



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

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE BORDEAUX I

Discipline : OCEANOGRAPHIE

**LES RELATIONS TROPHIQUES :
ELEMENTS DE STRUCTURATION
DES PEUPELEMENTS ICHTYOLOGIQUES
EN MILIEU ESTUARIEN**

Application à l'estuaire de la Gironde

Présentée et soutenue publiquement

le 29 septembre 2006

par

Stéphanie PASQUAUD

Devant le jury composé de :

M. Pierre CHARDY (Professeur, Bordeaux I), président
Mme Maria-José COSTA (Professeur, Université de Lisbonne), rapporteur
M. Philippe KOUBBI (Professeur, Université du Littoral Côte d'Opale), rapporteur
M. François LE LOC'H (Ingénieur de Recherche, IRD Sète), examinateur
M. Jérémy LOBRY (Cadre de Recherche, Ifremer Nantes), examinateur
M. Benoît SAUTOUR (Maître de Conférences, Université de Bordeaux I), examinateur
M. Pierre ELIE (Directeur de Recherche, Cemagref), directeur de thèse
M. Michel GIRARDIN (Ingénieur d'Etudes, Cemagref), responsable scientifique

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

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE BORDEAUX I

Discipline : OCEANOGRAPHIE

**LES RELATIONS TROPHIQUES :
ELEMENTS DE STRUCTURATION
DES PEUPEMENTS ICHTYOLOGIQUES
EN MILIEU ESTUARIEN**

Application à l'estuaire de la Gironde

Présentée et soutenue publiquement

le 29 septembre 2006

par

Stéphanie PASQUAUD

Devant le jury composé de :

M. Pierre CHARDY (Professeur, Bordeaux I), président
Mme Maria-José COSTA (Professeur, Université de Lisbonne), rapporteur
M. Philippe KOUBBI (Professeur, Université du Littoral Côte d'Opale), rapporteur
M. François LE LOC'H (Ingénieur de Recherche, IRD Sète), examinateur
M. Jérémy LOBRY (Cadre de Recherche, Ifremer Nantes), examinateur
M. Benoît SAUTOUR (Maître de Conférences, Université de Bordeaux I), examinateur
M. Pierre ELIE (Directeur de Recherche, Cemagref), directeur de thèse
M. Michel GIRARDIN (Ingénieur d'Etudes, Cemagref), responsable scientifique

REMERCIEMENTS

Ce travail de thèse n'aurait jamais pu être réalisable et finalisé sans les soutiens tant professionnels que personnels de nombreuses personnes que ces quelques lignes me permettent de remercier.

Je tiens tout d'abord à remercier les membres du jury et notamment Mme Maria-José Costa et M. Philippe Koubbi, qui m'ont fait l'honneur d'accepter d'être rapporteurs de ce travail ; merci pour leurs critiques et leurs commentaires constructifs. Merci aussi à M. Pierre Chardy qui, malgré un emploi du temps très chargé, a accepté d'être président du jury. Je tiens à remercier chaleureusement Benoît Sautour pour le vif intérêt qu'il a porté à ce travail, de son commencement à sa soutenance, et pour ses conseils avisés. Un grand merci à M. François Le Loc'h qui, malgré un délai serré, a eu la gentillesse d'accepter de participer au jury de thèse et pour ses précieux conseils et critiques « isotopiques ». Enfin, je remercie fortement M. Jérémy Lobry qui m'a vu grandir dans ce travail de thèse et qui m'a fait l'immense joie d'accepter le rôle d'examineur.

Je tiens à exprimer ma profonde reconnaissance à mon directeur de thèse, Pierre Elie, et à mon responsable scientifique, Michel Girardin, qui m'ont accordé leur confiance, soutenu et guidé, et dont la complémentarité a beaucoup enrichi ce travail. Merci d'avoir partagé vos connaissances estuariennes et de vous être rendu disponibles quand j'en ai eu besoin. Merci Pierre de m'avoir donné la chance de faire cette thèse au Cemagref et d'avoir toujours cru en moi (ça l'a fait !).

Je tiens à remercier sincèrement Paul Gonthier de m'avoir donné la possibilité de travailler dans de très bonnes conditions au sein de l'Unité des Ecosystèmes estuariens et Poissons Migrateurs Amphihalins du Cemagref, de m'avoir donné la chance de faire un séjour britannique chez le Pr Mike Elliott et pour ses qualités humaines.

Cette thèse n'aurait pu être possible sans la participation de Jean-François Bigot, Bernard Ballion et Romaric Le Barh qui m'ont permis de réaliser mes campagnes de pêches à bord de l'« Esturial ». Ces campagnes resteront des moments de travail intenses mais également des moments privilégiés, de convivialité et de bonne humeur. Merci à tous les trois ! Merci également à Françoise Daverat pour son aide précieuse sur l'Esturial et pour sa gastronomie landaise.

Ce travail doit également beaucoup à Cédric Jeantet et à l'équipe « traceurs isotopiques » de l'Université de Bordeaux 1, notamment Philippe Martinez et Isabelle Billy. Un grand merci également à Nathalie Tapie (LPTC) et Valérie David (LOB), pour leurs aides précieuses, leurs conseils et leurs encouragements.

Ces quelques années de thèse représentent pour moi une très belle aventure humaine « cémagrefienne ». Parmi ceux que je n'ai pas encore cité, je remercie Mario Lepage pour son soutien, ses conseils et pour les moments inoubliables partagés (échouage sur le Banc de Richard, concours de rire, initiation au pitchak...). Je remercie chaleureusement Eric Rochard pour ses qualités scientifiques,

humaines et surtout sa disponibilité malgré son emploi du temps bien chargé ! Merci à la « RAC team titulaire » (Patrick, Philippe, Jacques, Christian, Gérard, Elisabeth, Nathalie...) qui m'a donné l'impression de me sentir chez moi. Je ne remercierai jamais assez la « machine à café » qui a vu naître de nombreuses amitiés dont celle des kékos avec Jérémy (je ne te citerai jamais assez) « membre fondateur, colloc' de bureau », Sonia et son « rire communicatif », François « Mr Dylan-touillette », celle des assimilés avec Jeanne « bonne humeur », Ludo « Mr générosité », Geoffrey « Mr pause définitive », sans oublier Isa ma « prof de plongée », Christine « toujours à l'écoute ». Un grand merci à Aymeric, Géraldine, Mélanie, Hélène, Franck, Laurent qui ont égayé mes pauses et aux nombreux stagiaires que j'ai pu croisé durant ces quelques années de thèse (Gégé, Christophe, Anne-So...). Merci aux joueurs de badminton, de volley-ball, de belote et de poker (Oliv', Gratou, Soizic, Ludo, Vincent, Sandy, Gillou...) avec qui j'ai partagé d'agréables moments. Merci Aude pour ton soutien dans les nocturnes et week-ends cémagrefiens (promis, j'arrête les chewing-gums !). Un énorme merci à Vincent (j'attends la prochaine découverte musicale et/ou concert avec impatience) et Béné (ça va me manquer de ne plus aller voir Francky) pour leur amitié et leur soutien indéfectible. Je remercie Philippe Camoin, tout le personnel de la doc et le service informatique (rassure-moi Gillou... y'avait pire que moi, non ?) pour leur gentillesse et leur efficacité.

Je voudrais aussi exprimer toute ma gratitude et mes sincères remerciements à mes amis Nelly, July, Christophe, Julie, Romain, Julien, Juju, Denis, Karine, qui m'ont toujours écouté, encouragé et cru en moi et à mes compères des Doctoriales Arnaud-Flora (Vive la Sicile !), Loïc et Jo qui m'ont permis de m'échapper de ma routine.

Mes plus affectueux remerciements sont pour toi Vincent, qui a réussi à me procurer des moments d'évasion pendant les moments les plus difficiles...

Bien évidemment je remercie ma famille et tout particulièrement mes grands-parents pour le soutien qu'ils m'ont toujours apporté.

SOMMAIRE

Chapitre 1	- Introduction générale	3
1.1	Les relations trophiques	3
1.2	Particularités des écosystèmes estuariens	4
1.3	Les estuaires et les poissons	7
1.4	Contexte girondin	10
1.5	Problématiques et objectifs de l'étude	12
Chapitre 2	- L'estuaire de la Gironde	17
2.1	Rappel	17
2.2	L'estuaire de la Gironde : présentation du milieu	18
Chapitre 3	- Les cortèges ichtyologiques dans l'estuaire de la Gironde	31
3.1	Introduction	33
3.2	Composition ichtyofaunistique dans l'estuaire de la Gironde	34
3.3	Ecologie générale et dynamique des espèces choisies	39
3.4	Les peuplements ichtyologiques échantillonnés	60
3.5	Conclusion	86
Chapitre 4	- Ecologie alimentaire : analyses des contenus stomacaux des différentes espèces de poissons	91
4.1	Introduction	91
4.2	Techniques d'analyse des relations trophiques	91
4.3	Matériel et méthodes	99
4.4	Ecologie alimentaire des poissons : approche monospécifique	105
4.5	Conclusion	241
Chapitre 5	- Apport de l'analyse des isotopes stables dans l'étude des réseaux trophiques estuariens	249
5.1	Introduction	249
5.2	Matériel et méthodes	250
5.3	Résultats	254
5.4	Discussion	262
5.5	Conclusion	267

Chapitre 6	- Construction des guildes trophiques – leurs apports dans la compréhension du fonctionnement estuarien	271
6.1	Introduction	271
6.2	Méthodologie	272
6.3	Résultats	272
6.4	Analyse de la variabilité temporelle de la composition des guildes trophiques	279
6.5	Proposition de nouvelles guildes trophiques	288
6.6	Discussion et conclusion	290
Chapitre 7	- Conclusion générale	297
7.1	Contexte de l'étude	297
7.2	Principaux résultats acquis	298
7.3	Perspectives	304

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GENERALE

Chapitre 1 Introduction générale

1.1 Les relations trophiques

Les écosystèmes sont composés de populations interconnectées. La structure et le fonctionnement des populations découlent de deux principaux types de relation : d'une part de leur interaction avec les facteurs physiques et chimiques du milieu, d'autre part, de leur interaction trophique, *verticales* avec les proies et les prédateurs (phénomènes de prédation) et *horizontales* avec d'autres populations appartenant au même niveau trophique qu'elles (phénomènes de compétition ; Barbault, 1992). L'étude de ces relations alimentaires, à partir desquelles sont bâtis les réseaux trophiques, constitue une phase fondamentale dans la compréhension du fonctionnement d'un écosystème. En effet, les animaux ou « consommateurs » ont besoin de matière qu'ils transforment pour leur fournir l'énergie nécessaire à leur bon développement. La qualité et l'abondance de la nourriture vont influencer sur l'abondance, la durée de vie, la vitesse de croissance et la fécondité des êtres vivants (Dajoz, 1975). Ainsi, d'après Barbault (1992), « manger et se garder d'être mangé sont, dans la nature, deux exigences fondamentales, sources de pressions sélectives particulièrement contraignantes ». C'est dire l'importance des interactions trophiques « prédateurs-proies », dans la dynamique des populations naturelles. D'après de nombreux auteurs, la prédation est définie comme un processus clé dans la structuration des communautés biologiques (ex. Hairston *et al.*, 1960; Hrbacek *et al.*, 1961; Martinez, 1995). Elle peut induire des comportements de compétition interspécifique. L'estimation de cette compétition est très difficile (Barbault, 1992; Chase *et al.*, 2002). En effet, pour pouvoir parler de compétition pour deux organismes au moins, il faut préciser sur *quoi* s'exerce la compétition, *comment* et quels en sont les *mécanismes*. Or, l'élucidation des mécanismes de la compétition est toujours délicate. Cette difficulté est exacerbée quand un grand nombre d'espèces est considéré, de surcroît dans un milieu dynamique.

La théorie des « interactions trophiques en cascade » est souvent avancée pour expliquer le fonctionnement des réseaux trophiques (Paine, 1980). La baisse ou l'augmentation d'une espèce cible peut ainsi avoir des effets en cascade, sur les proies et sur ses prédateurs, comme sur ses compétiteurs, et finalement sur l'ensemble du réseau trophique et du fonctionnement de l'écosystème (Bax, 1998; Polis *et al.*, 2000; Sissenwine, 1984). La régulation de ces populations relève essentiellement de deux processus interspécifiques différents : le

contrôle « top-down » où l'abondance d'une population est régulée par les prédateurs en haut de chaîne trophique (Hunter & Price, 1992) et le contrôle « bottom-up » où l'abondance d'une population déterminée est régulée par les ressources trophiques disponibles en bas de chaîne trophique (White, 1978).

1.2 Particularités des écosystèmes estuariens

Récemment, les écologistes se sont interrogés sur les similitudes et/ou différences de structure et de fonctionnement entre les réseaux trophiques aquatiques et terrestres. Il semblerait que les effets « top-down » et les cascades trophiques soient rares dans les écosystèmes terrestres et communs dans les écosystèmes aquatiques (Kagata & Ohgushi, 2006; Mancinelli *et al.*, 2002; Pace *et al.*, 1999; Polis, 1999; Polis *et al.*, 2000; Polis & Strong, 1996; Strong, 1992). Ces observations sont cependant controversées (Chase, 2000) ou nuancées, notamment pour les systèmes aquatiques tels que les habitats rocheux intertidaux ou encore les milieux estuariens (Hostens & Mees, 1999; Lobry, 2004; Menge, 2000). Cette remarque renvoie à la complexité de ces systèmes « frontières » ou « transitoires » et à la dualité entre les fonctions qu'ils exercent et les dépendances des populations vis à vis de ces milieux. Ceci est particulièrement visible au niveau des estuaires, représentant une zone d'interface entre les fleuves et la mer. Compte-tenu des différentes fonctions écologiques qu'ils assurent pour un certain nombre d'espèces de poissons et, s'il est aisé d'imaginer aussi que la fonction de corridor de migration est essentielle aux migrateurs amphihalins, l'une des questions incontournables en écologie estuarienne est le degré de dépendance des populations marines et dulcicoles vis à vis des estuaires (Able, 2005; Blaber, 2002; Day *et al.*, 1981; Ray, 2005; Speirs & Gurney, 2001). Ceci amène quelques auteurs à s'interroger sur le statut des estuaires. Sont-ils des écosystèmes spécifiques ? Doit-on parler d'écotone ou écocline ? Les avis sont partagés : Gascuel (1985) et Baran (1995) parlent d'écosystème original. Lobry *et al.* (2003b), quant à eux, les qualifient d'écotones. Attrill & Rundle (2002) reviennent sur les définitions et distinctions entre écotone et écocline : "an ecotone is an area of relatively rapid change, producing a narrow ecological zone between two different and relatively homogeneous community types. Ecotones are highly dynamic and usually unstable, resulting in an environmentally stochastic stress zones [...] Ecoclines have been defined more recently, and are gradient zones containing relatively heterogeneous communities which are environmentally more stable than those of ecotones. An ecocline represents a boundary of more gradual,

progressive change (both spatial and ecological) between two systems. Most importantly, an ecocline is a response to the gradual difference in at least one major environmental factor.” Ainsi, d’après ces auteurs, un estuaire peut potentiellement être soit un écotone, représenté par une communauté de transition entre les « strates » marines et d’eau douce, soit une écocline, comprenant des séries d’assemblage se succédant le long du gradient de salinité de l’estuaire.

Les milieux estuariens, zones de transition entre les eaux continentales et les eaux marines, sont des écosystèmes particuliers de part la forte variabilité de leurs paramètres physiques, chimiques et biologiques (Mc Lusky, 1981). Complexes et fluctuants, ils jouent pourtant 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).

En plus d’être le siège de fortes variations des conditions environnementales, les estuaires sont soumis à de nombreuses et fortes pressions anthropiques (Figure 1., Elie *et al.*, 1990). En effet, exutoires des bassins versants, ils sont le siège de pollutions chroniques ou ponctuelles (Boudou, 2002; Grousset *et al.*, 1999; Kraepiel *et al.*, 1997; Marchand *et al.*, 2002). Par ailleurs, voie de pénétration des terres, les estuaires sont le siège d’activités portuaires importantes entraînant généralement un certain nombre d’aménagements lourds (chenalisation, dragage,...) et engendrant très souvent une intensification de l’urbanisation et de l’industrialisation (Lobry, 2004). Ainsi, les estuaires sont des zones d’interface continent-océan où les conflits d’intérêts potentiels entre les utilisateurs sont multiples et où les relations entre les pressions anthropiques et systèmes biologiques sont exacerbées, agissant sur la répartition et la dynamique des assemblages biologiques qui les subissent (Pasquaud *et al.*, in press). La relation structure/fonction sous contraintes environnementales et anthropiques est actuellement au cœur de la recherche en écologie aquatique. Cette notion est notamment retrouvée dans les appels d’offres des grands programmes scientifiques français tels que le Programme National sur l’Environnement Côtier (PNEC) sur les eaux littorales et les estuaires, le Groupement d’Intérêt Scientifique (GIS) ECOBAG sur le bassin Adour-Garonne, le Groupement d’Intérêt Public (GIP) Seine Aval sur l’estuaire de la Seine ou encore le GIP-Loire sur l’estuaire de la Loire. Ces programmes ont pour but de faciliter la compréhension de ces milieux et d’aider à la prise de décisions publiques. Parallèlement, la Directive Cadre Européenne sur l’Eau (DCE), adoptée en 2000 (EU, 2000), a initié un travail de réflexion à l’échelle européenne sur la mise en place d’un système d’évaluation de la qualité de ces milieux afin de prévenir toute dégradation supplémentaire des écosystèmes aquatiques, d’en évaluer, d’en préserver et d’en améliorer l’état écologique.

L'ensemble de ces programmes scientifiques souligne la nécessité d'une **meilleure connaissance de la structure et du fonctionnement des écosystèmes estuariens dans la perspective d'un développement durable de ces milieux** (Figure 1).

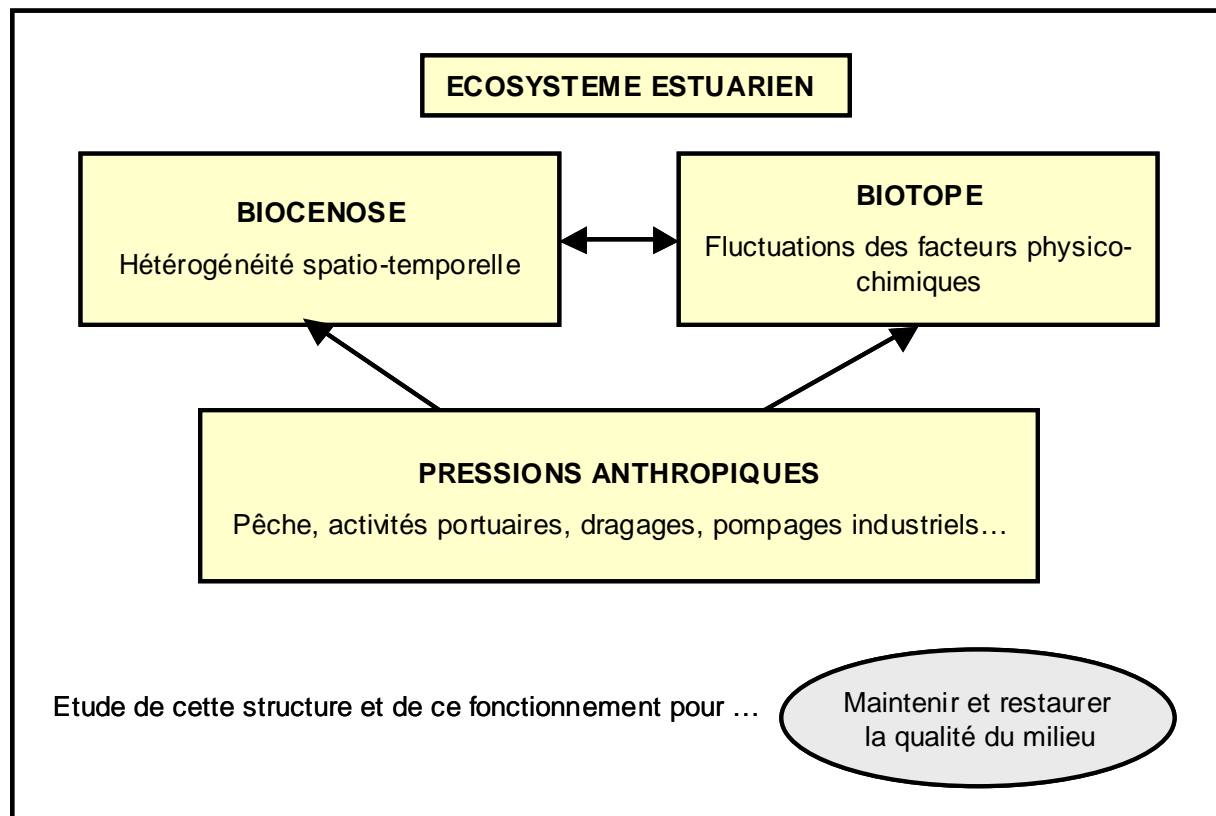


Figure 1. Schéma de la structure et du fonctionnement d'un écosystème estuarien. Les rectangles représentent les compartiments structurels, les flèches/doubles flèches représentent les actions/interactions fonctionnelles des différents compartiments. Le cercle représente l'objectif des gestionnaires.

Platt & Denman (1978) suggèrent que "la structure d'une communauté d'espèces résulte des interactions trophiques". En se basant sur cette théorie, plusieurs travaux scientifiques récents se sont positionnés à l'échelle de l'écosystème et ont mis en évidence l'importance d'étudier les réseaux trophiques afin de comprendre comment un système aquatique fonctionne (ex. Baird *et al.*, 1991; Baird & Ulanowicz, 1993; de Jonge, 1990; Livingston, 2002; Ulanowicz & Wulff, 1991). Pour ces auteurs, les interactions entre les différents compartiments vivants du système sont au cœur des considérations de l'écosystème. Cette approche trophodynamique du fonctionnement d'un écosystème est principalement héritée de la théorie thermodynamique de Lindeman basée sur l'existence d'échanges entre des matériaux dans un écosystème (Lindeman, 1942).

Tout ceci justifie la nécessité d'étudier les réseaux trophiques estuariens afin de pouvoir les décrire et comprendre leur fonctionnement et leur rôle. Pour y parvenir, les relations trophiques entre les espèces ou groupes d'espèces (guildes trophiques, groupes fonctionnels, espèces séparées en fonction du sexe ou par classe de taille...) doivent être caractérisées, c'est-à-dire que les sources de matière organique ainsi que les flux d'énergie entre les différents compartiments doivent être identifiés (West *et al.*, 2003).

1.3 Les estuaires et les poissons

Les estuaires tempérés et notamment les estuaires d'Europe de l'ouest sont des milieux riches dont l'importance écologique commence à être considérée depuis quelques décennies (Auger & Verrel, 1997; Bachelet *et al.*, 1997; Martin, 1977; Odum, 1953). Ces milieux, figurant parmi les écosystèmes les plus productifs (Costanza *et al.*, 1997; Day *et al.*, 1981), abritent une **faune ichtyologique d'intérêt halieutique majeur pour les pêcheries continentales ou littorales** (Auger & Verrel, 1997; Castelnaud, 1994; Costa *et al.*, 2002; Nikolsky, 1963). Par ailleurs, les **estuaires remplissent pour l'ichtyofaune, un certain nombre de fonctions vitales pour le bon déroulement de leurs cycles biologiques.** En effet, un estuaire constitue une zone de nourricerie, en référence aux stades larvaires, juvéniles voire sub-adultes (Pihl *et al.*, 2002), et/ou d'alimentation, en référence aux stades adultes voire sub-adultes, et/ou de reproduction et/ou de croissance mais aussi une voie migratoire incontournable pour les poissons amphihalins (Auger & Verrel, 1997; Bachelet *et al.*, 1997; Blaber, 2002; Elliott & Ducrotoy, 1991; Elliott & Hemingway, 2002; Elliott *et al.*, 1990; Martin, 1977; Mc Dowall, 1988; Potter *et al.*, 1986). Ils contribuent ainsi à l'augmentation de la biodiversité des milieux aquatiques (Lobry, 2004). La présence ou l'absence de certaines espèces de poissons permet donc d'évaluer un état et une qualité de ces milieux (Elliott *et al.*, 1988; Elliott & Hemingway, 2002; Maes *et al.*, 1998b; Pomfret *et al.*, 1991). D'autre part, compte-tenu de sa position généralement élevée dans les réseaux trophiques, l'ichtyofaune peut refléter des altérations d'origine naturelle ou anthropique de l'environnement (Whitfield, 1996). En plus de son niveau trophique, ce groupe taxonomique est caractérisé par une diversité élevée des caractéristiques morphologiques, biologiques, comportementales et fonctionnelles qui leur permettent d'être relié à différentes composantes de l'écosystème donnant une bonne image de la structure et du fonctionnement du milieu estuarien.

Pour ces raisons, **la composante ichtyofaunistique apparaît comme importante dans le fonctionnement de l'écosystème estuarien et sera utilisée comme clé d'entrée dans ce travail d'étude des relations trophiques.**

Les travaux de référence réalisés sur différents estuaires français, menés entre 1975 et 1983, ont mis en évidence une grande richesse faunistique et surtout une diversité des peuplements ichtyofaunistiques. Ces derniers sont inféodés, de façon plus ou moins importante, à ces milieux saumâtres. Ils peuvent donc être classés selon leurs exigences biologiques et leur milieu d'origine (Elie, 1998; Elie & Marchand, 1983) :

- Pour les espèces autochtones, l'estuaire représente une zone d'habitat permanent où l'ensemble du cycle biologique se déroule. Ces espèces sont en petit nombre, mais chacune de leur population est normalement très abondante (ex : le gobie buhotte *Pomatoschistus minutus*, le gobie tâcheté *Pomatoschistus microps*). Elles supportent des variations de température et de salinité importantes.

- Pour les espèces euryhalines d'origine marine (reproduction en mer), l'estuaire externe (marin ou polyhalin) peut servir d'aire de ponte et/ou de nourricerie. L'anchois *Engraulis encrasicolus* et le maigre *Argyrosomus regius* par exemple, peuvent venir pondre en estuaire. Pour la sole *Solea solea* et le bar franc *Dicentrarchus labrax*, la reproduction s'effectue en zone côtière voire à l'embouchure des estuaires et ce sont les larves qui pénètrent dans les estuaires pour s'y nourrir et croître. Pour quelques adultes, certaines zones de l'estuaire représentent à certains moments de l'année un lieu d'alimentation, c'est le cas notamment pour l'anchois, le maigre, le bar, le merlan et la sole.

- Pour les espèces euryhalines d'origine fluviale, l'estuaire représente une zone de nourricerie et/ou d'alimentation comme, par exemple, pour le sandre *Stizostedion lucioperca*, le barbeau *Barbus barbus* et l'épinoche *Gasterosteus aculeatus*, principalement dans l'estuaire fluvial mais également ponctuellement dans l'estuaire amont (zone oligo et mésohaline).

- Pour les espèces migratrices amphihalines, l'estuaire remplit un certain nombre de fonctions essentielles : (1) Il représente un lieu de passage obligatoire pour qu'elles puissent réaliser leur migration anadrome ou catadrome. Leur temps de résidence dans ce milieu peut parfois être très long : c'est le cas pour l'esturgeon qui y demeure plusieurs années avant de gagner la mer (Rochard, 2001). (2) L'estuaire constitue également pour ces espèces un lieu de préparation physiologique pour passer de l'eau de mer à l'eau douce et *vice versa*. (3) Pour certaines fractions de population subadulte comme par exemple l'anguille, tous les compartiments de

l'estuaire constitue un lieu de sédentarisation et de croissance (Daverat, 2005). (4) Ce milieu remplit également la fonction d'alimentation durant des écophases particulières de leur cycle biologique (phases juvéniles pour les aloses feintes et vraies, l'esturgeon).

La fonction « nourricerie pour les juvéniles et/ou alimentation pour les adultes » est donc remplie par l'estuaire pour l'ensemble des espèces de poissons y vivant de façon permanente ou temporaire.

L'écologie alimentaire des poissons apparaît comme une clé d'entrée intéressante pour décrire les connections avec les autres compartiments biologiques, donnant ainsi une première image de l'architecture du milieu et fournissant des indices sur son fonctionnement. Deux types d'approches sont généralement utilisés. La première est une **approche monospécifique** consistant à analyser les interactions entre une espèce considérée comme prédatrice et les diverses proies dont elle se nourrit. Les phénomènes de prédation ou de compétition interspécifique sont généralement abordés, pour des raisons de commodité évidentes, séparément et dans le cas de systèmes bispécifiques, rares dans la nature. Dans les milieux estuariens européens, cette approche a été principalement utilisée à partir de la fin des années 70, dans des études portant sur des espèces présentant un fort intérêt commercial tels que les bars, les soles (Cabral, 2003; Cabral & Costa, 2001; Cabral, 2000; CTGREF, 1979) et sur des populations de poissons migrateurs amphihalins (Brosse *et al.*, 2000; Costa *et al.*, 1992; Lardeux, 1986; Oesmann & Thiel, 2001). Cependant, pour comprendre les mécanismes de fonctionnement à l'intérieur d'un écosystème et appréhender l'ensemble de la variabilité, les populations ne peuvent être considérées isolément. Même si leur étude permet de connaître les mécanismes de base régnant dans les systèmes naturels, les populations offrent une image réductionniste de ce qui se passe dans la réalité. Aujourd'hui, l'émergence de la dimension de l'assemblage (ensemble plus ou moins organisé d'espèces) est constatée, c'est-à-dire que l'approche se veut désormais davantage **multispécifique**. L'échelle est celle du peuplement (ensemble de plusieurs populations) ichtyologique et non plus uniquement celle de la population. Les écologistes parlent alors de structure trophique des assemblages de poissons (ex. Henderson *et al.*, 1992; Marshall, 1995; Wilson & Sheaves, 2001) et fournissent une image schématique *via* la représentation des réseaux trophiques (décrivant les sources de matière organique, les liens trophiques et les flux d'énergie). Ces réseaux trophiques ichtyologiques mettent en avant une forte complexité (Costa, 1988; de Sylva, 1975; Marshall & Elliott, 1996) et une variabilité intra et inter-spécifique dans l'espace et dans le temps (ex. Elie & Marchand, 1983; Henderson *et al.*, 1992). La compréhension de la dynamique et du fonctionnement des communautés de poissons passe par l'analyse de ces réseaux trophiques estuariens. Pour y parvenir, certains auteurs simplifient ces réseaux en décrivant la structure en regroupant les

espèces par niveaux trophiques (ex. Henderson *et al.*, 1992; Horn & Allen, 1985; West *et al.*, 2003) ou par guildes trophiques (ex. Baldo & Drake, 2002; Garrison & Link, 2000a; Hajisamae *et al.*, 2003; Wilson & Sheaves, 2001) en analysant au préalable le recouvrement des niches, c'est-à-dire le degré de similitude alimentaire entre les espèces (Hurlbert, 1978; Wallace & Ramsay, 1983).

Devant la nécessité de synthétiser et d'améliorer les connaissances sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes estuariens, de nouvelles techniques de description et de quantification des flux de matières organiques sont apparues avec l'émergence des outils informatiques et des outils d'interprétation tels que les modèles trophiques (ex. Gascuel & Menard, 1997; Shin, 2000; Wolff *et al.*, 2000). Ces modèles permettent, entre autre, de replacer alors la composante ichtyofaunistique au sein de l'écosystème dans son ensemble.

Whipple *et al.* (2000) avancent que « la construction, la validation et l'application de tels modèles est une méthode utile pour évaluer la mortalité liée à la prédation et à la pêche et les impacts de ces processus sur la dynamique des populations ». La plupart des modèles, et particulièrement les modèles individus-centrés, considérant les individus comme des entités uniques et discrètes (Grimm, 1999), exigent donc des données qualitatives ou quantitatives concernant les interactions entre les espèces dans le système considéré, ainsi que la composition du régime alimentaire de ces espèces (incluses dans l'analyse). Ainsi, des études très locales et très appropriées sont souvent nécessaires, en particulier pour décrire les régimes trophiques des espèces. Or, ces données sont très souvent inexistantes aussi bien au niveau régional qu'au niveau de l'écosystème estuarien. D'où la nécessité de caractériser les relations trophiques.

1.4 Contexte girondin

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 et apparaît comme relativement bien conservé (Romaña, 1994). Il est souvent présenté comme une référence internationale et comme un cas d'étude pertinent pour les ichtyologistes. En effet, sur les onze espèces de poissons migrateurs amphihalins recensées sur la façade Ouest de l'Europe (anguille, flet, lamproie marine, lamproie fluviatile, esturgeon européen, saumon atlantique, truite de mer, éperlan, grande alose et alose feinte – dont sept sont considérées comme vulnérables et une en danger dans l'inventaire des

espèces menacées du Muséum National d'Histoire Naturelle), l'estuaire de la Gironde est le seul à les abriter toutes (Keith *et al.*, 1992). 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.

Ainsi, depuis le début des années 1980, différents protocoles sont mis en œuvre pour surveiller et échantillonner régulièrement l'ichtyofaune de l'estuaire de la Gironde (cf. Girardin *et al.*, 2005) et quelques études ponctuelles ont examiné ce compartiment dans son ensemble (Boigontier & Mounié, 1984; Cemagref, 1982; CTGREF, 1979; Mauvais & Guillaud, 1994; Sorbe, 1981). Ces travaux ont permis de dresser la liste des principales espèces présentes dans l'estuaire en détaillant quelques traits 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 (Castelnaud, 1994; Castelnaud *et al.*, 1994; Elie *et al.*, 1990; Elie & Rochard, 1994; Martin Vandembulcke, 1999; Rochard, 2001; Taverny, 1991) ou dans une optique de conservation des espèces menacées comme l'esturgeon européen (Brosse, 2003; Brosse *et al.*, 2000; Elie, 1997; Rochard, 1992; Rochard *et al.*, 1990; Rochard *et al.*, 2001).

L'ensemble de ces travaux a permis à Lobry (2004) d'amorcer une approche écosystémique, visant à améliorer la connaissance sur la structure et le fonctionnement de l'estuaire, en (1) définissant une composition et une typologie des assemblages ichtyologiques fréquentant le système en termes de guildes écologiques, (2) établissant une dynamique de référence représentative de la dynamique actuelle, (3) testant l'influence des facteurs environnementaux sur la structuration du peuplement (4) initiant une modélisation des flux trophiques dans l'écosystème dans son ensemble *via* ECOPATH pour évaluer la part du trophique dans le déterminisme de structuration des communautés. Ce travail met en exergue un fonctionnement des assemblages de poissons 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. Le couplage benthos/pelagos semble en partie déterminé par la disponibilité des ressources trophiques. La modélisation ECOPATH, à l'état stable et à l'échelle annuelle, montre que la capacité trophique de ce 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.

1.5 Problématiques et objectifs de l'étude

Dans des milieux aussi fluctuants que les estuaires, les différentes espèces de poissons rencontrées montrent de fortes variations d'abondance et de diversité spatiale et/ou temporelle. D'après la bibliographie, ces peuplements estuariens sont structurés par l'environnement physico-chimique et biologique (Costa & Elliott, 1991; Elliott *et al.*, 1990; Elliott & Taylor, 1989; Hamerlynck & Hostens, 1994; Maes *et al.*, 1998a; Marshall, 1995; Mees *et al.*, 1995; Pomfret *et al.*, 1991; Thiel *et al.*, 1995). Ces travaux, dont celui de Lobry (2004) sur l'estuaire de la Gironde, n'ont pas permis de « trancher » sur la part respective des facteurs environnementaux et trophiques dans la structuration et la dynamique de la composante ichtyofaunistique de l'écosystème estuarien. Ils ont tout de même montré la pertinence d'une approche trophique pour apporter des éléments de réponse aux fonctionnalités et exigences de ces systèmes. Par ailleurs, ils reflètent un manque de connaissances concernant les régimes alimentaires des principales espèces de poisson présentes et des relations qui en découlent et démontrent l'intérêt d'étudier la dynamique spatio-temporelle de cette structure trophique.

La problématique globale de ce travail de thèse est donc de **déterminer comment et dans quelle mesure les relations trophiques concernant les poissons structurent les peuplements ichtyologiques dans l'estuaire de la Gironde**. Pour y parvenir, différents objectifs ont été identifiés (Figure 2).

- ✓ Le premier est d'identifier les peuplements ichtyologiques « représentatifs » de la structure et du fonctionnement de l'écosystème estuarien girondin.
- ✓ Le deuxième est de caractériser les relations trophiques des espèces choisies et leurs variabilités (spatiale, temporelle, ontogénique). Pour répondre à cet objectif, une démarche monospécifique est utilisée.
- ✓ Le troisième est d'employer un outil moderne d'analyse des réseaux trophiques (analyses d'isotopes stables) pour évaluer son apport dans l'étude des relations trophiques concernant les poissons en milieu estuarien.
- ✓ Enfin, le dernier consiste à identifier une ou des structure(s) trophique(s), caractériser les espèces (prédateurs et/ou proies) clés, émettre des hypothèses de fonctionnement et proposer une méthode capable de décrire le fonctionnement trophique en milieu estuarien. Une approche multispécifique est utilisée.

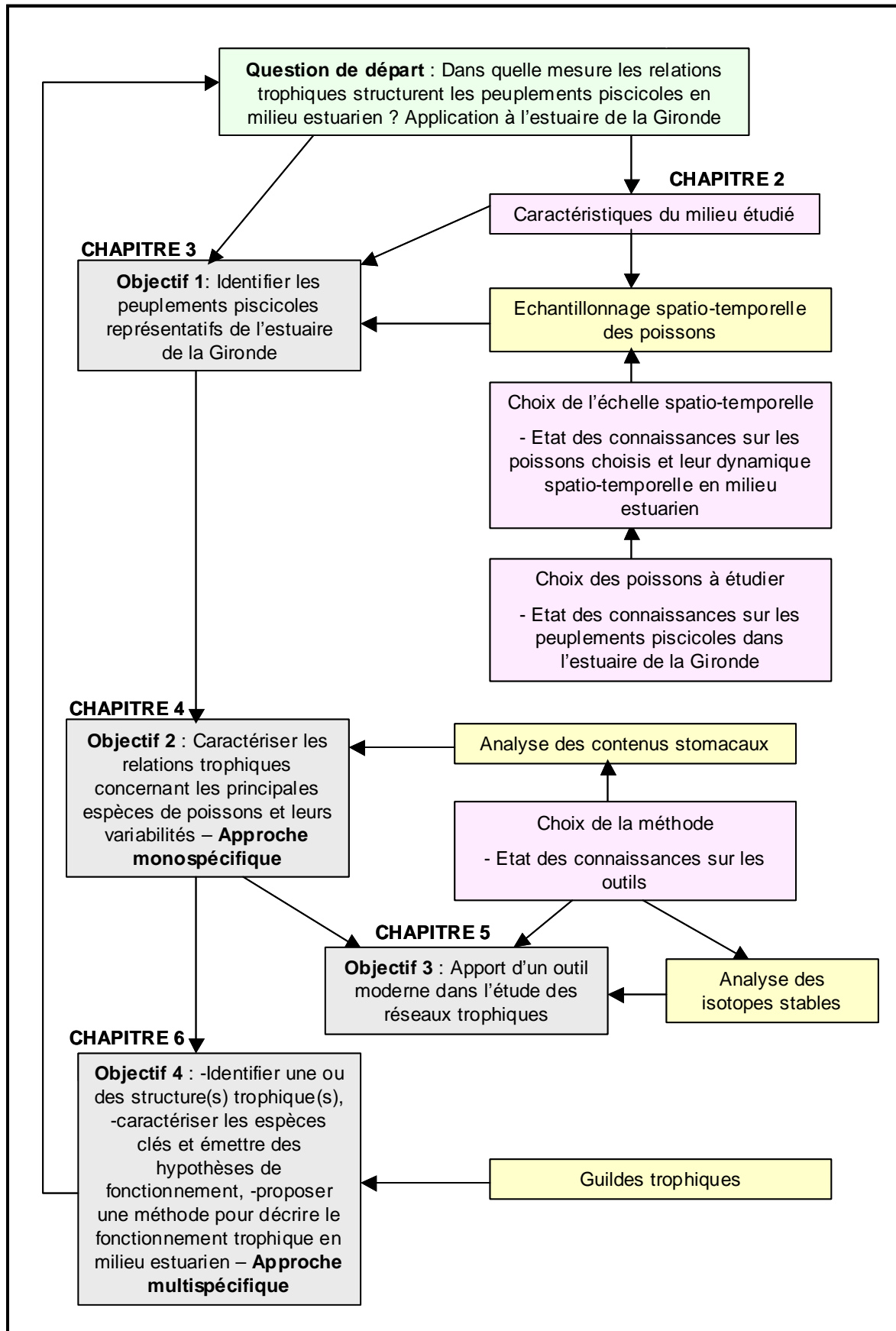


Figure 2. Schéma conceptuel de l'étude. En vert la problématique, en gris les objectifs, en jaune la méthodologie, en rose le travail bibliographique préalable nécessaire.

Pour répondre à ces différents objectifs, cette thèse propose d'abord de fournir le descriptif du milieu d'étude (Chapitre 2). Ensuite, elle présente, - d'une part l'état des connaissances sur les cortèges ichtyologiques dans l'estuaire de la Gironde puis l'écologie générale et la dynamique des espèces choisies en milieu estuarien, - d'autre part la méthodologie choisie et la composition/dynamique ichtyofaunistique échantillonnée dans le cadre de cette étude (Chapitre 3). Une fois les peuplements ichtyologiques représentatifs identifiés, leur écologie alimentaire sera étudiée *via* des analyses des contenus stomacaux, le choix de la méthode ayant été au préalable motivé par une synthèse des principaux outils utilisés pour étudier les réseaux trophiques (Chapitre 4). Ce travail était également l'occasion de tester ponctuellement une méthode actuellement émergente pour l'étude des réseaux trophiques : l'analyse des isotopes stables de l'azote et du carbone (Chapitre 5). Enfin, la connaissance des relations trophiques et de leur variabilité amène à analyser la dynamique trophique de l'ichtyofaune en construisant des guildes trophiques à partir de résultats des contenus stomacaux (Chapitre 6).

