208p.
- C.N.E.X.O., 1977. Etude écologique du Blayais. Rapport final E.D.F., 495p.
- CABRAL H. N., COSTA M. J. & SALGADO J. P., 2001. Does the Tagus estuary fish community reflect environmental changes? *Climate Research*, **18**: 119-126.
- CAMPILLO A., 1992. Les pêcheries françaises de Méditerranée : synthèse des connaissances. IFREMER, Paris, 206p.
- CARLANDER K. D., 1969. *Handbook of freshwater fishery biology*. The Iowa State University Press, Ames, Iowa.
- CASTEL J., ARZUL G. & LISSALDE J. P., 1976. Etude préliminaire du plancton de l'estuaire de la Gironde. *Journal de Recherche Océanographique*, **1**: 17-24.
- CASTEL J., 1981. Aspects de l'étude écologique du plancton de l'estuaire de la Gironde. *Oceanis*, **6**: 535-577.
- CASTEL J. & FEURTET A., 1986. Influence des matières en suspension sur la biologie d'un copépode estuarien : *Eurytemora hirundoides* (Nordquist, 1888) *In*: CNRS (eds.), Colloque National "Biologie des populations", Lyon, p. 391-396.
- CASTEL J., 1993. Long-Term Distribution of Zooplankton in the Gironde Estuary and Its Relation with River Flow and Suspended Matter. *Cahiers de Biologie Marine*, **34**: 145-163.
- CASTEL J., BACHELET G., ROCHARD E. & ELIE P., 1994. La biologie de l'estuaire *In*: MAUVAIS J. L. & GUILLAUD J. F. (eds) Livre blanc de l'estuaire de la Gironde, 46-57, IFREMER, Agence de l'eau Adour-Garonne, Bordeaux.
- CASTELNAUD G., 1978. Etude de la pêche aux filets et aux engins dans l'estuaire de la Gironde. Thèse de Doctorat de 3ème cycle, Université de Bordeaux III, 198p.

- CASTELNAUD G., 1994. La pêche commerciale *In*: MAUVAIS J. L. & GUILLAUD J. F. (eds) Livre blanc de l'Estuaire de la Gironde, 58-67, IFREMER, Agence de l'eau Adour-Garonne, Bordeaux.
- CASTELNAUD G., GUERALT D., DESAUNAY Y. & ELIE P., 1994. Production et abondance de la civelle en France au début des années 90. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **335**: 263-287.
- CASTELNAUD G. & ROCHARD E., 1996. Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde : suivi statistique 1994, étude de la faune circulante 1995. Rapport d'étude n°15, Cemagref, EDF, 158p.
- CEE, 1992. Directive 92/43/CEE du conseil du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages.
- CEMAGREF, 1982. Etude de surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde 1979-1980. Cemagref Div. ALA, EDF, 91p.
- CHARDY P. & DAUVIN J. C., 1992. Carbon Flows in a subtidal fine sand community from the western English Channel: a simulation analysis. *Marine Ecology Progress Series*, **81**: 147-161.
- CHESEL D., 1992. Echanges interdisciplinaires en analyse des données écologiques. Mémoire de HDR, Université Claude Bernard, Lyon, 105p.
- CHESEL D., 1997. Ordination sous contraintes *In*: CHESEL D., THIOULOUSE J. & DOLÉDEC S. (eds) Documentation de la programmathèque ADE-4 "Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales", 42p, Université Lyon I. <ftp://pbil.univ-lyon1.fr/pub/mac/ADE/ADE4/DocThemPDF/Thema35.pdf>.
- CHESEL D., BENYACOUB S. & DOLÉDEC S., 1997a. Analyse Canonique des Correspondances *In*: CHESEL D., THIOULOUSE J. & DOLÉDEC S. (eds) Documentation de la programmathèque ADE-4 "Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales", 38p, Université Lyon I. <ftp://pbil.univ-lyon1.fr/pub/mac/ADE/ADE4/DocThemPDF/Thema37.pdf>.
- CHESEL D. & GAERTNER J. C., 1997. Analyse des correspondances et K-tableaux *In*: CHESEL D., THIOULOUSE J. & DOLÉDEC S. (eds) Documentation de la programmathèque ADE-4 "Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales", 24p, <ftp://pbil.univ-lyon1.fr/pub/mac/ADE/ADE4/DocThemPDF/Thema59.pdf>, Université Lyon I.
- CHESEL D. & GIMARET C., 1997. Quand l'analyse canonique des correspondances est-elle une analyse canonique ? *In*: CHESEL D., THIOULOUSE J. & DOLÉDEC S. (eds) Documentation de la programmathèque ADE-4 "Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales", 31p, Université Lyon I. <ftp://pbil.univ-lyon1.fr/pub/mac/ADE/ADE4/DocThemPDF/Thema4A.pdf>.
- CHESEL D., THIOULOUSE J. & HANAFI M., 1997b. STATIS et valeurs typologiques des groupes faunistiques *In*: CHESEL D., THIOULOUSE J. & DOLÉDEC S. (eds) Documentation de la programmathèque ADE-4 "Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales", 30p, <ftp://pbil.univ-lyon1.fr/pub/mac/ADE/ADE4/DocThemPDF/Thema51.pdf>, Université Lyon I.
- CHRISTENSEN V. & PAULY D., 1992. ECOPATH II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, **61**: 169-185.
- CHRISTENSEN V. & PAULY D. editors, 1993a. Trophic models of aquatic ecosystems, ICLARM, Manille, Philippines, 390p.
- CHRISTENSEN V. & PAULY D., 1993b. On steady-state modelling of ecosystems *In*: CHRISTENSEN V. & PAULY D. (eds) Trophic models of aquatic ecosystems, 14-19, ICLARM, Manille, Philippines.
- CHRISTENSEN V. & PAULY D., 1993c. Flow characteristics of aquatic ecosystems *In*: CHRISTENSEN V. & PAULY D. (eds) Trophic models of aquatic ecosystems, 338-352, ICLARM, Manille, Philippines.
- CHRISTENSEN V. & PAULY D., 1993d. Graphical representation of steady-state trophic ecosystem models *In*: CHRISTENSEN V. & PAULY D. (eds) Trophic models of aquatic ecosystems, 20-28, ICLARM, Manille, Philippines.
- CHRISTENSEN V., 1995. Ecosystem maturity - towards quantification. *Ecological Modelling*, **77**: 3-32.
- CHRISTENSEN V., WALTERS C. & PAULY D., 2000. Ecopath with Ecosim: a User's Guide. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, Canada / International Center for Living Aquatic Resources Management, Penang, Malaysia, 130p.
- CLARIDGE P. N., POTTER I. C. & HARDISTY M. W., 1986. Seasonal changes in movements, abundance, size composition and diversity of the fish fauna of the severn estuary. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **66**: 229-258.
- COATES S., COLCLOUGH S. R., ROBSON M. & HARRISON T. D., 2003. Development of an Estuarine Classification Scheme for the Water Framework Directive. R&D Technical Report E1-131/TR, Environment Agency, 55p.
- COQUILLARD P. & HILL D. R. C., 1997. Modélisation et simulation d'écosystèmes: des modèles déterministes aux simulations à événements discrets. Masson, Paris, 273p.

- COSTA M. J. & ELLIOTT M., 1991. Fish usage and feeding in two industrialised estuaries - the Tagus, Portugal, and the Forth, Scotland *In*: ELLIOTT M. & DUCROTOY J. P. (eds) Estuaries and coasts : spatial and temporal intercomparisons, 289-297, Olsen and Olsen, Fredensborg, Denmark.
- COSTA M. J., CABRAL H. N., DRAKE P., ECONOMOU A. N., FERNADEZ-DELGADO C., GORDO L., MARCHAND J. & THIEL R., 2002. Recruitments and production of commercial species in estuaries *In*: ELLIOTT M. & HEMINGWAY K. L. (eds) Fishes in estuary, 54-123, Blackwell Science Ltd, London.
- COSTANZA R., D'ARGE R., DE GROOT R., FARBER S., GRASSO M., HANNON B., LIMBURG K., NAEEM S., O'NEILL R. V., PARUELO J., RASKIN R. G., SUTTON P. & VAN DEN BELT M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387**: 253-260.
- COULL K. A., JERMYN A. S., NEWTON A. W., HENDERSON G. I. & HALL W. B., 1989. Length/weight relationships for 88 species of fish encountered in the North Atlantic. Scottish Fisheries Resources Report 43, 80p.
- CTGREF, 1979. Etude halieutique de l'estuaire de la Gironde. CTGREF Div ALA Bx/EDF, 189pp.
- DAJOZ R., 1975. Précis d'écologie. Dunod-Gauthier-Villars, Paris, 550p.
- DALLOT S., 1998. Sampling properties of biodiversity indices. *Océanis*, **24**: 89-105.
- DAVID V., 2001. Réseau trophique zooplanctonique dans l'estuaire de la Gironde: caractérisation et modélisation de la relation mysidacés-copépodes. Mémoire de DEA, Université de Bordeaux I, 33p.
- DAY J. H., BLABER S. J. M. & WALLACE J. H., 1981. Estuarine fishes *In*: DAY J. H. (ed) Estuarine ecology with particular reference to Southern Africa, 197-221, Balkena, Cape Town.
- DEEGAN L. A., FINN J. T. & BUONACCORSI J., 1997. Development and validation of an estuarine biotic integrity index. *Estuaries*, **20**: 601-617.
- DENIEL C., 1984. Relations entre l'activité reproductrice et la croissance chez les poissons plats de la baie de Douarnenez. *Cybius*, **8**: 83-93.
- DIFFENDORFER J. E., RICHARDS P. M., DALRYMPLE G. H. & DEANGELIS D. L., 2001. Applying Linear Programming to estimate fluxes in ecosystems or food webs: an example from the herpetological assemblage of the freshwater Everglades. *Ecological Modelling*, **144**: 99-120.
- DOREL D., 1985. Poissons de l'Atlantique nord-est : relations taille-poids. IFREMER, Paris, 165p.
- DULCIC J. & KRALJEVIC M., 1996. Weight-length relationships for 40 fish species in the eastern Adriatic (Croatian waters). *Fisheries Research*, **28**: 243-251.
- DURRIEU G., MAURY-BRACHET R., GIRARDIN M., ROCHARD E. & BOUDOU A., soumis. Contamination by heavy metals (Cd, Zn, Cu, Hg) of eight fish species in the Gironde estuary (France). *Science of the Total Environment*.
- EIRAS J. C., 1981. Contribuição para o conhecimento da biologia de *Alosa alosa* L. Estudo de algumas modificações somáticas, fisiológicas e bioquímicas durante a migração anádroma no Rio Douro. Thèse de Doctorat, University of Porto, Portugal, 228p.
- ELIE P., 1979. Contribution à l'étude des montées de civelles d'*Anguilla anguilla* L., dans l'estuaire de la Loire : pêche, écophysologie et élevage. Thèse de doctorat de 3ème cycle, Université de Rennes I, 383p.
- ELIE P., DE VERDILHAC P., CASTELNAUD G. & GADRAT S., 1983. Etude de surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde, année 1981. Cemagref de Bordeaux Div. ALA/EDF. 78 p.
- ELIE P. & MARCHAND J., 1983. Contribution à l'étude des ressources benthos-démersales de l'estuaire de la Loire : biologie et écologie des principales espèces. CSEEL/Ministère de l'Environnement/Ministère de la Mer, Nantes, 159p.
- ELIE P., 1993. Programme pour la restauration de l'esturgeon européen *Acipenser sturio*. Cemagref Div. A.P., 24p.
- ELIE P. & ROCHARD E., 1994. Migration des Civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) dans les estuaires, modalités du phénomène et caractéristiques des individus. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **335**: 81-98.
- ELIE P., 1997. Restauration de l'esturgeon européen *Acipenser sturio*. Contrat Life rapport final du programme d'exécution. Cemagref de Bordeaux, 381p.
- ELLIOTT M., GRIFFITHS A. H. & TAYLOR C. J. L., 1988. The role of fish studies in estuarine pollution assessment. *Journal of Fish Biology*, **33 SU - A**: 51-61.
- ELLIOTT M. & TAYLOR C. J. L., 1989. The structure and functioning of an estuarine/marine fish community in the Forth estuary, Scotland *In*: 21st European Marine Biology Symposium, Gdansk, p. 227-240.
- ELLIOTT M., O'REILLY M. G. & TAYLOR C. J. L., 1990. The Forth estuary: a nursery and overwintering area for North Sea fishes. *Hydrobiologia*, **195**: 89-103.

- ELLIOTT M. & DUCROTOY J.-P. editors, 1991. Estuaries and coasts : spatial and temporal intercomparisons, Olsen and Olsen, Fredensborg, Denmark, 391p.
- ELLIOTT M. & DEWAILLY F., 1995. The structure and components of European estuarine fish assemblages. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, **29**: 397-417.
- ELLIOTT M. & HEMINGWAY K. editors, 2002. Fishes in Estuaries, Blackwells, London.
- ELLIOTT M. & MCLUSKY D. S., 2002. The Need for Definitions in Understanding Estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **55**: 815-827.
- EU, 2000. Parliament and Council Directive 2000/60/EC of 23rd October 2000. Establishing a Framework for Community Action in the field of Water Policy, Official Journal PE-CONS 3639/1/00 REV 1.
- FAIRBRIDGE R., 1980. The estuary : its definition and geodynamic cycle. *In*: OLAUSSON E. & CATO I. (eds) Chemistry and biogeochemistry of estuaries, 1-35, Wiley, New York.
- FALCIAI L. & MINERVINI R., 1996. Guide des homards, crabes, langoustes, crevettes et autres crustacés décapodes d'Europe. Delachaux et Niestlé, Lausanne, 287p.
- FAUBEL A., 1982. Determination of individual meiofauna dry weight values in relation to definite size classes. *Cahiers de Biologie Marine*, **22**: 339-345.
- FÉRAL A., 1994. Le port de Bordeaux, acteur de l'aménagement de l'estuaire et de l'économie régionale *In*: IFREMER & AGENCE DE L'EAU ADOUR-GARONNE (eds) Livre blanc de l'Estuaire de la Gironde, 96-111, IFREMER, Agence de l'eau Adour-Garonne, Bordeaux.
- FEUNTEUN E. & MARION L., 1994. Assessment of Gray Heron Predation on Fish Communities - the Case of the Largest European Colony. *Hydrobiologia*, **280**: 327-344.
- FOUCART T., 1978. Sur les suites de tableaux de contingence indexés par le temps. *Statistique et Analyse des données*, **2**: 67-84.
- FRANKIGNOULLE M., ABRIL G., BORGES A., BOURGE I., CANON C., DELILLE B., LIBERT E. & THÉATE J. M., 1998. Carbon Dioxide Emission from European Estuaries. *Science*, **282**: 434-436.
- FRONEMAN P. W., 2001. Feeding ecology of the mysid, *Mesopodopsis wooldridgei*, in a temperate estuary along the eastern seaboard of South Africa. *Journal of Plankton Research*, **23**: 999-1008.
- FRONTIER S., 1983. L'échantillonnage de la diversité spécifique *In*: Stratégies d'échantillonnage en écologie, 416-436, Masson - Les presses de l'université de Laval, Québec.
- GAERTNER J. C., CHESSEL D. & BERTRAND J., 1998. Stability of spatial structures of demersal assemblages: a multitable approach. *Aquatic Living Resources*, **11**: 75-85.
- GASCUEL D. & MENARD F., 1997. Assessment of a multispecies fishery in Senegal, using production models and diversity indices. *Aquatic Living Resources*, **10**: 281-288.
- GASCUEL D., 2001. Un modèle écosystémique structuré par niveau trophique : approche théorique de l'impact de la pêche sur la biomasse, la production halieutique et la dynamique des écosystèmes marins exploités *In*: 5^{ème} Forum Halieumétrique, Lorient, p. 87-110.
- GASPARINI S. & CASTEL J., 1997. Autotrophic and heterotrophic nanoplankton in the diet of the estuarine copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia bifilosa*. *Journal of Plankton Research*, **19**: 877-890.
- GILI J. M., 2002. Towards a transitory or ephemeral key habitat concept. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**: 453.
- GIRARDIN M., BROSSE L., SAUTOUR B., SORBE J. C. & ROCHARD E., 2001. Etude de la faune présente sur les sites de dragage et d'immersion des déblais dragués dans l'estuaire de la Gironde. Etude n° 70, Cemagref Groupement de Bordeaux, Université de Bordeaux et Laboratoire d'Océanographie Biologique pour le port autonome de Bordeaux., 53p.
- GIRARDIN M., CASTELNAUD G. & BEAULATON L., 2002. Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde - Suivi des captures 2000 - Etude de la faune circulante 2001. Rapport pour EDF CNPE du Blayais 74, Cemagref, 204p.
- GONCALVES J. M. S., BENTES L., LINO P. G., RIBEIRO J., CANARIO A. V. M. & ERZINI K., 1997. Weight-length relationships for selected fish species of the small-scale demersal fisheries of the south and south-west coast of Portugal. *Fisheries Research*, **30**: 253-256.
- GROUSSET F. E., JOUANNEAU J. M., CASTAING P., LAVAUX G. & LATOUCHE C., 1999. A 70 year record of contamination from industrial activity along the Garonne river and its tributaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **48**: 401-414.

- GUELORGET O. & PERTHUISOT J.-P., 1983. Le domaine paralique - expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. Presses de l'Ecole Normale Supérieure, Paris, 136p.
- GUELORGET O. & PERTHUISOT J.-P., 1992. Paralic ecosystems, biological organisation and functioning. *Vie & Milieu*, **42**: 215-251.
- HAMERLYNCK O. & HOSTENS K., 1994. Changes in the Fish Fauna of the Oosterschelde Estuary : a 10- Year Time-Series of Fyke Catches. *Hydrobiologia*, **283**: 497-507.
- HAMM L. & VIGUIER J., 1998. Les aménagements modifiant le fonctionnement des estuaires *In*: AUGER C. & VERREL J. L. (eds.), Les estuaires français : évolution naturelle et artificielle, 20-28.
- HEIP C. H. R., HERMAN P. M. J. & SOETAERT K., 1998. Indices of diversity and evenness. *Oceanis*, **24**: 61-87.
- HEMINGWAY K. L. & ELLIOTT M., 2002. Field methods *In*: ELLIOTT M. & HEMINGWAY K. L. (eds) Fishes in estuary, 410-509, Blackwell Science Ltd, London.
- HENDERSON P., 1989. On the structure of the inshore fish community of England and Wales. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **69**: 145-163.
- HOENIG J. M., 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fishery Bulletin*, **82**: 898-903.
- HOSTENS K. & HAMERLYNCK O., 1994. The epimobile epifauna of the soft bottom in the subtidal Oosterschelde estuary : structure, function and impact of the storm surge barrier. *Hydrobiologia*, **282/283**: 479-496.
- IRIGOIEN X., 1994. Ingestion et production secondaire des copépodes planctoniques de l'estuaire de la Gironde en relation avec la distribution du phytoplancton et de la matière en suspension. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux 1, 137p.
- JONES R. & HENDERSON E. W., 1993. The detrital cycle and its interaction with higher trophic levels *In*: CHRISTENSEN V. & PAULY D. (eds) Trophic models of aquatic ecosystems, 44-46, ICLARM, Manille, Philippines.
- JORGENSEN S. E., NIELSEN S. N. & JORGENSEN L. A., 1991. Handbook of Ecological Parameters and Ecotoxicology. Pergamon Press, Amsterdam, 1320p.
- KAVANAGH P., 2002. Automated mass balance procedure for ECOPATH ecosystem models - User's guide. Draft version n°5, Fisheries Centre, University of British Columbia, 27p.
- KETCHUM B., 1951. The exchanges of fresh and salt waters in tidal estuaries. *Journal of Marine Research*, **10**: 18-38.
- KIORBOE T., MOHLENBERG F. & HAMBURGER K., 1985. Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production and respiration, and composition of specific dynamic action. *Marine Ecology-Progress Series*, **26**: 85-97.
- KLEANTHIDIS P. K., SINIS A. I. & STERGIOU K. I., 1999. Length-Weight Relationships of Freshwater Fishes in Greece. *Naga - The ICLARM Quarterly*, **22**.
- KRAEPIEL A. M. L., CHIFFOLEAU J. F., MARTIN J. M. & MOREL F. M. M., 1997. Geochemistry of trace metals in the Gironde estuary. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **61**: 1421-1436.
- LAGARDÈRE F., 1999. Microchimie des otolithes de sole *Solea solea* (L.) par analyse ICP-MS : application à l'échelle du golfe de Gascogne. rapport d'étape (Contrat 98-5-51-1068), CREMA L'Houmeau. PNDR/GLOBEC France, programme sole, 25p.
- LAMBERT P., PRONIER O., ROCHARD E. & MARTIN-VANDEMBULCKE D., 1997. Analyse des données issues du suivi de la faune circulante aux abords de la centrale de Braud et Saint-Louis. Cas des juvéniles d'aloses (*Alosa alosa*), des crevettes blanches (*Palaemon longirostris*) et des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla*). Rapport d'étude n°28, EDF/Cemagref, 36p.
- LAMOUREUX N., OLIVIER J. M., PERSAT H., POUILLY M., SOUCHON Y. & STATZNER B., 1999. Predicting community characteristics from habitat conditions: fluvial fish and hydraulics. *Freshwater Biology*, **42**: 275-299.
- LANGTON R. W., STENECK R. S., GOTCEITAS V., JUANES F. & LAWTON P., 1996. The interface between fisheries research and habitat management. *North American Journal of Fisheries Management*, **16**: 1-7.
- LAPAQUELLERIE Y., MAILLET N., JOUANNEAU J. M., COAKLEY J. P. & LATOUCHE C., 1996. Flux de matières en suspension et de cadmium dans le Lot. *Hydroécologie Appliquée*, **8**: 173-191.
- LAPORTE E., 1853. Faune ichthyologique du département de la Gironde. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, **19**: 153-224.
- LARDEUX F., 1986. Biologie, écologie et dynamique de population de l'éperlan (*Osmerus eperlanus*, L.) dans l'estuaire de la Loire (France). Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, 600p.