CHAPITRE 2

L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE

Chapitre 2 L'estuaire de la Gironde

L'essentiel de ce chapitre est issu d'un cours sur le fonctionnement des écosystèmes estuariens dispensé dans les universités de Tours et Bordeaux (Elie, Rochard, Lobry et Pasquaud, 2002 ; 2003 ; 2004 ; 2005). Par ailleurs, de nombreux éléments sont présentés dans les rapports de surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde qui sont produits depuis les années 1978-79 jusqu'à maintenant (ex. Girardin *et al.*, 2005).

2.1 Rappel

A l'origine, un estuaire a été défini par Ketchum (1951) comme « la zone dans laquelle les eaux marines sont diluées de manière mesurable 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 ». Ces deux définitions soulignent essentiellement la mise en conflit de deux masses d'eaux de caractéristiques physico-chimiques différentes, l'eau marine et l'eau fluviale, avec une prévalence de la notion de salinité. C'est avec Martin (1977), pour qui l'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 de propagation de la marée ». D'une façon générale, l'estuaire fluvial, caractérisé par de l'eau douce et des actions quotidiennes de la marée, est largement ignoré par les spécialistes des eaux douces comme par les biologistes marins. Très peu de données sont actuellement disponibles même dans celui de la Gironde. Cette zone semble pourtant jouer un rôle important dans le fonctionnement de la composante d'origine dulçaquicole du peuplement de poissons estuarien (Mc Lusky, 1993).

2.2 L'estuaire de la Gironde : présentation du milieu

2.2.1 Situation géographique

L'estuaire de la Gironde est le plus vaste estuaire français. Il est situé dans le Sud-Ouest de la France (4°20'N, 0°45'W) et constitue le principal exutoire du Bassin Aquitain (Figure 3). 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. Ce système fluvio-estuarien Gironde-Garonne-Dordogne mesure environ 150 km de long. L'estuaire salé ou marin (Bec d'Ambès-embouchure) est fréquemment considéré comme l'estuaire « proprement dit ».

L'estuaire de la Gironde entre le bec d'Ambès et le trait de côte mesure 76 km de long et couvre une superficie d'environ 450 km² à marée basse et 625 km² à marée haute, ce qui en fait un des plus grands estuaires 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, considérée comme la limite transversale de la mer.

Notons que les villes ou zones de l'estuaire sont caractérisées 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).

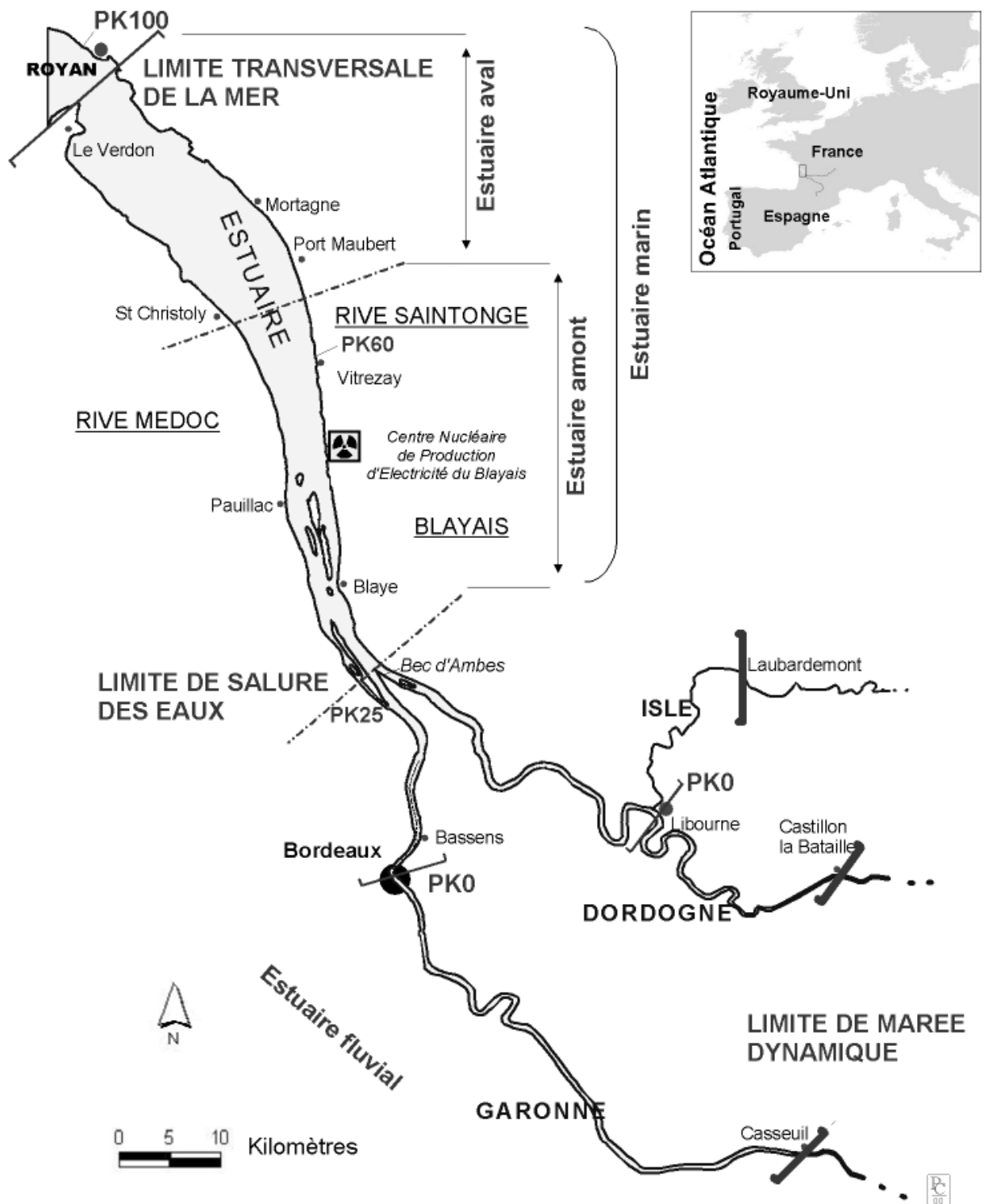


Figure 3. Présentation de l'estuaire de la Gironde

2.2.2 Le contexte anthropique

L'activité économique autour de l'estuaire est très 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). Cependant, les rives, à dominante touristique et viticole, sont faiblement anthropisées ou urbanisées.

Un Centre Nucléaire de Production d'Electricité (CNPE) est installé à Braud et Saint-Louis sur la rive droite, au PK 52, depuis 1975. Il constitue le seul aménagement industriel important de la rive droite de l'estuaire marin. Son fonctionnement engendre des impacts locaux importants avec une augmentation de la température, liée au système de refroidissement, et une augmentation de la mortalité des organismes, liée au système de filtration (Boigontier & Mounié, 1984). Toutefois, les conséquences globales de son activité sur l'écosystème demeurent difficiles à apprécier (Lobry, 2004).

L'entretien des différents ports et leur accès engendrent 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 annuellement dragué à cette occasion (6-7 millions de m³ depuis la fin des années 80) est parmi les plus importants d'Europe (Girardin *et al.*, 2001). Cette activité induit un impact direct sur les populations de poissons en agissant sur la répartition et la dynamique des assemblages biologiques qui la subissent.

L'estuaire est le siège de différentes pollutions chroniques aux métaux lourds (Boudou, 2002; Durrieu *et al.*, 2005). 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 beaucoup plus en amont, au niveau du bassin de Decazeville. 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 la consommation et l'élevage d'huîtres issues de l'estuaire depuis la fin des années 70. D'autres polluants organiques sont également présents (HAP et PCB) mais l'eau de l'estuaire de la Gironde apparaît modérément contaminé de ce point de vue (Budzinski *et al.*, 2002). Cependant une étude récente sur l'anguille européenne, initiée par un programme scientifique du Syndicat Mixte pour le Développement Durable de l'ESTuaire de la Gironde (SMIDDEST), montre une forte imprégnation en PCB de ce poisson,

clairement mise en évidence dans la zone amont de l'estuaire salé. Ce niveau de contamination résulte uniquement de la contamination par voie trophique (phénomène de bioamplification à travers les chaînes trophiques) et pose problème au niveau de la consommation humaine et de la dynamique de cette espèce. A travers ces exemples, il apparaît donc primordial de mettre l'accent sur des recherches visant à identifier les contaminations du milieu par les polluants métalliques/organiques et d'en étudier leur impact sur les différents compartiments biologiques de l'écosystème.

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 d'un certain nombre de poissons migrateurs amphihalins et de la crevette blanche (Girardin *et al.*, 2005; Rochard, 1992).

2.2.3 Géomorphologie

La morphologie de la Gironde consiste schématiquement en deux chenaux séparés par une succession d'îles ou de hauts fonds. Le chenal de navigation, profond de 7 à 35 m longe la rive gauche alors que le chenal de Saintonge dont la profondeur varie entre 4 et 35 m longe la rive droite (Mauvais & Guillaud, 1994).

Distantes de deux kilomètres au Bec d'Ambès, les deux 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 falaise 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 et présente une structuration latérale marquée avec des chenaux, des vasières latérales (zone

intertidale de substrat meuble constituée de slikke et schorre dans l'estuaire marin et de zones de roselière dans l'estuaire fluvial), des zones humides annexes (zones confinées) et des mares temporaires (zones confinées) sur bancs ou vasières

Il présente une structure longitudinale type avec trois grandes zones (Figure 3) comprenant un estuaire aval entre Saint Christoly et l'embouchure, un estuaire moyen (ou amont) entre le Bec d'Ambès et Saint Christoly et un estuaire fluvial en amont du Bec d'Ambès. L'estuaire aval et l'estuaire moyen forment l'estuaire marin. Pour plus de commodité et pour effectuer un parallèle avec les secteurs halins (partie 2.2.5.1.) l'estuaire marin est parfois découpé en trois secteurs (Figure 6).

2.2.4 Hydrodynamisme

L'hydrodynamique de l'estuaire de la Gironde est régie par le débit fluvial (sous la dépendance du climat) et les courants de marée. Ces facteurs hydrologiques sont importants puisqu'ils expliquent une partie de la dynamique structurelle des assemblages de poissons (Lobry, 2004).

2.2.4.1 Climatologie

En raison de sa latitude et de sa 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 que les chutes de pluies, à l'échelon local, 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 des deux fleuves et les apports d'eau douce au niveau de l'estuaire. Les vents dominants soufflent du secteur ouest.

Les vents peuvent agir directement sur le comportement des poissons. Par exemple, celui du nord-est est réputé peu favorable à leurs déplacements. Le vent est plus fort à

l'embouchure qu'à Bordeaux et 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 forte houle, si leur direction s'y prête. 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). Par ailleurs, générateur de houle, il peut entraîner des modifications dans la répartition verticale des organismes biologiques.

2.2.4.2 Hydrologie fluviale

L'estuaire de la Gironde subit les effets cumulés des deux systèmes hydrographiques de la Dordogne et de la Garonne drainant des bassins versants respectivement de 57 000 et 24 000 km².

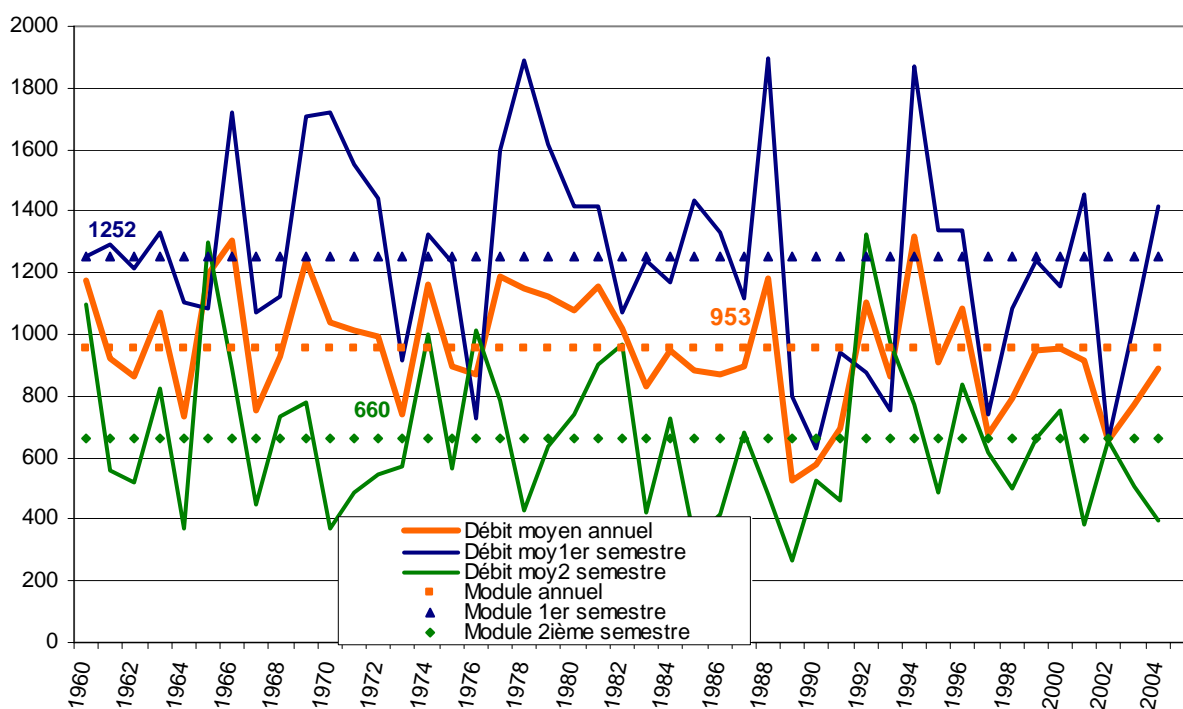


Figure 4. Débits moyens annuels et semestriels cumulés, en m³.s⁻¹, de la Garonne et de la Dordogne, de 1960 à 2004 (en pointillé leur moyenne globale, ou module, sur toute la période), calculés d'après les valeurs journalières du Port Autonome de Bordeaux par Girardin *et al.* (2005)

Pour la période de 1960-2004, le débit fluvial annuel moyen, estimé au niveau de Pessac sur la Dordogne et La Réole sur la Garonne, est de 953 m³.s⁻¹. Les débits annuels

oscillent entre $528 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (1989) et $1315 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en 1994 (Figure 4). Le débit moyen mensuel, toujours sur cette période de référence, varie de 1477 et $1560 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en janvier et février, à $322 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en août. 65% du débit de la Gironde peut être attribué à la Garonne. Les débits fluviaux fluctuent annuellement et saisonnièrement. Ce paramètre joue un rôle fondamental dans la distribution spatio-temporelle des peuplements de poissons de l'estuaire. Ainsi, les débits fluviaux quotidiens moyens ont été représentés pour les années 2003 et 2004, années durant lesquelles cette étude a été réalisée (Figure 5).

Pour l'année 2003, le débit fluvial global moyen annuel ($770 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) est très inférieur au module ($953 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$), c'est-à-dire à la moyenne annuelle de la période de référence 1960-2004, ce qui témoigne d'un déficit important en eau douce. La sécheresse prononcée durant la fin du premier semestre, avec des débits très bas les trois derniers mois, a abaissé considérablement la moyenne semestrielle ($1039 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) part rapport au module. Même avec quelques arrivées massives d'eau douce en novembre-décembre, une tendance identique se dessine au second semestre (première période pendant laquelle l'échantillonnage de cette étude a été réalisé) avec un débit moyen ($505 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) inférieur au module ($666 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$). L'année 2003 se caractérise par une déficience en ce qui concerne son débit fluvial moyen, avec une longue période d'étiage, touchant aussi la période printanière.

En 2004, les débits fluviaux moyens des deux semestres se sont avérés très contrastés. La première moitié de l'année (seconde période de l'échantillonnage) a vu un régime fluvial beaucoup plus important que celui de l'année 2003 avec des crues marquées en janvier et avril-mai, relevant donc la moyenne des débits ($1416 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$). Par contre, la deuxième moitié de l'année se distingue par une sécheresse prononcée et presque constante, jusqu'en décembre, entraînant donc une situation d'étiage extrêmement longue et encore plus prononcée qu'en 2003.

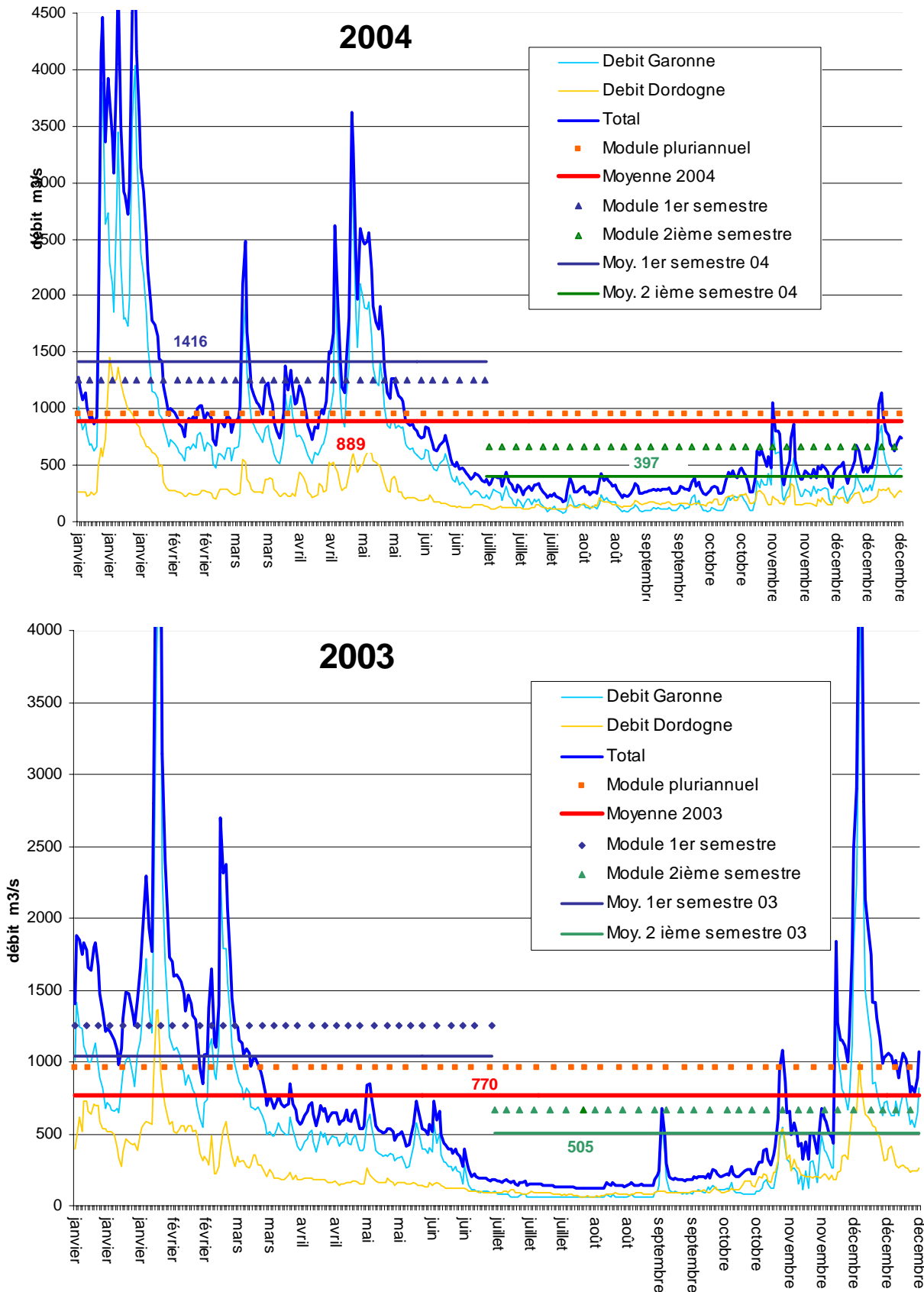


Figure 5. Débits journaliers de la Garonne et de la Dordogne (d'après les données journalières du PAB, aux stations de Pessac et de La Réole) en 2003 et 2004, avec les moyennes annuelles et semestrielles du débit fluvial global. Les modules pluriannuels (1960-2004) par année et par semestre (pointillés) y figurent également.

2.2.4.3 Le phénomène de la 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 (marée 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. 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.

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), faisant de la Gironde un estuaire méso à macrotidal. À 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.

Le prisme de marée, c'est-à-dire le volume d'eau marine introduit dans l'estuaire par le flot, varie de $1,1 \times 10^9 \text{ m}^3$ en mortes eaux à $2 \times 10^9 \text{ m}^3$ en vives eaux (Sottolichio, 1999). 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 15 000 et 25 000 $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Les courbes de vitesse des courants présentent une dissymétrie s'accroissant vers l'amont, analogue à celle observée sur les courbes marégraphiques. L'inversion du sens du courant ne coïncide pas avec celle du sens de variation de la hauteur d'eau. Cette dernière, qui marque l'heure officielle de la marée, est suivie d'une période de transition, plus ou moins longue, appelée étale, au cours de laquelle l'inversion du courant s'établit. Dans l'estuaire, l'étale s'accompagne de modifications dans le comportement des poissons, mises à profit par

les pêcheurs. L'inversion du courant est toujours plus rapide à proximité du rivage qu'au large. 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.

La vitesse des courants de marée varie beaucoup en fonction de la morphologie de l'estuaire, du débit fluvial et du coefficient de marée. De plus, comme la plupart des grands estuaires, il existe dans la Gironde un système de circulation résiduelle : les différences de salinité, liées aux mélanges des eaux fluviale et marine, induisent des différences de densité sur la tranche d'eau ; l'eau salée, plus dense que l'eau douce, avoisine le fond. Il y a donc près du fond un courant résiduel dirigé vers l'amont et ce courant est compensé par un courant en surface dirigé vers l'aval, plus fort que celui suffisant à la seule évacuation des eaux douces (Allen, 1972).

2.2.5 Paramètres physico-chimiques

Ainsi, 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 selon son coefficient et la saison.

2.2.5.1 La salinité

La salinité est certainement le facteur physique dont les variations sont les plus rapides. Elle est déterminée essentiellement par les débits fluviaux et, à un degré moindre, par le cycle et les coefficients des marées surtout pendant l'étiage (Tesson-Gillet, 1980; Veiga, 1983).

Il existe différents gradients de salinité dans l'estuaire :

- un gradient longitudinal de la mer vers les eaux douces
- 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 ; on parle de circulation résiduelle.

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 0,5 PSU (limite de potabilité de l'eau), qui marque la limite amont de l'intrusion saline, oscille le plus souvent 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, l'estuaire peut être découpé en 3 secteurs (Rince, 1983), représentés dans la Figure 6 :

- le secteur oligohalin : salinité moyenne comprise entre 0,5 à 5 PSU, situé du PK 20 au PK 55, secteur le plus étendu,
- le secteur mésohalin : salinité moyenne comprise entre 5 à 18 PSU, situé du PK 55 au PK 70, sous l'influence des eaux océaniques,
- le secteur polyhalin : salinité moyenne comprise entre 18 à 30 PSU, situé du PK 70 à l'embouchure, envahi au flot par les eaux néritiques.

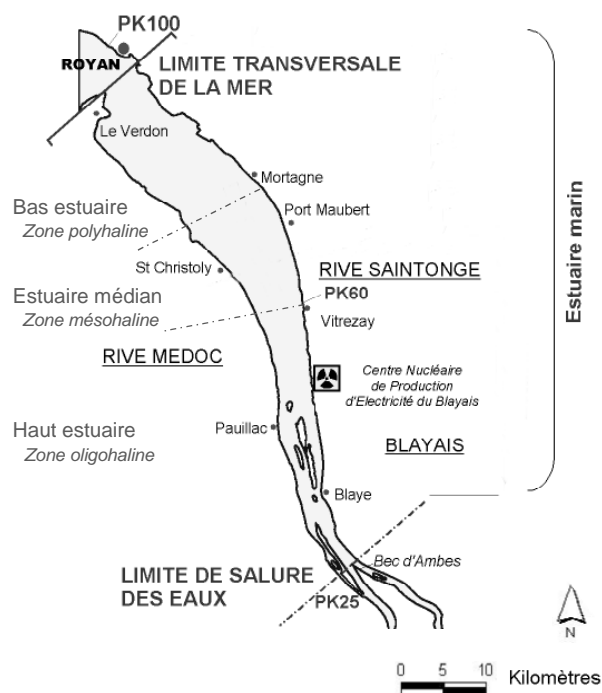


Figure 6. Limites moyennes des trois secteurs de l'estuaire marin communément évoqués. N.B. La zone polyhaline ne s'arrête pas à la limite transversale de la mer qui représente une limite administrative.

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

La salinité est l'un des facteurs essentiels qui conditionne la présence, la répartition ou la disparition des espèces ou de certaines de leur écophase, dans un estuaire. C'est pourquoi ce paramètre sera observé dans le cadre de nos échantillonnages (cf. partie 3.3). Ce découpage

de l'estuaire en trois secteurs (poly-méso-oligohalin) correspondant à une division basée sur un paramètre abiotique, recouvre donc aussi une réalité biologique.

2.2.5.2 La température des eaux estuariennes

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 température de l'air ont des répercussions sur l'évolution de la température de l'eau estuarienne. 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°C en janvier, 22,5°C en juillet). Et les températures extrêmes enregistrées ont été de 0°C en janvier et de 26°C en août. L'équilibre thermique entre l'eau de mer et l'eau de l'estuaire se produit deux fois par an, au printemps et à l'automne. Les variations journalières entre le jour et la nuit 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.

La température est, avec la salinité, l'un des paramètres qui régit de façon importante la répartition, les degrés de présence et les activités des espèces estuariennes. Ce paramètre sera également considéré pendant notre période d'échantillonnage (cf. partie 3.3.).

2.2.5.3 Matière en suspension

Comme beaucoup de grands estuaires du littoral manche et atlantique, l'estuaire de la Gironde se caractérise par sa forte turbidité : la concentration en matières en suspension, essentiellement composées d'argiles et de silts d'origine fluviale, peut excéder 1g.l⁻¹ (Castaing *et al.*, 1984). La circulation résiduelle générée par les différences de salinité entre eaux fluviales et marines piège des particules en suspension au voisinage du fond, provoquant ainsi la formation d'un « bouchon vaseux » ou « maximum de turbidité » au niveau du point nodal (point en amont duquel il n'y a plus de courant de fond dirigé vers l'amont). La formation de ce bouchon vaseux est due à un effet de densité (eau douce – eau de mer) et à un effet de marée dynamique (propagation asymétrique de l'onde de marée dans l'estuaire). La concentration de

matériaux en suspension peut atteindre quelques centaines de g.l^{-1} dans cette zone (Sottolichio, 1999). Ce bouchon vaseux se déplace de façon saisonnière le long de l'estuaire sous les effets conjugués des courants de marée et des débits fluviaux (Allen *et al.*, 1974). La partie déposée porte le nom de « crème de vase », et elle est maximale en période de mortes eaux. Ce stock, où la concentration des sédiments est très forte (jusqu'à 300 g.l^{-1} dans la crème de vase), joue probablement un rôle fondamental dans une éventuelle dégradation de la qualité du milieu (zone d'anoxie, zone d'adsorption des micropolluants, etc.).

Outre les sédiments fins, les eaux transportent des détritiques essentiellement d'origine végétale (feuilles en décomposition, brindilles) appelés « bourrier ». En période de crue, les quantités de bourrier transportées sont plus importantes.

2.2.5.4 Oxygène dissous

Malgré une sous-saturation constante en oxygène, les eaux estuariennes de la Gironde sont relativement bien oxygénées notamment en amont et à l'embouchure. Par contre, en présence du bouchon vaseux et en période estivale, des états de sous-oxygénation relatifs sont parfois mis en évidence (Etcheber, 1983).

En effet, les fortes turbidités du bouchon vaseux ont pour effet de limiter la production primaire par la faible pénétration de la lumière et, inversement, favorisent la dégradation de la matière organique (respiration hétérotrophe) entraînant des déficits en oxygène. Ces derniers doivent faire l'objet d'une investigation et d'une surveillance car ils peuvent donner lieu à des problèmes d'hypoxie et d'asphyxie de la faune (recherches en cours de réalisation au Département de Géologie et d'Océanographie de l'Université de Bordeaux 1 avec notamment la thèse de Commarieu).

CHAPITRE 3

**LES CORTEGES ICHTYOLOGIQUES DANS L'ESTUAIRE DE
LA GIRONDE**

Chapitre 3 Les cortèges ichtyologiques dans l'estuaire de la Gironde

3.1 Introduction

Avant de s'engager dans l'étude des relations trophiques concernant les peuplements de poissons dans l'estuaire de la Gironde, il nous fallait **identifier au préalable les peuplements ichtyologiques représentatifs de ce milieu.**

En raison de l'implantation de la centrale nucléaire du Blayais dans l'estuaire de la Gironde à la fin des années 1970, différents protocoles ont été mis en place pour réaliser des études de référence puis de surveillance de l'ichtyofaune (Albiges *et al.*, 1985; C.N.E.X.O., 1977; CTGREF, 1979; Girardin *et al.*, 2005). Ces études ont permis de dresser la liste des principales espèces présentes et de déterminer, pour certaines d'entre elles, quelques traits de leur biologie et écologie (Boigontier & Mounié, 1984; Brosse, 2003; Cemagref, 1982; CTGREF, 1979; Girardin *et al.*, 2005; Mauvais & Guillaud, 1994; Sorbe, 1981; Taverny, 1991). Plus récemment, les travaux de Lobry (Lobry, 2004; Lobry *et al.*, 2003a; Lobry *et al.*, 2003b; Lobry & Rochard, 2003; Lobry *et al.*, 2003c), ont fortement participé à la connaissance des cortèges ichtyologiques dans l'estuaire de la Gironde en décrivant et caractérisant plus précisément les assemblages et en étudiant leur structure et leur dynamique spatio-temporelle.

La première partie de ce chapitre s'est donc attachée à faire une synthèse des connaissances sur la composition globale des peuplements ichtyologiques dans l'estuaire de la Gironde. Elle nous a ainsi permis de choisir les espèces de poissons à étudier (espèces les plus fréquentes et les plus abondantes). Leur écologie générale et leur dynamique spatio-temporelle dans les milieux estuariens sont décrites dans la partie suivante, étape indispensable pour la mise en place d'un protocole d'échantillonnage adapté (choix de l'échelle spatio-temporelle, de l'engin de pêche).

La troisième partie de ce chapitre s'est focalisée sur la description des peuplements ichtyologiques échantillonnés dans le cadre de ce travail. Ainsi, après avoir décrit les caractéristiques du milieu pendant la période d'étude, la composition en types écologiques et en espèces a été analysée dans l'espace et dans le temps.

Enfin, la dynamique des espèces « représentatives » du système estuarien girondin, choisies dans le cadre de cette étude, a été analysée en prenant en compte les différentes classes d'âge et/ou grands stades biologiques présents dans l'échantillonnage afin d'apporter d'éventuelles précisions d'écologie sur ces espèces et de caractériser leur place et leur rôle dans l'estuaire.

3.2 Composition ichtyofaunistique dans l'estuaire de la Gironde

Contrairement à la majeure partie des estuaires français (voire européens), les communautés de poissons rencontrées dans l'estuaire de la Gironde (= estuaire marin) sont relativement bien connues. Ceci est principalement dû aux travaux menés par le Cemagref de Bordeaux.

Cet organisme a réalisé, pour le compte d'EDF, de nombreuses études de référence, de 1976 à 1978, puis de surveillance, de 1979 à 1981, de la faune ichtyologique, carcinologique et de la pêche des principales espèces exploitées sur le système fluvio-estuarien de la Gironde, avant la mise en service du Centre Nucléaire de Production d'Electricité du Blayais (Cemagref, 1982; CTGREF, 1979). Depuis 1982, le Cemagref de Bordeaux est chargé de la surveillance de la faune halieutique de l'estuaire de la Gironde. Dans ce cadre, des campagnes de pêche, appelées « TRANSECT », sont réalisées tout au long de l'année selon une fréquence mensuelle afin de capturer les espèces de petites tailles ou les stades juvéniles de plus grandes tailles, aux abords de cette centrale (Figure 7. Girardin *et al.*, 2005). Pour y parvenir, des prélèvements de surface, réalisés à l'aide de haveneaux, cadres rectangulaires (section de 4 m en largeur et 1 m en hauteur, maillage terminal 2,8 mm étiré), et des prélèvements de fond, réalisés à l'aide d'un traîneau supra-benthique (cadre métallique de 2m x 1,2m monté sur patin, même maillage que pour les cadres de surface), sont réalisés à chaque station choisie (Figure 7). Parallèlement, un suivi des pêcheries du système fluvio-estuarien est réalisé annuellement à partir de collectes de données auprès des pêcheurs professionnels (ex. Girardin *et al.*, 2005).

Par ailleurs, des campagnes de chalutages, appelées « STURAT », ont été mises en place en 1994 afin de suivre la population d'esturgeons européens (*Acipenser sturio*) dans l'estuaire de la Gironde (Rochard *et al.*, 2001). Ces campagnes, de fréquence mensuelle, se localisent sur une plus grande partie de l'estuaire, allant de Meschers (pK 90) aux Callonges (pK 55 ; Figure 7). A l'inverse des campagnes « TRANSECT », l'engin de pêche (chalut de fond,

maillage terminal 70 mm étiré, ouverture verticale 3 m et ouverture horizontale 13 m), est adapté à la capture d'individus de grande taille.

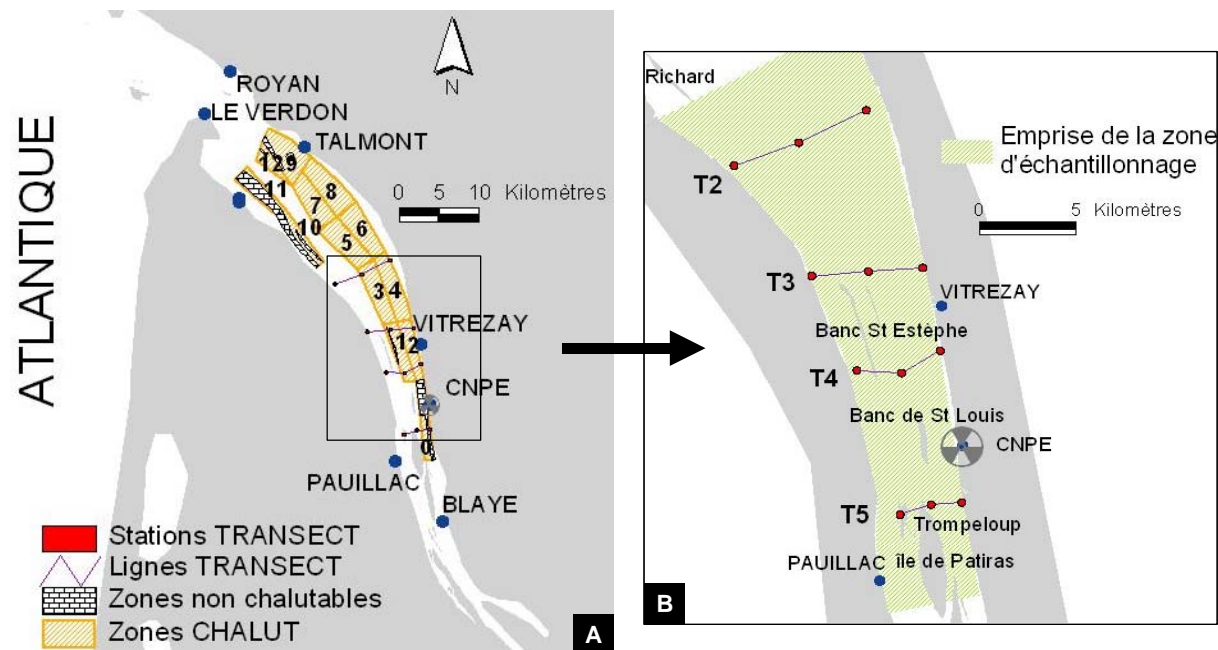


Figure 7. Localisation des zones d'échantillonnages STURAT (A) et TRANSECT (B) dans l'estuaire de la Gironde

Grâce aux données issues de ces deux protocoles d'échantillonnages (20 ans pour « TRANSECT » et 5 ans pour « STURAT »), 75 espèces de poissons ont été recensées dans cet estuaire ((Lobry *et al.*, 2003b; Mourand, 2000) ;Tableau 2) et sont listées dans le Tableau 1. La Gironde apparaît comme un estuaire particulièrement préservé (Mauvais & Guillaud, 1994) compte tenu de sa richesse spécifique mais également aux vues de la diversité des types écologiques ou « guildes écologiques » qu'il abrite (Lobry, 2004; Tableau 1).

Si l'on applique la classification des espèces selon leur écologie définie par Elie & Marchand (1983), parmi ces 75 espèces, très peu (3%) accomplissent leur cycle biologique entièrement dans l'estuaire. Les contraintes du milieu (marées, turbidité, fluctuations de salinité et de température), jouant sur le succès de la reproduction (de la ponte au développement larvaire), peuvent expliquer en partie cette pauvreté en espèces autochtones (Lobry, 2004; Thiel & Potter, 2001). Les autres y effectuent 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 (Costa *et al.*, 2002; Elie & Marchand, 1983; Elliott & Hemingway, 2002; Maes, 2000; Maes *et al.*, 1998a ; Whitfield, 1996). Ainsi, l'estuaire est avant tout un habitat défini comme « clé-

transitoire » par Gili (2002). Les espèces amphihalines y représentent 15%, les espèces euryhalines d'origine fluviale 21% et enfin les espèces euryhalines d'origine marine 61%.

Tableau 1. Guildes écologiques, fréquences (IF) dans les échantillons STURAT (de 1995 à 1999) et TRANSECT (de 1979 à 1999) et abondances (Ab) dans les échantillons STURAT (1995-1999) des différentes espèces de poissons recensées dans l'estuaire de la Gironde. Les fréquences et abondances ont été calculées par Lobry (2004). Pour les fréquences - : IF = 0 ; + : IF ≤ 12,5% ; ++ :]12,5 ;50] ; +++ :]50 ;75] ; ++++ IF > 75 %. Pour les abondances : - : Ab = 0 ; + : abondance faible ; ++ : abondance moyenne ; +++ : forte abondance ; ++++ : très forte abondance. L'appartenance de chaque espèce à une guildes écologique a été définie par Elliott & Dawailly (1995) voire modifiée pour certaines espèces par Lobry (2004) 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. En gras, espèces les plus fréquentes (IF>12,5) et les plus abondantes.

Nom latin	Nom français	IF STURAT	IF TRANSECT	Ab STURAT	Guildes écologiques
<i>Abramis brama</i>	Brème	+	+	+	FW
<i>Acipenser sturio</i>	Esturgeon européen	++	+	+	CA
<i>Alosa alosa</i>	Alose vraie	++	++	++	CA
<i>Alosa fallax</i>	Alose feinte	++	++	++	CA
<i>Ameiurus melas</i>	Poisson chat	+	-	+	FW
<i>Ammodytes tobianus</i>	Equille	-	+	+	ER
<i>Anguilla anguilla</i>	Anguille	++	++	++	CA
<i>Argyrosomus regius</i>	Maigre	+++	+	+++	MA
<i>Atherina presbyter</i>	Athérine	+	+	+	MJ
<i>Barbus barbus</i>	Barbeau	+	-	+	FW
<i>Belone belone</i>	Orpie	+	+	+	MS
<i>Blicca bjoerkna</i>	Brème bordelière	-	+	-	FW
<i>Carassius carassius</i>	Carassin	+	-	+	FW
<i>Chelon labrosus</i>	Mulet lippu	+	-	+	MS
<i>Ciliata mustela</i>	Mottelle à 5 barbillons	+	+	+	MS
<i>Clupea harengus</i>	Hareng	+	+	+	MJ
<i>Conger conger</i>	Congre	+	-	+	MA
<i>Cottus gobio</i>	Chabot	-	+	-	FW
<i>Cyprinus carpio</i>	Carpe commune	+	+	+	FW
<i>Dasyatis pastinaca</i>	Pastenague	+	-	+	MS
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Bar franc	++	++	++	MJ
<i>Dicentrarchus punctatus</i>	Bar tacheté	+	+	++	MJ
<i>Dicologlossa cuneata</i>	Céteau	+	-	+	MJ
<i>Diplodus sargus</i>	Sar commun	+	-	+	MJ
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Anchois	+	++	+	MS
<i>Esox lucius</i>	Brochet	-	+	-	FW
<i>Gadus morhua</i>	Morue	+	-	+	MJ
<i>Galeorhinus galeus</i>	Requin milandre	+	-	+	MA
<i>Gambusia affinis</i>	Gambusie	-	+	-	FW

Tableau 2. (suite)

Nom latin	Nom français	IF STURAT	IF TRANSECT	Ab STURAT	Guildes écologiques
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Epinoche	-	++	-	FW
<i>Gobius niger</i>	Gobie noir	-	+	-	ER
<i>Hippocampus hippocampus</i>	Hippocampe	-	+	-	MA
<i>Labrus bergylta</i>	Vieille commune	-	+	-	MA
<i>Lampetra fluvialis</i>	Lamproie fluviatile	+	+	+	CA
<i>Lepomis gibbosus</i>	Perche soleil	-	+	-	FW
<i>Liza auratus</i>	Mulet doré	+	-	+	MS
<i>Liza ramada</i>	Mulet porc	+++	++	+++	CA
<i>Lophius piscatorius</i>	Baudroie	-	-	-	MA
<i>Merlangius merlangus</i>	Merlan	++	+	++	MJ
<i>Merluccius merluccius</i>	Merlu	+	-	+	MA
<i>Mullus barbatus</i>	Rouget	+	-	+	MA
<i>Mullus surmuletus</i>	Surmulet	-	+	-	MA
<i>Nerophis ophidion</i>	Nerophis	-	+	-	ER
<i>Osmerus eperlanus</i>	Eperlan	++	++	++	CA
<i>Perca fluviatilis</i>	Perche soleil	+	-	+	FW
<i>Petromyzon marinus</i>	Lamproie marine	+	+	+	CA
<i>Platichthys flesus</i>	Flet	++++	+	+++	CA
<i>Pleuronectes platessa</i>	Plie	+	-	+	MJ
<i>Pomatoschistus minutus</i>	Gobie buhotte	-	++++	+	ER
<i>Psetta maxima</i>	Turbot	+	+	+	MJ
<i>Raja clavata</i>	Raie bouclée	++	-	++	MA
<i>Raja microocellata</i>	Raie mée	+	-	+	MA
<i>Raja naevus</i>	Raie fleurie	+	-	+	MA
<i>Raja undulata</i>	Raie brunette	+	-	+	MA
<i>Rutilus rutilus</i>	Gardon	+	+	+	FW
<i>Salmo salar</i>	Saumon atlantique	+	+	+	CA
<i>Salmo trutta</i>	Truite de mer	+	+	+	CA
<i>Sardina pilchardus</i>	Sardine	+	+	+	MS
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	Rotengle	-	+	-	FW
<i>Scomber scombrus</i>	Maquereau	+	-	+	MA
<i>Scophthalmus rhombus</i>	Barbue	+	-	+	MJ
<i>Solea lascaris</i>	Sole pole	+	-	+	MA
<i>Solea senegalensis</i>	Sole sénégalaise	+	-	+	MJ
<i>Solea solea</i>	Sole commune	+++	+	+++	MJ
<i>Sparus aurata</i>	Dorade royale	+	-	+	MA
<i>Spondyllosoma cantharus</i>	Dorade grise	+	-	+	MJ
<i>Sprattus sprattus</i>	Sprat	+	++	++	MS
<i>Stizostedion lucioperca</i>	Sandre	+	+	+	FW
<i>Syngnathus rostellatus</i>	Syngnathe	-	+++	-	M
<i>Tinca tinca</i>	Tanche	-	+	-	FW
<i>Torpedo marmorata</i>	Raie topille marbrée	-	-	-	MA
<i>Trachurus trachurus</i>	Chinchard commun	+	+	+	MA
<i>Trigla lucerna</i>	Grondin perlon	+	-	+	MJ
<i>Trisopterus luscus</i>	Tacaud	++	-	++	MJ
<i>Umbrina cirrosa</i>	Ombrine commune	+	+	+	MJ

D'un point de vue général, le peuplement de l'estuaire de la Gironde, à dominante d'espèces marines, présente la particularité d'abriter une part relativement importante d'espèces amphihalines (Lobry *et al.*, 2003b). La Gironde reste en effet le seul estuaire où les 11 espèces de migrants caractéristiques de l'Europe de l'Ouest (anguille, flet, lamproie marine, lamproie fluviatile, esturgeon européen, saumon atlantique, truite de mer, éperlan, grande alose et alose feinte – dont sept sont considérées comme vulnérables et une en danger dans l'inventaire des espèces menacées du Muséum National d'Histoire Naturelle) y sont présentes en probable liaison avec sa position géographique, son contexte hydroclimatique et son niveau d'anthropisation relativement faible par rapport à d'autres estuaires français et européens (Lobry, 2004; Romaña, 1994).