- LATOUCHE C. & JOUANNEAU J. M., 1994. Etude de la dynamique de l'eau et des sédiments *In*: MAUVAIS J. L. & GUILLAUD J. F. (eds) Livre blanc de l'Estuaire de la Gironde, 8-21, IFREMER, Agence de l'eau Adour-Garonne, Bordeaux.
- LAVIT C., ESCOUFIER Y., SABATIER R. & TRAISSAC P., 1994. The ACT (STATIS method). *Computational Statistics and Data Analysis*, **18**: 97-119.
- LE PAPE O. & FONTENELLE G., 2001. La capacité trophique de la baie du Mont Saint-Michel est-elle limitée ? Approche préliminaire par modélisation écosystémique avec le logiciel ECOPATH-ECOSIM *In*: Actes du 5ème Forum Halieumétrique, Lorient, p. 123-131.
- LE PAPE O., CHAUVET F., DESAUNAY Y. & GUERALT D., 2003a. Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *Journal of Sea Research*, **50**: 177-185.
- LE PAPE O., CHAUVET F., MAHEVAS S., LAZURE P., GUERALT D. & DESAUNAY Y., 2003b. Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France) and the contribution of different habitats to the adult population. *Journal of Sea Research*, **50**: 139-149.
- LEBRETON J. D., CHESSEL D., PRODON R. & YOCOZO N., 1988a. L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances - I. Variables de milieu quantitatives. *Acta Oecologica*, **9**: 53-67.
- LEBRETON J. D., CHESSEL D., RICHARDOT-COULET M. & YOCOZO N., 1988b. L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances - II. Variables de milieu qualitatives. *Acta Oecologica*, **9**: 137-151.
- LEBRETON J. D., SABATIER R., BANCO G. & BACOU A. M., 1991. Principal component and correspondance analyses with respect to instrumental variables : an overview of their role in studies of structure - activity and species - environment relationships *In*: J. DEVILLERS & W. KARCHER (eds.) Applied multivariate analysis in SAR and environmental studies, ECSC, EEC, EAEC, Brussels and Luxembourg, 85-114.
- LEGAY J.-M., 1996. L'expérience et le modèle - Un discours sur la méthode. INRA Editions, Paris, 111p.
- LEGENDRE L. & LEGENDRE P., 1984. Ecologie numérique Tome 2 : La structure des données écologiques. Masson - Les presses de l'université de Laval, Québec, 308p.
- LEGUERRIER D., NIQUIL N., BOILEAU N., RZEZNIK J., SAURIAU P.-G., LE MOINE O. & BACHER C., 2003. Numerical analysis of the food web of an intertidal mudflat ecosystem on the Atlantic coast of France. *Marine Ecology Progress Series*, **246**: 17-37.
- LEKVE K., STENSETH N. C., GJOSAETER J. & DOLEDEC S., 2002. Species richness and environmental conditions of fish along the Norwegian Skagerrak coast. *ICES Journal of Marine Science*, **59**: 757-769.
- LEMAIRE E., ABRIL G., DE WIT R. & ETCHEBER H., 2002a. Effect of turbidity on phytoplanktonic pigments degradation in the Gironde Estuary. *Comptes Rendus Geoscience*, **334**: 251-258.
- LEMAIRE E., ABRIL G., DE WIT R. & ETCHEBER H., 2002b. Distribution of phytoplankton pigments in nine European estuaries and implications for an estuarine typology. *Biogeochemistry*, **59**: 5-23.
- LEPAGE M. & GIRARDIN M., 2004. Proposition d'un protocole d'échantillonnage pour les masses d'eau de transition avant la mise en place des contrôles de surveillance de la Directive Cadre Européenne sur l'Eau. Document établi par le Cemagref à la demande du groupe de travail DCE Eaux Littorales, Cemagref, 8p.
- LINDEMAN R. L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, **23**: 399-418.
- LOBRY J., GASCUEL D. & DOMAIN F., 2003a. La biodiversité spécifique des ressources démersales du plateau continental guinéen : utilisation d'indices classiques pour un diagnostic sur l'évolution de l'écosystème. *Aquatic Living Resources*, **16**: 59-68.
- LOBRY J., MOURAND L., ROCHARD E. & ELIE P., 2003b. Structure of the Gironde estuarine fish assemblages: a European estuaries comparison perspective. *Aquatic Living Resources*, **16**: 47-58.
- LOBRY J. & ROCHARD E., 2003. The Gironde estuary: a European reference for fish population? *In*: EWA (ed) River Basin Management - From Experience to Implementation.
- LOBRY J., ROCHARD E. & ELIE P., 2003c. Les cortèges ichtyologiques de l'estuaire de la Gironde : réflexion sur l'établissement d'une situation de référence en vue d'identifier les perturbations. *Journal de Recherche Océanographique*, **28**: 76-80.
- LOIZEAU V., ABARNOU A., CUGIER P., JAOUEN-MADOULET A., LE GUELLEC A. M. & MENESGUEN A., 2001. A model of PCB bioaccumulation in the sea bass food web from the Seine estuary (Eastern English channel). *Marine Pollution Bulletin*, **43**: 242-255.

- LOQUET N., RYBARCZYK H. & ELKAIM B., 2000. Echanges de sels nutritifs entre la zone côtière et un système estuarien intertidal : la baie de Somme (Manche, France). *Oceanologica Acta*, **23**: 47-64.
- MAES J., TAILLIEU A., VAN DAMME P. A. & OLLEVIER F., 1997. The composition of the fish and crustacean community of the Zeeschelde estuary (Belgium). *Belgian journal of zoology*, **127**: 47-55.
- 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., 2000. The structure of the fish community of the Zeeschelde estuary. Thèse de Doctorat, Katholieke Universiteit, 143p.
- MARCHAND J., CODLING I., DRAKE P., ELLIOTT M., PIHL L. & REBELO J., 2002. Environmental quality of estuaries *In*: ELLIOTT M. & HEMINGWAY K. L. (eds) *Fishes in estuary*, 322-409, Blackwell Science Ltd, London.
- MARSHALL S. & ELLIOTT M., 1998. Environmental influences on the fish assemblage of the Humber estuary, UK. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **46**: 175-184.
- MARTIN J. M., 1977. Le milieu estuarien. *La Recherche*, **8**: 425-434.
- MARTIN VANDEMBULCKE D., 1999. Dynamique de population de la grande alose (*Alosa alosa*, L. 1758) dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne (France) : analyse et prévision par modélisation. Thèse de doctorat, Ecole Nationale Polytechnique, 155p.
- MASSON G., 1987. Biologie et écologie d'un poisson plat amphihaline, le flet (*Platichthys flesus flesus* Linné, 1758) dans l'environnement ligérien : distribution, démographie, place au sein des réseaux trophiques. Thèse de Doctorat de 3e cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 344 p.
- MATHEWS C. P., 1993. Productivity and energy flows at all trophic levels in the river Thames, England: Mark 2 *In*: CHRISTENSEN V. & PAULY D. (eds) *Trophic models of aquatic ecosystems*, 161-171, ICLARM, Manille, Philippines.
- MATHIESON S., CATTRIJSE A., COSTA M. J., DRAKE P., ELLIOTT M., GARDNER J. & MARCHAND J., 2000. Fish assemblages of European tidal marshes: a comparison based on species, families and functional guilds. *Marine Ecology-Progress Series*, **204**: 225-242.
- MAURY O., 1998. Modélisation spatiale en halieutique. Approche par simulateur sous SIG. Application à la modélisation hiérarchique de la population de thons albacore (*Thunus albacares*) de l'Atlantique tropical. Thèse de Doctorat, ENSAR, 354p.
- MAURY-BRACHET R., ROCHARD E., DURRIEU G. & BOUDOU A., soumis. The "storm of the century" (December 1999) and the incidental escape of Siberian sturgeons (*Acipenser baeri*) into the Gironde estuary (SW France): an original bioindicator for metal contamination. *Limnology and Oceanography*.
- MAUVAIS J. L. & GUILLAUD J. F., 1994. Etat des connaissances sur l'estuaire de la Gironde. Agence de l'eau Adour-Garonne, Toulouse, 115p.
- MC DOWALL R. M., 1988. Diadromy in fishes, migrations between freshwater and marine environments. Croom Helm Publ., London, 308p.
- MC LUSKY D. S., 1981. The estuarine ecosystem. Wiley, New York, 150p.
- MCLUSKY D. S., 1993. Marine and estuarine gradients - an overview. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, **27**: 489-493.
- MEES J., FOCKEY N. & HAMERLYNCK O., 1995. Comparative study of three European estuaries. *Hydrobiologia*, **311**: 153-174.
- MERELLA P., QUETGLAS A., ALEMANY F. & CARBONELL A., 1997. Length-weight relationship of fishes and cephalopods from the Balearic Islands (western Mediterranean). *Naga, ICLARM Quarterly*, **20**: 66-68.
- 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**: 669-687.
- MÖLLER H., 1987. Spawning and feeding migrations of fishes in the Elbe estuary *In*: Proceedings of the 5th International Wadden Sea Symposium, Copenhagen.
- MONACO M. E. & ULANOWICZ R. E., 1997. Comparative ecosystem trophic structure of three US mid- Atlantic estuaries. *Marine Ecology-Progress Series*, **161**: 239-254.
- MOUNY P., 1998. Structure spatio-temporelle du zooplancton et du supra benthos de l'estuaire de la Seine. Dynamique et rôle des principales espèces dans la chaîne trophique pélagique. Thèse de Doctorat, Museum National d'Histoire Naturelle, 239p.

- MOURAND L., 2000. Signification écologique de la rareté de différentes espèces de poissons dans l'estuaire de la Gironde. Mémoire de DEA, Université Paul Sabatier, 33p.
- NICHOLS M. M. & BIGGS R. B., 1985. Estuaries *In*: DAVIS R. A. (ed) Coastal Sedimentary Environments, 77-186, Springer-Verlag, New York.
- NIKOLSKY G. V., 1963. The ecology of fishes. Academic Press, London & New York, 352p.
- 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.
- ODUM E. P., 1953. Fundamentals of ecology. W.B. Saunders Compagny, Philadelphia, PA, 384p.
- ODUM E. P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, **164**: 262-270.
- PALOMARES M. L. D., 1991. La consommation de nourriture chez les poissons : étude comparative, mise au point d'un modèle prédictif et application à l'étude des réseaux trophiques. Thèse de Doctorat, Institut Nationale Polytechnique de Toulouse, 211p.
- PALOMARES M. L. D., YULIANTO B., PUY L., BENGEN D. & BELAUD A., 1993. A preliminary model of the Garonne river (Toulouse, France) ecosystem in spring. *In*: CHRISTENSEN V. & PAULY D. (eds) Trophic models of aquatic ecosystems, 172-179, ICLARM, Manille, Philippines.
- PALOMARES M. L. D. & PAULY D., 1999. Predicting the food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Mar. Freshwat. Res.*, **49**: 447-453.
- PASQUAUD S., 2002. Régime alimentaire de la crevette blanche, *Palaemon longirostris*, et des gobies, *Pomatoschistus* sp., espèces autochtones de l'estuaire de la Gironde. Mémoire de DEA, Université Bordeaux I, 33p.
- PAULY D., 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **39**: 175-192.
- PIELOU E. C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, **13**: 131-144.
- PIHL L., CATTRIJSSE A., CODLING I., MATHIESON S., MCLUSKY D. S. & ROBERTS C., 2002. Habitat use by fishes in estuaries and other brackish areas *In*: ELLIOTT M. & HEMINGWAY K. L. (eds) Fishes in estuary, 10-53, Blackwell Science Ltd, London.
- POLIS G. A. & STRONG D. R., 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, **147**: 813-846.
- POLOVINA J. J., 1984. Model of a coral reef ecosystem. The Ecopath model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs*, **3**: 1-11.
- 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. & DUCROTOY J. P. (eds) Estuaries and coasts : spatial and temporal intrecomparisons, 277-284, Olsen and Olsen, Fredensborg, Denmark.
- 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.
- PRITCHARD D. W., 1967. What is an Estuary : physical viewpoint *In*: Estuaries, 3-5, American association for Advancement of Science, Washington.
- PRODON R. & LEBRETON J. D., 1994. Analyses multivariées des relations espèces-milieu : structure et interprétation écologique. *Vie & Milieu*, **44**: 69-91.
- PRONIER O. & ROCHARD E., 1998. Fonctionnement d'une population d'éperlan (*Osmerus eperlanus*, Osmériformes Osmeridae) située en limite méridionale de son aire de répartition, influence de la température. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **350-51**: 479-497.
- PROUZET P., SANCHEZ F., DE CASAMAJOR M. N., BRU N. & DROUILHET R., 2000. Impact de la pratique du tamis poussé en zone maritime de l'Adour sur l'abondance des civelles et sur leur pêche. IFREMER, St-Pée sur Nivelle.
- QUERO J. C., 1984. Les poissons de mer des pêches françaises. Jacques Granger, Paris, 394p.
- QUERO J. C. & VAYNE J. J., 1987. Le maigre, *Argyrosomus regius* (Asso,1801) (Pisces, Perciformes, Sciaenidae) du golfe de Gascogne et des eaux plus septentrionales. *Revue des Travaux de l'Institut scientifique des Pêches maritimes*, **49**: 35-66.
- RAMADE F., 1987. Eléments d'écologie - Ecologie fondamentale. McGraw-Hill, Paris, 403p.
- RAMADE F., 1993. Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement. Ediscience international, Paris, 822p.

- RAMM A. E., 1988. The community degradation index: A new method for assessing the deterioration of aquatic habitats. *Water Research*, **22**: 293-301.
- RAMM A. E., 1990. Application of the community degradation index to South African estuaries. *Water Research*, **24**: 383-389.
- RAY S. & STRASKRABA M., 2001. The impact of detritivorous fishes on a mangrove estuarine system. *Ecological Modelling*, **140**: 207-218.
- REBELO J. E., 1992. The Ichthyofauna and abiotic hydrological environment of the Ria de Aveiro, Portugal. *Estuaries*, **15**: 403-413.
- RICKER W. E., 1968. Food from the sea *In*: Committee on resources and man (ed) Resources and man - A study and recommendations, 87-108, W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- RINCE Y., 1983. Hydrologie - Planctonologie. tome II, Minist. Env./Minist. Mer/ C.S.E.E.L., 53p.
- ROCHARD E., CASTELNAUD G. & LEPAGE M., 1990. Sturgeons (Pisces: Acipenseridae); threats and prospects. *Journal of Fish Biology*, **37**: 123-132.
- ROCHARD E., 1992. Mise au point d'une méthode de suivi de l'abondance des amphihalins dans le système fluvio-estuarien de la Gironde, application à l'étude écobioologique de l'esturgeon, *Acipenser sturio*. Thèse de Doctorat, Université de Rennes I, 296p.
- ROCHARD E., BOET P., CASTELNAUD G., GAUTHIEZ F., BIGOT J. F. & BALLION B., 1997. Premier inventaire ichthyologique de la partie basse de la Seine *In*: Rapport Final par Laboratoire du Programme Scientifique Seine aval, 8-31, Cemagref, Groupements de Bordeaux et d'Antony.
- ROCHARD E., 2001a. Fonctionnement des populations de poissons migrateurs amphihalins : de la caractérisation des migrations à leur quantification. Mémoire de HDR, Université Paul Sabatier, Toulouse III, 73p.
- ROCHARD E., 2001b. Migration anadrome estuarienne des géniteurs de grande alose *Alosa alosa*, allure du phénomène et influence du rythme des marées. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**: 853-867.
- ROCHARD E., LEPAGE M., DUMONT P., TREMBLAY S. & GAZEAU C., 2001. Downstream migration of juvenile European sturgeon *Acipenser sturio* L. in the Gironde estuary. *Estuaries*, **24**: 108-115.
- ROMAÑA A. & GUILLAUD J. F., 1994. La qualité des eaux de l'estuaire *In*: MAUVAIS J. L. & GUILLAUD J. F. (eds) Livre blanc de l'Estuaire de la Gironde, 32-45, IFREMER, Agence de l'eau Adour-Garonne, Bordeaux.
- ROMAÑA L. A., 1994. Les grands estuaires français. *Equinoxe*, **47-48**.
- ROMAÑA L. A., 1998. Le potentiel de recherche français sur les estuaires : comment le mobiliser sur les besoins identifiés lors du séminaire *In*: AUGER C. & VERREL J. L. (eds) Les estuaires français : évolution naturelle et artificielle, 320-328, Ifremer.
- ROSADO-SOLORZANO R. & GUZMAN DEL PROO S. A., 1998. Preliminary trophic structure model for Tampamachoco lagoon, Veracruz, Mexico. *Ecological Modelling*, **109**: 141-154.
- 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 and Shelf Science*, **53**: 351-384.
- RUETZ C. R., NEWMAN R. M. & VONDRACEK B., 2002. Top-down control in a detritus-based food web: fish, shredders, and leaf breakdown. *Oecologia*, **132**: 307-315.
- RYBARCZYK H. & ELKAIM B., 2003. An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: the Seine Estuary (Eastern Channel, Normandy, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **58**: 775-791.
- RYBARCZYK H., ELKAIM B., OCHS L. & LOQUET N., 2003. Analysis of the trophic network of a macrotidal ecosystem: the Bay of Somme (Eastern Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **58**: 405-421.
- SALOMON J.-N., 2002. L'inondation dans la basse vallée de la Garonne et l'estuaire de la Gironde lors de la "tempête du siècle" (27-28 décembre 1999). *Géomorphologie : relief, processus, environnement*, **2**: 127-134.
- SALTHE S. N., 2003. Infodynamics, a Developmental Framework for Ecology/Economics. *Conservation Ecology*, **7**: 3.
- SAMBILAY V., 1993. Proximate analysis of selected organisms important for constructing trophic models of ecosystems *In*: CHRISTENSEN V. & PAULY D. (eds) Trophic models of aquatic ecosystems, 353-355, ICLARM, Manille, Philippines.
- SANTHANAM R. A., SRINIVASAN A. & DEVARAJ M., 1993. Trophic model of an estuarine Ecosystem at the Southeast Coast of India *In*: CHRISTENSEN V. & PAULY D. (eds) Trophic models of aquatic ecosystems, 230-233, ICLARM, Manille, Philippines.

- SAUTOUR B. & CASTEL J., 1995. Comparative spring distribution of zooplankton in three macrotidal European estuaries. *Hydrobiologia*, **311**: 139-151.
- SCHAFER J., BLANC G., LAPAQUELLERIE Y., MAILLET N., MANEUX E. & ETCHEBER H., 2002. Ten-year observation of the Gironde tributary fluvial system: fluxes of suspended matter, particulate organic carbon and cadmium. *Marine Chemistry*, **79**: 229-242.
- SHANNON C. E., 1948. A mathematical theory for communication. *The Bell System Technical Journal*, **27**: 379-423; 623-656.
- SHIN Y. J., 2000. Interactions trophiques et dynamiques des populations dans les écosystèmes marins exploités. Approche par modélisation individus-centrée. Thèse de Doctorat, Université de Paris VII, 245p.
- SILVERT W., 1993. Size-structured models of continental shelf food webs *In*: CHRISTENSEN V. & PAULY D. (eds) Trophic models of aquatic ecosystems, 40-43, ICLARM, Manille, Philippines.
- SIMBERLOFF D. & DAYAN T., 1991. The Guild Concept and the Structure of Ecological Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **22**: 115-143.
- SORBE J. C., 1978. Inventaire faunistique des amphipodes de l'estuaire de la Gironde. *Bulletin du Centre d'Etudes et de Recherches Scientifiques, Biarritz*, **12**: 369-381.
- SORBE J. C., 1979. Systématique et écologie des amphipodes gammaridés de l'estuaire de la Gironde. *Cahiers de Biologie Marine*, **XX**: 43-58.
- SORBE J. C., 1981. La macrofaune vagile de l'estuaire de la Gironde. Distribution et migration des espèces. Mode de reproduction, régime alimentaire. *Oceanis*, **6**: 579-592.
- SOTTOLICHIO A., 1999. Modélisation de la dynamique des structures turbides (bouchon vaseux et crème de vase) dans l'estuaire de la Gironde. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux I, 184p.
- SOTTOLICHIO A. & CASTAING P., 1999. A synthesis on seasonal dynamics of highly-concentrated structures in the Gironde estuary. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences Série II Fascicule a- Sciences de la Terre et des Planètes*, **329**: 795-800.
- STEELE J. H., 1974. The structure of marine ecosystems. Blackwell Scientific, Oxford, England, 128p.
- 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, 451p.
- TER BRAAK C. J. F., 1986. Canonical correspondence analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, **67**: 1167-1179.
- 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 of the Elbe Estuary: an analysis in space and time. *Marine Biology*, **138**: 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**: 330-342.
- THIOULOUSE J., CHESSEL D., DOLÉDEC S. & OLIVIER J. M., 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, **7**: 75-83.
- TORRES F., 1991. Tabular data on marine fishes from south Africa, Part I : Length-weight relationships. *Fishbyte*, **9**: 50-53.
- ULANOWICZ R. E., 1986. Growth and development. Ecosystems phenomenology. Springer, Verlag, New York, 203p.
- ULANOWICZ R. E. & NORDEN J. S., 1990. Symmetrical overhead in flow networks. *International Journal of Systems Science*, **21**: 429-437.
- ULANOWICZ R. E., 1993. Inventing the Ecoscope *In*: CHRISTENSEN V. & PAULY D. (eds) Trophic models of aquatic ecosystems, ix-x, ICLARM, Manille, Philippines.
- VALANDRO L., CAIMMI R. & COLOMBO L., 2003. What is hidden behind the concept of ecosystem efficiency in energy transformation? *Ecological Modelling*, **170**: 185-191.
- VEGA-CENDEJAS M. E. & ARREGUIN-SANCHEZ F., 2001. Energy fluxes in a mangrove ecosystem from a coastal lagoon in Yucatan Peninsula, Mexico. *Ecological Modelling*, **137**: 119-133.
- VON BERTALANFFY L., 1968. Théorie générale des systèmes (version française de 1973). Dunod, Paris, 298p.

- WHEELER A., 1978. Key to the fishes of northern Europe. Williams Cloves and Sons, 380p.
- WHITFIELD A. K., 1983. Factors influencing the utilization of southern African estuaries by fishes. *South African Journal of Science*, **79**: 362-365.
- WHITFIELD A. K., 1996. Fishes and the environmental status of South African estuaries. *Fisheries Management and Ecology*, **3**: 45-57.
- 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.
- WILSON J. G., 2002. Productivity, Fisheries and Aquaculture in Temperate Estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **55**: 953-967.
- WOLFF M., KOCH V. & ISAAC V., 2000. A Trophic Flow Model of the Caeté Mangrove Estuary (North Brazil) with Considerations for the Sustainable Use of its Resources. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **50**: 789-803.
- WOODMAN F., 1996. Lettre adressée au Ministre des Pêches et des Océans au sujet des priorités de recherche et d'évaluation. Fisheries Resource Conservation Council - Conseil pour la conservation des ressources halieutiques, 5p.
- ZETINA-REJON M. J., ARREGUIN-SANCHEZ F. & CHAVEZ E. A., 2003. Trophic structure and flows of energy in the Huizache-Caimanero lagoon complex on the Pacific coast of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **57**: 803-815.

ANNEXE I : RELATIONS TAILLE-POIDS

Relations taille-poids pour les espèces de la grande faune ichthyologique de l'estuaire de la Gironde. Les remarques concernent certaines précautions à prendre en compte lors du calcul ou l'origine des données. Celle-ci est notée dans la colonne Référence. On indique par * les relations qui ne sont pas issues de www.fishbase.org. a et b sont les paramètres de la relations d'allométrie et W/L correspond à un coefficient simple lorsque aucune relation n'est disponible. L : gamme de taille dans laquelle la relation est valable.