La majorité de ces 75 espèces recensées dans l'estuaire de la Gironde est rare (Mourand, 2000). Près de 80% d'entre elles ont un indice de fréquence inférieur à 12,5% (Lobry 2004 ; Tableau 1). De plus, ces espèces sont faiblement abondantes (Tableau 1). Ces résultats sont tout de même à nuancer en raison des limites des engins de pêche utilisés et des zones échantillonnées, restreintes à l'estuaire marin (cf. Lobry, 2004). Nous pouvons toutefois penser que l'impact de ces espèces sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème est sporadique et limité.

Comme dans d'autres estuaires ou zones côtières (Clark *et al.*, 1994; Letourneur *et al.*, 2001; Prista *et al.*, 2003; Ross *et al.*, 1987; Safran, 1990; Wright, 1988), les assemblages de poisson de l'estuaire de la Gironde sont dominés par un nombre réduit d'espèces, présentant souvent de fortes fluctuations de fréquence et d'abondance au cours de l'année. Ce sont donc ces espèces représentatives des différentes composantes ichtyofaunistiques de l'écosystème girondin, qui ont été choisies dans le cadre de ce travail (Tableau 1).

Enfin, notons qu'une récente étude (Pasquaud, 2002) a révélé la présence, en quantité non négligeable, d'une autre espèce autochtone, le gobie tacheté *Pomatoschistus microps* qui sera donc considérée dans ce travail.

3.3 Ecologie générale et dynamique des espèces choisies

Cette synthèse des connaissances sur les assemblages ichtyologiques de l'estuaire de la Gironde a permis d'identifier dix-huit espèces de poissons représentatives du système en terme de fréquence et d'abondance. Par ailleurs, ces espèces reflètent la diversité des types écologiques, définis par Elie & Marchand (1983) et des guildes écologiques (Tableau 1) présents en estuaire. La mise en place d'un protocole d'échantillonnage de ces espèces a nécessité de faire un bilan des connaissances sur leur écologie générale et leur dynamique spatio-temporelle en milieu estuarien voire dans l'estuaire de la Gironde quand les données bibliographiques le permettaient. C'est l'objet de cette partie.

3.3.1 Les espèces autochtones de l'ichtyofaune estuarienne

Peu d'espèces de poissons accomplissent l'ensemble de leur cycle biologique en milieu estuarien. Parmi elles, seul le gobie buhotte, *Pomatoschistus minutus*, a été recensé comme étant prédominant en terme de fréquence et d'abondance dans l'estuaire de la Gironde (Boigontier & Mounié, 1984; Lobry, 2004). Cependant, d'après une étude récente, il semblerait qu'une autre espèce, le gobie tacheté, *Pomatoschistus microps*, vive en sympatrie avec *P. minutus* à des fréquences et des abondances non négligeables (Pasquaud, 2002). Pour la classer dans le groupe des « espèces autochtones », il reste cependant à vérifier si une grande partie de cette population de poissons se reproduit dans le système estuarien.

3.3.1.1 Le gobie buhotte, *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770)

Le gobie buhotte, *Pomatoschistus minutus* est une espèce décrite comme marine par Healey (1972), mais dont certaines populations sont capables de réaliser l'ensemble de leur cycle biologique dans des milieux saumâtres (estuaires, abers, lagunes) de l'Atlantique est (de l'Espagne à la Scandinavie) et de la Méditerranée du Nord (Keith & Allardi, 2001). Ce poisson vit préférentiellement en groupe sur les fonds sableux ou vaseux (Boigontier & Mounié, 1984). Sa maturité sexuelle est atteinte au bout d'un an (Muss & Dahlstrom, 1968). Cette espèce a une croissance rapide, atteint jusqu'à 8 cm et peut vivre plus de 3 ans (Boigontier & Mounié, 1984;

Mouny, 1998). La période de reproduction varie latitudinalement (Costa, 1982; Lébou, 1919; Leitao *et al.*, 2006; Swedmark, 1957; Wheeler, 1969). Dans les estuaires atlantiques et les lagons côtiers, elle s'étale sur trois à cinq mois et commence entre le début du printemps et l'été (Healey, 1972; Hesthagen, 1977).

Dans l'estuaire de la Gironde, la biologie de cette espèce est bien connue grâce aux travaux de Boigontier & Mounié (1984) et du Cemagref (CTGREF, 1979; Girardin *et al.*, 2005). La reproduction a lieu principalement aux mois de mai et juin dans des zones méso- et polyhaline, de salinités comprises entre 10 et 25 PSU et à des températures respectives de 19 et 10°C, mais elle peut s'étaler jusqu'en septembre (Boigontier & Mounié, 1984). Il existe des variations saisonnières de la répartition du gobie buhotte résultant d'une part de différences de comportement entre les juvéniles et les adultes et d'autre part de l'existence probable d'une migration génésique printanière (Boigontier & Mounié, 1984). Par exemple, les 1+ effectuent une migration vers l'amont qui a pour effet, à certaines périodes, de limiter leurs effectifs dans la zone aval de l'estuaire (Cemagref, 1982; Rochard & Elie, 1994). A ceci s'ajoutent des migrations saisonnières intra-estuariennes, corrélées avec le cycle de température (Lobry, 2004) mais également expliquées par l'hydrodynamisme (Boigontier & Mounié, 1984). En effet, la remontée de l'eau salée et les fortes températures estivales entraînent ce poisson jusque dans les fleuves, alors que les crues et les basses températures ramènent les gobies dans le bas estuaire et sans doute dans la zone maritime côtière (Boigontier & Mounié, 1984; CTGREF, 1979). Ainsi, une dynamique spatio-temporelle relativement importante a été mise en évidence chez le gobie buhotte dans l'estuaire de la Gironde. Comme le gobie tacheté, il s'agit d'une espèce qui nage assez mal et qui est inféodée au substrat sur lequel elle se déplace par saltation. Sa morphologie (nageoire pelvienne) permet de la classer comme espèce benthique (Keith & Allardi, 2001). Cependant, la faible profondeur de l'estuaire (cinq mètres en moyenne) associée aux violents courants de marée expliquent leur présence dans toute la colonne d'eau (échantillons de fond et de surface des campagnes TRANSECT ; Girardin *et al.*, 2005). Ainsi, cette espèce, comme *P. microps*, peut à la fois participer aux réseaux trophiques benthodémersaux et pélagiques dans l'estuaire de la Gironde.

3.3.1.2 Le gobie tacheté, *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838)

Dans la Gironde, Boigontier & Mounié (1984) avaient mentionné la présence du gobie tacheté, *Pomatoschistus microps*, en très faibles quantités et uniquement dans le bas estuaire.

Depuis 1984, aucun des travaux dans l'estuaire de la Gironde ne fait référence à cette espèce. Pourtant de récentes recherches (Pasquaud *et al.*, 2004) prouvent sa présence dans les zones méso et oligohaline à des fréquences non négligeables. Deux hypothèses ont été émises suite à cette observation (Pasquaud, 2002). D'une part, l'aire de répartition de *P. microps* a peut-être évolué au cours du temps, colonisant progressivement tout l'estuaire, vivant donc en sympatrie avec *P. minutus*. Cette augmentation progressive de son aire de répartition se serait accompagnée d'une augmentation de son abondance. Un exemple de variabilité à long-terme des assemblages de gobies a été mis en évidence dans l'étang du Vaccarès en Camargue (Pampoulie *et al.*, 2001). D'autre part, la distinction entre ces deux espèces s'avère assez délicate et des erreurs de détermination sont possibles. Ainsi, aucune étude portant spécifiquement sur le gobie tacheté n'a été menée dans l'estuaire de la Gironde. Sa biologie est néanmoins relativement connue grâce à de nombreuses études menées en Méditerranée (ex. Berrebi *et al.*, 2005; Bouchereau *et al.*, 1989a; Bouchereau *et al.*, 1989b; Bouchereau *et al.*, 1993; Kennedy & Fitzmaurice, 1972) et en Mer du Nord (Miller, 1973). Notre travail contribue donc à compléter les connaissances sur ce poisson dans une région différente.

Le gobie tacheté se rencontre dans l'Atlantique Est, du Portugal à la Norvège, et en Mer Méditerranée. Il occupe les franges maritimes littorales, zones intertidales, eaux saumâtres des estuaires, abers et lagunes. Ce gobie tacheté est plus euryhalin que *P. minutus* tolérant des salinités minimales de 2-3 PSU. Sa période de reproduction est variable selon les milieux et leur latitude (Arruda *et al.*, 1993; Healey, 1972; Leitao *et al.*, 2006; Miller, 1975; Pampoulie, 2001; Rogers, 1988). Dans les estuaires du nord, elle a lieu entre février et avril (Healey, 1972; Miller, 1975; Rogers, 1988). Comme chez beaucoup d'espèces de poissons, la température semble être le principal facteur influençant ces processus de reproduction. *P. microps* se reproduit préférentiellement à des températures comprises entre 15 et 20 °C. Les recrutements sont intermittents probablement en liaison avec le fait que cette espèce est itéropare (Miller, 1984), étant capable de se reproduire plusieurs fois au cours de sa vie (Leitão *et al.*, 2006). De petites variations des conditions environnementales de l'estuaire peuvent jouer en synergie et induire ce recrutement intermittent. *P. microps* apparaît donc comme une espèce douée de capacité d'adaptation, plus importante que *P. minutus*. Cette espèce semble mieux adaptée aux températures élevées que *P. minutus* (Leitao *et al.*, 2006), d'où peut-être son installation et l'augmentation de son abondance et de son aire de répartition dans l'estuaire de la Gironde. Dans l'estuaire Mondego (Portugal), d'août à janvier, la structure démographique est limitée au seul groupe 0+. A la fin de la période de reproduction ce groupe d'âge est remplacé par les jeunes de l'année. C'est le patron typique de la distribution des cohortes pour cette espèce dans les systèmes estuariens tempérés (Arruda *et al.*, 1993; Pampoulie, 2001). En effet, cette espèce vit un an dans la zone méditerranéenne (Bouchereau & Guelorget, 1998; Pampoulie, 2001) et

peut vivre jusqu'à deux ans dans le nord de l'Europe (Jones & Miller, 1966). Sa croissance est rapide et sa taille maximale peut atteindre jusqu'à 6 cm (Girardin *et al.*, 2005).

3.3.2 Les espèces migratrices amphihalines

L'estuaire de la Gironde est le dernier grand estuaire où l'ensemble des espèces amphihalines initialement présentes en Europe de l'Ouest est rencontré. Certaines sont qualifiées de potamotoques (reproduction en eau douce) d'autres de thalassotoques (reproduction en mer). Quelques-unes effectuent des migrations de grande ampleur (plusieurs centaines de kilomètres comme l'anguille), d'autres de plus faibles amplitudes (quelques kilomètres comme le mulot).

3.3.2.1 Les aloses

Les aloses, alose vraie *Alosa alosa* et alose feinte *Alosa fallax*, sont des poissons migrateurs amphihalins potamotoques qui passent la majeure partie de leur vie en mer où ils effectuent leur phase de croissance (Baglinière & Elie, 2000; Elie, 1985). L'impact des activités humaines (principalement l'édification de barrages) a fortement rétréci l'aire de répartition de ces deux espèces qui se rencontrent encore, malgré tout, des côtes atlantiques Est à la Méditerranée. Elles constituent une part importante de la pêche continentale des fleuves de la façade atlantique de la France (Aprahamian *et al.*, 2003; Baglinière *et al.*, 2003; Castelnaud *et al.*, 2001; Elie, 1985). Dans l'estuaire de la Gironde, ces deux espèces coexistent. Toutefois, la durée de leur séjour estuarien est mal connue et encore sujet à questionnement (Martin Vandembulcke, 1999; Taverny, 1991). Il semble qu'il soit court (Lochet, 2006).

3.3.2.1.1 L'alose vraie, *Alosa alosa* (Linné, 1758)

L'alose vraie, *Alosa alosa*, se rencontre actuellement des côtes normandes jusqu'au Portugal (Baglinière & Elie, 2000; Baglinière *et al.*, 2003; Béguer, 2005). Cette espèce a été

particulièrement étudiée dans le bassin Gironde-Garonne-Dordogne (Castelnaud *et al.*, 2001; Chanseau *et al.*, 2004, 2005; Martin Vandembulcke, 1999; Taverny, 1991)

Les géniteurs, âgés majoritairement de 2 à 5 ans pour les mâles (le plus souvent 4) et de 3 à 6 ans pour les femelles (le plus souvent 4 et 5), migrent de la mer vers les eaux douces **d'avril à juin** (Lambert *et al.*, 2001; Martin Vandembulcke, 1999; Mauvais & Guillaud, 1994; Mennesson-Boisneau *et al.*, 1999). La période de reproduction varie en fonction des sites considérés. Les zones de frai se situent nettement en amont de la limite de la marée dynamique. Elles se caractérisent par des fonds de gravier, délimités à l'amont par une zone d'eau calme et profonde et à l'aval par une zone d'eau peu profonde (0,5 – 1,5 m) à courant vif (Baglinière & Elie, 2000; Belaud *et al.*, 2001; Cassou-Leins & Cassou-Leins, 1981). La reproduction se déroule de nuit et s'accompagne de manifestations bruyantes nommées « Bull ». Chez cette espèce, les géniteurs ne survivent généralement pas à la reproduction. Les œufs obtenus (500 000 à 650 000 par femelle) dérivent avec le courant et éclosent après 4 à 8 jours d'incubation (Cassou-Leins *et al.*, 2000). Ces juvéniles, mesurant 40-50 mm, dévalent ensuite vers les estuaires puis se retrouvent en mer au cours de leur premier hiver où ils mesurent alors entre 50 et 100 mm. Leur migration vers la mer est brusque. D'après Taverny (1991), le déclenchement de cette migration serait lié à des modifications de variables environnementales (faible température et faible salinité). D'autres facteurs pourraient également intervenir et restent à définir (Martin Vandembulcke, 1999). Une certaine partie des individus effectuent ensuite des va-et-vient entre la mer et l'estuaire (Taverny, 1991).

L'alose vraie est actuellement particulièrement abondante dans le système Gironde-Garonne-Dordogne (Castelnaud *et al.*, 2001; Chanseau *et al.*, 2004; Lambert *et al.*, 2001). La reproduction se déroule en **juin-juillet** (Taverny, 1991). Dans l'estuaire de la Gironde, les premiers alosons d'*Alosa alosa* se rencontrent à partir de juillet ou août (taille comprise entre 5 et 6 cm) et les abondances maximales surviennent généralement en automne (Boigontier & Mounié, 1984; Girardin *et al.*, 2005; Martin Vandembulcke, 1999). Depuis quelques années, une chute des abondances d'alosons est observée dans l'estuaire de la Gironde, montrant la nécessité de porter une attention toute particulière à cette espèce dans les années à venir (Girardin *et al.*, 2005).

3.3.2.1.2 L'alose feinte, *Alosa fallax* (Lacépède, 1803)

L'alose feinte, *Alosa fallax*, se répartit actuellement depuis l'Elbe jusqu'au Maroc ainsi que dans le bassin méditerranéen (Aprahamian *et al.*, 2003; Baglinière & Elie, 2000; Le Corre *et al.*, 1998; Sabatié, 1993; Taverny, 1991). Elle est présente sporadiquement sur les côtes britanniques (Aprahamian & Aprahamian, 1990; Mauvais & Guillaud, 1994). Ses migrations sont de moins grandes ampleurs que celles de l'alose vraie, son aire de distribution marine est côtière et sa présence est particulièrement forte aux abords de la Gironde (Taverny & Elie, 2001). Le cycle de vie de l'alose feinte est relativement proche de celui de l'alose vraie (Aprahamian *et al.*, 2003). La durée du cycle biologique est de 3 à 6 ans pour les mâles et de 4 à 6 ans pour les femelles (Taverny, 1991). La migration de reproduction se déroule au printemps. La limite amont des zones de fraie se situe légèrement au-dessus des secteurs encore sous influence de la marée dynamique, soit nettement en aval des zones de reproduction de l'alose vraie. L'alose feinte semble pouvoir s'accommoder de substrats et de profondeurs plus variés que la grande alose (Taverny, 1991). Le comportement reproducteur bien que moins bien connu, semble assez proche de celui de la grande alose. Contrairement à celle-ci, une partie importante des géniteurs survivent à la reproduction. Ainsi, ces derniers peuvent revenir frayer une deuxième voire une troisième fois dans l'estuaire de la Gironde et jusqu'à sept fois dans l'estuaire de la Severn (Aprahamian *et al.*, 2003).

Comme pour l'alose vraie, la biologie de l'alose feinte a été particulièrement étudiée dans le système girondin (Boigontier & Mounié, 1984; Girardin *et al.*, 2005; Taverny, 1991). La migration de reproduction se déroule de **mars à mai**. Dans l'estuaire, la densité des alosons de cette espèce est maximale en **juillet-août** qui correspond à la période de migrations d'avalaison des jeunes de l'année (Girardin *et al.*, 2005; Lambert *et al.*, 1997; Taverny, 1991). Comme pour l'alose vraie, nous assistons depuis quelques années à une chute des abondances des juvéniles dans l'estuaire de la Gironde (Girardin *et al.*, 2005). Toute ou partie de la cohorte dévalante passe le premier hiver en zone estuarienne, la migration vers les eaux marines est très progressive (Taverny, 1991). L'alose feinte effectue des allers-retours entre la mer et l'estuaire (plus fréquents que la grande alose).

3.3.2.2 L'anguille européenne, *Anguilla anguilla* (Linné, 1758)

L'aire de répartition de l'anguille européenne, *Anguilla anguilla*, est très vaste. Elle s'étend sur les côtes atlantiques, du Maroc à la Scandinavie, en passant par la mer Baltique et la mer Méditerranée. Une forte chute de son abondance a été observée depuis les années 1980 et a conduit à une forte réduction de l'aire de répartition, en particulier à l'Est de la Méditerranée et au Nord de la Scandinavie. Celle-ci s'accompagne également d'une réduction du recrutement par un facteur 10 (Dekker, 2003). Ce poisson migrateur amphihalien se reproduit en milieu océanique et la croissance est liée aux écosystèmes continentaux. Le cycle biologique de l'anguille est marqué par deux migrations transocéaniques de 6 000 km à 8 000 km, ce qui place l'anguille parmi les poissons migrateurs parcourant les plus grandes distances. Ces grandes migrations, ainsi qu'une aire de ponte non précisément localisée en mer des Sargasses, au sud est de la Floride, entretiennent le mystère sur certains aspects de la biologie de cette espèce et contribuent à la fascination qu'elle exerce (Bertin, 1951; Tesch, 2003). Les larves leptocéphales issues de la reproduction suivent les courants de la dérive Atlantique Nord, le Gulf stream, et atteignent les façades maritimes européennes, nord africaines, et méditerranéennes en 7 mois à 3 ans selon les auteurs (Lecomte-Finiger, 1983; Schmidt, 1922). La larve leptocéphale subit alors une importante métamorphose, où la forme du poisson est entièrement réorganisée et se transforme en civelle transparente. Au stade civelle, l'anguille colonise les bassins versants, des milieux estuariens aux plus petits affluents, mais aussi des milieux côtiers calmes (baies, lagunes) et les marais littoraux. La phase de colonisation est suivie par une phase de croissance (stade dit anguille « jaune »). Au cours de cette phase de croissance, l'anguille se différencie sexuellement (Bertin, 1951). Par la suite, la maturation des gonades, bloquée à un stade prépubère (Dufour, 1994; Durif *et al.*, 2005), s'accompagne d'une seconde métamorphose au cours de laquelle les anguilles dites « argentées » effectuent leur migration de reproduction transocéanique vers la mer des Sargasses (Bertin, 1951; Elie & Rochard, 1994; Lecomte-Finiger, 1990). La vitesse de croissance étant sous la dépendance des caractéristiques du milieu et de chaque individu, une très forte variabilité dans les âges des anguilles argentées dévalant vers la mer est observée : 3 à 9 ans chez les mâles (20 à 45 cm ; 20 à 150 g) et 5 à 18 ans chez les femelles (35 à 100 cm ; 60 à 2100g ; (Vollestad, 1992)).

En Gironde, les civelles pénètrent du début de l'automne au début du printemps (Elie & Rochard, 1994 ; Lambert, 2005). Elles colonisent alors progressivement le bassin versant. Certaines fractions de populations d'anguilles peuvent séjourner un certain temps dans l'estuaire voire se sédentariser (Daverat *et al.*, 2004). La croissance moyenne des anguilles

dans l'estuaire de la Gironde est de 7 cm par an, mais elle est variable selon le compartiment du bassin versant considéré (Lamaison, 2005).

3.3.2.3 Le mullet porc, *Liza ramada* (Risso, 1826)

Les mullets sont parmi les espèces les plus communes de toutes les eaux marines de la terre (Nelson, 1994). Ainsi, leur biologie et leur écologie ont souvent été étudiées dans de nombreux environnements (Al-Daham & Wahab, 1991; Blaber, 1977; Blaber & Whitfield, 1977; Collins, 1981; Laffaille *et al.*, 2002; Zismann *et al.*, 1975). Le mullet porc, *Liza ramada*, se rencontre dans l'Atlantique, de la Norvège et du nord de l'Irlande jusqu'en Mauritanie, en Méditerranée et en mer Noire (Quéro, 1984). Migrateur amphihalin thalassotoque, le mullet porc est l'espèce limno-benthophage la plus abondante des estuaires français (Feunteun & Laffaille, 1997; Laffaille, 2000) et la plus euryhaline, capable de véritables migrations sur de grandes distances entre les eaux marines et dulçaquicoles. Les déplacements des adultes sont d'amplitudes et de durées supérieures aux jeunes. La migration anadrome vers l'intérieur des bassins versants (du printemps au début de l'été) est moins massive que la migration catadrome (en automne). Il acquiert sa maturité sexuelle entre 3 et 4 ans pour une taille comprise entre 20 et 30 cm. La reproduction a lieu principalement en mer de l'automne à l'hiver (Quéro, 1984). Les femelles peuvent produire jusqu'à 5 millions d'œufs. Le recrutement des jeunes apparaît au cours de l'hiver et jusqu'au printemps. Ils recherchent alors les eaux saumâtres où ils peuvent séjourner pendant la majeure partie de leur existence. Bien que le mullet soit pélagique, son comportement alimentaire le conduit aussi à nager près du fond.

Globalement, les études portant sur la biologie et l'écologie de cette espèce en milieu estuarien sont rares. Dans l'estuaire de la Gironde, on sait seulement que le mullet porc est plus ou moins présent tout au long de l'année (Girardin *et al.*, 2005; Lobry, 2004) et qu'il y réalise de grands déplacements. Certaines fractions de populations seraient sédentaires.

3.3.2.4 L'éperlan, *Osmerus eperlanus* (Linné, 1758)

L'éperlan, *Osmerus eperlanus*, est un poisson grégaire pélagique dont l'aire de répartition couvre les eaux côtières de l'Europe du Nord. Il est en effet présent du sud de la

Norvège au sud du golfe de Gascogne. Ce petit poisson migrateur amphihaline potamotocue passe l'essentiel de sa vie en zone estuarienne, ne faisant que de brèves incursions en mer et en eau douce. Les caractéristiques écologiques de chaque population varient en fonction de la latitude (Pronier & Rochard, 1998). Pour les populations vivant au cœur de l'aire de répartition, l'éperlan acquiert sa maturité sexuelle à l'âge d'un an. Par contre, sur la partie septentrionale et en limite Sud (comme dans la Gironde), il l'atteint à l'âge de deux ans.

Dans les zones les plus méridionales, les adultes se regroupent en zone estuarienne (Loire, Gironde) en **novembre-décembre**, près de la limite de salure des eaux, avant la reproduction (Boigontier & Mounié, 1984; Lardeux, 1986). Cette dernière a lieu en **février-mars dans la partie basse des fleuves en limite de marée dynamique**. Les adultes repartent ensuite vers la mer qu'ils atteindront en automne. Les œufs issus de cette reproduction, présentent une durée d'incubation d'une vingtaine de jours, au cours de laquelle les œufs adhèrent au substrat. Puis les larves dévalent alors progressivement avec le courant et se retrouvent en zone estuarienne en **juin-juillet** (Boigontier & Mounié, 1984; Borchardt, 1988). Grâce à un comportement de nage particulier, elles se maintiennent dans la zone mésohaline de l'estuaire alors que les adultes fréquentent la zone polyhaline (Lardeux, 1986). Ces juvéniles vont effectuer une partie importante de leur croissance en estuaire avant de rejoindre en mer les survivants de l'année d'avant. Sur les côtes atlantiques françaises, la croissance de cette espèce est rapide : il mesure 10-11 cm au premier hiver en Loire (Robin, 1992). Sa longévité est de 3 à 4 ans (Maitland, 1990).

L'estuaire de la Gironde constituait, jusqu'à ces dernières années, la limite méridionale de l'aire de répartition. Etant très abondant et très fréquent, l'éperlan était considéré comme une espèce pilote de ce système estuarien dans les années 1980-1983. Or, depuis une décennie, cette espèce "nordique" ne fréquente plus que de façon sporadique cet estuaire (Pronier & Rochard, 1998). Ceci semble lié à une modification de son environnement thermique. En effet, la température moyenne de l'eau de l'estuaire a augmenté de 2°C entre 1979 et 1996 dans l'estuaire de la Gironde expliquant sa raréfaction dans cette zone (Pronier & Rochard, 1998). En 1984, Boigontier & Mounié indiquaient que l'âge à la première maturité était de un an pour une taille moyenne de 10 cm. Récemment, des changements se sont dessinés. Pronier & Rochard (1998) ont supputé un ralentissement de la croissance de l'éperlan, lié à une augmentation de la température, induisant un âge de première maturité sexuelle de deux ans et non plus d'un an. Ce bouleversement expliquerait la diminution drastique des abondances des éperlans observées dans l'estuaire de la Gironde depuis une quinzaine d'années.

3.3.2.5 Le flet, *Platichthys flesus* (Linné, 1758)

Le flet, *Platichthys flesus*, est un **poisson benthique**, très commun sur toutes les côtes d'Europe, de la mer Blanche à la Méditerranée occidentale (Deniel, 1981; Masson, 1987). Il est surtout abondant dans les **eaux froides** (CTGREF, 1979). En France, l'écologie et la biologie de ce poisson ont été essentiellement étudiées dans l'estuaire de la Loire (Elie & Marchand, 1983; Masson, 1987; Robin, 1992).

Ce migrateur amphihalin thalassotoque qui affectionne les substrats vaseux et sableux, vit la majeure partie de sa vie dans les milieux d'interfaces et notamment en **estuaire** (Deniel, 1981; Elie & Marchand, 1983). Ces milieux assurent principalement le rôle de zone de nourricerie. Le flet supporte également la dessalure totale et il est parfois rencontré très loin dans les fleuves et les rivières (Masson, 1987). En mer, il dépasse rarement l'isobathe des 30 à 50 mètres. L'âge de la première maturité sexuelle et la période de reproduction varient en fonction des zones considérées (Costa, 1982; Masson, 1987). Sur les côtes atlantiques françaises, le flet peut atteindre sa première maturité sexuelle entre 1,5 (18 cm) et 3 ans (25 cm) pour le mâle et entre 1,5 et 4 ans (30 cm) pour la femelle (Deniel, 1981; Masson, 1987). La reproduction a lieu de **janvier à avril, en mer**, sur des **fonds meubles** dans la zone des 50 mètres. Selon sa taille, la femelle porte de 400 000 à 2 millions d'ovules. Les œufs (d'environ 1 mm) puis les larves (2,5 - 3 mm) sont pélagiques. Après quelques semaines, les larves se rapprochent de la côte en se tenant à une profondeur moyenne de 10 m, puis pénètrent dans les eaux dessalées. La forme benthique est acquise entre 7 et 12 mm, pendant que les jeunes flets entrent dans les estuaires. Les juvéniles vont coloniser progressivement les bassins versants où ils effectuent leur première année de croissance (Masson, 1987). Ainsi, la population est très étalée (ils peuvent remonter très haut dans les fleuves et se retrouver également dans la zone polyhaline des estuaires) et le centre d'inertie est positionné dans la partie oligohaline du système estuarien. En été, les juvéniles présentent de très fortes densités dans les zones polyhaline, mésohaline et dulcicole alors qu'en hiver ils se répartissent essentiellement dans la zone polyhaline. D'après Marchand & Elie (1983), dans l'estuaire de la Loire, les adultes ne sont présents qu'au printemps et à l'automne. Ce milieu n'est pour ces individus, qu'une voie de passage durant leur migration automnale vers les aires de ponte. La croissance du flet est rapide, celle du mâle étant un peu plus lente que celle des femelles. A la fin de la première année, le flet mesure environ 12 cm et à la fin de la deuxième 23 cm. La longévité des femelles est de 9 ans, celle des mâles de 7 ans (Masson, 1987).

Dans les estuaires du Tage, de la Loire et de la Gironde, le flet est capturé toute l'année (Costa, 1982; CTGREF, 1979; Elie & Marchand, 1983; Lobry, 2004; Masson, 1987). Dans l'estuaire de la Loire, les larves et les post-larves pénètrent dans la zone polyhaline dès la mi-mars ; leur maximum d'abondance dans cette zone se situe en avril. Notons, que dans le système girondin, des stades larvaires ont été pêchés fin mars, début avril 2005 dans l'Isle (estuaire fluvial ; cf. Figure 1 dans le Chapitre 3) remettant en question le cycle écologique du flet (Lepage, Comm. Pers.). Aucun travail de recherche n'a été mené spécifiquement sur la biologie de ce poisson dans l'estuaire de la Gironde, limitant la connaissance sur les distributions spatio-temporelles des différentes écophases.

3.3.3 Les espèces euryhalines d'origine marine

Comme dans les autres estuaires des régions tempérées de l'hémisphère nord (Dando, 1984; Haedrich, 1983; Kennish, 1990), le peuplement ichtyologique de l'estuaire de la Gironde est composé majoritairement d'espèces d'origine marine. La plupart de ces espèces présente un intérêt commercial.

3.3.3.1 Le maigre, *Argyrosomus regius* (Asso, 1801)

Le maigre, *Argyrosomus regius*, se rencontre du Golfe de Gascogne au Sénégal en passant par la Méditerranée, la Mer Noire et la mer de Marmara (Chao, 1986; Quéro, 1984). Malgré son intérêt commercial, l'écologie du maigre a été peu étudiée (Cabral & Ohmert, 2001). Il s'agit d'un poisson démerso-pélagique. Les adultes fréquentent le plateau continental à des profondeurs comprises entre 10 et 200 mètres, tandis que les juvéniles sont couramment rencontrés dans les estuaires et régions côtières (Chao, 1986; Quéro, 1984; Quéro & Vayne, 1987). Trois aires de pontes sont actuellement connues : en Méditerranée au niveau du delta du Nil, en Atlantique centre-est, dans la baie du Lévrier en Mauritanie, en Atlantique nord-est, dans la zone polyhaline et l'estuaire externe de la Gironde.

La croissance du maigre est très rapide. D'après Quéro & Vayne (1987), dès le premier hiver, le poisson, n'ayant que 6 mois, atteint en moyenne une vingtaine de cm et le second hiver une quarantaine de cm. Aucune donnée n'a été trouvée sur la croissance des adultes. Sa

longévité serait de 14 ans (Quéro & Vayne, 1987). De plus, très peu de données existent sur les populations ou stocks et leurs éventuelles interdépendances entre hydrosystèmes.

Depuis une quinzaine d'années, nous avons assisté à une augmentation de son aire de répartition vers le nord en probable liaison avec une augmentation des températures moyennes de l'eau dans le Golfe de Gascogne et dans les hydrosystèmes côtiers. Très sporadique dans les années 1979 à 1995, ce poisson est actuellement bien présent dans l'estuaire de la Gironde (CTGREF, 1979; Lobry, 2004). Par contre, il ne faisait pas partie de la liste ichtyofaunistique de l'estuaire de la Loire durant les années 1979-1983 (Elie & Marchand, 1983). Les côtes charentaises au Nord de l'estuaire de la Gironde constituent probablement la limite septentrionale de son aire de répartition (Lobry, 2004). Actuellement son aire de répartition s'étend jusque dans les estuaires et baies du sud Bretagne, puisqu'une pêcherie et dirigée sur le maigre dans ces zones (Elie, Comm. Pers.)

La plupart des études portant sur cette espèce concerne la côte atlantique française (ex. Bregeon *et al.*, 1978; Castelnaud, 1978; Quéro & Vayne, 1987). Elles suggèrent que le maigre se reproduise dans l'estuaire de la Gironde. Certains adultes pénètrent dans la zone polyhaline pour frayer de mai à juillet (Castelnaud, 1978; 1994; Quéro & Vayne, 1987). Quant aux juvéniles, ils sont présents pratiquement toute l'année, sauf pendant la période hivernale, toute la population de l'estuaire ayant regagné l'embouchure. Elle y séjourne en raison de la dessalure des eaux de l'estuaire interne et afin de se mettre à l'abri du froid (Quéro & Vayne, 1987). Toutefois, leur distribution spatio-temporelle dans l'estuaire n'est pas connue.

3.3.3.2 Les bars : *Dicentrarchus* spp.

Les bars, *Dicentrarchus labrax* (Linné, 1758) appelé communément bar franc et *Dicentrarchus punctatus* (Bloch, 1792) ou bar moucheté sont deux espèces démerso-pélagiques, revêtant toutes deux une grande importance commerciale (Bregeon *et al.*, 1978). Leur aire de répartition est largement sympatrique dans l'Atlantique nord-est et en Méditerranée, avec toutefois une extension plus septentrionale pour *D. labrax* (jusqu'en Norvège, alors que *D. punctatus* ne dépasse pas le golfe de Gascogne) et plus méridionale pour *D. punctatus* (pêché jusqu'au Sénégal, alors que *D. labrax* n'est rencontré que jusqu'au sud du Maroc ; (FAO, 1997; Quero, 1984; Whithead *et al.*, 1986). Ces deux espèces sont pêchées dans l'estuaire de la Gironde (Castelnaud, 1978, 1994).

3.3.3.2.1 Le bar franc, *Dicentrarchus labrax* (Linné, 1758)

De par son fort intérêt commercial (pêche, aquaculture), la biologie du bar franc a été très étudiée dans de nombreuses zones de son aire de répartition et notamment en milieu estuarien (Barnabé, 1976; Cabral & Costa, 2001; Costa, 1982; Elie & Marchand, 1983; Henderson & Corps, 1997; Jennings & Pawson, 1992; Kelley, 1988; Kennedy & Fitzmaurice, 1972; Stéquert, 1972). Ce poisson recherche les eaux saumâtres et est particulièrement commun aux embouchures des estuaires et dans les baies. Grégaire, il se déplace en bancs dès la fin de sa vie larvaire. L'âge de la première maturité sexuelle et la période de recrutement varient selon les régions (Quéro, 1984). Les frayères se situent généralement sur les côtes rocheuses en milieu marin. Un à deux mois plus tard, les jeunes bars pénètrent en estuaire où ils y séjourneront leur première année de vie. La croissance des bars est très variable selon les régions, les milieux et le sexe de l'animal. De plus, elle fluctue saisonnièrement, plus rapide au printemps et en été (Quéro, 1984). La longévité du bar serait d'une trentaine d'années (Quéro & Vayne, 1987).

Dans le golfe de Gascogne, le bar commun acquiert sa première maturité sexuelle au cours de sa quatrième année chez le mâle (32 à 37 cm) et au cours de sa sixième année chez la femelle (42 cm). La période de recrutement se situe entre février et mai et se localise sur les côtes rocheuses. Ils pénètrent ensuite dans les estuaires (comme par exemple dans la Loire et dans la Gironde) et atteignent le secteur méso-oligohalin à la fin de l'été et au début de l'automne (Elie & Marchand, 1983 ; Lobry, 2004). En hiver, en raison de la dessalure et du refroidissement des eaux estuariennes, facteurs environnementaux auxquels ils sont très sensibles (Quéro & Vayne, 1987 ; Lobry, 2004), cette cohorte se concentre dans le secteur le plus marin. Ainsi, les estuaires jouent le rôle d'une zone de nourricerie des jeunes bars au cours de leur première année de vie. Dès leur deuxième année, les estuaires ne sont plus qu'une zone de présence ponctuelle pour l'alimentation (Elie & Marchand, 1983 ; Lobry, 2004). Dans le golfe de Gascogne, le bar mesure environ 160 mm à la fin de la première année et environ 210 mm à la fin de la deuxième (Elie & Marchand, 1983 ; Lobry, 2004).

3.3.3.2 Le bar moucheté, *Dicentrarchus punctatus* (Bloch, 1792)

Contrairement au bar franc, la biologie du bar moucheté, *Dicentrarchus punctatus*, a été peu étudiée. Ceci est sûrement lié à leur faible abondance dans leur aire de répartition (Barnabé, 1976; Bonhomme *et al.*, 2002). Sa dynamique temporelle dans l'estuaire de la Gironde est similaire à celle du bar franc. Il a cependant une fréquence d'apparition nettement inférieure (Lobry, 2004). Aucune donnée relative à la distribution spatiale et à la présence des cohortes en milieu estuarien n'est disponible pour cette espèce. Sa croissance est moins rapide que celle du bar franc, car il atteint 100 mm la première année et 190 mm la deuxième (Quéro, 1984).

3.3.3.3 L'anchois commun, *Engraulis encrasicolus* (Linné, 1758)

L'aire de répartition de l'anchois commun, *Engraulis encrasicolus*, se situe de l'Atlantique nord-est en passant par la mer du Nord et l'Ecosse jusqu'au Maroc ainsi qu'en Méditerranée (Quéro, 1984). C'est un poisson pélagique vivant en bancs dans les eaux côtières. Il effectue des migrations saisonnières dans les estuaires et étangs saumâtres qui jouent principalement le rôle de nourricerie pour les larves et les juvéniles. L'anchois acquiert sa première maturité sexuelle à la fin de la première année (Fage, 1920). Il se reproduit dans des eaux dont les températures sont comprises entre 14 et 19 °C, de mars à octobre avec un maximum entre mai et juillet (Aldebert & Tournier, 1971; Arbault & Lacroix-Boutin, 1977; Costa, 1982; Lucio & Uriarte, 1990; Motos *et al.*, 1996; Palomera, 1992; Palomera & Sabatés, 1990; Ré, 1979; Sanz & Uriarte, 1989; Sardou, 1970). La reproduction a lieu à la surface entre 10 et 30 mètres de profondeur. Les concentrations d'œufs et de larves les plus élevées ont été observées en juin aux environs de l'isobathe de 20 mètres. La femelle porte 13 000 à 20 000 ovules. Les œufs ovoïdes sont pélagiques. L'éclosion s'effectue 2 à 4 jours après la ponte, donnant naissance à un alevin de 3 mm. La croissance est rapide, atteignant de 8 à 11 cm dès la première année. Leur longévité est faible. Ils ne vivent que trois ans atteignant au maximum 20 cm (Quéro, 1984).