Nom	Remarque	a	b	W/L	L	Référence	Lieu
Brème		1,11E-02	2,97E+00		10,7-30,5	Kleanthidis et al., 1999	Grèce
Esturgeon	Correction	2,00E-03	3,23E+00			Rochard et al., 2001	Gironde
Alose vraie	Lt en mm	1,23E-05	2,89E+00			Taverny, 1991	Gironde
Alose feinte	Lt en mm	9,81E-06	2,92E+00			Taverny, 1991	Gironde
Anguille		1,14E-02	3,13E+00			C. Rigaud, com.pers..	Arcachon/Seudre/Cadix
Maigre		8,30E-03	3,06E+00		8-87	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Athérine		6,90E-03	3,00E+00			Bauchot R. & Bauchot, 1978	
Barbeau				18,27		Données Gironde 2001	Gironde
Orphie		3,80E-03	2,87E+00		42-84	Goncalves et al., 1997*	Portugal
Carassin							
Mulet lippu	moyenne M/F	3,07E-02	2,85E+00			Campillo, 1992	Golfe du Lion
Motelle à 5 barbillons		6,40E-03	3,00E+00			Bauchot R. & Bauchot, 1978	
Hareng		4,00E-03	3,22E+00			Dorel, 1985	Manche
Congre		2,00E-04	3,51E+00		30-180	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Carpe commune		1,88E-02	3,00E+00			Bauchot R. & Bauchot, 1978	
Pastenague		2,51E-02	3,11E+00			Torres, 1991	Afrique du Sud
Bar franc		1,23E-02	2,96E+00			Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Bar moucheté		2,00E-03	3,44E+00		35-51	Goncalves et al., 1997*	Portugal
Céteau		6,60E-03	3,00E+00		7-26	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Sar commun		5,70E-03	3,17E+00		15-47	Goncalves et al., 1997*	Portugal
Anchois		6,50E-03	2,98E+00		10-20	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Morue		8,40E-03	3,05E+00		6-95	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Poisson chat		1,00E-02	3,00E+00			Bauchot R. & Bauchot, 1978	
Lamproie fluviatile							
Mulet doré	moyenne M/F	1,05E-02	2,55E+00			Campillo, 1992	
Mulet	SL !!! SL=0,765TL	2,20E-02	2,89E+00			Campillo, 1992	Golfe du Lion
Baudroie		2,55E-02	2,85E+00		13-134	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Merlan		3,40E-03	3,26E+00		11-49	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Merlu		5,10E-03	3,07E+00			Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Rouget		1,31E-02	2,85E+00		8-17	Merella et al., 1997*	Baléares
Eperlan	Recalculée	4,21E-03	3,13E+00			Lardeux, 1986*	Loire
Perche		2,29E-02	2,83E+00		13-23	Kleanthidis et al., 1999	Grèce
Lamproie Marine		8,00E-04	3,20E+00		31,5-93	Coull et al., 1989	Mer du Nord
Flet		9,30E-03	3,07E+00			Dorel, 1985	Golfe de Gascogne

Nom	Remarque	a	b	W/L	L	Référence	Lieu
Carrelet		5,30E-03	3,23E+00		2-70	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Lieu jaune		4,10E-03	3,21E+00		14-94	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Turbot		1,05E-02	3,17E+00		2-80	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Raie bouclée		3,20E-03	3,20E+00			Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Raie brunette		4,20E-03	3,12E+00		10-101	Dorel, 1985	Manche
Gardon		7,40E-03	3,14E+00		9-26	Kleanthidis et al., 1999	Grèce
Saumon		1,16E-02	3,00E+00			Palomares, 1991	
Truite de mer		1,20E-02	2,99E+00			Palomares, 1991	Rivière Viau, France
Sardine		5,90E-03	3,08E+00		12-26	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Maquereau		5,30E-03	3,08E+00		18-46	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Barbue		6,30E-03	3,23E+00		2-63	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Sole pole		6,90E-03	3,12E+00			Deniel, 1984*	Baie de Douamenez
Sole sénégalaise		5,10E-03	3,10E+00		27-50	Goncalves et al., 1997*	Portugal
Sole commune		4,80E-03	3,18E+00		2-59	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Dorade royale		1,04E-02	3,08E+00		26-41	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Dorade grise		8,90E-03	3,17E+00		6-40	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Sprat		2,10E-03	3,48E+00			Coull et al., 1989	UK
Sandre		8,30E-03	3,10E+00			Carlander, 1969	USA
Chinchard		7,20E-03	3,03E+00		7-44	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Grondin perlon		4,90E-03	3,20E+00		10-62	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Tacaud		7,50E-03	3,15E+00		5-43	Dorel, 1985	Golfe de Gascogne
Ombrine commune		8,90E-03	2,85E+00		36,2-66,5	Dulcic & Kraljevic, 1996*	Adriatique- Croatie

ANNEXE II : GLOSSAIRE ECOPATH

Tableau A1 : Compartiments

	Nom abrégé	Nom complet	Description, principales espèces
1	Prod.Prim.	Producteurs primaires	Phytoplancton et phytobenthos
2	Copépodes	Copépodes	Espèces zooplanctoniques : <i>Eurytemora affinis</i> , <i>Acartia biflosa</i> et <i>A. tonsa</i>
3	PFV	Petite Faune Vagile	Espèces supra-benthiques : <i>Neomysis integer</i> , <i>Mesopodopsis slabberi</i>
4	Meiobenthos	Meiobenthos	Organismes benthiques de taille inférieure à 2 mm et retenus par un tamis de 0,5 mm
5	Macrobenthos	Macrbenthos	Autres organismes benthiques
6	Crevettes	Crevettes	Crevettes blanches <i>Palaemon longirostris</i> et crevettes grises <i>Crangon crangon</i>
7	Esturgeons	Esturgeon	Esturgeon européen <i>Acipenser sturio</i>
8	Anguilles	Anguille	Anguille européenne <i>Anguilla anguilla</i> - essentiellement anguilles jaunes
9	Petits pélagiques	Petits pélagiques	Petits poissons pélagiques – essentiellement sprats <i>Sprattus sprattus</i> et anchois <i>Engraulis encrasicolus</i>
10	Mulets	Mulets	Essentiellement mulet porc <i>Liza ramada</i>
11	GPM	Grands Poissons Marins	Espèces euryhalines d'origine marine et généralement prédatrices – essentiellement maigres <i>Argyrosomus regius</i> et bars <i>Dicentrarchus sp.</i>
12	Grands pélagiques	Grands pélagiques	Espèces pélagiques marines rares en estuaire – essentiellement Daurade grise <i>Spondyllosoma cantharus</i> et Sar commun <i>Diplodus sargus</i>
13	Syngnathes	Syngnathes	<i>Syngnathus rostellatus</i>
14	Poissons plats	Poissons plats	Essentiellement flets <i>Platichthys flesus</i> et soles <i>Solea vulgaris</i> et <i>S. senegalensis</i>
15	Gobies	Gobies	Essentiellement <i>Pomatoschistus minutus</i>
16	P. eau douce	Poissons d'eau douce	Essentiellement barbeau <i>Barbus barbus</i>
17	Civelle	Civelle	Civelles d'anguilles <i>Anguilla anguilla</i>
18	Rejets / Détritus	Rejets / Détritus	Détritus et rejets du CNPE et de la pêche
19	Pêcherie	Pêcherie	Pêcherie professionnelle
20	CNPE	Centre Nucléaire de Production d'Electricité du Blayais	Prélèvements mécaniques de la centrale sur les compartiments biologiques essentiellement poissons et crevettes

Tableau A2 : Paramètres

	Paramètre	Commentaire
B	Biomasse	Biomasse moyenne par unité de surface
P/B	Production/Biomasse	Productivité (à l'équilibre, P/B = Z en halieutique)
Q/B	Consommation/Biomasse	Taux de consommation d'un prédateur
EE	Efficacité écotrophique	Fraction utilisée dans la chaîne trophique ou exportée (i.e. qui passe dans la chaîne alimentaire, qui est utilisée sous forme de biomasse accumulée, migration ou exportée). EE varie entre 0 et 1. Il approche 1 pour les groupes soumis à des pressions de prédation importantes.
DC	'Diet Composition'	Régime alimentaire
Y	'Yield'	Captures par la pêche et/ou la Centrale
Bacc	Biomasse accumulée	Bacc est un terme de production qui peut être entré pour chacun des groupes (sauf les détritus pour lequel il est calculé). Si B, P/B, Q/B et EE sont entrés, Bacc peut être calculé.
U/Q	'Unassimilated/Consumption'	La nourriture non-assimilée (urine et fécès) est dirigée vers les détritus.

Tableau A3 : Indices

	Indice	Descriptif
T	'Troughput'	Somme des flux pour un compartiment ou le système
TL	'Trophic Level'	Niveau trophique d'un compartiment
CI	'Connectivity Index'	Indice de connectivité. Rapport entre le nombre de liens trophiques réalisés et le nombre de liens possibles
OI	'Omnivory Index'	Indice d'omnivorie. Lorsqu'un prédateur est très spécialisé et se nourrit sur un seul niveau trophique, l'indice d'omnivorie est nul.
FCI	'Finn Cycling Index'	Indice de recyclage de Finn. Il exprime la part de flux qui est effectivement recyclée par le système
A	'Ascendency'	Niveau d'information mutuelle moyen au sein du système
ET	Efficacité de transfert	Pour un niveau trophique donné : ratio entre les flux vers le niveau trophique suivant et la somme des flux à ce niveau
P	'Pedigree'	Indice global qualifiant l'origine des données et leur éloignement par rapport à des données « locales »
t*	Ajustement global	Ajustement global du modèle aux données « locales »

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS	iii
AVANT PROPOS	v
SOMMAIRE	vii
CHAPITRE 1 - INTRODUCTION GENERALE : LES POISSONS EN ESTUAIRE	3
1.1 CONTEXTE GENERAL	3
1.1.1 <i>La place des estuaires dans le cycle écologique des poissons</i>	4
1.1.2 <i>Les poissons et la qualité des estuaires</i>	5
1.1.3 <i>L'étude des poissons en estuaire</i>	6
1.2 LE CONTEXTE GIRONDIN	7
1.3 PROBLEMATIQUES ASSOCIEES	7
1.4 DEMARCHE ADOPTEE	9
CHAPITRE 2 - L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE : PRESENTATION DU MILIEU ET DES DONNEES 13	
2.1 INTRODUCTION.....	14
2.2 L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE : PRESENTATION DU MILIEU	14
2.2.1 <i>La définition d'un estuaire</i>	14
2.2.2 <i>Eléments de géographie de l'estuaire de la Gironde</i>	15
2.2.2.1 Situation géographique.....	15
2.2.2.2 Contexte anthropique	17
2.2.2.3 Morphologie actuelle.....	18
2.2.3 <i>Contexte hydrodynamique</i>	20
2.2.3.1 Climatologie.....	20
2.2.3.2 Hydrologie fluviale.....	21
2.2.3.3 Le phénomène de marée dans l'estuaire de la Gironde	21
2.2.4 <i>Le contexte physico-chimique</i>	22
2.2.4.1 La salinité.....	22
2.2.4.2 La température.....	25
2.2.4.3 L'oxygène dissous	26
2.2.4.4 La turbidité et les matières en suspension (M.E.S).....	26
2.2.4.5 Synthèse : d'un point de vue dynamique.....	27
2.2.5 <i>Le contexte hydrosédimentaire</i>	28
2.2.5.1 La distribution spatiale des faciès sédimentaires dans la Gironde.....	28
2.2.5.2 Les processus de maturation des estuaires.....	29
2.3 LES DONNEES DISPONIBLES SUR L'ICHTYOFAUNE.....	31
2.3.1 <i>Les campagnes TRANSECT</i>	31
2.3.1.1 Le protocole actuel.....	31
2.3.1.2 Bref historique du protocole.....	33
2.3.1.3 Les données disponibles via le protocole TRANSECT	35
2.3.2 <i>Les campagnes STURAT</i>	35
2.3.2.1 Le protocole.....	35
2.3.2.2 Les données disponibles	36
2.3.3 <i>Limites des résultats obtenus</i>	37

CHAPITRE 3 - LES ASSEMBLAGES ICHTYOLOGIQUES DE L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE : COMPOSITION ET TYPOLOGIE 41

3.1	INTRODUCTION.....	42
3.2	COMPOSITION ET TYPOLOGIE DU PEUPEMENT ICHTYOLOGIQUE.....	42
3.2.1	<i>Descripteurs utilisés.....</i>	42
3.2.1.1	Composition spécifique et fréquence.....	42
3.2.1.2	Découpage en guildes écotrophiques.....	43
3.2.2	<i>Résultats et interprétation.....</i>	45
3.2.2.1	Composition spécifique du peuplement.....	45
3.2.2.2	Typologie.....	47
3.2.2.3	Intérêts et limites de la typologie du peuplement.....	48
3.2.2.4	Occurrence des espèces et variabilité.....	49
3.3	COMPARAISON AVEC D'AUTRES ESTUAIRES EUROPEENS.....	51
3.3.1	<i>Données et méthodes utilisées.....</i>	52
3.3.1.1	Données.....	52
3.3.1.2	Distance de Bray-Curtis et classification.....	53
3.3.1.3	Classification ascendante hiérarchique sur facteurs.....	54
3.3.2	<i>Comparaisons.....</i>	54
3.3.3	<i>Classification des estuaires en fonction de leur peuplement ichtyologique.....</i>	55
3.4	DISCUSSION.....	57
3.4.1	<i>Les critères à prendre en compte.....</i>	57
3.4.2	<i>Importance de l'échantillonnage.....</i>	58
3.4.3	<i>L'exemple de la Seine.....</i>	59
3.5	CONCLUSION.....	60