Dans l'estuaire de la Gironde, la ponte se localise de la zone la plus aval (estuaire externe) jusqu'au niveau du panache estuarien (Bregeon *et al.*, 1978 ; Motos *et al.*, 1996). La période de reproduction s'étend de mars à août avec un pic en mai-juin qui se produit avec le

réchauffement des eaux de surface. L'anchois se rencontre dans l'estuaire de mai à novembre. Un déplacement progressif de la population, de l'océan vers les eaux oligohalines qu'il atteint à la fin de l'été est observé. Ensuite il regagne l'océan en raison de la dessalure et du refroidissement des eaux de l'ensemble de l'estuaire (Lobry, 2004). Notons que ces dernières années, l'anchois tend à rester plus longtemps dans l'estuaire de la Gironde (Girardin *et al.*, 2004, 2005) et des stades adultes sont rencontrés de plus en plus fréquemment (Girardin, Comm. Pers.). Par ailleurs, certaines populations d'anchois semblent se sédentariser dans les estuaires portugais (Costa, Comm. Pers.)

3.3.3.4 Le merlan, *Merlangius merlangus* (Linné, 1758)

Le merlan, *Merlangius merlangus*, est un poisson démersal côtier, très commun dans l'Atlantique du nord (Sorbe, 1972). En effet, cette espèce est l'une des plus fréquentes dans les estuaires de Grande-Bretagne tels que le Forth (Elliott & Taylor, 1989), la Severn (Claridge *et al.*, 1986), le Tyne (Pomfret *et al.*, 1991) ou l'Escaut (Hamerlynck & Hostens, 1994). Espèce nordique affectionnant les eaux froides, l'aire d'extension du merlan se prolonge parfois jusqu'au Portugal pendant l'hiver grâce à la formation saisonnière d'un noyau hydrologique côtier froid (Sorbe, 1972). Le merlan acquiert sa maturité sexuelle vers 2 ans. Il se reproduit à partir de janvier (Golfe de Gascogne) jusqu'en août-septembre (Islande). Les principales aires de reproduction se situent entre 20 et 150 m de profondeur autour de la Grande Bretagne et dans le Golfe de Gascogne (Quéro, 1984). Les alevins de moins de 3 cm vivent en commensalisme avec les méduses. Le merlan a une croissance rapide, atteignant 15 à 19 cm la première année et 22 à 25 cm la deuxième année. Sa longévité est d'une dizaine d'années. Peu d'études portent sur son écologie et sa dynamique en milieu estuarien (Potter *et al.*, 1988; van den Broek, 1979, 1980).

L'estuaire de la Gironde représente pour cette espèce la limite sud de son aire de répartition (Lobry, 2004). Ce sont principalement les juvéniles qui utilisent l'estuaire de la Gironde comme zone de nourricerie, de septembre à avril ne remontant pas plus haut que la zone médiane de l'estuaire marin.

3.3.3.5 La raie bouclée, *Raja clavata* (Linné, 1758)

La raie bouclée, *Raja clavata*, est une espèce benthique côtière, commune en mer du Nord et dans l'Atlantique nord-est, de l'Ecosse à la Mauritanie (Du Buit, 1974). Ce poisson benthique vit sur différents substrats peu profonds. Il atteint sa maturité sexuelle vers 7 ans pour les mâles (de 50 à 80 cm en Atlantique), vers 9 ans ou plus pour les femelles (de 65 à 95 cm). L'accouplement aurait lieu toute l'année. Pour l'instant, deux aires de ponte ont été localisées : une au voisinage des Iles Britanniques (de février à septembre), l'autre en Méditerranée (en janvier et février). Il doit certainement y avoir une aire de ponte dans le Golfe de Gascogne. La raie bouclée pond de 70 à 170 œufs par an. Ces œufs mesurent de 6 à 9 cm de diamètre. L'éclosion aurait lieu après 4 à 5 mois d'incubation, ce qui correspond à l'apparition des juvéniles en novembre-décembre sur le littoral de la Manche et du golfe de Gascogne. A la sortie de l'œuf, l'animal mesure entre 8 et 10 cm de long. La première année, sa taille augmente de 12 à 14 cm, la seconde de plus de 10 cm. La longévité de cette espèce a été évaluée à une vingtaine d'années.

Ce poisson benthique est sténohalin et sténotherme. Contrairement aux autres espèces marines décrites précédemment, il supporte mal les variations de salinité et de température (Laffaille, 2000). C'est pourquoi, en milieu estuarien et notamment dans l'estuaire de la Gironde, les raies bouclées ne pénètrent que dans la zone polyhaline en période printanière, estivale et automnale (Lobry, 2004; Mauvais & Guillaud, 1994) ainsi que dans l'estuaire externe. L'estuaire interne ne représente vraisemblablement pour cette espèce qu'une zone de nourricerie et d'alimentation limitée.

3.3.3.6 La sole commune, *Solea solea* (Linné, 1758)

La sole commune, *Solea solea*, se rencontre sur l'Atlantique est, de la Norvège au Sénégal et en Méditerranée jusqu'à la mer Noire (Quéro, 1984). Cette espèce benthique acquiert sa première maturité sexuelle entre 3 et 5 ans. La reproduction a lieu en mer à des périodes et profondeurs variables en fonction des régions (Cabral, 2003; Lahaye, 1972; Quéro, 1984 ; Sardou, 1970) mais généralement autour des isobathes des 30 à 50 m. Les larves se développent rapidement, et les jeunes commencent une migration vers la côte et les milieux dessalés où ils y séjourneront les deux premières années de leur vie (ex. Amara, 2003; Cabral,

2003; Gilliers *et al.*, 2004; Henderson & Seaby, 2005; Lagardère *et al.*, 1999). En effet, leur tolérance à la dessalure semble très forte. Adulte, la sole ne réalise dans ces milieux dessalés que des migrations saisonnières, de la fin du printemps jusqu'au début de l'automne, pour s'alimenter. En Loire, les larves pénètrent dans l'estuaire avant leur version somatique (Elie & Marchand, 1983). La croissance de la sole varie selon les régions. Dans le golfe de Gascogne, la sole mesure entre 13 et 14 cm à la fin de sa première année. La croissance de la sole est plus rapide à la fin du printemps et pendant la période estivale et semble s'arrêter à l'automne et en hiver (Amara, 2003). Ce phénomène est à mettre en relation avec la température (Fonds, 1979; Yamashita *et al.*, 2001). La longévité de cette espèce serait d'environ 25 ans.

Dans le golfe de Gascogne, la reproduction se déroule de janvier à mars dans des zones relativement profondes (Quéro, 1984) puis elles colonisent les zones estuariennes en avril-mai. Les juvéniles des soles sont retrouvés toute l'année et en grande abondance dans les estuaires de la Gironde et de la Loire principalement dans les zones poly et mésohaline (Elie & Marchand, 1983; Lobry, 2004). Ils utilisent parfois certaines zones de la partie oligohaline de ces estuaires comme zone de nourricerie. Dans une récente étude, Le Pape *et al.* (2003) montrent une meilleure croissance des soles juvéniles dans les zones estuariennes du Golfe de Gascogne par rapport aux zones adjacentes marines.

3.3.3.7 Le sprat, *Sprattus sprattus* (Linné, 1758)

Le sprat, *Sprattus sprattus*, est un poisson pélagique côtier vivant en bancs. Ce poisson se rencontre dans l'Atlantique nord-est, des îles Lofoten au golfe de Gascogne, en Manche, en mer du Nord, en mer Baltique, dans le nord de la Méditerranée et en mer Noire (Quéro, 1984). Euryhalin à certains moments de son cycle vital, ce poisson pénètre dans les estuaires. Ces milieux représentent pour lui une zone de nourricerie, d'alimentation et de refuge (Maes & Ollevier, 2002; Maes *et al.*, 1998a; Power *et al.*, 2000). Il rentre dans les estuaires au stade larvaire. Le sprat acquiert sa maturité sexuelle au cours de sa première ou seconde année. Le frai a lieu de la fin novembre à mars avec un maximum en décembre-janvier dans le golfe de Gascogne. Le sprat se reproduit dans des eaux froides (8-11°C) et peu salées (moins de 35 PSU). Les concentrations maximales d'œufs ont été trouvées à l'embouchure de la Loire (Quéro, 1984). Sa croissance est rapide : les sprats atteignent de 7 à 11 cm au terme de leur première année et de 9 à 14 cm la seconde. La longévité de cette espèce serait de 6 à 7 ans.

Dans l'estuaire de la Gironde, toutes les écophases sont rencontrées (Mauvais & Guillaud, 1994). Dans les estuaires de la Gironde et de la Loire, le sprat entre dans la zone polyhaline et mésohaline pendant l'été et en automne.

3.3.3.8 Le syngnathe, *Syngnathus rostellatus* (Nilsson, 1855)

Le syngnathe, *Syngnathus rostellatus*, se répartit dans l'Atlantique nord, de la Scandinavie au sud du Portugal et en Méditerranée (Almeida, 1986; Gokoglu *et al.*, 2004; Nijssen & De groot, 1987). C'est une espèce littorale qui vit dans des eaux peu profondes (1 à 10 mètres) aux fonds sableux et vaseux (Boigontier & Mounié, 1984). Wheeler (1978) la signale comme particulièrement abondante dans les estuaires. Cette espèce est parfois considérée comme résidente de ces milieux (Elliott & Dewailly, 1995; Power & Attrill, 2003). Benthique en milieu marin, le syngnathe peut être pêché dans l'ensemble de la colonne d'eau en estuaire (ex. Girardin *et al.*, 2005). Le syngnathe acquiert sa maturité sexuelle au bout d'un an (Boigontier & Mounié, 1984).

La période de reproduction varie en fonction de la zone géographique. Dans l'estuaire de la Gironde, le frai a lieu d'avril à mai dans la zone polyhaline (Boigontier & Mounié, 1984). Pendant l'accouplement, la femelle transmet les ovules au mâle qui les féconde. Elle introduit ainsi jusqu'à 400 œufs dans la poche incubatrice du mâle qui assure aux embryons une bonne oxygénation et les substances nutritives nécessaires. Cinq semaines plus tard, les jeunes complètement développés quittent cet abri. Bregeon *et al.* (1978) notent en effet la présence de ces juvéniles dans tous les prélèvements printaniers et estivaux de l'estuaire externe et de la zone polyhaline. Les nombreux juvéniles issus de cette reproduction restent étroitement dépendants des courants (Boigontier & Mounié, 1984). Ainsi, naissant en période d'étiage (fin printemps et en été), ils sont entraînés vers l'amont où ils constituent une population remarquable qui domine par son abondance le peuplement de poissons dans le secteur oligohalin de juin à octobre (Boigontier & Mounié, 1984). Pendant cette période, les adultes sont situés plus en aval, majoritairement dans la zone mésohaline (Boigontier & Mounié, 1984). L'hiver, le syngnathe rejoint la mer. Certaines années, le syngnathe a été capturé tout le long de l'année dans l'estuaire de la Gironde (Girardin *et al.*, 2005). Ce poisson peut tolérer de basses salinités. Par contre, la température semble être un facteur déterminant pour la présence du syngnathe. Ainsi, le syngnathe est très caractéristique des périodes où les eaux sont chaudes (température avoisinant les 20°C) et les variations d'abondance de cette espèce sont peut-être

à mettre en relation avec les variations des conditions environnementales à l'intérieur de l'estuaire (Lobry, 2004; Power & Attrill, 2003). Toutefois, il apparaît difficile d'expliquer de telles variations d'abondances d'une année à l'autre par les seules variations des conditions environnementales.

3.3.3.9 Le tacaud, *Trisopterus luscus* (Linné, 1758)

Le tacaud, *Trisopterus luscus*, est une espèce démerso-pélagique côtière qui se répartit entre 5 et 300 mètres de profondeur, depuis la Mer du Nord jusqu'au Maroc en passant par la Méditerranée occidentale (Svetidov, 1996). Grégaire, ce poisson forme de petits bancs et est très abondant dans le golfe de Gascogne. Il acquiert sa première maturité sexuelle à la fin de sa première année à une longueur totale de 195 mm chez le mâle et 185 mm chez la femelle (Puente, 1988). La période de ponte dépend des endroits considérés (Costa, 1982). Il se reproduit généralement de décembre à mars le long du plateau continental à des profondeurs comprises entre 50 et 70 mètres (Merayo, 1996; Svetidov, 1996). Cette reproduction est suivie par une migration active des juvéniles vers les milieux côtiers, les baies marines et les estuaires qui leur serviront de zone de nourricerie (Fowler *et al.*, 1999; Hamerlynck & Hostens, 1993). Pendant ce temps, les adultes migrent vers des eaux plus profondes (Fowler *et al.*, 1999). Il existe donc pour cette espèce une ségrégation de l'habitat entre les juvéniles et les adultes (Franca *et al.*, 2004). Dans l'estuaire du Tage, par exemple, les juvéniles pénètrent au printemps et sortent en mer bien avant leur première maturité sexuelle (Costa, 1982).

3.3.4 Espèces euryhalines d'origine fluviale

Ces espèces sont peu importantes en terme de richesse spécifique par rapport aux autres types écologiques. Par ailleurs, leur importance relative renseigne sur le régime hydrologique du système Gironde-Garonne-Dordogne. Les forts débits, notamment l'hiver en période de crues, sont certainement (pour partie) à l'origine de la présence accidentelle (le plus souvent) de ces espèces dans l'estuaire marin. Parmi elles, seule l'épinoche, *Gasterosteus aculeatus* (Linné, 1766) a pu être retenue dans le cadre de ce travail en raison des trop faibles fréquences et abondances des autres espèces.

L'écologie de l'épinoche, *Gasterosteus aculeatus*, a été peu étudiée. L'espèce se retrouve dans toute l'Europe. En France, elle est surtout fréquente dans l'est du pays et dans la vallée du Rhône (Keith & Allardi, 2001). Son « statut » écologique est souvent soumis à controverse. Selon la forme considérée, l'épinoche peut vivre en mer, dans les lagunes et les estuaires, dans les étangs ou encore en rivière (Keith & Allardi, 2001). L'épinoche acquiert sa maturité sexuelle au bout d'un an. La reproduction a lieu de mars à juillet. Les individus de la forme marine dépassent rarement 7 cm de longueur et ont une durée de vie de 3 ans au maximum.

En Gironde, cette espèce a été qualifiée de fluviale car elle est surtout fréquente dans les zones humides connexes de l'estuaire et absente du reste de l'estuaire marin (Lobry, 2004). Elle se déplace vers l'axe fluvial en période d'étiage et notamment pendant les épisodes de sécheresse. Les abondances n'y sont jamais très élevées mais atteignent leurs plus hautes valeurs pendant la période estivale (Girardin *et al.*, 2005; Lobry, 2004).

3.3.5 Conclusion

En plus de la diversité des types écologiques (espèces autochtones, migratrices amphihalines, euryhalines), les espèces de poissons choisies reflètent une diversité d'occupation de la colonne d'eau, avec des espèces pélagiques, démersales et benthiques (Tableau 2). Les écophases présentes sont essentiellement des juvéniles et des adultes. Le choix de l'engin de pêche a été motivé par ces deux critères (cf. partie 3.4.1.).

Les secteurs halins colonisés et les périodes de présence des poissons varient en fonction des espèces et des stades considérés (Tableau 2). Ces connaissances font ressortir l'importance, d'une part de la dimension spatiale, notamment au niveau de l'estuaire marin (zones polyhaline, mésohaline et oligohaline) jouant un rôle majeur pour l'ensemble des espèces choisies, et d'autre part de la dimension saisonnière. Ces deux échelles seront prises en compte pour le choix des stations et de la fréquence de l'échantillonnage (cf. Partie 3.4.1.)

Tableau 2. Type d'écologie, position dans la colonne d'eau, écophases rencontrées, secteur halin et période de présence dans l'estuaire de la Gironde pour les différentes espèces de poissons choisies. ? : points encore soumis à interrogations.

Espèces	Type écologique	Position dans colonne d'eau	Ecophases rencontrées	Secteur halin	Période de présence
Gobie buhotte	Autochtone	Bentho-pélagique	Toutes	Tous	Toutes
Gobie tacheté	Autochtone	Bentho-pélagique	Toutes ?	Tous ?	Toutes ?
Alose vraie	Migratrice amphihaline	Pélagique	Juveniles Adultes	Tous Tous	Été, Automne Printemps
Alose feinte	Migratrice amphihaline	Pélagique	Juveniles Subadultes Adultes	Tous Poly-Méso Tous	Été, Automne Toutes Printemps
Eperlan	Migratrice amphihaline	Pélagique	Juveniles Adultes	Tous Tous	Toutes Toutes
Anguille	Migratrice amphihaline	Bentho-démersal	Juveniles Subadultes Adultes	Tous Tous Tous	Automne, Hiver, Printemps Toutes Toutes
Mulet	Migratrice amphihaline	Bentho-démersal	Juveniles Adultes	Tous Tous	Toutes Toutes
Flet	Migratrice amphihaline	Benthique	Juveniles Adultes	Tous Tous	Toutes Toutes
Anchois	Euryhaline d'origine marine	Pélagique	Œufs - larves Juveniles Adultes	Poly Poly-Méso- Oligo Poly ?	Printemps, Été Printemps, Été, Automne Printemps, Été, Automne ?
Sprat	Euryhaline d'origine marine	Pélagique	Œufs-larves Juveniles-adultes	Poly Poly	Hiver Été, Automne
Maigre	Euryhaline d'origine marine	Démersal	Œufs-larves Juveniles Adultes	Poly Poly-Méso- Oligo? Poly	Été Été, Automne, Printemps Été
Bar franc	Euryhaline d'origine marine	Démersal	Juveniles Adultes	Poly-Méso-Oligo Poly ?	Toutes Printemps, Été, Automne ?
Bar moucheté	Euryhaline d'origine marine	Démersal	Juveniles Adultes	Poly-Méso- Oligo? Poly ?	Toutes ? Printemps, Été, Automne ?
Merlan	Euryhaline d'origine marine	Démersal	Juveniles	Poly-Méso	Automne, Hiver, Printemps
Tacaud	Euryhaline d'origine marine	Démersal	Juveniles ?	Poly?	Automne, Hiver, Printemps
Syngnathe	Euryhaline d'origine marine	Bentho-pélagique	Toutes	Poly-Méso-Oligo	Toutes
Raie bouclée	Euryhaline d'origine marine	Benthique	Juveniles Adultes	Poly Poly	Printemps, Été, Automne Printemps, Été, Automne
Sole	Euryhaline d'origine marine	Benthique	Juveniles Adultes	Poly-Méso-Oligo Poly?	Toutes Printemps, Été, Automne?
Epinoche	Euryhaline d'origine fluviale	Pélagique	Toutes	Méso-Oligo	Été

3.4 Les peuplements ichtyologiques échantillonnés

Les connaissances sur l'écologie des espèces choisies en milieu estuarien ont révélé une forte variabilité de leur distribution dans l'espace et dans le temps. Ces variabilités sont souvent reliées à des variations des paramètres environnementaux (essentiellement à la température et à la salinité). Cette partie propose de décrire, d'une part les caractéristiques du milieu pendant la période d'étude ainsi que les peuplements ichtyologiques échantillonnés et, d'autre part les distributions spatio-temporelles des différentes écophases des espèces choisies pour l'étude des relations trophiques. Comparés avec les connaissances déjà acquises, ces résultats permettent de discuter (1) de la plasticité inter-annuelle du système, (2) de relier la dynamique spatio-temporelle des grands types écologiques aux paramètres environnementaux, (3) d'apporter des précisions d'écologie aux espèces choisies et de caractériser le rôle de l'estuaire pour ces dernières.

3.4.1 Matériels et méthodes

3.4.1.1 Stations de prélèvement

Par définition, un système estuarien comprend un estuaire marin, soumis à un fort gradient de salinité longitudinal, changeant fréquemment en fonction des débits des deux fleuves et de l'intensité de la marée, et un estuaire fluvial, uniquement soumis à la marée dynamique (cf. Chapitre 2). Dans le cadre de ce travail, nous nous sommes focalisés sur ce compartiment marin, jouant un rôle majeur pour l'ensemble des types d'espèces. En effet, le compartiment fluvial n'accueille jamais les espèces d'origine marine quel que soit leur stade de développement.

Comme nous l'avons souligné précédemment, les différentes espèces de poissons choisies présentent des tolérances variables vis à vis de la salinité. L'étude des peuplements ichtyologiques nécessitait donc de prendre en compte l'ensemble de l'estuaire marin afin de rendre compte d'une éventuelle variabilité spatiale des peuplements de poissons et de leurs relations trophiques.

Le Cemagref de Bordeaux réalise depuis 1994 des campagnes de chalutage afin de suivre l'évolution de la population d'esturgeon européen dans l'estuaire de la Gironde. Grâce à cette expérience, adjointe à celle des pêcheurs professionnels, les zones chalutables (accessibilité constante) les plus poissonneuses ont été identifiées. Ainsi, pour réaliser les échantillonnages de poissons, sept stations de prélèvement, positionnées le long de l'estuaire ont été choisies : deux sont situées dans la zone oligohaline moyenne (ou zone amont de notre site d'étude), deux autres dans la zone mésohaline moyenne (ou zone médiane) et trois dans la zone polyhaline moyenne (ou zone aval ; Figure 8).

3.4.1.2 Fréquence d'échantillonnage

Les pêches expérimentales ont été réalisées sur une période d'un an, correspondant au temps nécessaire pour tenir compte des différents cycles biologiques et hydrologiques de l'estuaire. Ces prélèvements ont une fréquence environ bimestrielle afin de rendre compte d'une éventuelle variabilité saisonnière des assemblages de poissons et de leurs relations trophiques. Ces échantillonnages ont débuté en juillet 2003 et se sont achevés en septembre 2004.

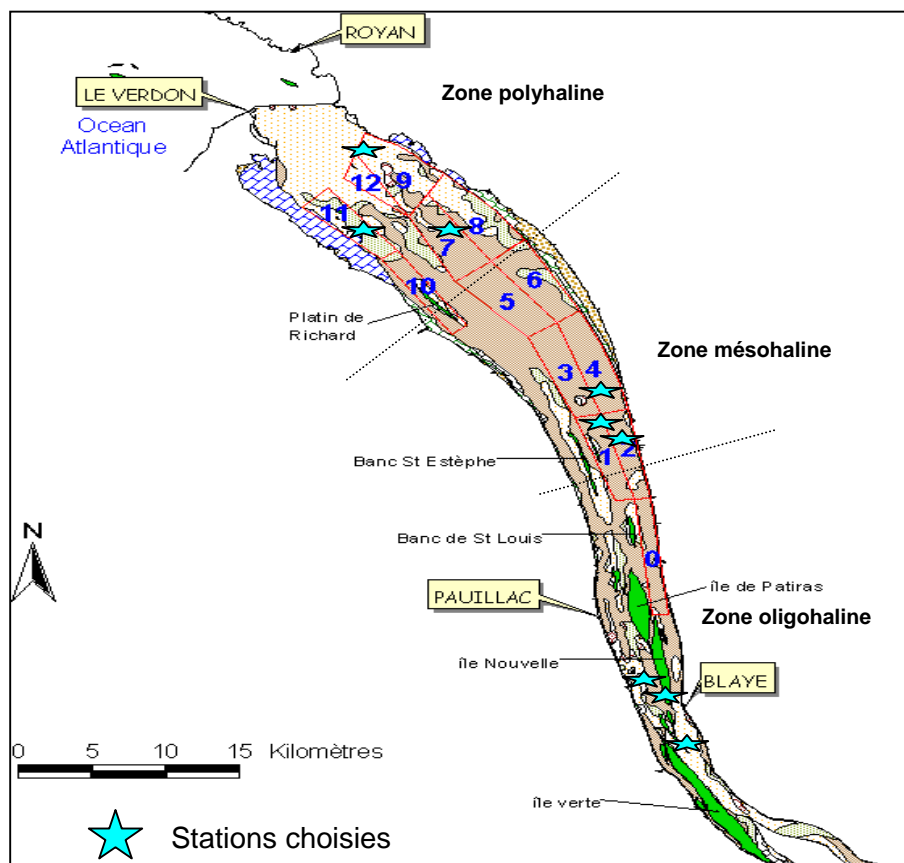


Figure 8. Localisation des stations de prélèvement dans l'estuaire de la Gironde.

3.4.1.3 Méthode de capture des poissons

L'objectif principal de notre échantillonnage est de récolter l'ensemble des espèces choisies, autrement dit, de capturer des poissons appartenant aussi bien à des communautés benthodémersales qu'à des communautés pélagiques. Par ailleurs, il a fallu choisir un engin de pêche possédant un maillage assez fin, permettant de capturer à la fois des espèces de petites tailles et des juvéniles voire des adultes d'espèces plus grandes. C'est pourquoi un chalut à panneaux, de quatre mètres d'ouverture verticale et possédant une double poche terminale avec un maillage d'environ 8 mm, a été choisi (Figure 9).

Les campagnes de pêche ont été réalisées à bord de « l'Esturial », navire de recherche du Cemagref. La durée de chaque trait a été limitée à 15 minutes afin d'optimiser les analyses de contenus stomacaux (cf. Chapitre 4). Après leur capture, tous les poissons ont été identifiés, mesurés au millimètre et dénombrés.

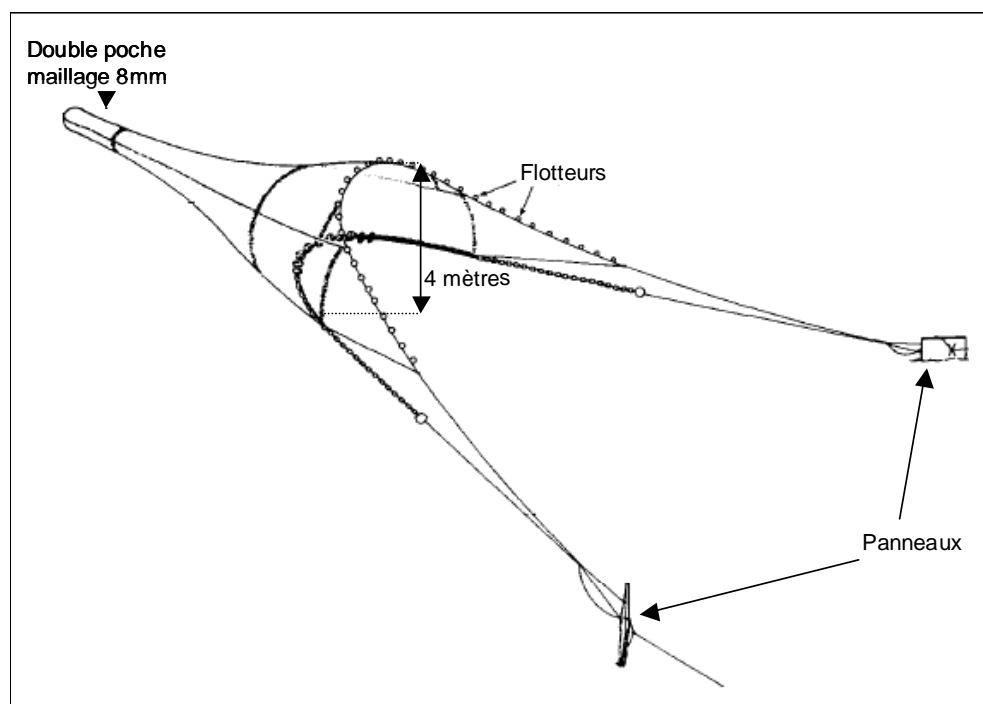


Figure 9. Description du chalut à panneaux utilisés lors des campagnes d'échantillonnage

3.4.1.4 Analyse de la composition et de la variabilité de l'ichtyofaune

Le protocole décrit précédemment permet tout d'abord d'établir la liste faunistique des espèces échantillonnées dans l'estuaire de la Gironde. Afin de mettre en évidence les fluctuations dans l'espace et dans le temps des assemblages de poisson, l'évolution de la richesse spécifique et de la composition en pourcentage des différents groupes écologiques est examinée. Cet examen est réalisé, d'abord en fonction du temps puis en fonction de la zone considérée.

Dans un second temps, les fréquences d'occurrence des espèces sont observées : pour chaque zone d'étude (« aval », « médiane » et « amont »), et chaque mois échantillonné (juillet, septembre, novembre 2003 et février, avril, juin et septembre 2004) un indice de fréquence (IF) va être calculé pour toutes les espèces pêchées :

$$IF = \frac{Ni}{Npj} \times 100$$

Ni : Nombre de fois où l'espèce i est rencontrée

Npj : Nombre de prélèvements réalisés dans une zone j

Ce dernier est intéressant puisqu'il rend compte du niveau d'inféodation des différentes espèces au système. L'interprétation des indices de fréquence (IF) résulte de plusieurs classifications existantes (Bodenheimer, 1955; Dajoz, 1975). Ainsi, les espèces dont l'IF est inférieur à 12,5% sont qualifiées de « rares », celles dont l'occurrence est comprise entre 12,5% et 25% d'« accessoires », quand l'IF est compris entre 25% et 50%, les espèces sont « constantes » et enfin, les espèces pour lesquelles l'IF est supérieur à 50% sont « fréquentes ». Ces indices de fréquence nous procurent donc une information de premier niveau (niveau de présence ou absence) 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 surfaces chalutées, qui peuvent représenter de fortes variations en raison de l'engin de pêche utilisé (pas de cadre rigide), induisant des valeurs d'abondance pas toujours représentatives de la réalité. Par ailleurs, il suffit à évaluer la durée de présence des différentes espèces dans le milieu estuarien.

3.4.1.5 Les paramètres environnementaux

La salinité et la température ont été identifiées comme étant les deux principaux paramètres environnementaux ayant une incidence sur la présence et la distribution des espèces en milieu estuarien (Jaureguizar *et al.*, 2004; Lobry, 2004; Marshall & Elliott, 1998; Thiel *et al.*, 1995). En raison de multiples problèmes techniques, ces paramètres n'ont pu être mesurés lors de ces campagnes de pêche à bord de l'Esturial. Nous avons donc eu recours à celles de l'Université de Bordeaux 1. Elles ont été enregistrées dans le cadre d'un programme de suivi national des paramètres environnementaux (Service d'Observation en Milieu LITtoral), réalisé sur les mêmes mois que notre échantillonnage, dans les trois zones considérées (PK 86, PK 52 et PK 30). Les valeurs de température ont été transmises par un capteur à thermistance (Profileur Sea Bird SBE 19plus) d'une précision de $\pm 0,001$ °C, contrôlées par comparaison avec un thermomètre à mercure conforme à la norme AFNOR. Les valeurs de salinité sont des mesures électrochimiques exprimées en PSU de résistance transmise par un capteur de conductivité (Profileur Sea Bird SBE 19plus). La constante de cellule des capteurs est ajustée, une fois par mois à 25°C pour que les valeurs de conductivité des solutions de KCl de concentrations égales à 0,005, 0,05, 0,2 et 0,5 mol/l affichées correspondent respectivement à 718 $\mu\text{S/cm}$, 6670 $\mu\text{S/cm}$, 24,8 mS/cm et 58,6 mS/cm. La précision est de $\pm 0,001$ PSU.

3.4.2 Résultats

3.4.2.1 Caractéristiques du milieu pendant la période d'étude

Les tendances générales et l'évolution des principaux paramètres déterminants pour l'écologie de l'ichtyofaune estuarienne (débit fluvial, salinités, températures), qui correspondent aux pêches expérimentales, sont développées dans cette partie pour la période de juillet 2003 à septembre 2004.

3.4.2.1.1 Le débit fluvial

Les années 2003 et 2004 ont été caractérisées comme des années de grandes sécheresses (déficit important en eau douce) avec des valeurs moyennes très inférieures à la moyenne annuelle de la période de référence 1960-2004 (cf. Chapitre 2). Malgré quelques arrivées massives d'eau douce en novembre-décembre, les débits sont restés très bas de juillet à décembre 2003. Par contre, la première moitié de l'année 2004 a été marquée par des épisodes de crues en janvier et en avril-mai, relevant donc la moyenne annuelle des débits. De juillet à septembre 2004, une sécheresse prononcée a entraîné une situation d'étiage extrêmement marquée.

3.4.2.1.2 La salinité

La salinité est essentiellement fonction du débit fluvial et dans un moindre degré du coefficient de marée (cf. Chapitre 2). En 2003 et 2004, l'influence de la marée est la plus importante en septembre en raison des situations d'étiage maximales (Tableau 3). Les valeurs de salinité les plus basses pour chaque zone étudiée ont été enregistrées en février 2004, s'expliquant par l'épisode de crues de janvier. Il faut noter la salinité relativement faible enregistrée en début d'été 2004 (en juin) dans les stations « amont » et « médiane ». Cela est à mettre en relation avec les débits fluviaux, particulièrement forts en avril-mai 2004 en raison d'un épisode de crue marqué.

La variabilité temporelle des teneurs en sel est très marquée pour les différentes zones considérées. Ainsi, la zone aval est en zone mésohaline en février alors qu'elle est en zone polyhaline le reste de l'année. De même les zones médiane et amont pourront être considérées comme mésohaline, oligohaline ou encore dulcicole (salinités inférieures à 0,5 PSU) en fonction du mois considéré.

Quel que soit le mois observé, un gradient décroissant très net des taux de salinité est observé de l'aval vers l'amont (Tableau 3).

Il est important de noter que la plupart du temps, les eaux marines et fluviales sont partiellement mélangées. Les données disponibles ont été enregistrées en surface et ne

reflètent peut-être pas les valeurs de l'ensemble de la colonne d'eau, expliquant par exemple la présence d'espèces marines alors que les salinités sont inférieures à 0,5 PSU.

Tableau 3. Valeurs de salinité (PSU) et de température (°C) relevées à marée haute, un mètre au-dessous de la surface de l'eau à différentes stations (zone aval : PK 86 ; zone médiane, PK 52 ; zone amont, PK 30) et aux mois échantillonnés.

	Salinité (PSU)			Température (°C)		
	Zone aval	Zone médiane	Zone amont	Zone aval	Zone médiane	Zone amont
juil-03	29,47	10,39	5,30	20,70	25,85	25,00
sept-03	32,30	14,70	8,16	20,70	22,06	20,70
nov-03	29,40	7,23	3,23	12,85	13,98	12,40
févr-04	14,31	0,16	0,00	9,08	11,26	8,30
avr-04	20,09	0,68	0,15	13,13	15,77	14,44
juin-04	26,56	5,70	1,27	18,08	24,70	22,86
sept-04	31,19	15,25	5,75	21,40	21,92	21,70

3.4.2.1.3 La température

Les valeurs de la température de l'eau sont très variables au cours du temps. Elles sont minimales l'hiver (février), en particulier en zone amont avec 8,3°C, et maximales en été (juillet), atteignant de très hautes valeurs en 2003 (jusqu'à 25,85 °C dans la zone médiane ; Tableau 3). Notons que l'année 2003 a été décrite comme une période caniculaire exceptionnelle, expliquant des températures de l'eau particulièrement élevées entre avril et août 2003, par rapport à la moyenne.

En règle générale, les eaux fluviales sont plus chaudes l'été que les eaux océaniques et plus froides l'hiver (cf. Chapitre 2). Ce phénomène peut expliquer les différences de températures observées entre la zone aval et la zone amont en hiver et en été. Une relative stabilité thermique est observée entre les zones au printemps et à l'automne, pouvant être expliquée par un équilibre thermique entre l'eau de mer et l'eau de l'estuaire à cette période de l'année (cf. Chapitre 2).

3.4.2.2 Variabilité du peuplement de poissons

Les caractéristiques des pêches expérimentales et de l'environnement (date, coefficients de marée, moment de la marée, nombre de traits) figurent dans l'Annexe 1. Entre juillet 2003 et septembre 2004, 36 espèces de poissons ont été capturées (Tableau 6). Parmi elles, 17 sont des espèces d'origine marine, 10 sont des espèces migratrices amphihalines, 7 sont des espèces d'origine dulcicole et enfin 2 sont des espèces autochtones. En plus de *Pomatoschistus microps*, une nouvelle espèce d'origine marine, *Umbrina canariensis* et 3 nouvelles espèces dulçaquicoles, *Acipenser baeri*, introduit accidentellement (Maury-Brachet *et al.*, 2006), *Leuciscus cephalus*, *Silurus glanis*, ont été capturées, rallongeant la liste faunistique de Lobry (2004) des espèces de poissons présentes dans l'estuaire de la Gironde.

3.4.2.2.1 Variabilité des types écologiques d'espèces dans le temps

Le nombre d'espèces échantillonnées varie au cours du temps entre 13 et 24 espèces (Tableau 4). L'augmentation de l'effort de pêche (nombre de traits) n'est visiblement pas responsable de l'augmentation de cette richesse spécifique. Le nombre de traits par campagne, compris entre 7 et 10 (fourchette relativement étroite), peut être considéré comme « constant ».

Les plus grandes diversités sont observées en début d'été (juin 2004) et en automne (novembre 2003), quand le peuplement ichtyologique est dominé par les espèces euryhalines d'origine marine. Les plus faibles diversités correspondent à la période hivernale (février 2004). Le peuplement est alors dominé par des espèces migratrices amphihalines. En juin 2004, un pic d'espèces euryhalines d'origine dulçaquicole apparaît (25%). Ce résultat semble directement lié à l'épisode de crues, lors des mois précédant la capture (avril-mai ; cf. partie 3.4.2.1).

Tableau 4. Evolution de la richesse spécifique (nombre d'espèces) et de la composition en terme de types écologiques (en %) pendant la période d'échantillonnage.

	Nombre d'espèces	Nombre de traits	Espèces autochtones (%)	Espèces amphihalines (%)	Espèces marines (%)	Espèces dulçaquicoles (%)
juil-03	16	9	12,50	25,00	50,00	12,50
sept-03	18	10	5,56	22,22	66,67	5,56
nov-03	20	7	10,00	30,00	55,00	5,00
févr-04	13	9	15,38	46,15	30,77	7,69
avr-04	17	8	11,76	29,41	58,82	0,00
juin-04	24	8	8,33	16,67	50,00	25,00
sept-04	16	8	6,25	25,00	62,50	6,25

3.4.2.2.2 Variabilité des types écologiques d'espèces dans l'espace

Le nombre d'espèces capturées varie également en fonction de l'espace (Tableau 5). Une diminution de la richesse spécifique est observée de l'aval vers l'amont. Le peuplement ichtyologique des zones « aval » et « médiane » est largement dominé par les espèces euryhalines d'origine marine. Leur proportion diminue progressivement de l'aval vers l'amont. Parallèlement, la proportion des espèces euryhalines d'origine dulçaquicole augmente, atteignant un maximum de 26,32% en zone amont, mais ne compense pas celles d'origine marine, vu leur faible effectif. Quelle que soit la zone considérée, la proportion des espèces migratrices amphihalines reste la même.

Tableau 5. Evolution de la richesse spécifique (nombre d'espèces) et de la composition en terme de types écologiques (en %) dans les différentes zones d'étude.

	Nombre d'espèces	Nombre de traits	Espèces autochtones (%)	Espèces amphihalines (%)	Espèces marines (%)	Espèces dulçaquicoles (%)
Zone aval	29	24	6,9	27,59	58,62	6,9
Zone médiane	21	20	9,52	33,33	47,62	9,53
Zone amont	19	15	10,52	26,32	31,58	31,58

3.4.2.2.3 Variabilité spatio-temporelle des fréquences spécifiques

Les indices de fréquence des différentes espèces varient dans l'espace et dans le temps (Tableau 6). Globalement, plus de la moitié des espèces sont présentes de façon très ponctuelle. Mais de grandes différences se dessinent en fonction du type écologique considéré. Même s'il existe quelques variabilités spatio-temporelles, les deux espèces autochtones pêchées sont très « fréquentes » et la moitié des espèces migratrices amphihalines est « fréquente » et régulière. *A contrario*, les espèces euryhalines d'origine dulçaquicole sont peu fréquentes et essentiellement présentes dans le haut estuaire. Quant aux espèces euryhalines d'origine marine, elles fréquentent préférentiellement les zones « aval » et « médiane » du système étudié. Près de la moitié d'entre elles y sont présentes à des niveaux de fréquence dit « accidentels » pendant la période estivale et/ou automnale. Il s'agit d'espèces d'origine marine sténohalines, supportant mal les baisses de salinité et de température. Dans ce groupe, nous avons l'orphie *B. belone*, la baudroie *L. piscatorius*, le rouget *M. barbatus*, la dorade grise *S. cantharus*, l'ombrine bronze *U. canariensis* (Laffaille, 2000). Le nombre d'espèces euryhalines d'origine marine et leur fréquence d'apparition dans l'espace et dans le temps sont fortement corrélés au facteur salinité.

CHAPITRE 3 – Les cortèges ichtyologiques dans l'estuaire de la Gironde

Tableau 6. Indices de fréquence (IF) de chacune des espèces capturées dans le cadre de cette étude en fonction du mois et de la zone échantillonnée. En rouge, IF ≥ 75% ; en orange IF compris entre 50% et 75% ; en jaune IF compris entre 12,5% et 50% ; en bleu, espèces non répertoriées dans la liste faunistique de l'estuaire de la Gironde (cf. Tableau 1) ; en gras, espèces étudiées dans la suite de ce travail ; en vert, espèces choisies au départ et non considérées dans la suite de ce travail.