CHAPITRE 4 - STRUCTURE ET DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLES DES CORTEGES ICHTHYOLOGIQUES..... 65

4.1	INTRODUCTION.....	66
4.1.1	<i>Le contexte dynamique.....</i>	66
4.1.1.1	Evolution annuelle de la richesse spécifique.....	66
4.1.1.2	Evolution des fréquences d'occurrence des espèces.....	67
4.1.2	<i>Problématique.....</i>	69
4.2	DYNAMIQUE DE REFERENCE.....	70
4.2.1	<i>Comment définir une situation de référence ?.....</i>	70
4.2.2	<i>L'approche STATIS.....</i>	72
4.2.2.1	Généralités.....	72
4.2.2.2	Principe général de la méthode STATIS.....	72
4.2.2.3	La méthode STATIS-AFC.....	75
4.2.2.4	Application aux données disponibles.....	77
4.2.3	<i>Résultats de l'analyse.....</i>	78
4.2.4	<i>Approfondissement de l'étude de la structure saisonnière.....</i>	81
4.2.5	<i>Comparaison avec la situation d'une année quelconque.....</i>	85
4.3	LES CONTRAINTES DU MILIEU : ELEMENTS DE STRUCTURATION DU PEUPEMENT.....	87
4.3.1	<i>Hypothèses.....</i>	87
4.3.2	<i>L'Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales (AFCVI).....</i>	88
4.3.2.1	Généralités.....	88
4.3.2.2	Principe de la méthode.....	88
4.3.2.3	Application aux données disponibles.....	91
4.3.3	<i>Résultats de l'AFCVI.....</i>	92
4.3.3.1	Analyses préliminaires.....	93
4.3.3.2	Relation variables – facteurs – codes canoniques.....	94
4.3.3.3	Poids des variables et position des relevés.....	94
4.3.3.4	Position moyenne des espèces sur les codes.....	96
4.4	DISCUSSION.....	97

4.4.1	<i>Situation et dynamique de référence</i>	97
4.4.2	<i>Comparaison entre 1991-98 et 2000</i>	99
4.4.3	<i>Dynamique du peuplement en liaison avec les variables du milieu</i>	100
4.4.4	<i>Intérêts et limites des approches retenues</i>	102
4.4.5	<i>Influence des variables mésologiques</i>	104
4.5	CONCLUSION : HYPOTHESES DE FONCTIONNEMENT	105

CHAPITRE 5 - DES DEBRIS, DES POISSONS ET DES HOMMES... : LA STRUCTURE TROPHIQUE DE L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE..... 109

5.1	INTRODUCTION.....	110
5.1.1	<i>Contexte</i>	110
5.1.2	<i>Choix du modèle</i>	110
5.1.3	<i>Objectifs et limites de la modélisation</i>	111
5.2	LE MODELE ECOPATH	112
5.2.1	<i>Généralités</i>	112
5.2.2	<i>Les fondements du modèle</i>	113
5.2.3	<i>Les équations de base</i>	113
5.2.4	<i>Les paramètres d'entrée</i>	115
5.3	LES SORTIES DU MODELE.....	116
5.3.1	<i>Estimation des paramètres manquants et analyse basique</i>	116
5.3.1.1	L'Efficacité Ecotrophique	116
5.3.1.2	Production, consommation, respiration	117
5.3.1.3	Somme des flux	118
5.3.2	<i>Calculs d'indices écologiques</i>	118
5.3.2.1	Les niveaux trophiques	118
5.3.2.2	L'indice de connectivité	119
5.3.2.3	L'indice d'omnivorie.....	119
5.3.2.4	L'indice de recyclage	119
5.3.2.5	L'ascendance	120
5.3.3	<i>Représentation et analyse du réseau trophique</i>	121
5.3.3.1	Représentation graphique des flux trophiques.....	121
5.3.3.2	Niveaux trophiques agrégés et pyramides trophiques	122
5.3.4	<i>Impacts trophiques directs et indirects</i>	123
5.4	LA DEMARCHE ADOPTEE POUR LA PARAMETRISATION DU MODELE	123
5.4.1	<i>Principe général</i>	123
5.4.1.1	Synthèse des connaissances.....	123
5.4.1.2	Les limites spatiales et temporelles du système	126
5.4.1.3	Calcul par compartiments.....	127
5.4.2	<i>Les prélèvements d'origine anthropique</i>	128
5.4.2.1	La pêche	128
5.4.2.2	La centrale.....	128
5.4.3	<i>Les poissons</i>	129
5.4.3.1	Découpage en compartiments	129
5.4.3.2	Estimation des biomasses.....	132
5.4.3.3	Estimation des paramètres et des régimes alimentaires	134
5.4.4	<i>les crustacés décapodes</i>	136
5.4.5	<i>Les détritiques</i>	136
5.4.6	<i>Les maillons trophiques inférieurs</i>	136
5.4.6.1	Les producteurs primaires.....	136
5.4.6.2	Les copépodes et la petite faune vagile	137
5.4.6.3	Le benthos.....	138
5.4.7	<i>La gestion de l'incertitude</i>	140
5.5	RESULTATS ET INTERPRETATION.....	141
5.5.1	<i>Estimation des paramètres</i>	141
5.5.1.1	Résultats des ajustements	141

5.5.1.2	Interprétation des paramètres	143
5.5.2	<i>Résultats : flux et interactions trophiques</i>	144
5.5.2.1	Représentations du réseau	144
5.5.2.2	Interactions trophiques.....	149
5.5.3	<i>Paramètres et indices systémiques : éléments de diagnostic du fonctionnement du système.</i> 150	
5.5.3.1	Valeur des flux.....	151
5.5.3.2	Indices écosystémiques	153
5.6	DISCUSSION.....	156
5.6.1	<i>Les résultats du modèle</i>	156
5.6.1.1	Les Efficacités Ecotrophiques estimées	156
5.6.1.2	Impacts trophiques et prospectives	157
5.6.2	<i>Hypothèses et contraintes</i>	157
5.6.2.1	La contrainte de l'état stable.....	157
5.6.2.2	La complexité du système.....	158
5.6.2.3	Le choix des compartiments.....	159
5.6.3	<i>Estimation et ajustement des paramètres</i>	161
5.6.3.1	Analyse de sensibilité	161
5.6.3.2	L'estimation des paramètres d'entrée.....	163
5.6.3.3	L'ajustement du modèle	166
5.7	CONCLUSION : DIAGNOSTICS ET PERSPECTIVES	167
5.7.1	<i>Diagnostic sur le modèle</i>	167
5.7.2	<i>Diagnostic sur l'écosystème</i>	168
5.7.3	<i>Perspectives à envisager</i>	172
	REMERCIEMENTS	174
CHAPITRE 6 - SYNTHÈSE ET CONCLUSION.....		177
6.1	L'ART DELICAT DE LA CONCLUSION	177
6.2	RETOUR SUR LES PRINCIPAUX RESULTATS	178
6.2.1	<i>Contexte de l'étude</i>	178
6.2.2	<i>Les échelles d'étude choisies</i>	178
6.2.3	<i>Assemblage, peuplement, cortège, communauté</i>	179
6.2.4	<i>Intérêt des techniques d'analyses multivariées</i>	180
6.2.5	<i>Première approche de la relation structure / fonction</i>	181
6.3	AVIS ET RECOMMANDATIONS EN MATIERE DE SUIVI ET DE GESTION	183
6.3.1	<i>En matière de suivi</i>	183
6.3.1.1	Mise au point d'un indice « poissons »	183
6.3.1.2	Echantillonnage.....	185
6.3.2	<i>En matière de gestion du milieu : diagnostic « à dire d'expert »</i>	187
6.4	PROSPECTIVES ET PERSPECTIVES	188
6.4.1	<i>Suggestions pour le futur</i>	188
6.4.2	<i>Et si... ?</i>	189
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....		193
ANNEXE I : RELATIONS TAILLE-POIDS.....		205
ANNEXE II : GLOSSAIRE ECOPATH		207
TABLE DES MATIERES		209
TABLE DES ILLUSTRATIONS		213

TABLE DES ILLUSTRATIONS

FIGURES

Figure 1. Présentation de l'estuaire de la Gironde.	17
Figure 2. Bathymétrie de l'estuaire de la Gironde (données PAB). Profondeur en mètres.	19
Figure 3. Limites des 3 secteurs de l'estuaire marin communément évoqués. Voir texte pour plus de précisions	20
Figure 4. Débits moyens annuels et semestriels cumulés de la Garonne et de la Dordogne, de 1960 à 2001 (en pointillé leur moyenne globale, ou module, sur toute la période), calculés d'après les valeurs journalières relevées par le PAB.	21
Figure 5. Courbes marégraphiques au Verdon et à Bordeaux (données PAB)	22
Figure 6. L'intrusion haline dans l'estuaire de la Gironde. On fait apparaître les limites approximatives des 3 secteurs halins à l'étiage (débit = 300 m ³ s ⁻¹ ; à gauche) et en crue (débit = 3000 m ³ s ⁻¹ ; à droite). Ces limites ont été positionnées d'après les cartes issues de Sottolichio (1999)	24
Figure 7. Stratification verticale de la salinité dans l'estuaire de la Gironde. Exemple d'une mesure de conductivité effectuée le 11/02/02 à 16h10 dans l'estuaire amont, de flot, par un coefficient de marée de 78.	24
Figure 8. Stratification verticale de la température dans l'estuaire de la Gironde. Exemple d'une mesure effectuée le 11/02/02 à 16h10 dans l'estuaire amont, de flot, par un coefficient de marée de 78.	25
Figure 9. Stratification verticale de l'oxygène dissous dans l'estuaire de la Gironde. Exemple d'une mesure effectuée le 11/02/02 à 16h10 dans l'estuaire amont, de flot, par un coefficient de marée de 78.	25
Figure 10. Stratification verticale de la matière en suspension dans l'estuaire de la Gironde. Exemple d'une mesure effectuée le 11/02/02 à 16h10 dans l'estuaire amont, de flot, par un coefficient de marée de 78.	27
Figure 11. Structuration longitudinale typique de quelques paramètres physico-chimiques et de la chlorophylle dans les grands estuaires. D'après (Romana, 1994).	27
Figure 12. - Chronique de débit (données du PAB) et de température (données du CNPE du Blayais) dans l'estuaire de la Gironde entre janvier 1997 et décembre 1999.	28
Figure 13. Distribution spatiale des faciès sédimentaires dans l'estuaire de la Gironde.	29
Figure 14. Morphologie des estuaires à dominante marine selon la classification de Roy <i>et al.</i> (2001). A gauche, répartition longitudinale des faciès. A droite, répartition verticale. COE = 'Cut-off embayments'	30
Figure 15. Evolution de la proportion des différentes zones d'un estuaire selon son stade de maturité. A : estuaire jeune ; B : estuaire intermédiaire ; C : estuaire semi-mature ; D : estuaire mature. D'après Roy <i>et al.</i> (2001).	30
Figure 16. Localisation des zones d'échantillonnages STURAT (A) et TRANSECT (B) dans l'estuaire de la Gironde.	31
Figure 17. Description des engins d'échantillonnage utilisés lors des campagnes TRANSECT (A : cadre de surface, B : le traineau suprabenthique, C : Vue du cadre d'échantillonnage de surface bâbord avant son immersion, D : vue du cadre arrière avant son immersion)	32
Figure 18. Importance de chacune des guildes en fonction des différentes catégories décrites par Elliott et Dewailly (1995) dans l'estuaire de la Gironde. Voir Tab. Il pour la définition des abréviations. A : guildes écologiques ; B : guildes de reproduction ; C : guildes trophiques ; D : guildes d'habitat ; E : guildes de distribution dans la colonne d'eau	47
Figure 19. Guildes écologiques dans l'estuaire de la Gironde	48
Figure 20. Localisation des 17 estuaires décrits par Elliott et Dewailly (1995). Pour la présente étude, nous faisons apparaître la Gironde et la Seine.	52
Figure 21. Comparaison de la typologie de peuplement obtenue en Gironde avec celle d'un estuaire européen typique décrit par Elliott et Dewailly (1995). L'astérisque indique les différences significatives.	55
Figure 22. Classifications des estuaires européens pris en compte dans l'analyse basées sur le coefficient de Bray-Curtis. En haut, sans la Gironde ; en bas, avec la Gironde	56
Figure 23. AFC (A) et CAH (B) correspondante des 18 estuaires basée sur le critère de Ward.	57