Espèces	juil-03			sept-03			nov-03			févr-04			avr-04			juin-04			sept-04						
	Aval	Médian	Amont	Aval	Médian	Amont	Aval	Médian	Amont	Aval	Médian	Amont	Aval	Médian	Amont	Aval	Médian	Amont	Aval	Médian	Amont				
Espèces autochtones (2)																									
<i>Pomatoschistus minutus</i>	100	100	100	20	100	100	66,67	50	100		66,67	50	100			100	66,67	100	100	66,67	100	100	66,67	100	
<i>Pomatoschistus microps</i>		33,33	100					50			66,67	50	100	33,33	50		66,67								
Nombre d'espèces	1	2	2	1	1	1	1	2	1	0	2	2	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	
Epèces amphihalines (9)																									
<i>Acipenser sturio</i>							33,33																		
<i>Alosa alosa</i>							33,33	100																	
<i>Alosa fallax</i>				60	66,67	100	33,33	100	100	25	100	50	33,33	33,33			33,33	50						100	
<i>Anguilla anguilla</i>	25	66,67	100	20	100	50		50			33,33	100		100	100	66,67	66,67	50	66,67	100	50	66,67	100	50	
<i>Lampetra fluviatilis</i>										25															
<i>Liza ramada</i>	100	66,67	100	60	66,67	100	66,67	100	100	100	100	100	66,67	100			33,33	33,33	50	33,33	100	100	33,33	100	100
<i>Osmerus eperlanus</i>		33,33																							
<i>Petromyzon marinus</i>										50	100	50	33,33												
<i>Platichthys flesus</i>	25	50		40	100	100		50	50	75	33,33	50		66,67		33,33	33,33	50	66,67	33,33		66,67	33,33		
Nombre d'espèces	4	4	2	4	4	4	4	5	3	5	5	5	3	4	1	3	4	5	3	3	3	3	3	3	
Nombre de traits	4	3	2	5	3	2	3	2	2	4	3	2	2	3	3	3	3	2	3	3	2	3	3	2	

Tableau 6 (suite)

Espèces	juil-03			sept-03			nov-03			févr-04			avr-04			juin-04			sept-04			
	Aval	Médian	Amont	Aval	Médian	Amont	Aval	Médian	Amont	Aval	Médian	Amont	Aval	Médian	Amont	Aval	Médian	Amont	Aval	Médian	Amont	
Espèces marines (17)																						
<i>Argyrosomus regius</i>	75	100	50	100	100	100	100	100	50				100	66,67		100	100	100	100	66,67	100	
<i>Belone belone</i>																33,33						
<i>Dicentrarchus labrax</i>		66,67	100	60	66,67	50		100	50	100	100			66,67	50		33,33	50	66,67	66,67	100	
<i>Dicentrarchus punctatus</i>	50	33,33		60	100		100	50	50	100	33,33		66,67	33,33		66,67	33,33		66,67	100		
<i>Engraulis encrasicolus</i>	100	100	100	60	66,67	50	100	50	50				33,33			100			100	33,33	50	
<i>Lophius piscatorius</i>																						
<i>Merlangius merlangus</i>				100	100		100	100		100			66,67			33,33						
<i>Mullus barbatus</i>		33,33		20																		
<i>Raja clavata</i>				60			100						66,67						33,33			
<i>Sardina pilchardus</i>																33,33						
<i>Solea senegalis</i>				20	66,67			50								33,33			66,67	66,67		
<i>Solea solea</i>		100		40	66,67		100	50		100	33,33		100	100		66,67	66,67		100	100		
<i>Spondyliosoma cantharus</i>													33,33									
<i>Sprattus sprattus</i>	100			80	100	50	100						66,67			33,33	33,33		100	33,33		
<i>Syngnathus rostellatus</i>	75	66,67	50	80	66,67	50	33,33	50					66,67	33,33		33,33	66,67	50	100	66,67	50	
<i>Trigla lucerna</i>								33,33														
<i>Umbrina canariensis</i>				60												33,33						
Nombre d'espèces	5	7	4	11	9	5	9	8	4	4	3	0	9	5	1	11	5	3	10	8	4	
Espèces fluviales (7)																						
<i>Abramis brama</i>																		50				
<i>Acipenser baeri</i>			50																			
<i>Barbus barbus</i>					50			50			50									33,33		
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	50																	100				
<i>Leuciscus cephalus</i>																		50				
<i>Rutilus rutilus</i>																33,33						
<i>Silurus glanis</i>																		50				
<i>Stizostedion lucioperca</i>																33,33						
Nombre d'espèces	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2	4	1	0	0	
Nombre de traits	4	3	2	5	3	2	3	2	2	4	3	2	2	3	3	3	3	2	3	3	2	

Les espèces présentant les IF les plus importants ($IF \geq 75\%$) sont toutes des espèces que nous avons choisies au début de cette étude (les deux espèces autochtones : *P. microps* et *P. minutus* ; 4 espèces amphihalines : *A. fallax*, *A. anguilla*, *L. ramada*, *P. flesus* ; 9 espèces euryhalines d'origine marine : *A. regius*, *D. labrax*, *D. punctatus*, *E. encrasicolus*, *M. merlangus*, *R. clavata*, *S. solea*, *S. sprattus*, *S. rostellatus*). Ces 15 espèces vont donc représenter la composition ichthyofaunistique « caractéristique » de l'estuaire de la Gironde pendant la période considérée. Cependant, de par leurs fréquences d'occurrence et la quantité pêchée, l'aloose vraie *A. alosa*, l'épinoche *G. aculeatus*, l'éperlan *O. eperlanus* (présences sporadiques) et le tacaud *T. luscus* (absence) n'ont pu être retenus dans la suite de ce travail.

3.4.2.3 Classes d'âge et/ou stades biologiques des espèces choisies

Grâce aux connaissances écologiques des différentes espèces choisies (période de reproduction, rythme de croissance et taille moyenne aux différents hivers successifs ; cf. partie 3.3.), les cohortes et/ou stades biologiques des espèces choisies dans cette étude ont pu être identifiés en fonction de la taille des poissons échantillonnés et du moment de l'échantillonnage par rapport à leur cycle de vie (période de reproduction).

3.4.2.3.1 Les espèces autochtones

Le **gobie buhotte** *P. minutus*, est le plus fréquent des deux espèces de gobies (Tableau 6). Bien qu'il soit présent tout le long de l'année dans la zone d'étude, des variations de distribution sont observables dans l'espace et dans le temps. Les gammes de taille correspondant aux différentes cohortes ont été déterminées mensuellement, de façon assez précise dans l'estuaire de la Gironde (Girardin *et al.*, 2005). Elles nous ont permis d'identifier deux cohortes : la 1+ et la 2+ (Figure 10). Elles n'ont pas toujours la même répartition. Par exemple, la cohorte 1+ est pratiquement absente de la zone aval. Par ailleurs, aucun stade 0+ (taille <15 mm) n'a été capturé en raison de la sélectivité du chalut.

Pour le **gobie tacheté** *P. microps*, seule une cohorte (1+) a été identifiée. L'absence de la cohorte 0+ va limiter les interprétations du cycle biologique, jusqu'alors inconnu, du gobie tacheté dans l'estuaire de la Gironde et les comparaisons avec le gobie buhotte.

La présence du gobie tacheté est beaucoup plus fluctuante que celle du gobie buhotte. Il n'a pas été échantillonné en septembre (2003-2004) et est quasiment absent de la zone « aval » quelle que soit la saison.

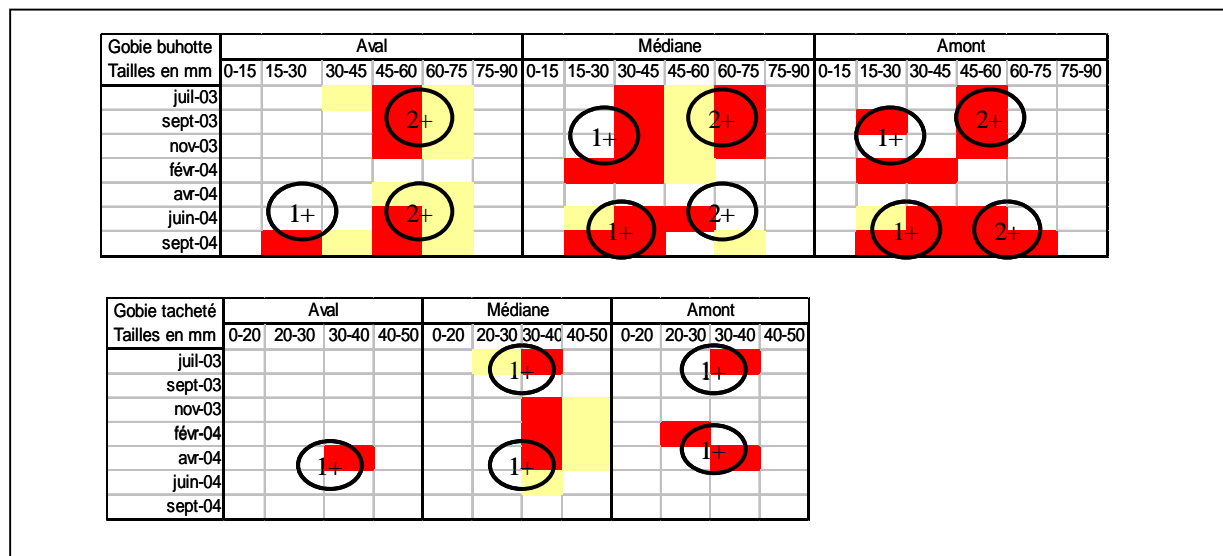


Figure 10. Distribution des tailles des gobies, *Pomatoschistus minutus* et *P. microps* dans les différentes zones de l'estuaire et pour chaque mois échantillonné. En rouge : nombre d'individus pêchés est ≥ 5 ; en jaune : nombre d'individus pêchés est compris entre 1 et 4. 1+ : individus âgés d'un an ; 2+ : individus âgés de 2 ans.

3.4.2.3.2 Les espèces migratrices amphihalines

Pour l'**alose feinte**, des juvéniles et sub-adultes ont été pêchés (4 classes d'âge ; Figure 11). Les juvéniles, représentés par les classes d'âge 0+ (fraction dévalente) et 1+, sont les plus présents, en particulier dans les zones « amont » et « médiane » de septembre à février. Leur fréquence et abondance dans les échantillons sont néanmoins relativement faibles par rapport à ce que l'on aurait pu attendre. Un même constat a été fait dans le cadre des campagnes « TRANSECT », utilisant des engins de pêche plus appropriés pour capturer des alosons (Girardin *et al.* 2004; 2005). La canicule exceptionnelle qui a sévi en 2003 est vraisemblablement à l'origine d'une mauvaise oxygénation des sites de frayères et/ou des cours d'eau empruntés lors de la dévalaison, entraînant des morts massives d'alosons (Lochet, Comm. Pers.).

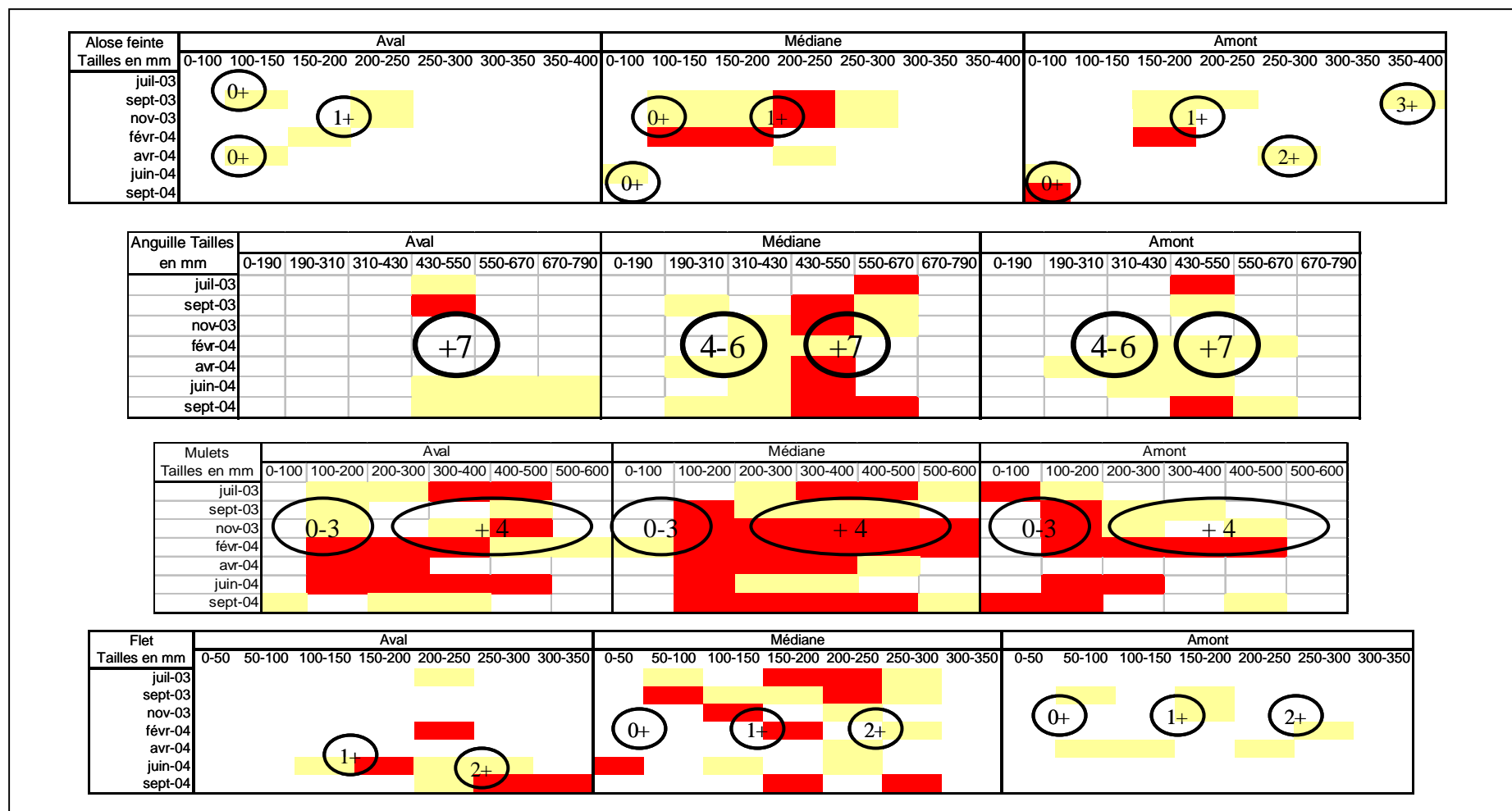


Figure 11. Distribution des tailles des espèces migratrices amphihalines dans les différentes zones de l'estuaire et pour chaque mois échantillonné. En rouge : nombre d'individus pêchés est ≥ 5 ; en jaune : nombre d'individus pêchés est compris entre 1 et 4. 0+ : individus issus de la reproduction de l'année ; 1+ : individus âgés d'un an ; 2+ : individus âgés de 2 ans ; 3+ : individus âgés de 3 ans ; 0-3 : individus âgés de 0 à 3 ans ; 4-6 : individus âgés de 4 à 6 ans ; +4 : individus d'âge \geq à 4ans ; +7 : individus d'âge \geq à 7 ans.

Pour l'**anguille européenne**, aucun individu de moins de 190 mm ou de plus de 670 mm n'a été échantillonné. L'absence de ces classes de tailles pourrait être causée soit par l'engin de pêche utilisé qui ne permettrait pas de collecter efficacement ces stades (maille du filet, phénomène d'évitement), soit par la manière dont ces stades se distribuent dans l'estuaire (affinité pour les rivages ; Boigontier & Mounié, 1984). Cependant, cet échantillonnage s'est avéré relativement bon par rapport aux autres études portant sur la dynamique des peuplements de poisson et sur l'écologie alimentaire de cette espèce en milieu estuarien (CTGREF, 1979; Boigontier & Mounié, 1984). De plus, il apparaît comme le plus adapté pour des études portant sur les réseaux trophiques. En effet, la nasse, considérée comme l'engin de pêche le plus approprié pour capturer des anguilles adultes, fournit des individus ayant pris comme unique repas l'appât utilisé pour la pêche rendant impossible l'analyse du régime alimentaire par la technique d'observation directe du contenu stomacal.

D'après le taux de croissance calculé dans l'estuaire marin (Lamaison, 2005), les anguilles pêchées ont entre 4 et 9 ans (Figure 11). La majorité sont des anguilles jaunes, différenciées sexuellement sauf les individus de tailles inférieures à 250 mm. Elles ont été essentiellement capturées dans la zone « médiane » particulièrement à la belle saison.

Le **mulet porc** a été l'espèce la plus fréquemment pêchée pendant cette étude. Toutes les classes d'âge ont été capturées (Figure 11). Les juvéniles (d'âge compris entre 0 et 3 ans) et les adultes (âgés de 4 ans et plus) ont été différenciés. Des variations de leur distribution dans l'espace et dans le temps sont observables. C'est dans la zone « médiane » qu'ils sont les plus fréquents et les plus abondants.

Trois classes d'âge ont été échantillonnées chez le **flet** (Figure 11). Leur distribution et leur abondance sont variables dans l'espace et dans le temps. Les trois fractions de cette population se rencontrent essentiellement dans les zones « aval » et « médiane ». Leur abondance est très faible en avril 2004. Aucun juvénile issu du recrutement (0+) n'a été récolté dans la zone aval. D'après les connaissances concernant cette espèce, les larves et post-larves pénètrent dans la zone aval dès la mi-mars. Elles ont alors une taille trop petite pour être capturées par notre engin de pêche. Les plus petits (taille < 50 mm) sont capturés à partir du mois de juin.

3.4.2.3.3 Les espèces euryhalines d'origine marine

Les **maigres** capturés sont majoritairement représentés par des stades juvéniles (0+ et 1+ ; Figure 12). La croissance de la cohorte née en 2003 est visible sur notre période d'échantillonnage. En juillet 2003, les jeunes maigres mesurent entre 0 et 100 mm (0+). Ils atteignent entre 300 et 350 mm en septembre 2004. Ils sont alors âgés d'un an (1+). Parallèlement, les jeunes issus du recrutement de 2004 apparaissent dans les échantillons de juin 2004 (tailles comprises entre 0 et 50 mm). Cette espèce marine n'est présente et abondante dans la zone « amont » que pendant la période estivale. En février 2004, ils sont absents de nos échantillons.

Deux cohortes d'**anchois** ont pu être identifiées : les juvéniles, 0+ et les adultes, 1+ (Figure 12). Les anchois 0+ issus du recrutement de l'année apparaissent dans les échantillons de juin 2004 en zone « aval ». Leur pénétration progressive dans l'estuaire en direction de la zone « amont », qu'ils atteignent pendant la période estivale, est bien visible dans cet échantillonnage. Ainsi, cette même classe de taille a été échantillonnée en juillet 2003, en septembre 2003 et 2004 dans toutes les zones étudiées. En automne, cette cohorte 0+ regagne progressivement la zone « aval » (novembre 2003). L'hiver, l'anchois a complètement disparu de nos prélèvements (février 2004). Les anchois, âgés d'un an (1+) pénètrent uniquement dans la zone « aval » de l'estuaire de juin à novembre.

La majorité des **sprats** capturés sont des juvéniles issus du recrutement (0+ ; Figure 12). Ils apparaissent en avril dans nos échantillons. En période où l'étiage se fait le plus sentir (septembre), le sprat a été échantillonné en zones amont en 2003 et médiane en 2004. En automne, il regagne progressivement la mer. En février, les sprats sont absents de l'estuaire, la population ayant probablement migré en mer. Les sprats adultes, âgés de 1 an (1+) se recontrent dans la zone « aval » de l'estuaire de septembre à novembre.

Deux cohortes de juvéniles de **merlan** ont été capturées : les 0+ et les 1+. Ils sont présents dans l'estuaire de la Gironde de septembre à avril, dans la zone aval. La cohorte 0+ remonte temporairement dans la zone médiane, surtout en novembre.

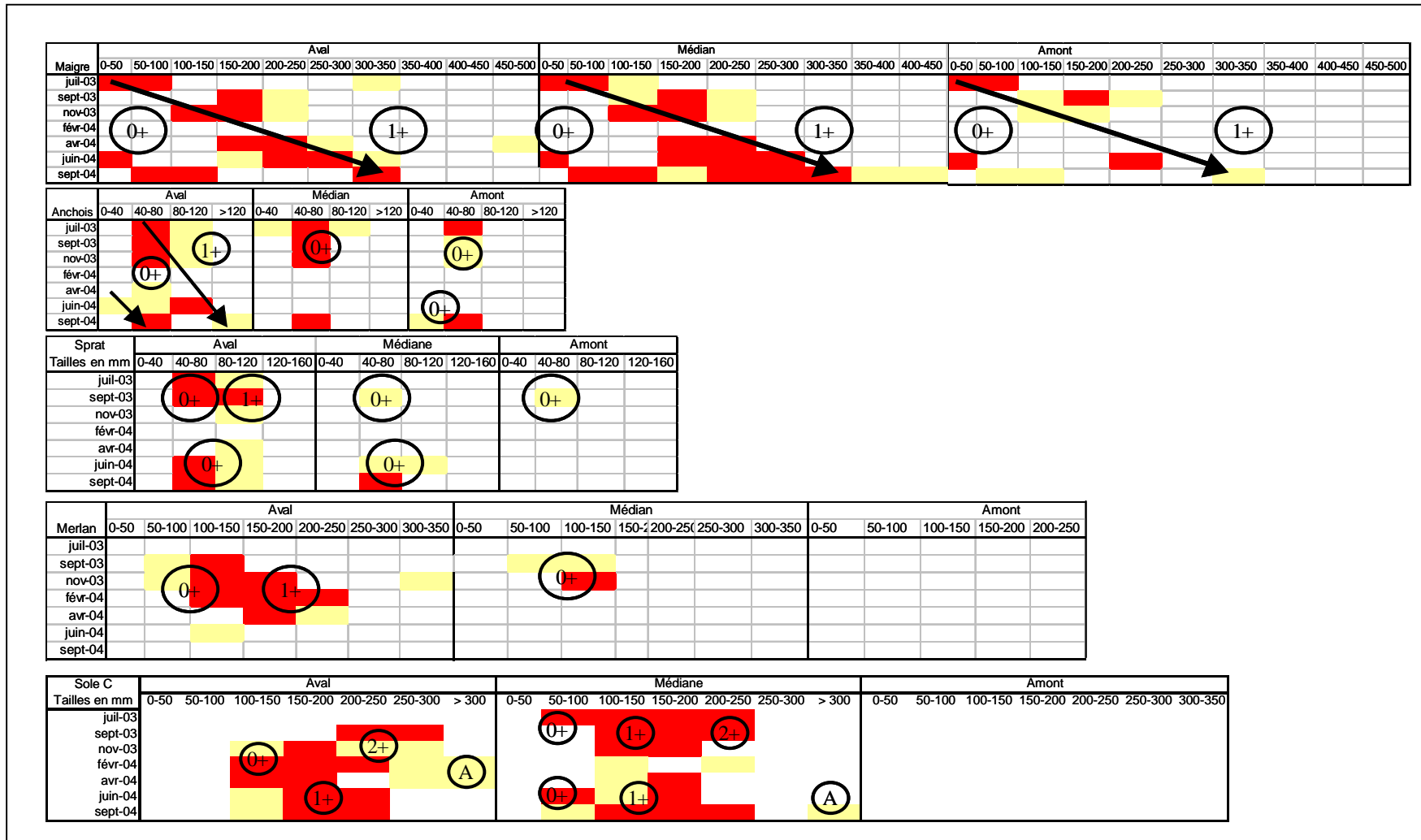


Figure 12. Distribution des tailles des espèces euryhalines d'origine marine dans les différentes zones de l'estuaire et pour chaque mois échantillonné. En rouge : nombre d'individus pêchés est ≥ 5 ; en jaune : nombre d'individus pêchés compris entre 1 et 4. 0+ : individus âgés de moins d'un an ; 1+ : individus âgés de 1 an ; 2+ : individus âgés de 2 ans ; A : stade adulte.

Les **soles** n'ont été capturées que dans les zones aval et médiane. Elles sont essentiellement représentées par les cohortes 0+ et 1+ (stades juvéniles) et 2+ (stade adulte). Les plus petites ont été capturées à partir du mois de juin (tailles comprises entre 50 et 100 mm) dans la zone médiane. Il existe des variations de distribution dans l'espace et dans le temps en fonction des cohortes (Figure 12).

Des juvéniles de **raie bouclée** ont été capturés uniquement dans la zone aval en automne 2003 et au printemps 2004 (Figure 13).

Pour les **bars francs**, la cohorte 0+ apparaît dès le mois de février dans la zone « médiane ». Au printemps et en été, ils pénètrent dans la zone « amont ». Ils sont faiblement abondants en automne. Agés de 1 an et plus, les juvéniles sont présents tout le long de l'année, presque exclusivement dans la zone « médiane ». De rares adultes sont capturés au printemps et à l'automne dans l'estuaire méso et polyhalin (Figure 13).

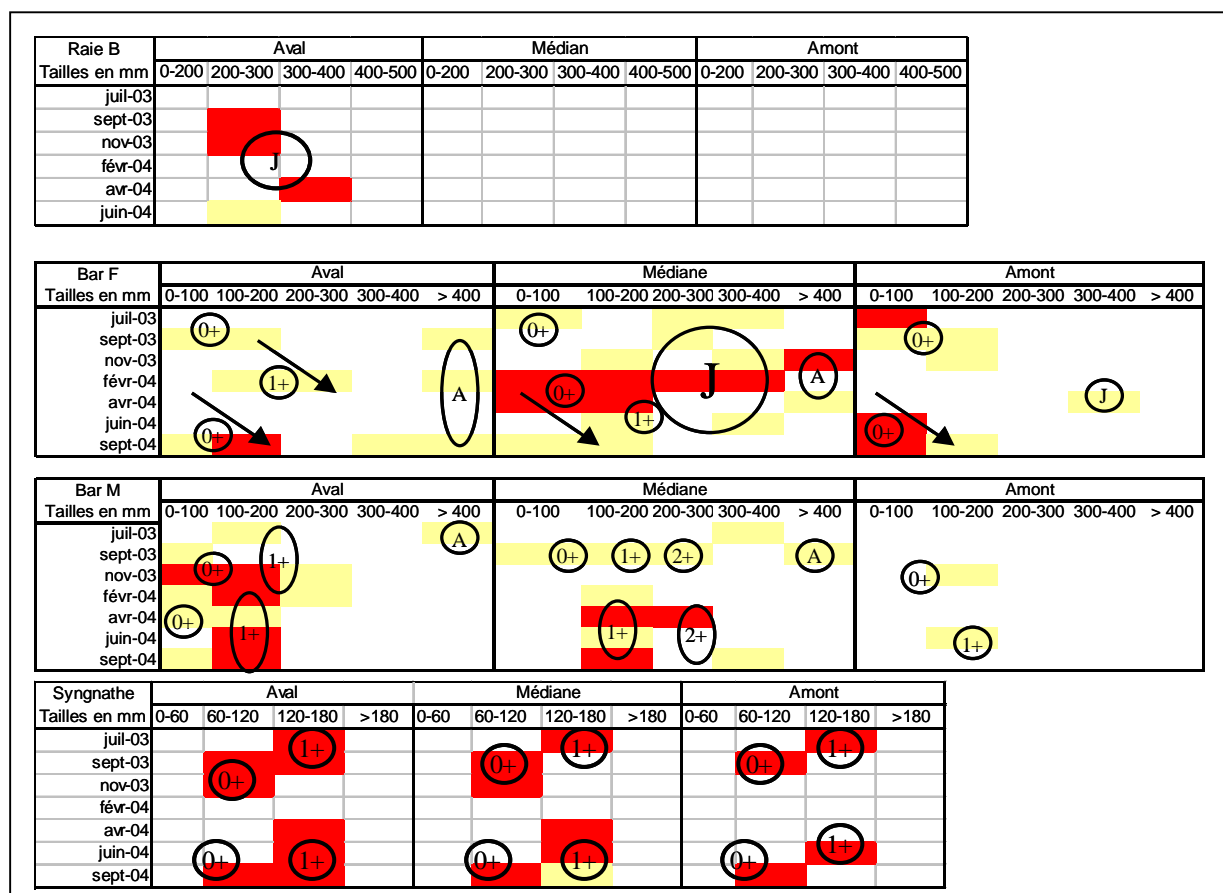


Figure 13. Distribution des tailles des espèces euryhalines d'origine marine dans les différentes zones de l'estuaire et pour chaque mois échantillonné. En rouge : nombre d'individus pêchés est ≥ 5 ; en jaune : nombre d'individus pêchés compris entre 1 et 4. 0+ : individus âgés de moins d'un an ; 1+ : individus âgés de 1 an ; 2+ individus âgés de 2 ans ; J : stade juvénile ; A : stade adulte.

Le **bar moucheté** est quasi-absent de la zone « amont ». Trois cohortes de juvéniles ont été échantillonnées (Figure 13). La cohorte 0+ se localise dans la zone la plus « aval » et la cohorte 1+ dans la zone « médiane ». Les rares adultes ont été capturés en juillet et septembre 2003 dans la partie basse de l'estuaire (zones médiane et aval).

Deux classes d'âge de **syngnathe**, correspondant aux stades juvénile (0+) et adulte (1+), ont été échantillonnées pendant cette étude (Figure 13). Les juvéniles (0+) issus de la reproduction (avril-mai) ne sont recrutés par notre engin de pêche qu'à partir du mois de septembre. Ils sont alors présents dans toutes les zones échantillonnées. Quant aux adultes, ils sont présents dès le mois d'avril dans la zone aval. En juin-juillet, le syngnathe occupe l'ensemble de la zone étudiée. Il repart progressivement vers la mer à partir du mois de novembre. Il est absent de l'estuaire dans nos échantillons de février. Les campagnes TRANSECT, utilisant des engins de pêche plus appropriés pour capturer cette espèce, reflètent cette même incursion saisonnière avec de fortes abondances de juin à juillet et une quasi-absence en hiver (Girardin *et al.*, 2004, 2005).

3.4.3 Discussion

3.4.3.1 Evolution des communautés ichtyologiques dans l'estuaire de la Gironde

Parmi les 75 espèces de poisson recensées dans l'estuaire de la Gironde entre 1979 et 1999 (Lobry *et al.*, 2003b), 32 ont été capturées dans le cadre de cette étude. Ceci s'explique de deux manières : premièrement, comme nous l'avons vu précédemment, la majorité de ces 75 espèces est rare (cf. partie 3.2.). D'autre part, la richesse spécifique est une fonction croissante de l'effort d'échantillonnage (Dallot, 1998; Frontier, 1983). Autrement dit, la probabilité de capturer une espèce supplémentaire augmente avec la surface de la zone explorée et avec le nombre de prélèvements effectués. Or le relevé ichtyofaunistique de l'estuaire de la Gironde résulte d'échantillonnages réalisés sur de nombreuses années (cf. partie 3.2.) et sur une grande surface de l'estuaire (cf. Figure 7) non comparable à l'échantillonnage réalisé dans cette étude. Par contre, la composition ichtyofaunistique échantillonnée dans le cadre de ce travail et celle obtenue sur la même période *via* le protocole TRANSECT, sont similaires (cf. Girardin *et al.*, 2004, 2005).

De plus, grâce au protocole d'échantillonnage mis en place dans cette étude, l'essentiel des espèces considérées comme les plus caractéristiques de l'estuaire de la Gironde ont été pêchées. Les différences (disparition, raréfaction ou apparition d'espèces) seraient révélatrices d'une modification de la qualité de l'environnement au sens large, y compris celui du changement climatique global. En effet, Lobry (2004) a mis en évidence que le principal critère discriminant de la répartition de ces espèces selon la latitude était un critère température. L'estuaire de la Gironde est particulièrement sensible à ce critère en raison de sa position géographique particulière par rapport aux aires de répartition de plusieurs espèces : il représente une limite septentrionale pour certaines (exemple du maigre), une limite méridionale pour d'autres (exemple de l'éperlan). Or, ce réchauffement global conduit à un glissement des aires de présence des espèces (Lobry, 2004).

Comme nous l'avons vu précédemment, l'exemple le plus représentatif est celui de l'éperlan, espèce plutôt nordique. Depuis une quinzaine d'année, une chute de sa fréquence et de son abondance est observée (Pronier & Rochard, 1998). Cette tendance se confirme dans nos échantillons avec une présence sporadique dans la zone étudiée, comme dans les campagnes TRANSECT, avec seulement deux individus pêchés en 2004 (Girardin *et al.*, 2005).

Parallèlement à la disparition d'espèces, ce réchauffement global et persistant semble se traduire par l'apparition d'espèces. Ceci s'est illustré par la capture dans nos échantillons de l'ombrine du large (*Umbrina canariensis*). Notons que son arrivée depuis quelques années dans l'estuaire de la Gironde, ainsi que celle de l'ombrine commune (*U. cirrosa*), avait déjà été signalée par Lobry (2004) et dans les rapports du suivi de la petite faune circulante aux abords de la centrale nucléaire du Blayais (Girardin *et al.*, 2005).

Une autre conséquence de ce changement climatique est l'augmentation d'abondance de certaines espèces. Dans l'estuaire de la Gironde ce phénomène est observé pour le maigre. Même s'il existe des variations d'abondance inter-annuelles, notre période d'échantillonnage a été marquée par deux forts recrutements de cette espèce n'ayant pas d'équivalent sur la période précédente. Elle a été une des espèces les plus pêchées pendant toute la durée de notre travail et a fait l'objet d'une très forte pêche commerciale en zone côtière, à un niveau jamais observé.

Ces changements de structure des communautés, attribués au réchauffement global ont déjà été mis en évidence dans d'autres estuaires européens, par exemple l'estuaire du Tage (Portugal), avec l'augmentation de l'abondance du maigre mais aussi de la daurade royale accompagnée d'une diminution de l'abondance du flet et de la motelle (Cabral *et al.*, 2001).

Notons que pour la Gironde, une forte baisse d'abondance du flet est observée depuis quelques années.

Un suivi régulier des communautés ichtyologiques estuariennes apparaît donc comme primordial, afin de surveiller et de prévoir l'impact futur de ce phénomène remarquable, induisant des changements profonds à l'échelle du fonctionnement des écosystèmes estuariens et par connectivité aux écosystèmes marins et dulcicoles.

Les effets d'un réchauffement climatique sont difficiles à apprécier totalement sur du court terme et peuvent être biaisés et/ou accentués par des accidents climatiques. Notre échantillonnage en est l'illustration avec un événement caniculaire exceptionnel en 2003, suivi d'une sécheresse prolongée en 2004. Ces deux événements expliqueraient la faible présence des aloses.

Notons que l'absence du tacaud et les très faibles présences et abondances d'épinoches pendant notre période d'échantillonnage restent difficiles à expliquer. Concernant le tacaud, il pourrait s'agir de mauvais recrutements en 2003 et 2004. Pour l'épinoche, les conditions environnementales trop extrêmes (canicule et sécheresse) pourraient être à l'origine d'une mauvaise oxygénation et ainsi d'une forte mortalité chez ce poisson.

3.4.3.2 Dynamique spatio-temporelle du peuplement ichtyologique : relation avec les paramètres environnementaux

De nombreux auteurs ont identifié des variations spatiales et temporelles de la structure, des indices de fréquence et de la richesse spécifique des poissons dans les estuaires (ex. Claridge *et al.*, 1986; Dahlberg & Odum, 1970; Henderson, 1989; Livingston, 1976; Maes *et al.*, 1998a). Un constat similaire a été fait dans cette étude. Ces variabilités semblent essentiellement liées aux variations du nombre d'espèces euryhalines d'origine marine et fluviale. En effet, les espèces autochtones, capables d'accomplir l'ensemble de leur cycle biologique dans les estuaires en suivant les courants, sont présentes toute l'année dans la quasi-totalité de l'estuaire marin. Par ailleurs, pour la plupart des espèces migratrices amphihalines pêchées (mulet, flet, anguille), certaines fractions de leur population restent dans l'estuaire tout au long de l'année.

La dynamique spatio-temporelle des espèces euryhalines semble étroitement liée aux paramètres environnementaux. Ainsi, les fluctuations spatiales (le long d'un gradient océan-fleuve) et saisonnières de la richesse et de la composition relative des **espèces euryhalines** ont été associées aux variations de salinité. En effet, le gradient de salinité se déplace temporellement entre l'amont et l'aval en fonction du débit, ce qui explique la remontée estivale des espèces euryhalines d'origine marine vers l'amont et le déplacement hivernal des espèces euryhalines d'origine fluviale vers l'aval avec l'augmentation du débit. L'importance de ce facteur « salinité » dans la structuration des communautés de poissons a déjà été mise en évidence dans plusieurs études (Hamerlynck & Hostens, 1994 ; Maes, 2000 ; Maes *et al.*, 1998a ; Thiel *et al.*, 1995) et notamment par Lobry (2004) dans l'estuaire de la Gironde.

Notons que l'importance relative des **espèces euryhalines d'origine dulçaquicole** renseigne surtout sur le régime hydrologique du système Gironde – Garonne – Dordogne (Lobry, 2004). Dans nos échantillons, ceci est observable en juin 2004. Comme nous l'avons vu précédemment, un épisode de crues s'est produit en avril-juin 2004 (cf. débits fluviaux, Figure 3) et est très certainement à l'origine de la présence accidentelle d'une part important de ces espèces dans notre zone d'étude à cette période. D'après la fréquence et l'abondance relative des espèces d'origine dulçaquicole, notre zone d'étude la plus « amont » représente plutôt une zone estuarienne intermédiaire qu'une zone estuarienne dulçaquicole. Les conditions hydrodynamiques ou environnementales particulières, comme par exemple les faibles valeurs du débit en 2003 et 2004, peuvent en être à l'origine et/ou accentuer ce phénomène. En effet, il ne faut pas oublier que la salinité, est directement dépendante du régime hydraulique et donc du débit (Lobry, 2004).

Ces facteurs abiotiques (salinité-débit) ne sont pas les seuls responsables de cette structuration de l'ichtyofaune. Par exemple, la température, comme nous l'avons déjà évoqué précédemment, jouerait un rôle majeur dans l'accessibilité au milieu pour certaines espèces migratrices amphihalines. C'est le cas de l'éperlan, de l'anguille au stade civelle (Lobry, 2004) et peut-être des aloses. Une fois cette condition d'accessibilité remplie la condition trophique (nutriment, abondance des proies...) peuvent influencer la composition spécifique. La présence de poissons et leur répartition spatio-temporelle dans l'estuaire de la Gironde dépendent donc de nombreux facteurs biotiques et abiotiques qui agissent souvent en synergie.

3.4.3.3 Précisions sur l'écologie des espèces choisies et caractérisation du rôle de l'estuaire pour ces espèces

Cette partie n'a pas la prétention de définir en détail l'écologie des espèces choisies dans notre travail au niveau de l'estuaire de la Gironde, mais d'apporter quelques précisions afin de mieux comprendre et définir la place et le rôle de ces espèces dans le fonctionnement global de l'écosystème estuarien.

3.4.3.3.1 Concernant les espèces autochtones

Le **gobie buhotte** et le **gobie tacheté** vivent en sympatrie dans certaines zones estuariennes européennes (Leitao *et al.*, 2006; Salgado *et al.*, 2004). Ils sont considérés comme des espèces « résidentes », capables d'accomplir l'ensemble de leur cycle biologique dans ces milieux qui constituent leur habitat permanent.

Jusqu'alors, dans l'estuaire de la Gironde, le gobie tacheté était considéré comme une espèce accidentelle. C'est pourquoi, seule l'écologie du gobie buhotte a été étudiée (Boigontier & Mounié, 1984). Pendant la période d'échantillonnage, le gobie tacheté a été très fréquemment pêché dans toute la zone estuarienne considérée. Néanmoins, l'interprétation de son cycle de vie et de ses éventuelles migrations intra-estuariennes est limitée, en raison de l'absence d'individus 0+ dans nos échantillons (sélectivité de l'engin de pêche utilisé).

Ce que nous pouvons dire, c'est que, d'après nos résultats, le gobie tacheté ne semble pas vivre plus de deux ans dans l'estuaire de la Gironde. Si nous nous référons à l'étude de Boigontier & Mounié (1984), depuis 1984, il y a eu une augmentation de l'aire de répartition de ce gobie dans l'estuaire de la Gironde. Depuis ces dernières années, les conditions environnementales régnant dans l'estuaire semblent perturbées par des événements climatiques « exceptionnels » (cf. partie 3.4.3.1.). Cette espèce est douée de capacités d'adaptation, face à des changements très rapides des conditions environnementales, nettement supérieures à d'autres espèces de gobies dont le gobie buhotte (Berrebi *et al.*, 2005; Leitao *et al.*, 2006). Ceci pourrait expliquer le « succès » de ce gobie.

Ces deux espèces de gobies, sont très fréquentes et parfois très abondantes dans l'estuaire. Elles sont considérées comme des espèces fourrages par de nombreux auteurs et

peuvent jouer un rôle important dans la dynamique trophique de ces systèmes (Weinstein, 1982) et notamment dans celui de la Gironde (Pasquaud *et al.*, 2004).

3.4.3.3.2 Concernant les espèces migratrices amphihalines

Les faibles quantités dans nos échantillons des **aloses feintes** issues du recrutement (0+) pourraient être mises en relation avec un biais d'échantillonnage (maillage trop gros). Cependant, des tendances similaires pour ces deux années ont été observées lors des campagnes TRANSECT, utilisant pourtant un engin de pêche adapté (cadre de surface, maillage 950 microns; Girardin *et al.*, 2004 ; 2005). Cette chute du recrutement s'expliquerait par les conditions environnementales particulières en 2003 et 2004, avec l'hypothèse d'une mauvaise oxygénation au niveau des zones de frai liée à la température élevée de l'eau. La forte quantité d'individus capturés de la cohorte 1+, ainsi que la présence des 2+ et des 3+ relance la question de la durée de stabulation estuarienne et/ou des allers-retours entre la mer et l'estuaire (Martin Vandembulcke, 1999 ; Lochet, comm. pers.), et ainsi du rôle exact de l'estuaire pour cette espèce.

Pour les **anguilles**, des subadultes et adultes ont été capturés tout le long de l'année. Les variabilités de capture dans le temps pourraient être mises en parallèle avec la physiologie de l'animal (comportement moins actif l'hiver, en relation avec les basses températures) et celles dans l'espace, à la distribution des proies. Des analyses microchimiques d'otolithes (rapport strontium/calcium), fournissant des informations sur la durée de séjour en milieu estuarien de chaque individu, ont révélé que les anguilles capturées étaient, pour la plupart, des fractions de population ayant séjournées un certain temps en milieu estuarien, voire étant inféodées au système durant toute leur phase continentale (Daverat, Comm. Pers.). Cette observation confirme le rôle important de l'estuaire de la Gironde en tant que zone de croissance et d'alimentation pour cette espèce.

Le **mulet** semble l'espèce migratrice amphihaline la plus tolérante aux conditions environnementales régnant dans l'estuaire. En effet, tous les stades ont été capturés tout le long de l'année et dans toutes les stations. De plus, certains adultes capturés lors de cette étude présentaient des stades de maturation des gonades très avancés, laissant supposer que cette espèce est capable de se reproduire et de réaliser l'ensemble de son cycle biologique

dans l'estuaire. Nous sommes donc amenés à s'interroger sur le statut écologique de certaines fractions de populations de cette espèce.

Concernant le **flet**, la forte présence des cohortes 0+, 1+ et 2+ tout le long de l'année, conforte l'idée que certaines fractions de population sont inféodées au système estuarien. D'autre part, des larves de moins de 10 jours ont été capturées dans l'Isle (estuaire fluvial) en mars 2005. Il est impossible que ces larves soit issus de reproduction en mer. Cette récente observation laisse penser que cette espèce est potentiellement capable de réaliser l'ensemble de son cycle biologique dans l'estuaire de la Gironde. Le flet est déjà considéré comme « espèce estuarienne » dans de nombreuses études portant sur les estuaires (Elliott *et al.*, 1990; Maes *et al.*, 2005; Pomfret *et al.*, 1991).

Par définition, les estuaires représentent pour les espèces migratrices amphihalines une voie de passage obligatoire entre les milieux dulçaquicoles et marins pour les migrations de reproduction (Mc Dowall, 1988). Par extension, ce milieu de transition leur sert de lieu de préparation physiologique pour passer d'un milieu d'eau douce à un milieu salé et *vice versa*. Mais le rôle de l'estuaire, pour ces espèces capables de supporter des variations des facteurs physico-chimiques, ne s'arrête pas là. En effet, des phénomènes de stabulation estuarienne et/ou de va-et-vient mer/estuaire chez l'aloise feinte, et de sédentarisation de certaines fractions de populations durant leur phase continentale (chez l'anguille, le flet et le mulot) ont été observés (ex. Daverat, 2005; Taverny, 1991). Le milieu estuarien joue donc le rôle de lieu de croissance et d'alimentation pour ces écophases particulières. Cet habitat transitoire pourrait même se transformer en habitat permanent pour le mulot et le flet. Ceci reste à démontrer et à préciser au niveau de l'importance des fractions résidentes, et pourrait faire l'objet de futurs projets de recherche. Ces espèces amphihalines semblent globalement avoir un rôle important sur le fonctionnement de l'écosystème et notamment sur les réseaux trophiques, de part la durée de leur présence dans ce milieu.

3.4.3.3 Concernant les espèces euryhalines d'origine marine

Présents sporadiquement dans l'estuaire de la Gironde il y a une dizaine d'années (CTGREF, 1979), les **juvéniles de maigre** ont dominé en terme de fréquence et d'abondance le peuplement ichtyologique girondin du printemps jusqu'à l'automne pendant notre période d'étude (idem dans l'ensemble des campagnes DCE 2005 ; Girardin, Comm. Pers.). Comme

nous l'avons déjà dit, ce phénomène a été relié au changement climatique global et/ou aux conditions climatiques « exceptionnelles » en 2003 et 2004. Comme pour les anchois et les sprats, leur distribution spatio-temporelle peut être mise en parallèle avec les facteurs température et salinité. En effet, ces poissons apparaissent dans la zone aval au printemps, quand les eaux commencent à se réchauffer et la pénétration haline s'amorce. Ils pénètrent progressivement dans l'estuaire en direction de la zone amont de l'estuaire salé qu'ils atteignent pendant la période estivale. Ensuite, ils réalisent le chemin inverse, regagnant progressivement la mer, en raison de la dessalure des eaux et des basses températures. Nous pouvons alors nous interroger sur l'impact qu'ils auraient sur le fonctionnement de l'écosystème estuarien, et notamment sur les réseaux trophiques. Aux vues de leurs fortes abondances, ces prédateurs pourraient en effet être responsable de fortes pressions de prédation et de compétitions.

Le **bar moucheté** présente la même distribution temporelle que son congénère, le bar franc. Par contre, il est rarement présent dans la partie amont de l'estuaire marin. Cette distribution spatiale s'explique soit par une moins grande tolérance aux faibles salinités, soit par un comportement d'évitement de compétition avec le bar franc et/ou d'autres espèces. Les **bars francs et bars mouchetés**, connus pour être très sensibles à la dessalure des eaux et au refroidissement des eaux estuariennes sont, dans notre échantillonnage, présents tout le long de l'année. Leur distribution est donc difficile à mettre en parallèle avec les conditions environnementales. Par ailleurs, ils sont omniprésents les deux premières années de leur vie. Une relation proie-prédateur permettrait peut-être de l'expliquer.

L'observation des tailles des différentes espèces marines choisies indique que ces poissons sont essentiellement représentés par les stades biologiques les plus jeunes (première et seconde années de vie). Ainsi, l'estuaire joue principalement un rôle de nourricerie pour ces espèces euryhalines d'origine marine. Il représente une zone d'alimentation « saisonnière » pour certains adultes (bars, soles, syngnathes, anchois et maigres).

La tolérance de certaines espèces marines vis-à-vis des paramètres environnementaux semble diminuer avec l'âge. Par exemple, les juvéniles d'anchois et de maigres atteignent la zone la plus amont en période estivale alors que les adultes ne se rencontrent que dans la partie basse de l'estuaire. Pour d'autres espèces tel que le merlan, les adultes ne pénètrent plus dans l'estuaire.

3.4.3.4 Représentativité du peuplement choisi

Même si les conditions environnementales dans lesquelles ont été prélevées les poissons sont qualifiées d'exceptionnelles, les espèces choisies dans le cadre de ce travail font partie des espèces qualifiées de « représentatives de l'estuaire de la Gironde » (Lobry, 2005). Par ailleurs, toutes ces espèces se retrouvent dans la plupart des estuaires d'Europe de l'Ouest, du Forth au Tage (Claridge *et al.*, 1986; Costa & Elliott, 1991; Elie & Marchand, 1983; Elliott & Taylor, 1989; Hamerlynck & Cattrijsse, 1994; Pomfret *et al.*, 1991).

Dans un système aussi complexe que l'estuaire, il paraissait difficile d'obtenir tous les stades biologiques présents pour toutes les espèces choisies. Cependant, ceux pêchés apparaissent comme ayant l'impact le plus important sur les réseaux trophiques et donc seraient les plus représentatifs du fonctionnement trophique (exemples : l'aloise feinte adulte n'a pas été capturée mais d'après Taverny (1991), elle ne s'alimenterait pas durant sa migration de reproduction dans l'estuaire ; le maigre adulte a été rarement pêché ; sa présence dans l'estuaire, et donc son impact sur les réseaux trophiques, est très limitée dans le temps et dans l'espace).

Cet échantillonnage va donc permettre de répondre à la problématique de départ, nécessitant l'étude des relations trophiques majeures concernant les poissons dans l'estuaire de la Gironde, connaissances indispensables pour mieux comprendre le fonctionnement d'un écosystème estuarien.

3.5 Conclusion

La dynamique de succession des assemblages dans l'estuaire reste, *a priori*, sous l'influence directe des variables environnementales sur la répartition des espèces dans le milieu. Lobry (2004) suppose 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).

D'un point de vue écologique, même si les contraintes hydrologiques du milieu apparaissent comme un fort facteur structurant du peuplement ichtyologique (Lobry, 2004), elles ne suffisent pas à expliquer totalement les changements saisonniers et spatiaux. Une fois la condition d'accessibilité remplie, d'autres contraintes ou facteurs vont structurer la répartition et l'importance des populations dans l'estuaire.

Pour Whitfield (1983), les facteurs influençant la diversité ichtyofaunistique dans le cas d'estuaires sud-africains sont non seulement la tolérance des poissons à la salinité mais aussi leur aptitude à détecter la nourriture dans les eaux turbides et la composition spécifique de la communauté ichtyologique de la zone côtière adjacente. A notre avis, la disponibilité en proies à la bonne période est aussi un élément important de la présence des espèces et leur structure découle de la nature des assemblages. L'étude des relations trophiques apparaît donc comme une étape indispensable dans la compréhension de l'écosystème estuarien. Identifier les relations trophiques majeures constitue une première approche intéressante et permettra d'estimer dans quelle mesure elles sont des éléments de structuration des peuplements ichtyologiques en milieu estuarien. Tel est l'objet des chapitres suivants.

CHAPITRE 4

ECOLOGIE ALIMENTAIRE : ANALYSES DES CONTENUS STOMACaux DES DIFFERENTES ESPECES DE POISSONS

Chapitre 4 Ecologie alimentaire : analyses des contenus stomacaux des différentes espèces de poissons

4.1 Introduction

Comme nous l'avons mis en évidence précédemment, la connaissance des relations trophiques et des réseaux trophiques qui en découlent constitue une étape fondamentale dans la compréhension d'un écosystème (Lardeux, 1986).

Les objectifs de ce chapitre se déclinent en deux questions :

1. Quelles sont les relations trophiques concernant les principales espèces de poisson présentes dans l'estuaire de la Gironde ?
2. Quelle est la variabilité de ces relations trophiques (espace, temps, taille des individus)?

Afin d'identifier la méthode d'analyse la plus adaptée à nos objectifs, une synthèse préalable a été réalisée sur les principaux outils utilisés pour l'étude des réseaux trophiques.

4.2 Techniques d'analyse des relations trophiques

4.2.1 L'analyse des contenus stomacaux

Afin d'améliorer les connaissances sur le fonctionnement des communautés ichthyologiques dans l'estuaire du Tage (Portugal), Costa (1982 ; 1988) a étudié le réseau trophique estuarien en décrivant la composition des régimes et l'écologie alimentaire des espèces de poissons les plus abondantes par l'utilisation des analyses de contenus stomacaux.

Cette méthode est considérée comme une méthode standardisée dans l'étude de l'écologie des poissons et des vertébrés marins (Cortès, 1997; Hyslop, 1980). Elle est également utilisée pour l'étude de l'écologie de certains crustacés (ex. David, 2001; Sorbe, 1983). Elle consiste en l'observation directe des contenus stomacaux fournissant des

informations qualitatives et quantitatives sur ce qu'un animal a récemment mangé (Costa, 1982; Elie & Marchand, 1983; Elliott & Hemingway, 2002; Marshall & Elliott, 1996). Pour quelques espèces, tels que les gobies, n'ayant pas de sphincter fonctionnel entre l'estomac et l'intestin (Bertin, 1958), tout le tube digestif est analysé (ex. Pasquaud *et al.*, 2004). Par définition, une telle méthode implique de récolter, tuer et disséquer un grand nombre d'organismes (Elliott & Hemingway, 2002).

Au laboratoire, les items alimentaires sont identifiés le plus précisément possible, jusqu'au niveau spécifique, quand l'état de digestion n'est pas trop avancé (description qualitative), puis comptés et pesés (information quantitative). Dans certains cas, une approche volumétrique peut être préférée à la technique gravimétrique (ex. West *et al.*, 2003). Le calcul d'indices simples tels que la fréquence de l'occurrence, la composition du bol alimentaire en pourcentage numérique, pondéral ou volumétrique, permet de caractériser précisément le régime alimentaire des espèces (Marshall & Elliot, 1997). La validité, la fiabilité et la pratique des différentes méthodes pour les investigations des contenus stomacaux ont été largement discutées par plusieurs auteurs (Berg, 1979; Cortès, 1997; Hansson, 1998; Hellawell & Abel, 1971; Hureau, 1970; Hynes, 1950; Hyslop, 1980; Pillay, 1952; Swynnerton & Worthington, 1940; Windell & Bowen, 1968; Wootton, 1990).

Afin de passer d'une connaissance simple de l'écologie trophique des espèces à une compréhension de la dynamique des relations trophiques, des tests statistiques standards et des techniques numériques et/ou graphiques univariées/multivariées sont souvent utilisés (Clarke, 1993; Elliott & Hemingway, 2002; Marshall & Elliot, 1997). Ces approches fournissent des images des relations intra- et interspécifiques (Costa, 1982; Elie & Marchand, 1983; Henderson *et al.*, 1992; Marshall, 1995) et permettent de caractériser les guildes trophiques (ex. Baldo & Drake, 2002; Hajisamae *et al.*, 2003) ainsi que les principaux niveaux trophiques (ex. Henderson *et al.*, 1992; West *et al.*, 2003).

Parmi les avantages principaux, cette technique semble être une manière intéressante d'étudier la variabilité spatiale et saisonnière des réseaux trophiques concernant la composante ichtyofaunistique (Costa, 1982; Hajisamae *et al.*, 2003; Henderson *et al.*, 1992; Marshall, 1995; West *et al.*, 2003), qui est un problème majeur dans la compréhension du fonctionnement des estuaires. Par ailleurs, cette méthode permet de mettre en avant des changements d'alimentation liés à la taille et à l'ontogenèse des espèces considérées (Baldo & Drake, 2002; Elie & Marchand, 1983; Marshall, 1995).

Dans l'absolu, ces analyses de données, obtenues à partir de l'examen des contenus stomacaux/digestifs, permettent de donner une description relativement bonne, qualitativement et quantitativement, du régime alimentaire des poissons (Bowen, 1996). Mais cette approche est de moins en moins utilisée en raison de l'intensité des prélèvements requis et des biais de la méthode qui réduisent, selon certains auteurs, la représentativité des résultats (ex. Elliott & Hemingway, 2002). Parallèlement au problème classique de mise en place de l'échantillonnage dans l'espace et le temps, il est important de noter que, par exemple, quelques précautions doivent être prises pendant l'échantillonnage pour minimiser la régurgitation, l'alimentation anormale de la part de certains individus soumis à des stress lors de leur capture (l'utilisation des engins de pêches, tels qu'un chalut, un piège), la digestion après la capture (variable selon des espèces) et les biais liés aux cycles nycthémeraux et tidaux (Potts & Reay, 1987). En outre, le calcul des indices alimentaires est dépendant de la facilité d'identification des proies (Marshall & Elliot, 1997). "However, proportions of food found in the stomach are unlikely to reflect exact proportions ingested due to differential rates of digestion of different types of prey taxa" (Elliott & Hemingway, 2002).

En effet, l'importance des proies rapidement digérées peut être sous-estimée et l'importance de celles moins digestibles est surestimée (Hyslop, 1980), engendrant un biais dans leur analyse. Par conséquent, ces aspects exigent d'être pris en compte pendant l'analyse. D'ailleurs, l'identification des proies est parfois difficile en raison de leur niveau de dégradation dû à cette même digestion qui est certainement le biais principal de cette méthode d'analyse des contenus stomacaux.

De plus, cette approche est difficilement applicable sur de petits organismes comme, par exemple, sur le métazooplancton (David, 2001). Cependant, l'analyse des contenus stomacaux/digestifs est principalement employée et bien adaptée pour les poissons (Berg, 1979; Elliott & Hemingway, 2002; Hynes, 1950; Hyslop, 1980).

D'autres méthodes d'analyse, considérant principalement les premiers compartiments des réseaux trophiques, ont été développées afin de compléter les connaissances apportées par l'analyse des contenus stomacaux (ex. West *et al.*, 2003)

4.2.2 Les analyses d'isotopes stables

Dans une étude destinée à identifier les sources de matière organique qui soutiennent les consommateurs et à chercher les liens trophiques dans différents marécages, Kwak & Zedler (1997) ont utilisé les isotopes stables du carbone, de l'azote et du soufre pour caractériser le réseau trophique de l'estuaire de Tijuana (Sud californien). Cette méthode s'avère être un bon outil pour améliorer notre compréhension de la base du réseau trophique estuarien, en particulier en identifiant les sources de matière organique en général, qui alimentent les hétérotrophes (énergie, nutrition) et par quels organismes cette énergie est transférée (Cloern *et al.*, 2002; De Niro & Epstein, 1978; Fry & Sherr, 1984). Cette méthode est basée sur la mesure spectrométrique des rapports isotopiques des éléments légers (carbone, azote et soufre).

L'analyse des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) de la matière organique particulaire en suspension et des sédiments peut indiquer les origines du matériel végétal (ex. Fry & Sherr, 1984). Dans un écosystème estuarien, il existe plusieurs sources potentielles de carbone avec des signatures en $\delta^{13}\text{C}$ différentes. Ces rapports isotopiques caractéristiques sont préservés dans les tissus des consommateurs et sont propagés le long de la chaîne alimentaire. Ainsi, la composition en isotopes stables de carbone dans un organisme correspond à l'intégration des différentes ressources alimentaires consommées pendant un certain temps dans un lieu donné (De Niro & Epstein, 1978; Dufour & Gerdeaux, 2001; Wada *et al.*, 1987) et fournit les contributions relatives de quelques groupes de producteurs primaires (Maberly *et al.*, 1992). Pour cette raison, le $\delta^{13}\text{C}$ est un bon indicateur de la composition alimentaire pour les consommateurs primaires ; cependant, en raison de la faible différence de ce rapport entre un animal et sa nourriture (‰), le $\delta^{13}\text{C}$ n'est pas très sensible au niveau trophique (Davenport & Bax, 2002). Par conséquent, des analyses des isotopes stables de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) sont également utilisées pour fournir des informations sur l'origine de matière (ex. France, 1994) mais sont essentiellement utilisées pour déterminer les niveaux trophiques et pour en déduire les relations entre les producteurs primaires et les consommateurs primaires dans un écosystème. En effet, la plus grande différence du $\delta^{15}\text{N}$ entre un animal et sa proie (par rapport au $\delta^{13}\text{C}$) permet d'estimer les relations et niveaux trophiques à l'intérieur d'un écosystème en caractérisant la composition alimentaire de l'animal (Fry, 1988; Kwak & Zedler, 1997; Lesage *et al.*, 2001; Minagawa & Wada, 1984; Wada *et al.*, 1991; Wada *et al.*, 1987). Même si la mesure du soufre est moins précise que celle du carbone, son rapport isotopique peut également être mesuré et

constitue un bon marqueur pour identifier également les origines de la matière organique (Deegan & Garritt, 1997).

L'approche multi-isotopique, combinant deux à deux le $\delta^{15}\text{N}$, le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{34}\text{S}$ (Deegan & Garritt, 1997; Jassby & Cloern, 2000; Jassby *et al.*, 1993) apparaît beaucoup plus robuste pour identifier la structure des réseaux trophiques, qu'une approche considérant un seul isotope (Fry & Sherr, 1984; Lesage *et al.*, 2001; Peterson & Fry, 1987). Elle constitue une méthode possible pour évaluer la complexité du réseau trophique (Kwak & Zedler, 1997).

Ces dernières années, l'intérêt pour l'utilisation des isotopes stables de la matière organique afin d'étudier l'architecture des réseaux trophiques aquatiques a augmenté (Deegan & Garritt, 1997). Depuis les années 90, l'application de cette technique est devenue un outil « robuste » pour identifier les relations trophiques (Wada *et al.*, 1991) dans les rivières (Finlay, 2001), les plaines inondables (Lewis *et al.*, 2001), les marais salants (Currin *et al.*, 1995), les lacs (Kling *et al.*, 1992; Vander Zanden & Rasmussen, 1999) et les systèmes marins (Michener & Schell, 1994).

Dans les estuaires, Kwak & Zedler (1997) ont utilisé les isotopes stables pour déterminer les sources de matière organique dans la matière en suspension et dans les sédiments et aussi pour les identifier chez les consommateurs primaires (voir également Paterson & Whitfield, 1997; Wada *et al.*, 1991). Les variabilités saisonnières et/ou spatiales de ces sources peuvent être évaluées (Cloern *et al.*, 2002; Deegan & Garritt, 1997; Kwak & Zedler, 1997; Riera *et al.*, 2000; Ruesink *et al.*, 2003).

Ainsi, cette approche est une technique complémentaire à l'analyse des contenus stomacaux, permettant de définir la base des réseaux trophiques (Kwak & Zedler, 1997; West *et al.*, 2003). En particulier, l'écologie alimentaire des animaux, dont l'estomac est trop petit pour pouvoir en étudier le contenu, peut être déterminée. De cette façon, les réseaux trophiques planctoniques (Perissinotto *et al.*, 2003) et meiobenthiques (Carman & Fry, 2002) peuvent être identifiés. En outre, cette technique offre une manière unique d'étudier les relations trophiques avec le compartiment détritique, relations fondamentales dans le fonctionnement des estuaires (Mc Lusky & Elliott, 2004; Peterson & Fry, 1987). Par ailleurs, cette approche fournit une description plus représentative des niveaux trophiques relatifs à chaque espèce que celle fournie par les analyses des contenus stomacaux (ex. Kwak & Zedler, 1997; West *et al.*, 2003). Par conséquent, les rapports isotopiques peuvent caractériser la base des réseaux trophiques et déterminer les niveaux trophiques. Ils permettent également de décrire la variabilité du régime alimentaire des poissons et des mammifères marins en fonction de leur âge et leur sexe

(ex. Lesage *et al.*, 2001). Il reste néanmoins délicat de décrire l'ensemble du réseau trophique et sa variabilité spatio-temporelle *via* cette méthode, en raison de la forte hétérogénéité spatio-temporelle de l'écosystème, en particulier pour les communautés de poissons, lesquelles intègrent un signal sur une certaine durée (Dufour & Gerdeaux, 2001 ; Hesslein *et al.*, 1991; Hesslein *et al.*, 1993; Perga, 2004) comprenant des périodes où les individus ne sont pas présents dans l'estuaire (ex. Bardonnnet & Riera, 2005). En outre, l'analyse des rapports isotopiques peut poser des problèmes du fait que les signatures isotopiques des diverses sources de matière organique (apports du bassin versant, du milieu marin et sources résidentes) sont souvent superposées dans ces systèmes fortement complexes et fluctuants (Cloern *et al.*, 2002; Kwak & Zedler, 1997) compliquant l'identification des régimes alimentaires. Ceci reste tout de même à vérifier.

4.2.3 Les marqueurs biochimiques : acides gras et stérols

Kwak & Zedler (1997) ont souligné la difficulté de caractériser les relations trophiques en utilisant la méthode des isotopes stables dans des systèmes « instables » tels que les systèmes situés à l'interface eau de mer – eau douce. Ainsi, afin d'étudier des relations trophiques entre les blooms de phytoplancton et les principaux consommateurs primaires locaux dans l'estuaire Bahia Blanca (Argentine), Napolitano *et al.* (1997) ont utilisé des lipides comme marqueurs biochimiques. Les lipides, groupe hétérogène de molécules, sont impliqués dans beaucoup de fonctions vitales des organismes aquatiques (Sargent, 1976). Parmi eux, les acides gras et les stérols sont synthétisés d'une manière spécifique par certains groupes d'organismes (ex. Canuel *et al.*, 1995 ; Napolitano *et al.*, 1997) et sont transférés tel quel (ou sous une forme reconnaissable) dans les niveaux supérieurs des réseaux trophiques (Napolitano *et al.*, 1997). Par conséquent, ces constituants se sont avérés être des outils intéressants, d'une part pour la détection des sources de matière organique (Canuel *et al.*, 1995; Saliot *et al.*, 1991) dans la matière en suspension (Currie & Johns, 1988), dans le sédiment (Meziane *et al.*, 1997; Rajendran *et al.*, 1993; Volkman *et al.*, 1980) et dans le macrozoobenthos (Kharlamenko *et al.*, 1995; Nichols *et al.*, 1982) et d'autre part en clarifiant les relations trophiques (Kharlamenko *et al.*, 1995; Sargent & Whittle, 1981). Par exemple, quelques composants lipidiques (en particulier les acides gras essentiels) sont produits par des plantes et ne peuvent pas être synthétisés *de novo* par les consommateurs primaires. Ils constituent des marqueurs trophiques particulièrement utiles parce qu'ils sont synthétisés par des plantes, sélectionnés par des bactéries et sont ensuite assimilés et conservés par les animaux (Napolitano *et al.*, 1997). Dans

un écosystème estuarien, beaucoup d'acides gras et les stérols sont trouvés dans la matière organique et ont différentes origines (phytoplancton estuarien, marin, dulcicole, plantes terrestres ; (Bodineau *et al.*, 1998; Thoumelin *et al.*, 1997). De part leur structure, ces différents composants lipidiques sont facilement reconnaissables et procurent ainsi un moyen efficace pour détecter et identifier, dans certains cas, les différentes sources de matière organique. Cette méthode peut compléter l'analyse isotopique puisqu'elle fournit des informations qualitatives plus précises sur les sources de matière organique (Canuel *et al.*, 1995; Fichez *et al.*, 1993; Shi *et al.*, 2001). Par contre, elle ne donne aucunes valeurs quantitatives. Ces acides gras et stérols sont également facilement détectables dans les consommateurs primaires. Ainsi, cette technique permet l'identification des liens trophiques entre les producteurs primaires et les consommateurs primaires (Napolitano *et al.*, 1997) et l'évaluation de leur variabilité saisonnière et spatiale (Canuel *et al.*, 1995; Shi *et al.*, 2001). En dépit de ces avantages, ces biomarqueurs sont plus ou moins transformés donc métabolisés au travers des chaînes alimentaires, ce qui rend difficile leur détection dans les niveaux trophiques les plus élevés, et de surcroît la caractérisation globale des réseaux trophiques.

4.2.4 Conclusion

Les analyses des contenus stomacaux, des rapports isotopiques ($\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{34}\text{S}$) et des marqueurs biochimiques tels que les acides gras et les stérols sont les trois techniques majeures utilisées en écologie pour l'étude des réseaux trophiques. Les principales limitations et difficultés d'emploi de ces dernières dans les milieux estuariens résultent essentiellement du caractère transitoire des habitats estuariens pour beaucoup d'espèces et particulièrement pour les espèces de poissons (Elliott & Dewailly, 1995; Elliott & Hemingway, 2002; Lobry *et al.*, 2003b). Cela suppose qu'il existe de multiples sources de matières organiques et que les proies peuvent avoir des signaux marins et/ou dulcicoles. Ceci souligne l'importance d'une conception appropriée de l'échantillonnage dans l'espace et le temps.

Le Tableau 7 récapitule les avantages et les inconvénients de chaque technique exposée précédemment. Il montre que ces méthodes donnent des informations différentes et complémentaires. En effet, premièrement, l'analyse des contenus stomacaux apparaît comme la méthode la plus fiable pour étudier les relations trophiques entre les poissons et les autres compartiments. Deuxièmement, l'étude des isotopes stables permet de déterminer les positions trophiques et, enfin, couplée à l'étude des marqueurs biochimiques, elle fournit une bonne

représentation de la structure de base des réseaux trophiques. Par conséquent, la méthode d'analyse choisie dépend des objectifs de départ. Dans la plupart des estuaires turbides, les réseaux trophiques sont basés sur la composante « détritiques », provenant à la fois de sources allochtones et autochtones, complexes et variables (Lobry, 2004; Mc Lusky & Elliott, 2004). Dans ces conditions, l'utilisation des rapports isotopiques et des marqueurs biochimiques s'avère limitée en raison des processus tels que la dégradation physique, chimique et biologique. Les signaux isotopiques se superposent alors et les composants lipidiques sont souvent sous une forme méconnaissable. La caractérisation de l'origine de la matière organique et donc, de la base des réseaux trophiques, devient très complexe voire aléatoire.

Tableau 7. Avantages et inconvénients des méthodes utilisées pour caractériser les relations trophiques, d'après (Pasquaud *et al.*, in press).

Method	Advantages	Disadvantages
Stomach/gut content analysis	<ul style="list-style-type: none"> Give a qualitative and quantitative description of the trophic relationships Allow the study of the variability (intra- and interspecific, spatial, temporal, linked to the size) Well adapted for fish food web Give information for the calculation of energy flows Can be applied on all type of estuaries 	<ul style="list-style-type: none"> Numerous biases linked to the method (regurgitation, digestion...) No information on the origin of the detritic organic matter
Stable isotopes $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{34}\text{S}$	<ul style="list-style-type: none"> Determinate the origin of the organic matter Determinate the food web base Allow to calculate trophic levels 	<ul style="list-style-type: none"> Need to begin with the separation of the different sources of organic matter Difficulty to apply on detritus-based estuarine food web Not very efficient on fish
Biochemical markers Fatty acids, sterols	<ul style="list-style-type: none"> Determinate the different sources of organic matter Determinate the food web base 	<ul style="list-style-type: none"> No quantitative values Difficulty to apply on detritus-based estuarine food web Not efficient on fish because of the metabolization of these biomarkers

Même si les analyses des contenus stomacaux/digestifs ne fournissent pas des informations au sujet de l'origine de la matière organique détritique et s'avèrent parfois très contraignantes (par exemple, avec l'identification du phytoplancton et des items très digérés et non identifiables), cette méthode semble être la plus fiable afin d'améliorer la connaissance des réseaux trophiques. Elliott et Hemingway (2002) concluent que l'information issue de l'analyse des contenus stomacaux peut être utilisée dans un premier temps afin de créer et de quantifier les réseaux trophiques, mais aussi pour étudier le comportement alimentaire, la répartition des ressources et enfin pour estimer les budgets énergétiques. Ainsi, une bonne image des réseaux trophiques est obtenue en partant des poissons et les données peuvent être utilisées pour les

modèles trophiques, qui nous permettront à terme, de prévoir des variations spatio-temporelles des relations proie-prédateur, de simuler des contaminations par des polluants à travers les réseaux trophiques et de comparer les différentes structures trophiques estuariennes. Cette méthode d'analyse des contenus stomacaux/digestifs a donc été utilisée dans le cadre de ce travail.

4.3 Matériel et méthodes

4.3.1 Echantillonnage

Le protocole d'échantillonnage (stations et fréquence d'échantillonnage, engin de pêche utilisé) a été décrit dans le Chapitre 3. Les échantillons de septembre 2004 n'ont pas été analysés. En raison de problèmes techniques survenus lors de la campagne de pêche de juin 2004, les échantillons de la zone aval de l'estuaire n'ont pu être conservés. Le Tableau 8 indique le nombre total de poissons pêchés dans l'espace et dans le temps ainsi que le nombre d'estomacs analysés.

Plusieurs précautions ont été prises afin d'optimiser et de standardiser les analyses de contenus stomacaux. Les pêches ont été réalisées exclusivement de jour et essentiellement pendant la durée du flot (Annexe 1). En effet, quelques auteurs ont mis en évidence chez certaines espèces, tels que le mullet, la sole commune, une plus grande prise alimentaire pendant cette période en milieu estuarien (Almeida *et al.*, 1993; Cabral, 2000).

Pour limiter la digestion et la régurgitation, la durée du trait de pêche a été limitée à 15 minutes. Pour chaque espèce, un minimum de cinq individus par classe de taille, par station et par mois de prélèvement a été conservé pour les analyses. Les petits poissons (taille inférieure à 200 mm) ont été immédiatement placés sur carboglace afin de stopper au plus vite les processus de digestion. Les plus grands ont été pesés, au moyen d'un peson, puis éviscérés immédiatement. Seul leur appareil digestif a été disposé sur carboglace. Le reste des poissons a été placé sur de la glace pour les conserver afin de compléter leur analyse en laboratoire.

Au retour des pêches, les échantillons ont été stockés au congélateur dans l'attente d'être examinés. Grâce à ce protocole, toutes les analyses ont pu être réalisées sur du matériel frais, après décongélation, facilitant ainsi leur manipulation mais également l'identification des espèces de poisson et de leurs proies.

Tableau 8. Caractéristiques des pêches dans l'espace et dans le temps : ligne blanche : nombre total de poissons échantillonnés, ligne grisée : nombre d'estomacs analysés. AV : zone aval, MED : zone médiane, AM : zone amont. NE : nombre total d'estomacs examinés par espèces

	Juillet			Septembre			Novembre			Février			Avril			Juin		NE
	AV	MED	AM	AV	MED	AM	AV	MED	AM	AV	MED	AM	AV	MED	AM	MED	AM	
Mulet porc	70	213			12	29	11	448	10	239	914	40	14	46		28	30	
	10	10			10	10	10	10	10	10	10	10	10	10		5	5	130
Sprat	272			54	7		4						3			2		
	35			23	5		4						3			2		72
Anchois	10	23	41	17	13	1	16	5	1				3					
	5	17	10	10	8	1	13	5	1				3					73
Gobie tacheté		22	18					36			8	3	7	14	7	2		
		10	8					10			8	3	7	8	7	2		63
Gobie buhotte	57	85	58	10	76	78	22	44	14		27	18	5			19	19	
	30	20	10	10	20	20	19	10	10		17	10	5			19	16	216
Alose feinte				3	7	3	3	8	2	1	23	12	4			2	3	
				3	7	3	3	8	2	1	17	6	4			2	3	59
Maigre	37	156	8	554	363	115	162	33	2				162	14		78	7	
	23	60	8	25	13	13	43	24	2				34	11		48	7	311
Bar franc		3	3	4	1	3		7	2	5	37			10	1	3		
		3	3	4	1	3		7	2	5	26			10	1	3		68
Bar moucheté			3	5	1		15		1	9	1		2	5				
			3	5	1		15		1	9	1		2	5				42
Merlan				25	5		162	8		25			5					
				11	5		29	8		21			5					79
Anguille	1	6	3	3	12	1		6			2	3		9	4	4	3	
	1	6	3	3	12	1		6			2	3		9	4	4	3	57
Raie bouclée				5			7						5					
				5			7						5					17
Flet		31			61	2		5	2	4	4			2				
		11			24	2		5	2	4	4			2		11	4	69
Sole commune		40		7	82		17	23		21	2		21	16		319		
		24		6	12		11	10		21	2		21	10		20		137
Nbre total d'estomacs analysés																	1393	

4.3.2 Analyse des contenus stomacaux

Pour l'analyse des contenus stomacaux, les poissons ont donc été décongelés puis mesurés au millimètre près et pesés à 10^{-2} grammes près. Leur estomac a été prélevé à la pince, sous la loupe binoculaire pour les plus petits individus, après incision ventrale entre les nageoires pectorales et l'anus. En raison des caractéristiques du tractus digestif et de la rapidité des processus du système digestif chez la sole commune *Solea solea*, le flet *Platichthys flesus* et les gobies *Pomatoschistus minutus* et *Pomatoschistus microps*, l'ensemble du tube digestif a été examiné pour ces espèces (Lagardère, 1987; Pasquaud *et al.*, 2004).

Ces estomacs et tubes digestifs ont été ouverts et vidés de leur contenu qui a ensuite été examiné sous une loupe binoculaire. Les proies ingérées et identifiées jusqu'au niveau spécifique, quand l'état de digestion n'était pas trop avancé, ont alors été dénombrées. Chaque type d'item a alors été placé pendant 24h dans une étuve à 50°C puis pesé à 10^{-4} g près (poids secs). Pour les poissons consommant des proies de poids sec inférieur à 0.0001g, la méthode des points (Hynes, 1950; Pillay, 1952), modifiée par Joyeux *et al.* (1991) et Pampoulie & Bouchereau (1996), a été utilisée pour estimer la biomasse ingérée.

Pour des raisons méthodologiques, les syngnathes n'ont pas été retenus dans le cadre de ce travail.

4.3.3 Particularité de l'analyse des contenus stomacaux des mulets

Les études portant sur le régime alimentaire du mullet porc (Almeida, 2003; Almeida *et al.*, 1993; Laffaille *et al.*, 2002) mettent en avant un type d'alimentation basé essentiellement sur les producteurs primaires, items de très petites tailles. C'est pourquoi une méthodologie particulière d'observation des contenus stomacaux a été mise en place.

Ainsi, 200 mg d'échantillon ont été prélevés pour chaque contenu stomacal. Ces échantillons ont été mélangés avec 5 ml d'eau distillée. Une coloration au rose de bengale a été réalisée afin de bien visualiser d'éventuels détritiques organiques. Dans un premier temps, ces échantillons colorés ont été observés à la loupe binoculaire. Ensuite, une quantité identique a été pipetée dans chaque échantillon avant d'être déposée sur une lame. Une surface constante

a été examinée au microscope (grossissement x 400) pour chaque échantillon. Ces deux étapes nous ont permis d'identifier les grands groupes taxonomiques (diatomées, dinoflagellés...). En raison du nombre d'espèces de poissons que nous avons étudiées et du temps imparti, l'analyse du régime alimentaire du mullet n'a pas fait l'objet d'une étude approfondie. Seul l'indice d'occurrence des proies a pu être calculé. Cette méthode n'est pas très précise mais donne déjà une idée du type de relation de prédation que le mullet réalise et donc sa place dans le réseau trophique.

4.3.4 Calcul d'indices alimentaires et analyses statistiques

A partir des résultats de l'examen des contenus stomacaux, des indices alimentaires peuvent être choisis afin de décrire l'écologie alimentaire des poissons étudiés.

Dans un premier temps, le **coefficient de vacuité**, correspondant au pourcentage d'estomacs vides sur l'ensemble des estomacs examinés, est souvent utilisé. Cet indice renseigne sur le rythme d'activité alimentaire et exprime aussi des problèmes de régurgitation ou de digestion avancée des aliments, phénomènes que nous avons normalement minimisés par notre technique de prélèvement et de traitement des échantillons mais qui ne sont pas exclus. C'est pourquoi, cet indice a été calculé.

Ensuite, trois descripteurs sont classiquement calculés et analysés (Berg, 1979; Hureau, 1970) :

- la **fréquence d'occurrence** d'une proie (en %) : elle reflète la fréquence d'apparition d'une proie dans les estomacs et l'étendue du spectre trophique (Cailliet, 1977).

$$\% FO = \frac{Ndi}{Nnv} \times 100$$

- le **pourcentage en nombre** ou abondance relative d'une proie : il reflète le comportement alimentaire (proie densité-dépendante), fournissant des informations sur l'importance numérique des différentes proies (Macdonald & Green, 1983). Cet indice peut néanmoins surestimer les petites proies et sous-estimer les proies facilement digérables.

$$\% N = \frac{Nti}{Ni} \times 100$$

- **le pourcentage en poids ou abondance relative d'une proie** : Il **estime** les valeurs nutritionnelles du régime alimentaire (Macdonald & Green, 1983). En effet, cet indice surestime les grosses proies qui sont plus longues à digérer et sous-estime celles qui sont très vite digérées.

$$\% P = \frac{P_{ti}}{P_i} \times 100$$

N_{di} : nombre de tubes digestifs contenant un type de proie *i*

N_{nv} : nombre total de tubes digestifs non vides

N_{ti} : nombre total d'individus d'une proie *i*

N_i : nombre total de proies ingérées

P_{ti} : Poids sec total des individus d'une proie *i*

P_i : Poids total des proies ingérées

De plus, plusieurs indices incorporant des combinaisons diverses de ces trois descripteurs, ont été développés, tels que l'indice de relative importance IRI (Pinkas *et al.*, 1971) et l'indice d'aliment principal MFI (Zander, 1982). Néanmoins, ces indices composés sont difficiles à interpréter (faisant inévitablement références aux mesures simples et à leurs biais associés) et apportent peu d'information complémentaire par rapport à l'analyse des descripteurs simples (Baldo & Drake, 2002). Ainsi, ces indices n'ont pas été utilisés dans ce travail.

Le choix du ou des descripteur(s) analysé(s) dépend de la question de départ (Cortès, 1997). Même si la **fréquence d'occurrence** ne permet pas d'estimer la quantité de proies prélevées, cet indice, correspondant à la fréquence d'apparition d'une relation proie-prédateur, apparaît comme le **descripteur le plus pertinent pour caractériser les relations trophiques**. De plus, d'après quelques études portant sur les relations trophiques (ex. Lardeux, 1986), cet indice suffit, à lui seul, à donner une bonne image des relations trophiques, donnant autant de renseignements que les autres indices quantitatifs (numérique et pondéral) soumis à des biais intrinsèques à la méthode d'analyse cités précédemment. D'après Wennhage & Pihl (2002), les données d'occurrence peuvent être choisies comme une mesure conservatrice, reflétant la qualité de la donnée et le besoin de modérer l'importance des proies dominant numériquement et/ou pondéralement.

Par ailleurs, ce descripteur donne des indications sur l'importance d'une proie (CTGREF, 1979). En effet, si la fréquence d'occurrence d'une proie pour un prédateur donné est inférieure à 10%, cette proie peut être considérée comme accidentelle, si la fréquence d'occurrence est comprise entre 10% et 50%, cette proie est qualifiée de secondaire et enfin si cette fréquence est supérieure à 50%, la proie consommée peut alors être considérée comme proie préférentielle. Ainsi, ce descripteur a été choisi et calculé, pour un minimum de 5 individus par classes de tailles et/ou par espèces, pour décrire l'écologie alimentaire des espèces de poissons analysées.

Afin d'évaluer la variabilité des relations trophiques, existant entre les poissons et leurs proies dans l'espace et dans le temps, des Analyses Factorielles des Correspondances ont été réalisées *via* l'utilisation du logiciel XL Stat.

4.4 Ecologie alimentaire des poissons : approche monospécifique

4.4.1 Le mullet porc, *Liza ramada*

Le mullet porc, *Liza ramada*, a été décrit comme une espèce limno-benthophage, la plus abondante des estuaires français et la plus euryhaline (Feunteun & Laffaille, 1997; Laffaille *et al.*, 2002). Elle a été très fréquemment pêchée pendant cette étude, représentée par des stades juvéniles et adultes (cf. Chapitre 3). L'écologie trophique est un des facteurs pouvant expliquer le succès d'une espèce dans un écosystème. Peu d'études portent sur l'écologie alimentaire du mullet porc en milieu saumâtre. On peut citer les travaux de Laffaille *et al.* (2002) dans la Baie du Mont Saint Michel, ceux d'Almeida *et al.* (1993) dans l'estuaire du Tage (Portugal) ou encore ceux d'Almeida (2003) dans l'estuaire de Mira (Portugal), sur des stades juvéniles et adultes. Une étude préliminaire, portant sur l'écologie alimentaire du mullet porc, essentiellement de tailles inférieures à celles échantillonnées dans le cadre de ce travail, a été réalisée dans l'estuaire de la Gironde en 1979 (CTGREF). Ce travail de thèse était l'occasion d'approfondir la connaissance de l'écologie alimentaire de cette espèce, d'appréhender la variabilité des relations trophiques (espace, temps, en fonction de la taille) et de comparer ces résultats avec les études existantes.