Figure 24. Comparaison de la typologie du peuplement de l'estuaire de la Gironde avec celui de la Seine	60
Figure 25. Evolution de la richesse spécifique et de la composition spécifique en terme de guildes écologiques au cours de l'année (sur la période 1995-1999). On fait apparaître le nombre d'espèces avant ré-échantillonnage (S obs) et après ré-échantillonnage (S estimé) ainsi que le nombre de traits. En haut, on fait apparaître le pourcentage de chacune des guildes écologiques dans la composition spécifique du peuplement ichthyologique par saison.....	67
Figure 26. Principe de la méthode STATIS. D'après Gaertner <i>et al.</i> (1998)	73
Figure 27. Analyse graphique de l'interstructure. (a) histogramme des valeurs propres générées par la diagonalisation de la matrice des RV ; (b) projection des 8 tableaux-années sur les axes 1 et 2 de l'interstructure.....	79
Figure 28. Analyse du compromis. (a) Histogramme des valeurs propres de l'AFC du compromis et pourcentage d'inertie expliquée pour les 6 premiers axes. (b) Projection sur le premier plan du compromis des centres de gravité des relevés en fonction du mois d'échantillonnage (O), du transect correspondant (□) et de la position de la station dans la colonne d'eau (▲)	80
Figure 29. Analyse du compromis. Projection des variables (espèces) sur le premier plan factoriel.	80
Figure 30. Analyse graphique de l'interstructure. (a) histogramme des valeurs propres générées par la diagonalisation de la matrice des RV ; (b) projection des 4 tableaux-saison sur les axes 1 et 2 de l'interstructure.	82
Figure 31. Localisation des stations dans la zone d'échantillonnage TRANSECT. Voir Chapitre 2 pour plus de détails.....	82
Figure 32. Premier plan de l'analyse du compromis : (a) Histogramme des valeurs propres de l'AFC du compromis et pourcentage d'inertie expliquée pour les 3 premiers axes. (b) Projection sur le premier plan du compromis des centres de gravité des relevés en fonction de la station d'échantillonnage, du transect et de la position du prélèvement dans la colonne d'eau. Les stations situées sur l'axe du fleuve apparaissent sur fond jaune. La station L apparaît cerclée de jaune (voir texte).	83
Figure 33. Analyse du compromis. Projection des variables (espèces) sur le premier plan factoriel.	84
Figure 34. Trajectoire des stations sur le premier plan du compromis. Les symboles pleins indiquent les stations et les symboles vides indiquent les transects.....	84
Figure 35. Premier plan de l'AFC du tableau-référence. (a) histogramme des valeurs propres avec le pourcentage d'inertie expliquée par les deux premiers axes. (b) Projection des codes des espèces (■) et du centre d'inertie des relevés en fonction du mois d'échantillonnage (○), du transect (□) et de la position dans la colonne d'eau (▲).....	85
Figure 36. Projection du code des espèces du tableau de l'année 2000 sur le premier plan de l'AFC du tableau-référence. (■) codes des espèces du tableau-référence ; (□) codes des espèces du tableau de l'année 2000. On fait apparaître les différences de position pour le flet adulte et les éperlans adultes et juvéniles à titre illustratif (voir texte pour les explications).....	86
Figure 37. Projections des codes de certaines espèces sur le premier plan factoriel de l'AFC du tableau-références. Projection de la position d'après le tableau compromis (symboles pleins) et d'après chacune des huit années de la période de référence (symbole vides). Les points représentent les positions des autres espèces.	87
Figure 38. Schéma de la projection d'un tableau Y dans un sous espace [X]. Voir texte pour les explications. Extrait de Chessel et Gimaret (1997).....	90
Figure 39. Volume filtré par les haveneaux de surfaces (en bleu) et par le cadre de fond (en rouge). A gauche : histogramme des valeurs ; à droite : boxplots.	91
Figure 40. Premier plan de l'AFC du tableau faunistique.....	93
Figure 41. Premier plan de l'ACP du tableau de variables mésologiques.....	93
Figure 42. Contribution des variables mésologiques à la construction des 2 axes de l'ACC (85% de l'inertie expliquée).....	95
Figure 43. Position moyenne des relevés sur certains descripteurs spatio-temporels comme le mois, le transect et la position dans la colonne d'eau	95
Figure 44. Position des espèces à la moyenne pondérée des relevés où on les trouve sur le premier plan factoriel de l'ACC. Les espèces les mieux représentées par la régression multiples sont surlignée en jaune ; les espèces les moins bien représentées sont entourées en vert. Voir Tableau XXII.	96
Figure 45. Valeurs moyennes (o) et écart-types (-o-) pour le débit (bas), la salinité (milieu) et la température de l'eau (haut) mesurés dans les échantillons de l'année 2000. Les pointillés indiquent les valeurs moyennes +/- écart-type pour la période de référence.	100
Figure 46. Variations mensuelles de la teneur en chlorophylle (en $\mu\text{g.l}^{-1}$; moyenne 1978-1992 ; a), de l'abondance de <i>Neomysis integer</i> (en ind.m^{-3} ; moyenne 1978-1991 ; b), d' <i>Eurytemora affinis</i> (en ind.m^{-3} ; moyenne 1978-1991 ; c) dans la partie médiane de l'estuaire (pk 52) et du meiobenthos (en ind.10 cm^{-2} ; 1976 ; d) au Verdon. D'après Castel <i>et al.</i> (1994).....	105
Figure 47. Evolution des flux énergétiques et des flux d'information au cours du développement d'un écosystème, d'après Salthé (2003). (a) : l'ordonnée liste différentes variables supposées évoluer comme l'indiquent les courbes. 'specific' et 'intrinsic' font	

référence à des taux par unité de masse. 'Lotka-Odum maximization' désigne le principe de maximisation de la puissance qui régit la somme des flux. Le 'Prigogine minimum' fait référence à l'hypothèse de Prigogine selon laquelle la sénescence est régie par un principe de minimisation de la production individuelle d'entropie. (b) : les termes listés en ordonnée représentent différentes manières d'exprimer le désordre H. H_{actuel} est une restriction de H_{max} imposée par l'organisation du système.....	121
Figure 48. Quelques exemples de pyramides trophiques issues de différents modèles ECOPATH. D'après Christensen (2000)	122
Figure 49. Couverture spatiale du système modélisé. On fait apparaître les points d'échantillonnage concernant la chlorophylle a, le benthos le zooplancton et la petite faune vagile (points E et K). Pour les compartiments poissons et crevettes, on fait apparaître l'emprise estimée des protocoles d'échantillonnage.....	127
Figure 50. Représentation schématique de la méthode de calcul de l' 'aspect ratio' (A). $A = h^2/s$ où s représente la surface de la nageoire (en foncé). D'après Christensen (2000).	135
Figure 51. Découpage de la zone littorale en plusieurs étages selon la classification de Glémarec.	139
Figure 52. Représentation graphique du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde. Pour les abréviations voir texte (5.4) ; pour les règles de représentation graphique, voir texte (5.3.3). Les producteurs primaires sont représentés en vert, les détritus en marron, la civelle en bleu foncé, les maillons trophiques inférieurs en violet, le benthos en orange, les crevettes en rose et les poissons en bleu.....	145
Figure 53. Niveau trophique de chacun des compartiments du système. Pour les abréviations voir texte (5.4).....	146
Figure 54. Pyramide des biomasses. Le volume de chaque étage représente la biomasse de chaque niveau trophique discrétisé. L'étage du bas représente le niveau trophique II.....	146
Figure 55. Pyramide des flux. Le volume de chacun des étages de la pyramide, représentant un niveau trophique, est proportionnel à la somme des flux à ce niveau. L'angle supérieur de la pyramide est inversement proportionnel à la moyenne géométrique des efficacités de transferts entre niveaux trophiques (Christensen <i>et al.</i> , 2000). L'étage du bas représente le niveau trophique II. 147	147
Figure 56. Chaînes de Lindemann. En haut, on représente les flux à partir des Producteurs Primaires, au milieu, à partir des Détritus et en bas, à partir des deux combinés. Les flux sont exprimés en $\text{kgC}/\text{km}^2.\text{an}^{-1}$. Chaque boîte représente un niveau trophique. Les flèches dirigées vers le haut représentent la respiration, les flèches dirigées vers le bas représentent les flux vers les Détritus . Les flèches reliant une boîte à l'autre représentent les flux entre les niveaux trophiques. On fait apparaître sous ces dernières les efficacités de transfert en %. Les exports ne sont pas représentés.....	148
Figure 57. Représentation graphique des impacts trophiques (directs et indirects) des compartiments en ligne sur les compartiments en colonne. Les barres dirigées vers le haut indiquent un impact positif et les barres dirigées vers le bas, un impact négatif. Les impacts sont relatifs mais on considèrera que l'importance de l'impact est proportionnelle à la hauteur de la barre pour les groupes en lignes.	149
Figure 58. Niveau trophique (TL) moyen des proies (+/- écart-type) en fonction du niveau trophique de chacun des compartiments. .	154
Figure 59. Représentation du niveau trophique des compartiments en fonction de leur taille mesurée par $\log(B/P)$ en année. Cette mesure peut être assimilée à la longévité. Une droite de régression a été ajustée ($R^2=0,67$).	154
Figure 60. Calendrier de la pêche en Gironde. D'après Girardin <i>et al.</i> (2002).	164
Figure 61. Représentation schématique de la répartition différentielle des flux selon les saisons.....	171
Figure 62. Schéma représentant l'évolution annuelle de la richesse spécifique estimée après ré-échantillonnage d'après les données CHALUT (pour les détails voir chapitre 4). La période de richesse spécifique maximale est située entre septembre et novembre.	185