4.4.1.1 Résultats

4.4.1.1.1 Régime alimentaire général

Dans ce travail, 130 estomacs de mullet porc, individus de tailles comprises entre 115 et 560 mm, correspondant à des stades juvéniles et adultes, ont été analysés. La majorité de ces estomacs étaient remplis de vase. L'examen à la loupe, puis au microscope, a révélé la présence, au milieu des particules sédimentaires, de cinq grandes catégories d'items : - micro-algues (benthiques et planctoniques), - zooplancton divers (autres que copépodes), - copépodes, - mollusques et - détritiques organiques comprenant des débris végétaux (Figure 14). Parmi elles, les micro-algues (diatomées essentiellement benthiques) et les détritiques organiques variés étaient présents dans tous les estomacs. Les copépodes étaient également très

fréquents avec un pourcentage d'occurrence de 46%. Le pourcentage de vacuité chez cette espèce est de 10%.

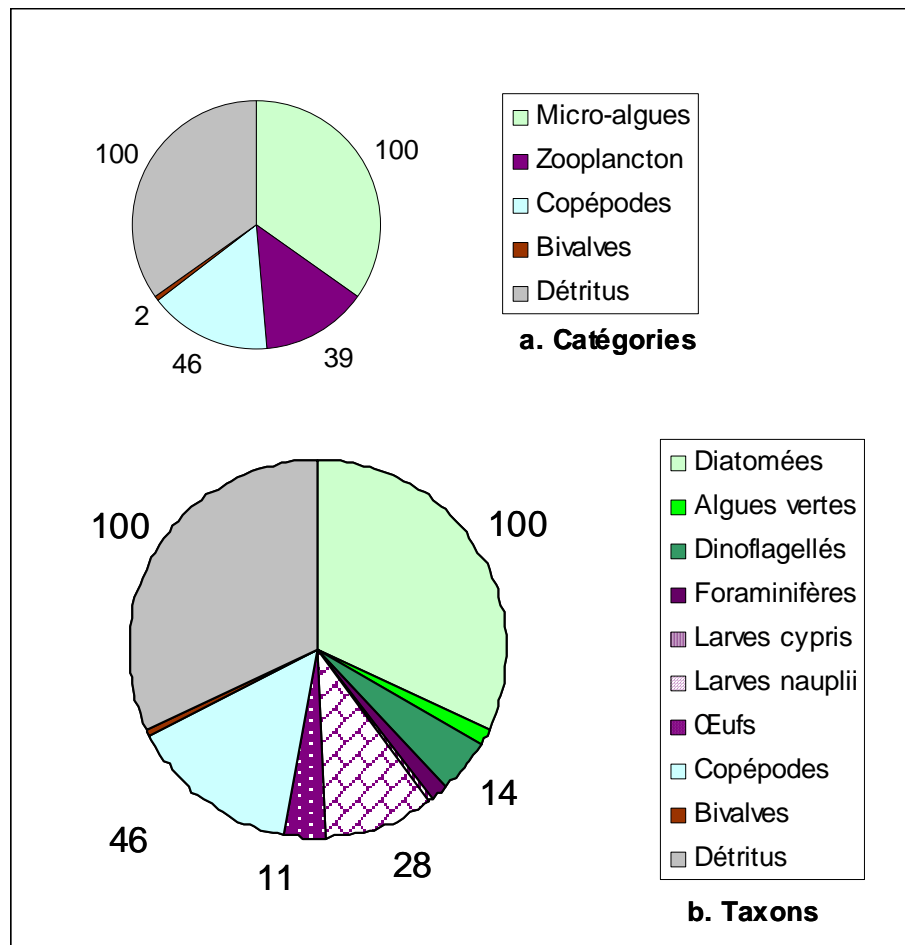


Figure 14. Fréquences d'occurrence (FO) en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire du mullet, *Liza ramada*. Zooplancton = zooplancton autre que les « copépodes ».

4.4.1.1.2 Variabilité spatio-temporelle du régime alimentaire

Les mulets ont été échantillonnés de juillet 2003 à juin 2004 en très grande quantité. Ainsi, 10 individus, de différentes tailles, englobant des juvéniles et des adultes pour chaque zone d'étude aux différents mois, ont été analysés (Tableau 9).

Le taux de vacuité, nul en juillet, augmente progressivement pour atteindre un maximum en hiver avec une valeur de 27% en février. Il diminue ensuite au printemps. Le régime du mullet

semble plus diversifié en été avec 5 catégories et 8 grands taxons identifiés par rapport aux autres saisons.

Tableau 9. Evolution temporelle (en gras) et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des mulets, *Liza ramada* récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire.

	Tailles en mm	Tailles moyennes	Nbre estomacs	% Vacuité	Nbre catégories	Nbre de taxons
JUILLET	270-543	408	20	0	5	8
Juillet-aval	327-470	389	10	0	5	7
Juillet-médiane	270-543	419	10	0	5	8
SEPTEMBRE	124-445	237	20	5	4	4
Septembre-médiane	127-445	252	10	0	2	2
Septembre-amont	124-297	210	10	10	4	4
NOVEMBRE	115-560	316	30	7	4	4
Novembre-aval	115-500	445	10	0	4	4
Novembre-médiane	179-500	311	10	10	4	4
Novembre-amont	354-560	217	10	10	2	2
FEVRIER	186-518	319	30	27	4	7
Février-aval	206-510	357	10	0	3	3
Février-médiane	190-518	304	10	30	4	7
Février-amont	186-400	272	10	50	4	5
AVRIL	125-446	241	20	10	4	4
Avril-aval	144-275	234	10	10	4	4
Avril-médiane	125-446	248	10	10	4	4
JUIN	209-340	264	10	0	4	4
Juin-médiane	209-340	298	5	0	4	4
Juin-amont	209-244	229	5	0	2	2

Des Analyses Factorielles des Correspondances ont été réalisées afin d'évaluer la variabilité spatio-temporelle du régime alimentaire du mulot.

Dans l'AFC considérant les grandes catégories de proies dans l'espace et dans le temps, seuls les mollusques sont responsables de l'inertie (égale à 94,66% pour l'axe 1 et 2 ; Figure 15.A.). Ils caractérisent le bol alimentaire des mulets échantillonnés en juillet aux zones amont et médiane (Figure 16.A.), points se détachant des autres dans l'AFC. Cependant, leur fréquence d'occurrence est la plus faible et ces items ne sont donc pas très représentatifs pour discriminer une variabilité alimentaire du mulot. Les autres points forment un nuage proche de l'origine dénotant une certaine homogénéité spatio-temporelle au niveau des catégories caractérisant le régime alimentaire du mulot.

Au niveau taxonomique par contre, les dinoflagellés, discriminant le régime alimentaire du mullet en juillet, zones médiane et aval, les algues vertes et foraminifères, discriminant celui de février-zone médiane, sont responsables de la variabilité spatio-temporelle alimentaire du mullet (Figure 15.B.). Notons que les larves de cypris et bivalves sont également responsables de l'inertie. Cependant, ces taxons sont peu fréquents et ne sont donc pas représentatifs du régime alimentaire du mullet (Figure 16.B.). Les autres mois-stations présentent de fortes similitudes, en formant un nuage de points proche de l'origine.

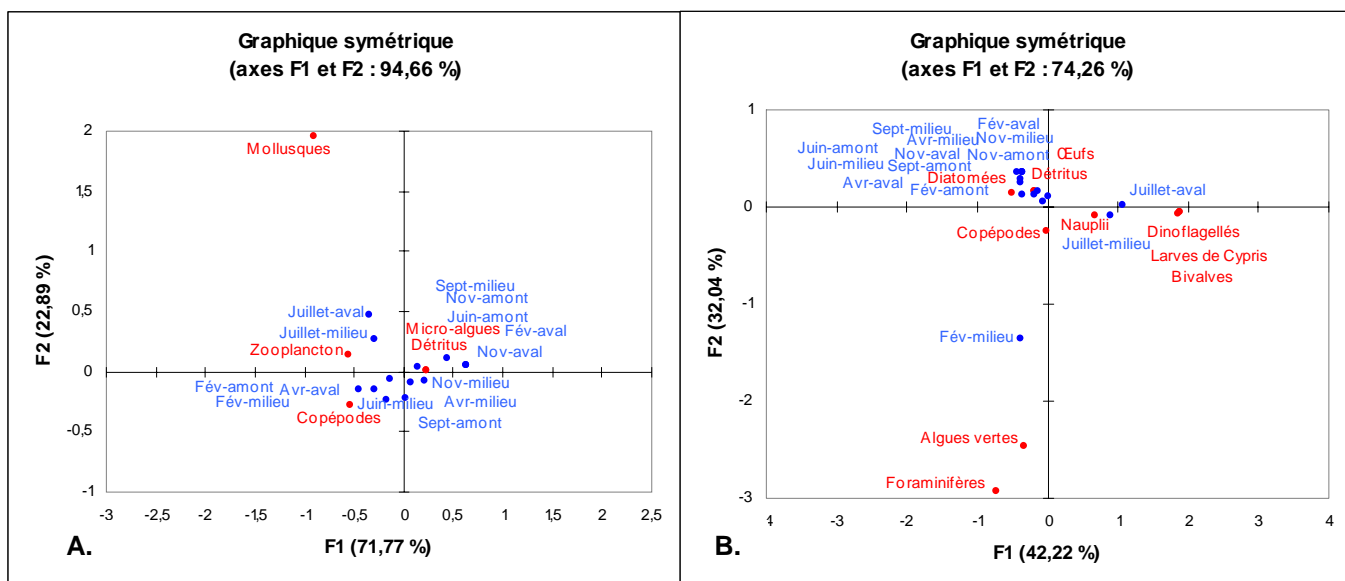


Figure 15. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant différents mois et zones de l'estuaire (en bleu), pour les items identifiés (en rouge) dans le bol alimentaire du mullet, *Liza ramada*. A gauche les items ont été regroupés en catégories (A.), à droite les différents taxons préférentiels et secondaires identifiés ont été représentés (B.). Zooplancton = autre que les Copépodes.

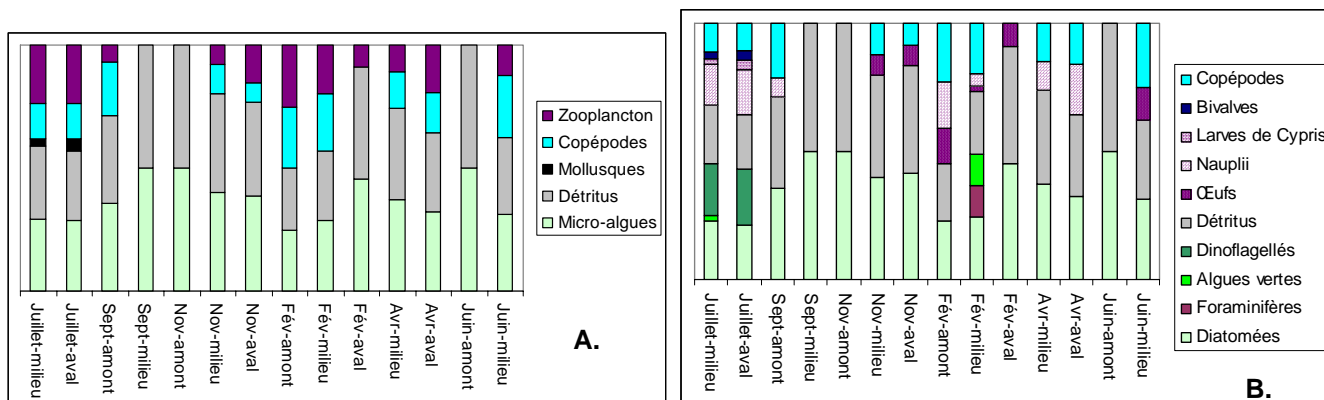


Figure 16. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire du mullet, *Liza ramada*, par zone étudiée pour les différents mois, basée sur l'indice d'occurrence. Zooplancton = zooplancton divers, autre que Copépodes.

Quels que soient le mois et la station considérés, le régime alimentaire du mullet est caractérisé par des micro-algues (diatomées benthiques et/ou planctoniques), du métazooplancton¹ (larves de crustacés et œufs indéterminés), des copépodes et des détritiques organiques (Figure 16). Une certaine constance spatio-temporelle de la composition du régime alimentaire est observée chez cette espèce.

4.4.1.1.3 Effet taille

Afin de tester une éventuelle variabilité alimentaire en liaison avec la taille du prédateur, les mullets ont été regroupés par classes de taille régulières de 100 mm (Figure 17). En considérant les différentes catégories composant leur régime alimentaire, quelle que soit la classe de taille considérée, les micro-algues et détritiques dominent (FO > 50%). Le zooplancton et les copépodes représentent toujours des proies secondaires. Aucun effet taille ne se dessine chez cette espèce.

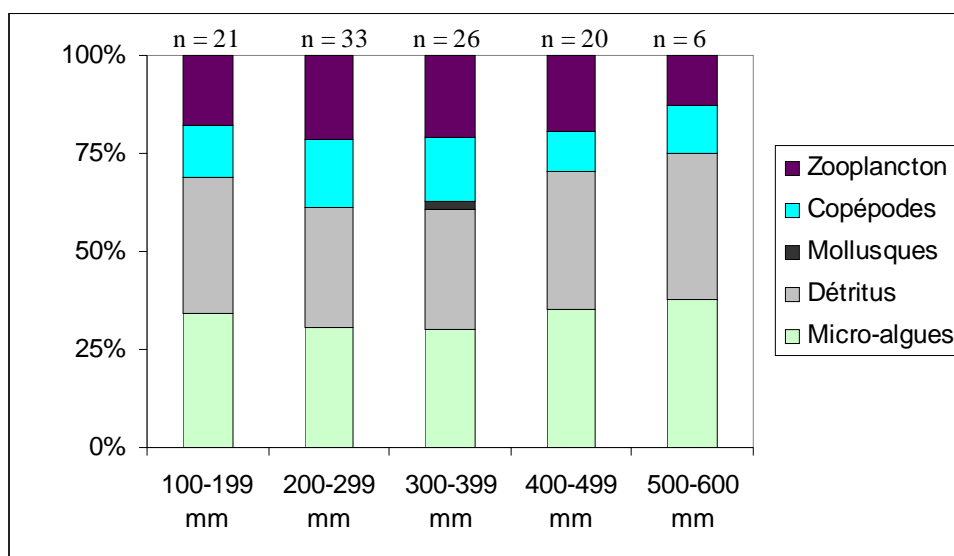
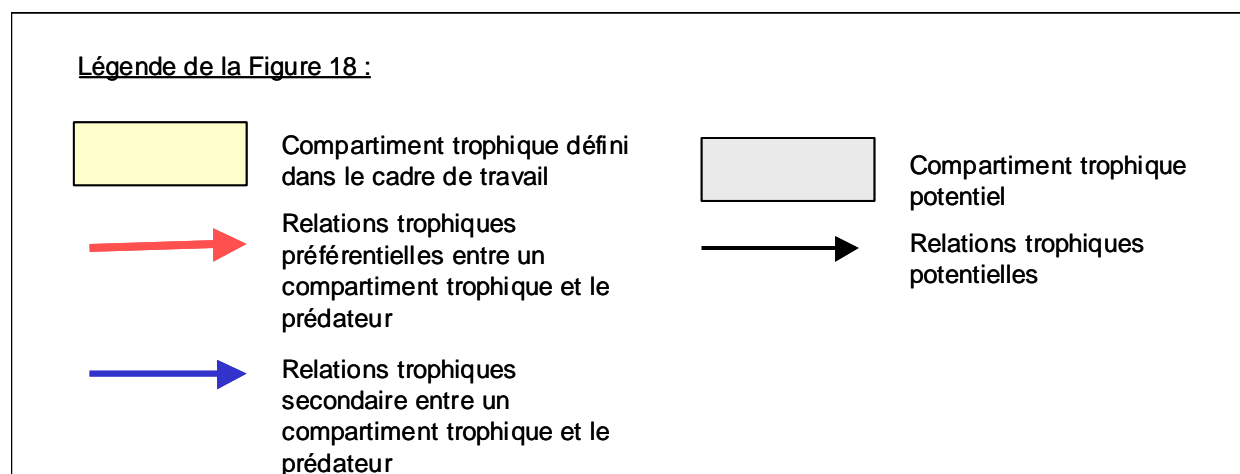


Figure 17. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du mullet, *Liza ramada*, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. n = nombre d'estomacs pleins examinés. Zooplancton = zooplancton autre que Copépodes.

¹ Métazooplancton : métazoaires planctoniques

4.4.1.1.4 Synthèse des résultats

La Figure 18 permet de synthétiser l'ensemble des résultats d'écologie alimentaire acquis sur le mulot porc dans le cadre de ce travail. En effet, elle représente l'importance des différentes relations trophiques établies dans l'espace et dans le temps. Le régime alimentaire des mulots porcs, présents en juin 2004 dans la zone aval de l'estuaire, a été extrapolé. De plus, ces résultats nous ont permis de caractériser globalement le comportement alimentaire de ce poisson ainsi que son niveau trophique et son appartenance à une guildes trophique, définie à partir de la classification d'Elliott & Dewailly (1995). Un complément bibliographique, apporté par l'étude du CTGREF (1979) dans l'estuaire de la Gironde, concernant le régime alimentaire des mulots porcs de tailles inférieures à celles échantillonnées dans cette étude a été ajouté.





MULET PORC, *Liza ramada*

Comportement alimentaire : zooplanctonophage à bentholimnivore

Niveau trophique : Consommateur primaire à secondaire / détritivore

Guide trophique (Elliott & Dewailly 1995) : **OV = poisson Omnivore**

Tailles :
110 - 560 mm

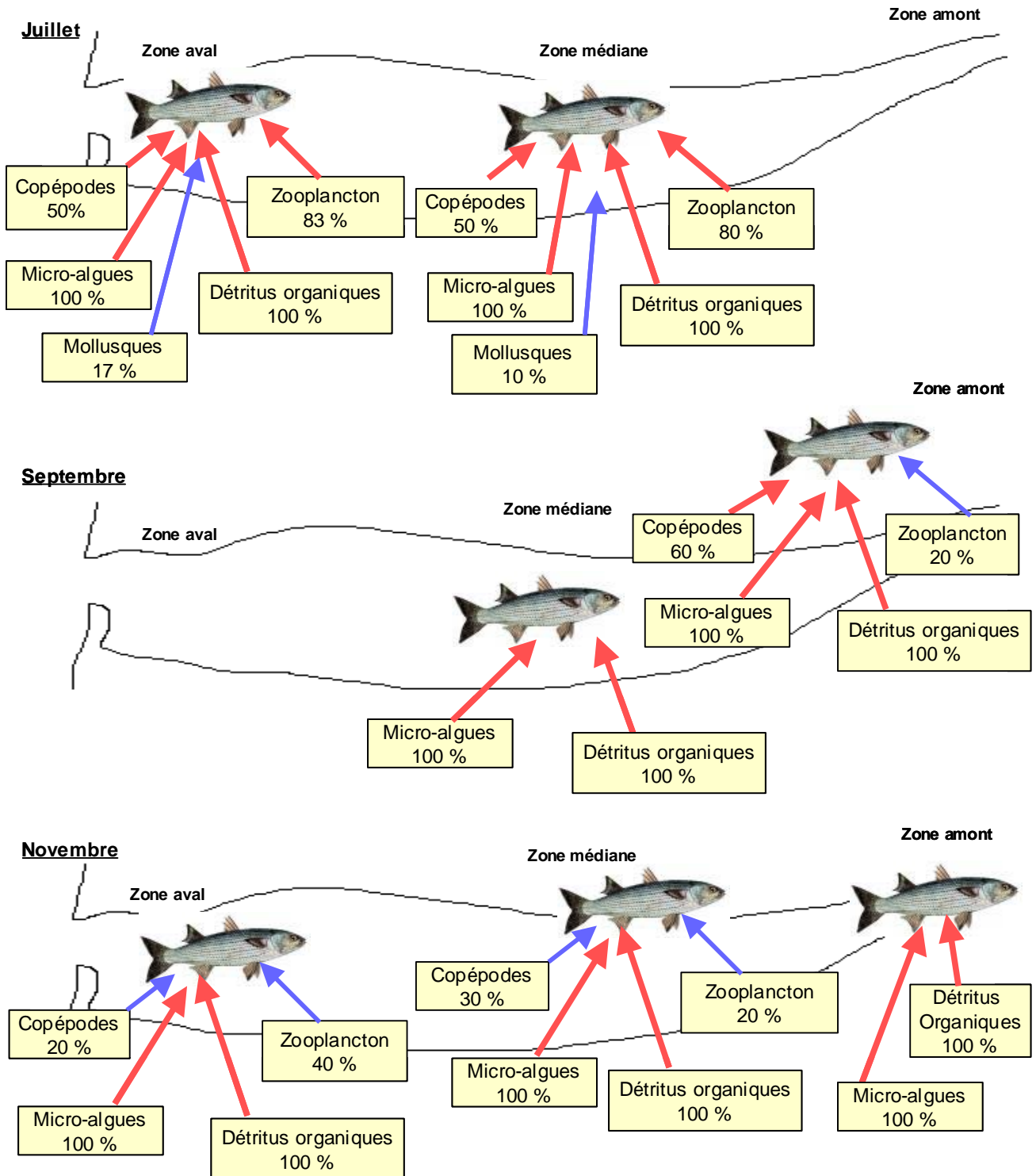


Figure 18. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le mullet, *Liza ramada*, dans l'estuaire de la Gironde. Zooplancton = zooplancton autre que « copépodes ». Données en % d'occurrence.

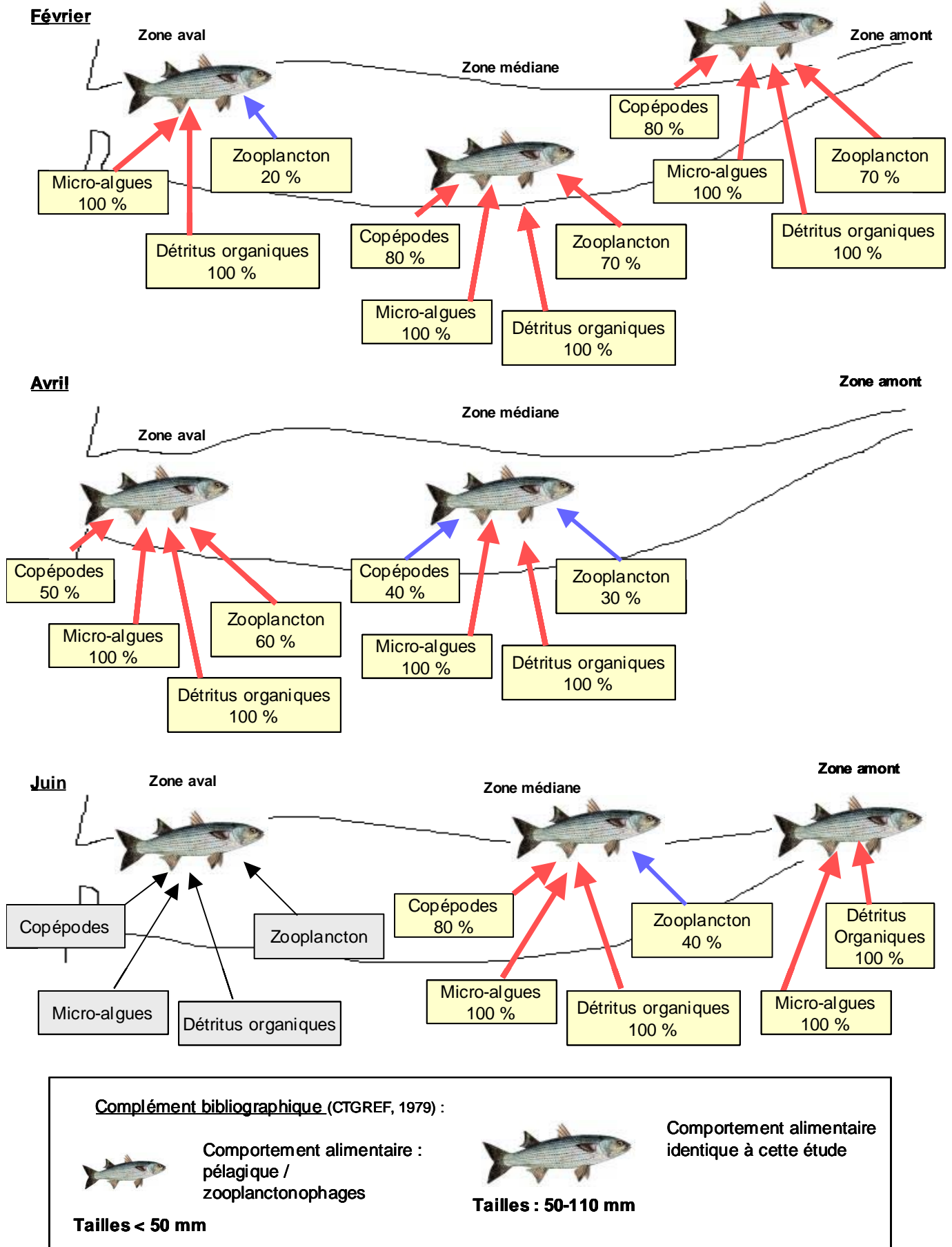


Figure 18. Suite

4.4.1.2 Discussion

Pour le mullet, ce type d'alimentation, essentiellement composé de micro-algues (phytobenthos, phytoplancton), de métazooplancton (copépodes, larves de crustacés...) et de détritiques organiques, avait déjà été observé dans l'estuaire de la Gironde (CTGREF, 1979) ainsi que dans d'autres milieux saumâtres (Almeida, 2003; Almeida *et al.*, 1993; Laffaille *et al.*, 2002) pour des individus de même taille (supérieure à 100 mm). Selon certains auteurs, ce régime alimentaire serait plus lié à leur appareil filtreur bucco-pharyngien, qui leur permet de sélectionner des proies de tailles microscopiques, qu'à une capacité de sélection active (Almeida *et al.*, 1993; Laffaille, 2000; Thomson, 1954).

Les grands individus de *Liza ramada*, espèce considérée comme démersale, présentent donc un comportement alimentaire benthophage et limnivore en broutant le sédiment superficiel au début de la marée montante comme c'est le cas chez de nombreuses autres espèces de mulets (ex. de Sylva & Wijeyaratne, 1977; Odum, 1970).

Les indices de vacuité chez ce poisson sont faibles (maximum de 27% en hiver) par rapport à ce qui a été trouvé dans l'étude menée par le CTGREF (1979) où les valeurs de cet indice sont comprises entre 44% en hiver et 68% en automne. Deux hypothèses peuvent être émises. Un effet taille peut être responsable de telles différences. Dans ce travail aucun individu n'avait une taille inférieure à 100 mm, contrairement à l'étude du CTGREF. Un effet marée : les mulets examinés proviennent tous d'échantillons récoltés pendant le flot mais aucune précision n'est fournie dans l'étude du CTGREF (1979). Or, Laffaille (2000) et Almeida *et al.* (1993) ont mis en évidence une alimentation plus intensive à marée haute pour les mêmes classes de taille que notre étude. Même si cette deuxième hypothèse semble la plus probable, elle reste à vérifier.

Les mulets porcs ont une activité alimentaire minimale en hiver. Un constat similaire a été fait par d'autres auteurs (Albertini-Berhaut, 1973; Almeida, 2003; Almeida *et al.*, 1993; Faouzi, 1938; Le Dantec, 1955). Cette activité alimentaire reste tout de même très importante avec un taux de vacuité n'excédant pas les 30%. Cette baisse d'activité alimentaire peut tout de même s'expliquer par une plus faible production à cette période de l'année.

Une faible variabilité spatio-temporelle de l'alimentation a été observée. Almeida *et al.* (1993) ont montré que le régime alimentaire des mulets dans l'estuaire du Tage incluait différents groupes de micro-algues. D'après ces auteurs, les variations alimentaires mensuelles

et spatiales observées résultaient de fluctuations de ces populations de micro-algues. N'ayant pas identifiés, dans cette étude, les différents groupes de micro-algues composant le régime alimentaire, nous n'avons pas pu tester cette variabilité et elle reste donc à démontrer pour ce système estuarien.

Dans la gamme de taille analysée, aucun effet taille n'a été démontré. D'après le CTEGREF (1979), les très petits mulets de l'estuaire de la Gironde se nourrissent presque exclusivement d'items zooplanctoniques. Ce n'est qu'à partir de 50 mm que les jeunes mulets acquièrent un comportement alimentaire benthique, consommant une forte proportion de micro-algues benthiques et de détritus. Ils gardent cependant, pour partie, un comportement planctonophage en consommant du phyto et du zooplancton.

Plus que tous les autres téléostéens des estuaires des régions tempérées, les mulets contribuent probablement de façon significative au fonctionnement de ces systèmes parce qu'ils utilisent directement la production primaire et les détritus organiques (Laffaille *et al.*, 1998; Laffaille *et al.*, 2002; Odum, 1970). Par ailleurs, de part leurs capacités physiologiques, ils sont capables de réaliser de grands déplacements, participant aux flux d'énergie dans l'ensemble du système estuarien mais également avec les systèmes adjacents.

4.4.2 Le sprat, *Sprattus sprattus*

Le sprat, *Sprattus sprattus*, est un poisson pélagique euryhalin d'origine marine, pénétrant dans les estuaires à certains moments de son cycle vital. Dans l'estuaire de la Gironde, toutes les éco-phases sont rencontrées (Mauvais & Guillaud, 1994). Pendant cette étude, il a été échantillonné en été et en automne principalement dans les zones méso- et polyhaline pour les juvéniles, uniquement dans la zone polyhaline pour les adultes (cf. Chapitre 3).

La plupart des études portant sur le régime alimentaire du sprat concerne le milieu marin, essentiellement la Mer Baltique pour les stades juvéniles et adultes (ex. Arrhenius, 1996; Cardinale *et al.*, 2003; Casini *et al.*, 2004). Quant aux rares études portant sur l'écologie trophique du sprat en milieu estuarien, elles sont restreintes au Nord de l'Europe et se limitent aux stades larvaires et juvéniles (Maes & Ollevier, 2002; Thiel *et al.*, 1996; van Khanh *et al.*, 1974). Ce travail de thèse a donc défini l'écologie alimentaire de ce poisson dans l'estuaire de la Gironde. Il caractérise le régime alimentaire de l'adulte et des juvéniles en milieu estuarien et compare ces résultats avec ceux des autres études.

4.4.2.1 Résultats

4.4.2.1.1 Régime alimentaire général

72 estomacs de sprats ont été échantillonnés. 9% des estomacs examinés étaient vides. Les poissons analysés avaient des tailles comprises entre 46 et 133 mm, ce qui correspond à des stades juvéniles (0+) et adultes (1+). Leur régime alimentaire est caractérisé par quatre grandes catégories : -zooplancton (métazooplancton autres que copépodes), - copépodes, - crabes et - débris végétaux, et 10 taxons (Figure 19). Le zooplancton, essentiellement représenté par les larves nauplii (FO = 69%), les larves de cypris (FO = 55%) et les larves de mollusques (FO = 45%), et les copépodes du genre *Acartia* (FO = 43%) sont les items les plus fréquents. Globalement, les larves de crustacés seraient les proies préférentielles du sprat (FO > 50%).

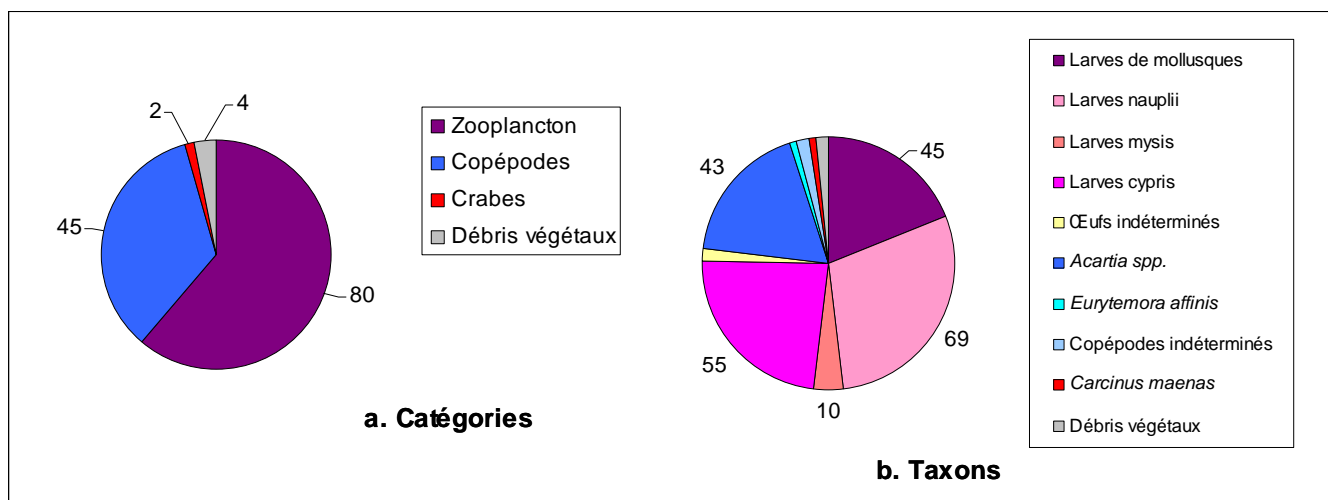


Figure 19. Fréquences d'occurrence (FO) en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire du sprat, *Sprattus sprattus*. Zooplancton = zooplancton autre que les Copépodes.

4.4.2.1.2 Variabilité spatio-temporelle

Pendant notre période d'échantillonnage, dans l'estuaire de la Gironde les sprats ont été capturés de juillet à novembre 2003 et d'avril à juin 2004 (Chapitre 3). Les individus de novembre 2003, avril 2004 (nombre insuffisant d'individus avec des estomacs pleins) et juin 2004 (présents uniquement dans la zone aval, échantillons non conservés ; cf. partie méthodologie) n'ont pas pu être retenus pour étudier la variabilité spatio-temporelle des relations trophiques. Ainsi, l'analyse de la variabilité du régime alimentaire de cette espèce dans l'espace et dans le temps est limitée.

Tableau 10. Evolution temporelle (en gras) et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des sprats, *Sprattus sprattus*, récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire.

	Tailles (mm)	Tailles moyennes (mm)	Nombre estomacs	% Vacuité	Nombre catégories	Nombre de taxons
JUILLET						
Juillet-aval	46-133	70	35	8	4	9
SEPTEMBRE						
Septembre-aval	60-115	92	23	13	2	4
Septembre-médiane	60-115	75	5	0	2	4

Sur les 72 sprats examinés, 35 ont été récoltés en juillet dans la zone aval et 28 en septembre, 23 récoltés dans la zone aval et 5 dans la zone médiane (Tableau 9). Le taux de

vacuité est relativement faible en juillet, plus important en septembre. Quel que soit le mois considéré, le spectre trophique du sprat est très ciblé. Il est composé par 4 catégories de proies comprenant 9 taxons en juillet et 2 catégories de proies incluant 6 taxons en septembre (Tableau 10).

Des Analyses Factorielles des Correspondances ont été réalisées afin d'évaluer la variabilité spatio-temporelle du régime alimentaire du sprat (Figure 20).

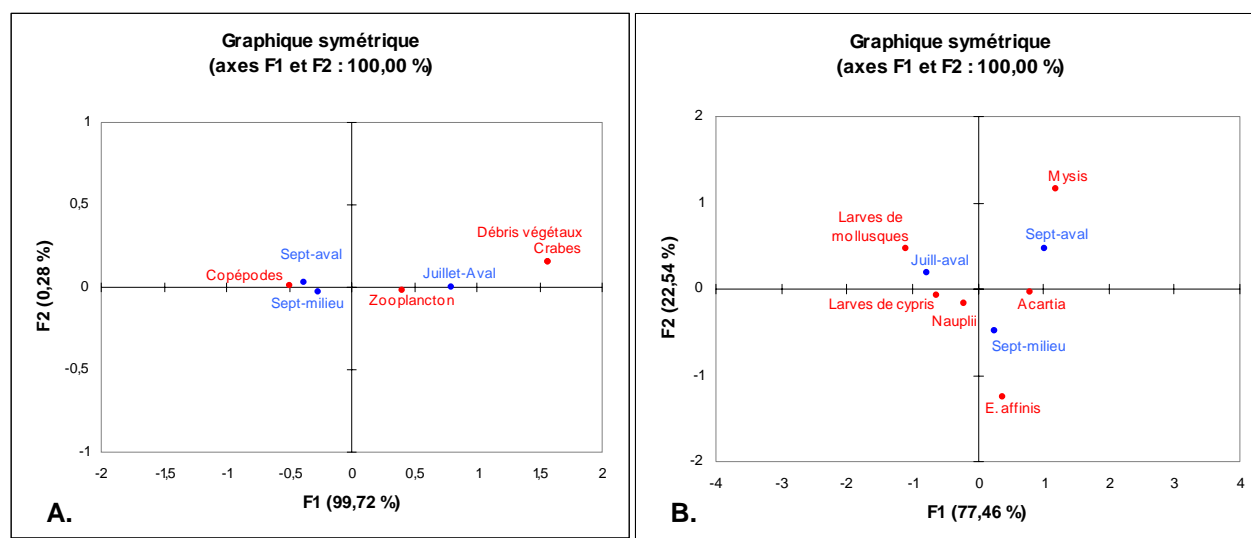


Figure 20. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant deux mois (juillet et septembre 2003 en bleu) pour les zones aval et médiane (« milieu ») de l'estuaire, pour les items identifiés (en rouge) dans le bol alimentaire du sprat, *Sprattus sprattus*. A gauche les items ont été regroupés en catégories, à droite les différents taxons préférentiels et secondaires identifiés ont été représentés. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

Dans l'AFC (Figure 20.A.), les crabes, débris végétaux et copépodes sont les catégories responsables de l'inertie (égale à 100% pour l'axe 1 et 2). Cependant, crabes et débris végétaux sont rares dans les régimes adoptés par les sprats ($FO < 10\%$; Figure 21.A.) et ne sont donc pas représentatifs du régime alimentaire. Les copépodes sont à l'origine de la variabilité alimentaire dans le temps. Ils discriminent le bol alimentaire des sprats du mois de septembre des zones aval et médiane. Le zooplancton est la catégorie la plus proche de l'origine caractérisant globalement le régime alimentaire du sprat. C'est pour les deux mois étudiés, la catégorie de proies préférentielle du sprat ($FO > 50\%$).

Au niveau taxonomique, des variations temporelles des items zooplanctoniques sont observables dans les régimes des sprats (Figure 21.B.). Dans l'AFC (Figure 20.B.), les larves mysis discriminent le bol alimentaire des sprats de septembre, présents dans la zone aval et le

copépode *Eurytemora affinis* caractérise celui de la zone médiane. Globalement, au niveau taxonomique le genre *Acartia* caractérise le régime alimentaire du mois de septembre. Les larves de cypris, nauplii et de mollusques discriminent le régime alimentaire du sprat en juillet.

Dans les deux AFC, seule une variabilité alimentaire en fonction du temps se dessine chez ce poisson, l'axe 1 séparant les mois de juillet et septembre.

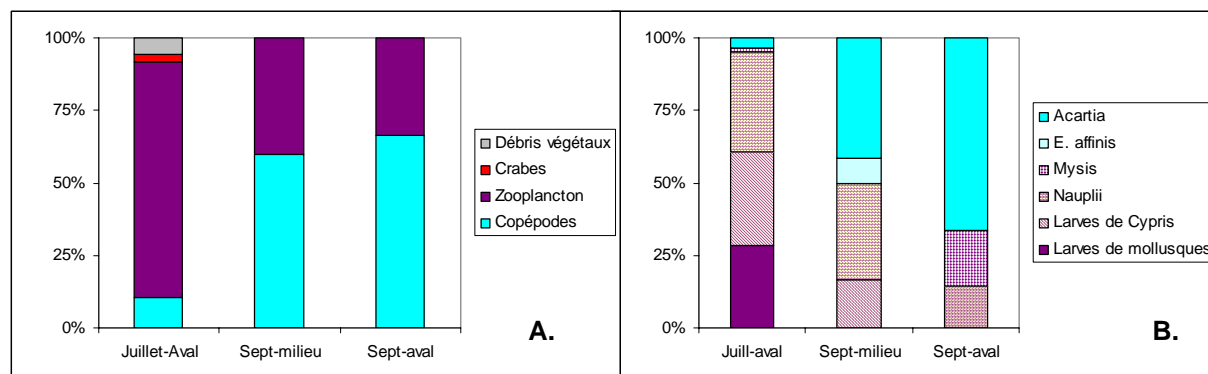


Figure 21. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire du sprat, *Sprattus sprattus*, par zone étudiée pour les différents mois, basée sur l'indice d'occurrence. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

4.4.2.1.3 Effet taille

Comme nous l'avons vu dans le chapitre 4, on assiste à une croissance progressive des sprats de juillet à septembre, avec des tailles moyennes respectives de 70 mm et de 89 mm (Tableau 10). La majeure partie d'entre eux sont des juvéniles, appartenant au groupe 0+.

Afin de tester une éventuelle variabilité alimentaire en fonction de la taille des sprats, ils ont été regroupés par classes de 20 mm de taille (Figure 22). Pour dissocier l'effet taille de la variabilité temporelle mise en évidence précédemment, les échantillons de juillet et de septembre ont été séparés.