TABLEAUX

Tableau I. L'estuaire de la Gironde en quelques chiffres.....	13
Tableau II. Eléments de synthèse des protocoles d'échantillonnage de la faune ichtyologique dans la Gironde	13
Tableau III. Proportion des différents faciès sédimentaires dans l'estuaire de la Gironde. Ils peuvent être regroupés par type : Intertidal (Slikke estuarienne et marine, Schorre), Rocheux, Doux (Vase, Sable et vase) ou Gravier-Sable (Gravier et sable, sable, gravier).....	29
Tableau IV. Récapitulatif des changements survenus dans le protocole d'échantillonnage TRANSECT. D'après Girardin, com. pers. t : durée de la pêche ; S/F : échantillonnages en surface et au fond.....	33
Tableau V. Nombre de prélèvements effectués par mois et par année au cours des campagnes TRANSECT entre 1979 et 1998. Les nombres indiqués entre parenthèses correspondent aux prélèvements de fond	34
Tableau VI. Calendrier des campagnes STURAT. Nombre de traits de chalut effectués par an et par mois.....	36
Tableau VII. Description des classes d'indice de fréquence relative (IF) utilisées.	43
Tableau VIII. Définitions des différentes guildes d'après la terminologie utilisée par Elliott et Dewailly (1995).....	44
Tableau IX. Espèces de poissons recensées dans l'estuaire de la Gironde. On fait apparaître leur appartenance aux différentes guildes définies par Elliott and Dewailly (1995). Pour la définition des abréviations, voir Tableau VIII. On fait apparaître leur fréquence (IF) dans les échantillons STURAT et TRANSECT (voir Tableau VII). DV : Distribution Verticale ; Troph. : Trophique ; Repro. : Reproduction.....	45
Tableau X. Guildes écologiques rencontrées dans l'estuaire de la Gironde. On ne fait apparaître ici que les espèces dont l'affectation dans les guildes a été modifiée par rapport à Tableau IX. Type 1 : type écologique d'après Elliott et Dewailly (1995) ; Type 2 : type écologique en Gironde.....	48
Tableau XI. Nombre d'espèces de chaque guildes écologiques en fonction de leur indice de fréquence dans les échantillons TRANSECT. %1 : représentation de chaque IF en fonction des 75 espèces recensées dans l'estuaire. %2 représentation de chaque IF en fonction des espèces échantillonnées par le protocole.....	49
Tableau XII. Nombre d'espèces de chaque guildes écologiques en fonction de leur indice de fréquence dans les échantillons CHALUT. %1 : représentation de chaque IF en fonction des 75 espèces recensées dans l'estuaire. %2 représentation de chaque IF en fonction des espèces échantillonnées par le protocole.....	49
Tableau XIII. Classement des espèces dont l'indice de fréquence (IF) dans les prélèvements de chacun des protocoles est supérieur à 1%. A noter que les anguilles échantillonnées dans le cadre de CHALUT sont plutôt au stade sub-adulte et que les anguilles échantillonnées dans le cadre de TRANSECT sont plutôt des post larves et des anguillettes.....	50
Tableau XIV. Résumé des méthodologies d'échantillonnage employées pour chacun des sites. D'après Elliott et Dewailly (1995). Freq. : fréquence d'échantillonnage ; Nb : nombre de stations d'échantillonnage ; RS : richesse spécifique.....	53
Tableau XV. IF de chacune des espèces capturées au chalut dans le cadre du protocole STURAT en fonction du mois d'échantillonnage. On fait apparaître en rouge les espèces pour lesquelles IF ≥ 75 % ; en orange celle pour lesquelles IF compris entre 50 % et 75 % et en jaune celles pour lesquelles IF est compris entre 12,5 % et 50 %.....	68
Tableau XVI. Variation des IF de chaque guildes écologiques en fonction de la saison de prélèvement et du secteur de l'estuaire. CA : migrateurs amphihalins ; ER : espèces résidentes ; FW : espèces dulçaquicoles ; MA : espèces marines apparaissant irrégulièrement en estuaire ; MJ : espèces marines dont les juvéniles fréquentent les estuaires ; MS : espèces marines effectuant des migrations saisonnières en estuaire. Hiver : Janvier-Mars ; Printemps : Avril-Juin ; Été : Juillet-Septembre ; Automne : Octobre-Décembre. Pour la description des secteurs de l'estuaire, voir Chapitre 2.....	69
Tableau XVII. Codes des espèces utilisés dans l'analyse. * : espèces rares non retenues.....	77
Tableau XVIII. Valeurs typologiques associées à l'analyse STATIS des données. Année : année d'échantillonnage ; Rv : coefficients de corrélation vectorielle entre tables ; Poids : poids des opérateurs dans la construction du compromis ; NS norm ² : Carré de la norme (Hilbert-Schmidt) des opérateurs ; Cos ² : cosinus carré de l'angle entre l'opérateur et le compromis estimé.....	78
Tableau XIX. Valeurs typologiques associées à l'analyse STATIS des données. Saison : saison d'échantillonnage ; Rv : coefficients de corrélation vectorielle entre tables ; Poids : poids des opérateurs dans la construction du compromis ; NS norm ² : Carré de la norme (Hilbert-Schmidt) des opérateurs ; Cos ² : cosinus carré de l'angle entre l'opérateur et le compromis estimé.....	81
Tableau XX. Description des variables mésologiques utilisées lors de l'analyse. Les surfaces des différents types de substrat sont exprimées en « unité cartographique ». L'unité cartographique est une unité arbitraire définie par le logiciel ArcView qui permet de comparer des surfaces.....	92

Tableau XXI. Combinaisons de variables testées lors de l'Analyse Canonique des Correspondances. % : pourcentage d'inertie prévisible par régression multiple (cf. texte) ; Test : résultat du test de Monte Carlo effectué sur le pourcentage.	94
Tableau XXII. Pourcentage de variance expliquée par la régression multiple de chaque colonne-espèce sur l'ensemble des variables de milieu.	94
Tableau XXIII. Définitions et abréviations des paramètres d'entrée du modèle ECOPATH.	115
Tableau XXIV. Paramètres alternatifs en entrée du modèle ECOPATH et leur définition.	116
Tableau XXV. Echelles de valeurs pour les indices d'origine des données (I) et les intervalles de confiance associés (CI) pour chacun des paramètres d'entrée du modèle. D'après Christensen et Pauly (2000).	125
Tableau XXVI. Liste des espèces piscicoles retenues pour le modèle. Trophique : guildes trophiques ; L : classe de taille ; DV : position dans la colonne d'eau ; Ecologie : guildes écologiques ; Groupe : numéro du groupe dans lequel l'espèce a été classée à l'issue de la procédure d'AFM et de classification, Comp. : numéro du compartiment dans lequel l'espèce a été classée à l'issue du réajustement. La description des compartiments apparaît dans le Tableau XXVII. * espèces qui seront par la suite exclues de l'analyse.	131
Tableau XXVII. Description des compartiments ichtyofaunistiques (Comp.) retenus pour le modèle ECOPATH.	132
Tableau XXVIII. Estimation des biomasses d'après les données de pêcheries actuelles (PECHE) et de mortalités dues au CNPE. Y/B_{min} et Y/B_{max} correspondent aux taux d'exploitation minimum et maximum envisagés, B_{min} et B_{max} aux biomasses minimum et maximum qui en découlent.	133
Tableau XXIX. Paramètres de base des compartiments du réseau trophique. En gras les paramètres estimés par le modèle. TL : niveau trophique continu de chaque compartiment ; Habitat : surface de l'habitat exprimée par rapport à la surface totale de la zone modélisée ; B : biomasse de chacun des compartiments dans la fraction du milieu utilisée par le compartiment. B' : biomasse dans l'ensemble de la zone. L'unité pour B, B' et Imports est le $kgC.km^{-2}.an^{-1}$ et l'unité pour P/B et Q/B est $l'an^{-1}$. Pour plus de détail sur les éléments, voir Tableau XXIII et Tableau XXIV.	142
Tableau XXX. Matrice proie/prédateur représentant la part de chaque compartiment en ligne dans le régime alimentaire de chaque compartiment en colonne.	142
Tableau XXXI. Biomasses après ajustements (B modèle), données de captures relatives à la pêche ($Y_{Pêche}$) et à la centrale (Y_{CNPE}) et taux d'exploitation correspondants ($Y/B_{Pêche}$ et Y/B_{CNPE}). Les valeurs de biomasses et de captures sont en $kgC.km^{-2}.an^{-1}$	143
Tableau XXXII. Taux de mortalité par prédation engendrée pour chaque compartiment en ligne par chaque compartiment en colonne. Les compartiments sont numérotés et seuls les numéros sont repris pour désigner les colonnes.	143
Tableau XXXIII. Coefficients de mortalité, en pourcentage du taux de production, pour chacun des compartiments inclus dans le modèle. On rappelle que le taux de production P/B est égal au taux de mortalité par pêche auquel on ajoute le taux de mortalité par prédation, le taux « autres mortalités », l'accumulation de biomasse et l'exportation nette. Ces deux derniers coefficients sont nuls et n'apparaissent pas dans le tableau. A gauche, coefficients de mortalité exprimés en valeur et à droite	144
Tableau XXXIV. Détail des flux concernant chaque niveau trophique discret et efficacités de transfert (ET). Les flux sont exprimés en $kgC.km^{-2}$. Import représente les importations de MO, Pred. ce qui est consommé par prédation, Export les flux qui ne sont pas directement dirigés vers un autre compartiment, Flux aux Det les flux dirigés vers les Detritus, Respiration la part de production consommée par la respiration et Throughput la somme des flux à chaque niveau trophique.	147
Tableau XXXV. Paramètres et indices écosystémiques relatifs à l'estuaire de la Gironde, l'estuaire de la Seine (Rybarczyk & Elkaim, 2003), la baie de Somme (Rybarczyk <i>et al.</i> , 2003), le Golfe de Gascogne (Ainsworth <i>et al.</i> , 2001) et la baie de Marennes-Oléron (Leguerrier <i>et al.</i> , 2003).	151
Tableau XXXVI. Comparaison des biomasses, productions et consommations des écosystèmes de l'estuaire de la Seine et de la Baie de Somme avec celui de l'estuaire de la Gironde. Les valeurs sont des rapports entre les valeurs relatives à la Seine et à la Somme d'un côté sur les valeurs relatives à la Gironde pour des compartiments équivalents.	152
Tableau XXXVII. Modèle tabulaire de la succession écologique selon Odum (1969). On fait apparaître les tendances attendues selon les stades du développement des écosystèmes ainsi que les paramètres ECOPATH permettant d'accéder à ces caractéristiques. En gras, les caractéristiques propres à la Gironde.	169

RESUME

Afin de mieux appréhender la complexité des écosystèmes estuariens, cette thèse pose la question de la construction d'un référentiel de fonctionnement de ces écosystèmes sous contraintes diverses. Nous avons choisi les cortèges de poissons fréquentant l'estuaire de la Gironde comme cas d'étude. Ce travail met en exergue, d'après des données d'échantillonnages traitées par analyses multivariées, un fonctionnement des assemblages basé sur une dynamique saisonnière claire, une structuration aval-amont forte et une opposition nette entre espèces de surface caractéristiques des mois chauds et espèces de fond représentatives des mois froids. Il existe un couplage benthos/pelagos probablement déterminé, en partie, par la disponibilité des ressources trophiques. La structure trophique globale de l'écosystème estuarien est alors caractérisée via le modèle ECOPATH. A l'état stable et à l'échelle annuelle, la capacité trophique du système ne semble pas limitée mais elle pourrait l'être à certaines périodes de l'année. La majorité des flux sont issus du compartiment détritique. Ainsi, malgré une production primaire faible, l'écosystème reste très productif et supporte d'importants stocks de poissons. Comme la plupart des écosystèmes de même type, la Gironde renvoie une image de stabilité dynamique, d'optimisation des ressources et de haute adaptation aux contraintes du milieu.

Mots clés : Analyses multivariées – Assemblages – Directive Cadre Européenne sur l'Eau - ECOPATH – Ecosystème estuarien – Estuaire de la Gironde – Modèle trophique - Poissons – Situation de référence - Structure

ABSTRACT

“Which reference pattern of functioning for estuarine ecosystems?” The case of fish successions in the Gironde estuary.

In order to improve our understanding of the complexity of estuarine ecosystems, this thesis focus on the construction of a reference frame of functioning for these ecosystems submitted to various pressures. We decided to consider the Gironde estuarine fish assemblages as a case study. This work, partly based on multivariate analysis of sampling data, puts forward a functioning of the assemblages based on a clear seasonal dynamics, a strong downstream-upstream structuring and a clear opposition between surface species, characteristic of the warmest months, and bottom species, representative of the coldest months. It appears a benthos/pelagos coupling that is probably partly determined by the trophic resources availability. An ECOPATH model was used to characterize the global trophic structure of the estuarine ecosystem. On the steady state and annual basis, the trophic capacity of the system does not seem limited but a bottleneck could exist at some periods of the year. The major part of the flows comes from the detritus compartment. In spite of a low primary production, the ecosystem stays globally very productive and it supports large fish stocks. As most of similar ecosystems do, the Gironde is characterized by a dynamic stability, an optimization of available resources and a high adaptation to the environmental constraints.

Keywords: Multivariate analysis – Assemblages – European Water Framework Directive – ECOPATH – Estuarine ecosystem – Gironde estuary – Trophic model – Fish – Reference situation - Structure