Aucune variabilité n'est observée entre les classes de tailles T1 et T2 de juillet, le zooplancton représentant la catégorie préférentielle. Même constat entre les classes de tailles T2, T3 et T4 de septembre, où ce sont alors les copépodes qui représentent la catégorie préférentielle. En comparant les sprats de juillet et de septembre, appartenant à la même classe

de taille T2, le changement alimentaire temporel est bien visible. Il existe bien une variabilité alimentaire liée au mois considéré mais non à un effet taille.

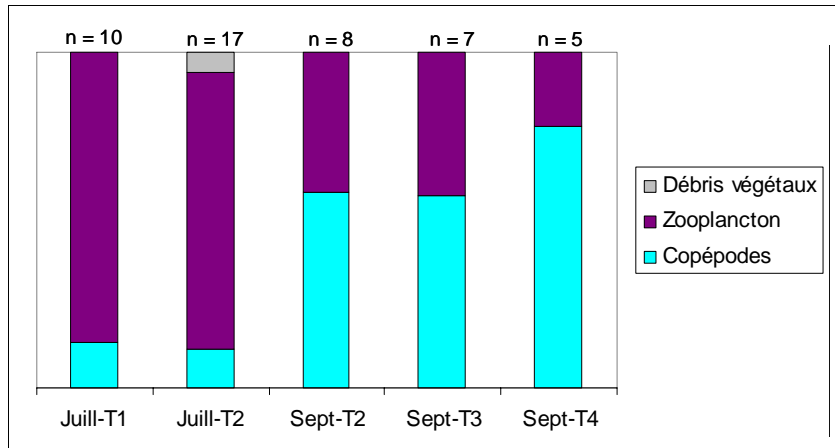
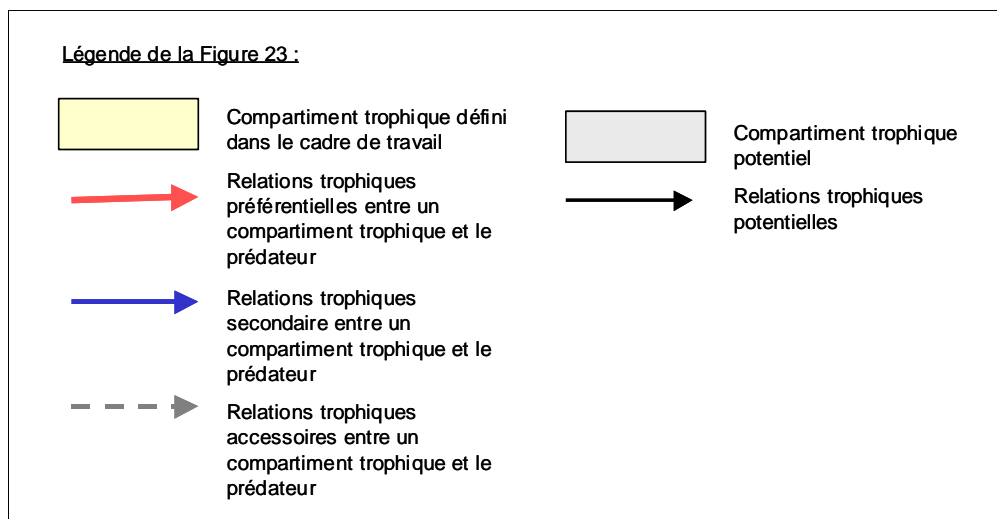


Figure 22. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du sprat, *Sprattus sprattus*, en juillet et en septembre par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. $40\text{mm} \leq T1 < 60\text{mm}$; $60\text{mm} \leq T2 < 80\text{mm}$; $80\text{mm} \leq T3 < 100\text{mm}$; $100\text{mm} \leq T4 < 130\text{mm}$; n = nombre d'estomacs pleins examinés. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

4.4.2.1.4 Synthèse des résultats

La Figure 23 permet de synthétiser l'ensemble des résultats d'écologie alimentaire acquis sur le sprat dans le cadre de ce travail. En effet, elle représente l'importance des différentes relations trophiques établies dans l'espace et dans le temps. Les régimes alimentaires des sprats présents en novembre 2003 et en avril 2004 dans la zone aval de l'estuaire et en juin 2004 dans les zones aval et médiane, ont été extrapolés. De plus, ces résultats nous ont permis de caractériser globalement le comportement alimentaire de ce poisson ainsi que son niveau trophique et son appartenance à une guildes trophique, définie à partir de la classification d'Elliott & Dewailly (1995).





SPRAT, *Sprattus sprattus*

Comportement alimentaire : zooplanctonophage

Niveau trophique : Consommateur secondaire

Guilde trophique (Elliott & Dewailly, 1995) : PS = mangeur de plancton

Tailles :
46 - 133 mm

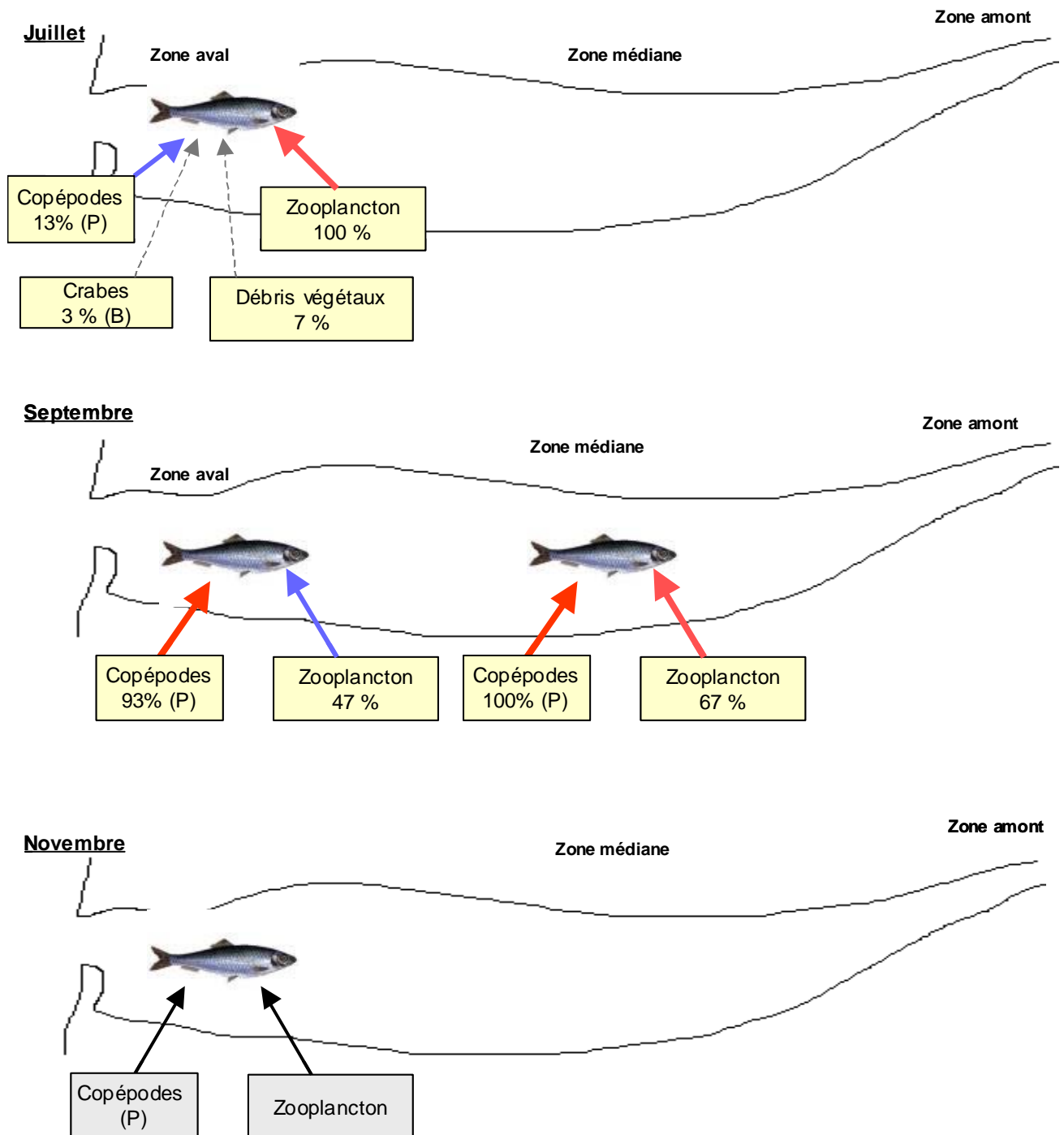


Figure 23. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le sprat, *Sprattus sprattus*, dans l'estuaire de la Gironde. Zooplancton = zooplancton autre que « copépodes ». Données en % d'occurrence. P = pélagique, B = benthique.

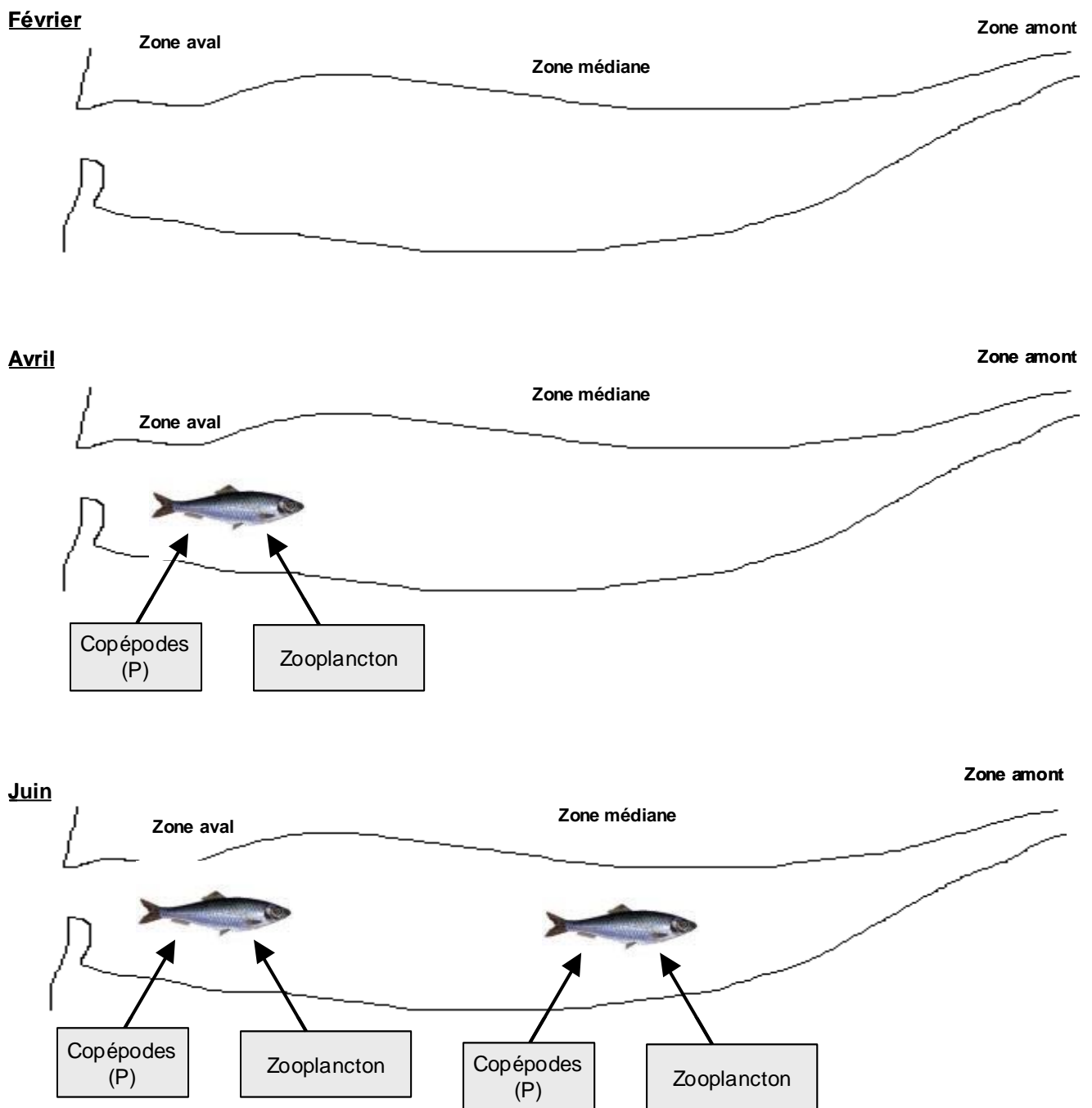


Figure 23. Suite

4.4.2.2 Discussion

Dans l'estuaire de la Gironde, les sprats analysés, représentés par des juvéniles et quelques adultes sont zooplanctonophages. Ils se nourrissent de mézozooplancton divers et de copépodes. Cette observation est en accord avec d'autres études portant sur cette espèce en milieu estuarien et en milieu marin (cf. Arrhenius & Hansson, 1993; Casini *et al.*, 2004; Maes *et al.*, 2005; Rudstam *et al.*, 1992; Ticina *et al.*, 2000; van Khanh *et al.*, 1974). Le crabe, trouvé dans un des estomacs analysés, a probablement été ingéré accidentellement pendant la pêche. La présence de débris végétaux reflète plus un « bruit de fond » de l'estuaire qu'un comportement alimentaire. De plus, il est difficile d'apprécier, s'ils ont un réel rôle énergétique.

Les proies préférentielles identifiées dans les contenus stomacaux des sprats de l'estuaire de la Gironde sont les larves de crustacés (nauplii, cypris), les larves de mollusques et des copépodes calanoïdes (*Acartia* spp.). Les études portant sur le régime alimentaire des sprats en milieu estuarien sont toutes localisées dans le Nord de l'Europe, dans des estuaires allemands, dans l'estuaire de Schelde en Belgique et dans l'estuaire de Medway en Angleterre (Maes & Ollevier, 2002; Thiel *et al.*, 1996; van Khanh *et al.*, 1974). Dans ces derniers cas, les copépodes calanoïdes *Acartia* spp. et *Eurytemora affinis* dominent le bol alimentaire des stades étudiés (larves et juvéniles).

En Mer Baltique, les sprats, juvéniles et adultes, se nourrissent de copépodes calanoïdes mais également de cladocères (Arrhenius, 1996; Casini *et al.*, 2004; Mehner & Heerkloss, 1994; Mollmann *et al.*, 2004; Mollmann & Koster, 1999; Rudstam *et al.*, 1992; Szypula, 1985).

En Mer Adriatique, le spectre trophique (adultes uniquement) est beaucoup plus diversifié (Ticina *et al.*, 2000). Les items les plus importants sont les larves et adultes de copépodes et les larves de décapodes. Des cladocères, mysidacés, appendiculaires, isopodes, larves de bivalves et œufs de poissons ont également été trouvés.

Une variabilité des proies zooplanctoniques consommées semble se dessiner en fonction des milieux étudiés (estuarien/marin) mais également en fonction de leur position géographique (latitudinale).

Dans l'estuaire de la Gironde, une variabilité temporelle des proies consommées a été mise en évidence. Elle a également été étudiée et mise en évidence en Mer Baltique (Casini *et al.*, 2004; Mollmann & Koster, 1999). D'après Mollmann *et al.*, (2004) elle s'expliquerait par une variabilité de l'occurrence des espèces de zooplancton. Le niveau de vacuité plus important en septembre reflèterait une diminution des abondances zooplanctoniques et une augmentation de la compétition (Mollmann *et al.*, 2004).

Aucune variabilité alimentaire liée à la taille des individus n'a été mise en évidence dans cette étude. Pourtant, Arrhenius (1996) et Casini *et al.* (2004) démontrent en Mer Baltique, une variabilité des préférences alimentaires avec la taille des sprats (même gamme de taille que celle étudiée dans la Gironde) ainsi qu'une augmentation de la taille relative des proies et du spectre alimentaire parallèlement à la croissance des sprats. Les milieux estuariens sont paucispécifiques. Par contre, les abondances peuvent y être très importantes expliquant que les sprats s'alimenteraient à partir des proies dominantes.

Casini *et al.* (2004) ajoutent que la sélectivité n'est pas un processus absolu mais est relatif à l'abondance des proies dans le milieu et à la profitabilité de la proie (taille, visibilité de la proie et temps de réaction). Ainsi, de nombreux auteurs s'accordent à dire que les sprats sont des poissons sélectifs qui peuvent avoir un impact majeur sur la structure de la communauté zooplanctonique (Brooks & Dodson, 1965; Casini *et al.*, 2004; Rudstam *et al.*, 1994; Rudstam *et al.*, 1992). Maes *et al.* (2005) ont mis en évidence dans l'estuaire de Schelde en Belgique un contrôle « top-down » des sprats sur la communauté zooplanctonique estuarienne et notamment sur les populations de copépodes estuariens. Une diminution de leur abondance, associée à une pression de compétition trop forte sur ce maillon trophique, pourrait expliquer le départ du sprat de l'estuaire de la Gironde.

En effet, Mollmann *et al.* (2005) étudiant le recouvrement des niches du sprat et du hareng ont démontré que la condition du hareng résultait de l'environnement alimentaire et de l'augmentation de la compétition alors que la condition du sprat apparaissait être déterminée en premier par la compétition inter-spécifique. Le départ de l'estuaire pourrait donc être une réponse afin d'éviter cette dernière, dans un but d'optimisation bioénergétique.

4.4.3 L'anchois commun, *Engraulis encrasicolus*

Comme nous l'avons vu dans le Chapitre 3, l'anchois, *Engraulis encrasicolus*, est un poisson pélagique euryhalin d'origine marine. Il effectue des migrations saisonnières dans les estuaires qui jouent principalement le rôle de nourricerie pour les larves et les juvéniles. L'estuaire externe de la Gironde représente une zone de reproduction pour une certaine population d'anchois (Motos *et al.*, 1996). Pendant cette étude, des juvéniles et des adultes ont été échantillonnés. La majorité des juvéniles a été capturée en été, dans l'ensemble de la zone d'étude, et en automne, dans les zones méso- et polyhaline. Pendant cette même période, quelques adultes ont été capturés dans la zone polyhaline.

L'écologie alimentaire de cette espèce n'a encore jamais été décrite en milieu estuarien. Ce travail de thèse apporte donc les premiers résultats à comparer avec ceux d'autres études trophiques réalisées en milieu marin (ex. Plounevez & Champalbert, 1999; Tudela & Palomera, 1997).

4.4.3.1 Résultats

4.4.3.1.1 Régime alimentaire général

Les anchois récoltés mesuraient entre 38 et 121 mm, ce qui correspond à des stades juvéniles et adultes. 73 estomacs ont été examinés. Parmi eux, 13% étaient vides. Quatre grandes catégories de proies ont été identifiées : - métazooplancton divers, - copépodes, - mysidacés et - débris végétaux comprenant 14 taxons (Figure 24). Ce poisson semble axer préférentiellement sa nutrition sur un petit pool de proies représentés par les copépodes (*Acartia* spp., *Eurytemora affinis*) et les mysidacés (*Mesopodopsis slabberi*, *Neomysis integer*, *Schistomysis* sp.) avec des occurrences respectives de 66% et 54%. Le genre *Acartia* spp. (FO = 42%) et l'espèce *M. slabberi* (FO = 36%) sont les deux proies les plus fréquentes.

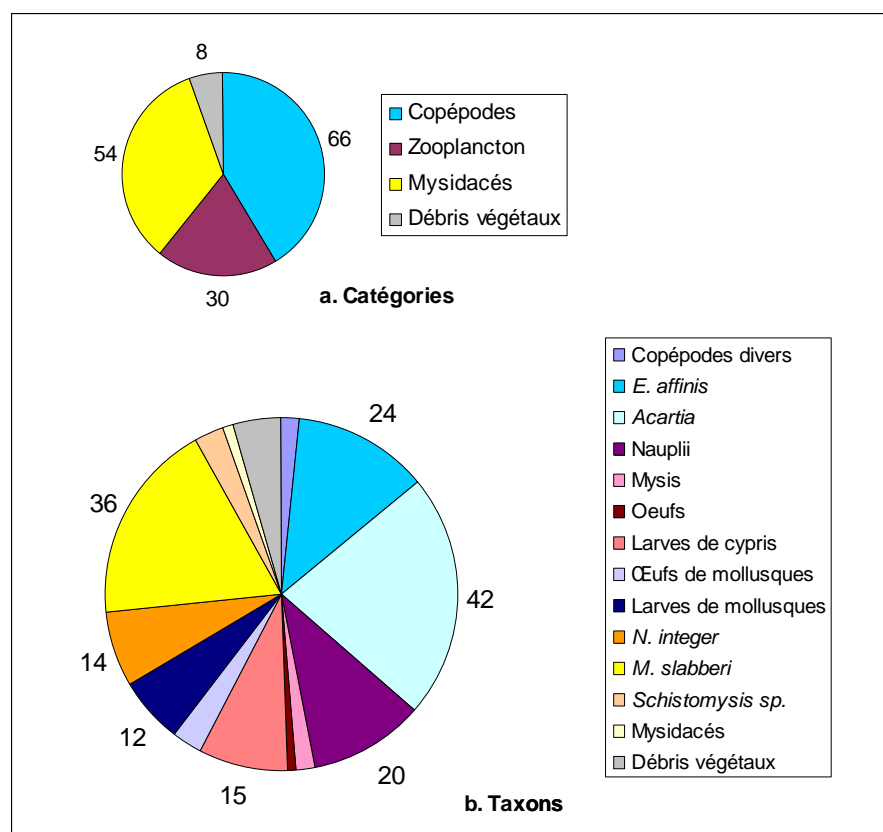


Figure 24. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire de l'anchois, *Engraulis encrasicolus*. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

4.4.3.1.2 Variabilité spatio-temporelle

L'anchois a été récolté de juillet à novembre 2003. Après un séjour hivernal en mer, il réapparaît dans la zone aval de l'estuaire en avril et juin 2004. En raison des faibles abondances en avril (3 individus) et du problème de pêche en juin 2004, ces échantillons n'ont pas été analysés pour l'étude de la variabilité spatio-temporelle.

Sur les 70 anchois examinés, 32 ont été récoltés en juillet, 19 en septembre et 19 en novembre (Tableau 11). Le spectre trophique est le plus large en juillet, représenté par 4 catégories comprenant 10 taxons. Le taux de vacuité diminue en novembre, passant de 16% en juillet et septembre, à 5% en novembre.

Les anchois présents en juillet se répartissent dans les trois zones d'étude. En septembre et novembre, ils ont également été pêchés dans les différentes zones mais en

quantité très faible dans les stations « amont » constituant la limite de ses possibilités de colonisation (Tableau 11).

Tableau 11. Evolution temporelle (en gras) et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes en mm des anchois, *Engraulis engrasicolus*, récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire.

	Tailles (mm)	Tailles moyennes (mm)	Nbre estomacs	% Vacuité	Nbre catégories	Nbre de taxons
JUILLET	38-110	70	32	16	4	10
Juillet-aval	44-101	69	5	0	4	8
Juillet-médiane	38-127	74	17	18	3	7
Juillet-amont	54-71	62	10	20	2	2
SEPTEMBRE	40-121	70	19	16	3	5
Septembre-aval	60-121	80	10	30	3	4
Septembre-médiane	45-77	62	8	0	3	4
Septembre-amont	40		1			
NOVEMBRE	20-119	65	19	5	3	5
Novembre-aval	20-119	71	13	8	3	3
Novembre-médiane	42-62	49	5	0	2	5
Novembre-amont	53		1			

Dans l'AFC considérant les catégories de proies composant le bol alimentaire de ce poisson, une tendance temporelle et spatiale se dessine. Les anchois échantillonnés en juillet dans la zone amont se détachent des autres points (Figure 25.A.). Leur régime alimentaire est caractérisé par une forte occurrence de mysidacés (Figure 26.A.). L'axe 1 de l'AFC, expliquant 59,15% de l'inertie, les sépare de ceux de « juillet-zone aval/juillet-zone médiane ». Ces derniers sont discriminés par le zooplancton. Selon ce même axe, le régime alimentaire des anchois de juillet-zone amont présenterait des similitudes avec ceux des mois de septembre et novembre. Toutefois, ces derniers seraient plus discriminés par les copépodes (proximité des points).

Dans l'AFC représentant les taxons (Figure 25.B.), de nombreuses proies sont responsables de l'inertie (égale à 64,78% pour les axes 1 et 2). Le mysidacé *N. integer*, discrimine le régime alimentaire des individus de juillet, présents dans la zone amont ; les mysidacés indéterminés et le copépode *E. affinis*, caractérisent le bol alimentaire des anchois de novembre présents dans les zones médiane et aval ; les œufs indéterminés, les larves nauplii et *Schistomysis* sont les items représentatifs du bol alimentaire des anchois de juillet présents dans la zone aval. Les autres proies forment un nuage de points proche de l'origine. Elles composent le régime alimentaire de l'anchois quel que soit le mois ou la station considéré(e) (Figure 26).

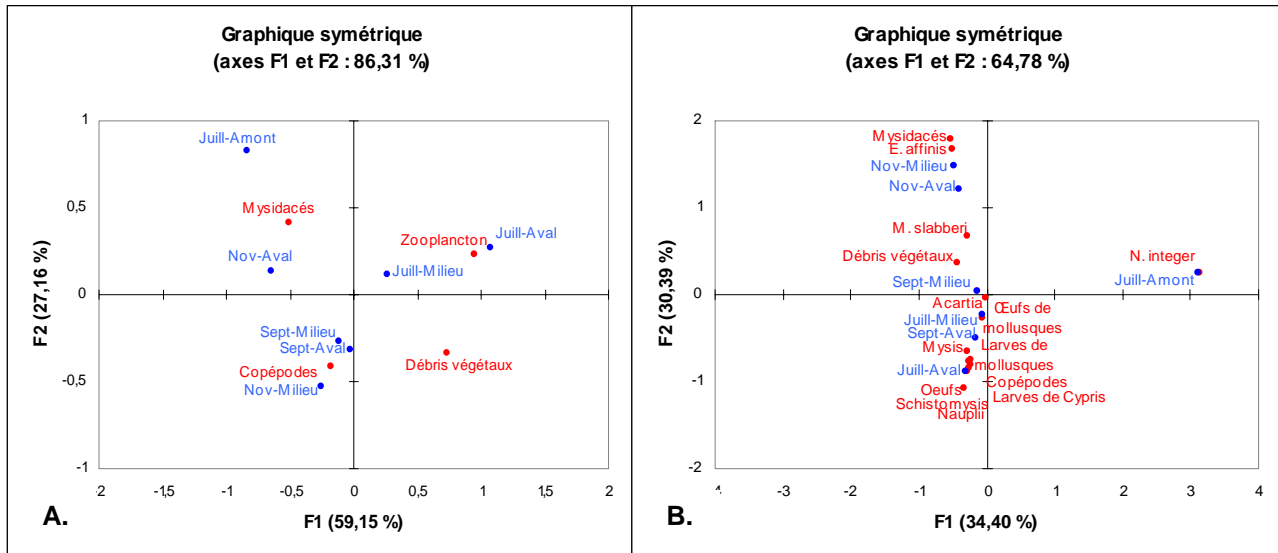


Figure 25. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant trois mois (juillet, septembre et novembre 2003 en bleu) pour les zones aval, médiane (« milieu ») et amont de l'estuaire, pour les items identifiés (en rouge) dans le bol alimentaire de l'anchois, *Engraulis encrasicolus*. A gauche les items ont été regroupés en catégories, à droite les différents taxons identifiés ont été représentés. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

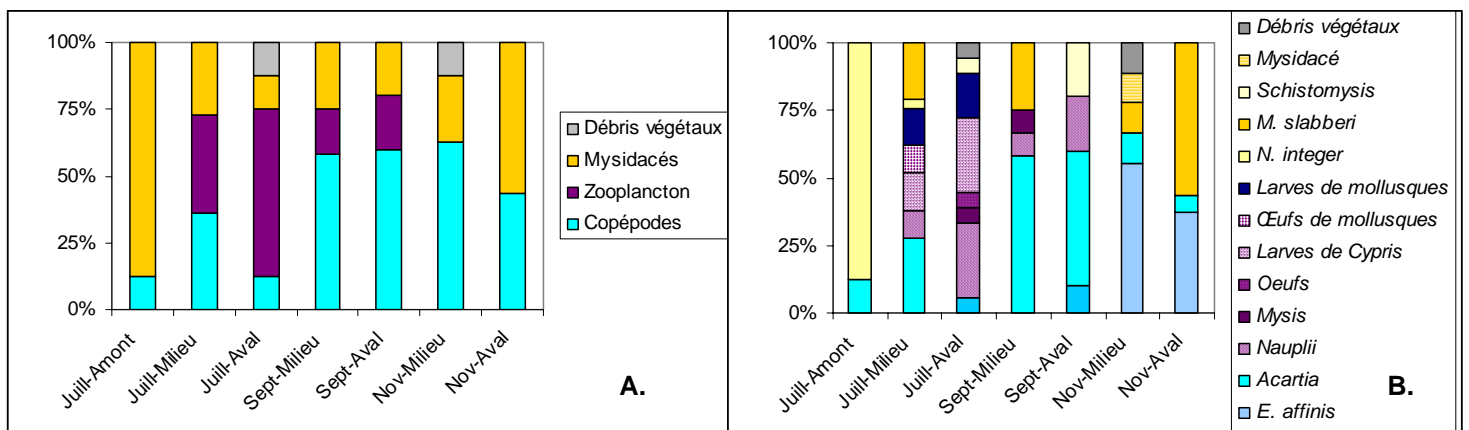


Figure 26. Importance relative de chaque catégorie de proie (a.) et chaque taxon identifié (b.) dans le bol alimentaire de l'anchois, *Engraulis encrasicolus*, par zone étudiée pour les différents mois, basée sur l'indice d'occurrence. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

La variabilité spatiale du régime alimentaire des anchois du mois de juillet entre les zones amont et médiane/aval, mise en évidence par les AFC, peut s'expliquer par l'absence de zooplancton dans les contenus stomacaux de la station la plus amont (Figure 26).

4.4.3.1.3 Effet taille

Afin de tester une éventuelle variabilité du régime alimentaire liée à la taille, les anchois ont été regroupés dans des classes de tailles régulières de 20 mm (Figure 27). Pour

outrepasser les effets « temps » et « espace », les classes de taille ont été formées par mois et les poissons de juillet de la zone amont ont été éliminés de cette analyse (nombre de poissons insuffisant). Quel que soit le mois considéré, aucune variabilité significative de l'importance relative de chaque catégorie de proies en fonction de la taille du prédateur n'est observable. Par contre, pour une même classe de taille, la variabilité temporelle est bien visible avec un changement de catégories de proies préférentielles (Tailles T1 et T2 par exemple).

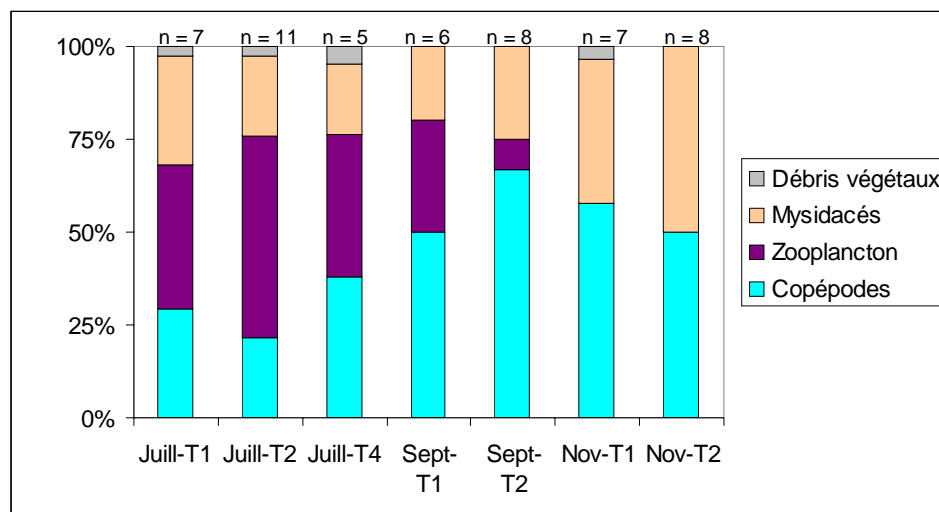



Figure 27. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture de l'anchois, *Engraulis encrasicolus*, par classe de taille pour chaque mois considéré, basée sur l'indice d'occurrence. 40mm \leq T1 < 60mm ; 60mm \leq T2 < 80mm ; 100 mm \leq T4 < 130 mm ; n = nombre d'estomacs pleins examinés. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

4.4.3.1.4 Synthèse des résultats

La Figure 28 permet de synthétiser l'ensemble des résultats d'écologie alimentaire acquis sur l'anchois dans le cadre de ce travail. En effet, elle représente l'importance des différentes relations trophiques établies dans l'espace et dans le temps. Le régime alimentaire des anchois présents en septembre et novembre 2003 dans la zone amont de l'estuaire, a été extrapolé. De plus, ces résultats, nous ont permis de caractériser globalement le comportement alimentaire de ce poisson ainsi que son niveau trophique et son appartenance à une guildes trophique, définie à partir de la classification d'Elliott & Dewailly (1995). Une précision bibliographique, concernant le régime alimentaire des larves d'anchois (Tudela *et al.*, 2002), a été ajoutée.



ANCHOIS, *Engraulis encrasicolus*

Comportement alimentaire : pélagique / carnivore

Niveau trophique : Consommateur secondaire à tertiaire

Guilde trophique (Elliott & Dewailly, 1995) : CS = carnivore, mangeur de plancton et d'invertébrés

Tailles :
38 - 121 mm

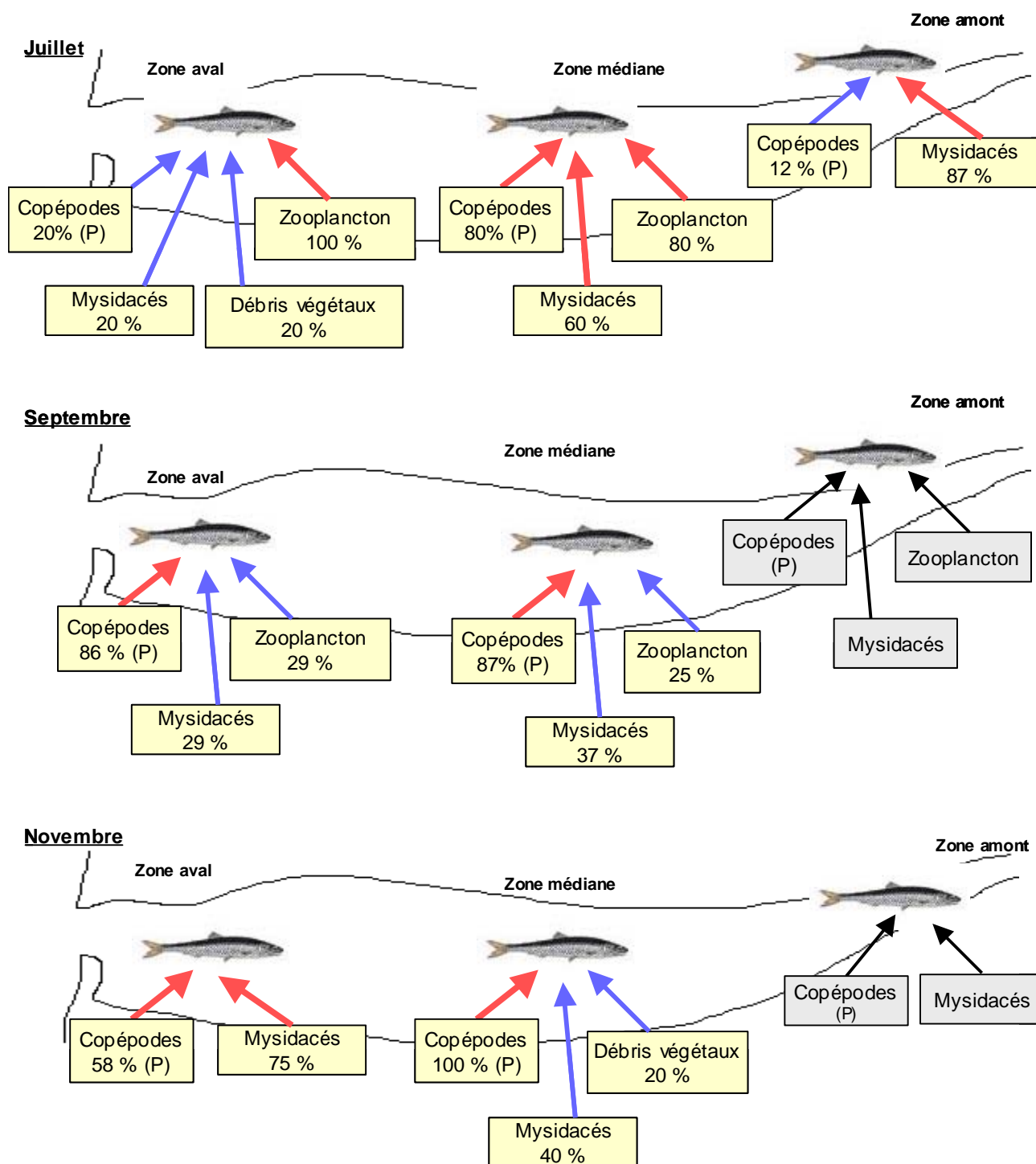


Figure 28. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez l'anchois, *Engraulis encrasicolus*, dans l'estuaire de la Gironde. Zooplancton = zooplancton autre que « copépodes ». Données en % d'occurrence. P = pélagique.

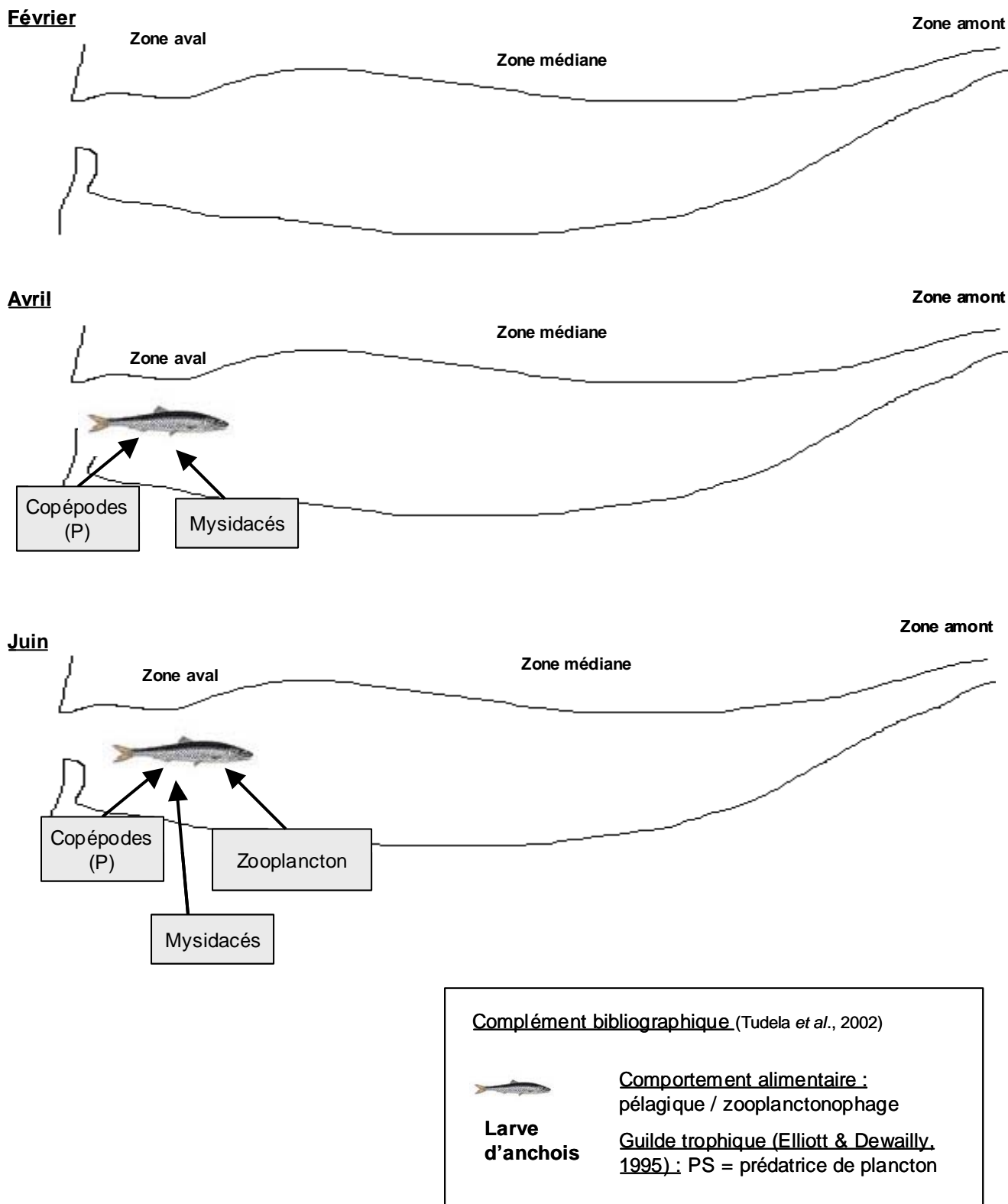


Figure 28. Suite

Discussion

Dans l'estuaire de la Gironde, l'anchois (juvéniles et adultes), a un spectre alimentaire étroit. Il s'alimente principalement de métazooplancton (copépodes et larves de crustacés) et de mysidacés.

Quelques travaux portant sur l'écologie alimentaire de différentes espèces d'anchois ont montré la présence de phytoplancton et de zooplancton dans les estomacs (Bulgakova, 1993; Capitano *et al.*, 2005; Chiappa-Carrara & Gallardo-Cabello, 1993; James, 1987; King & Macleod, 1976; Konchina, 1991; Longhurst, 1971; Loukashkin, 1970; Mikman & Tomanovich, 1977). Tous, exceptée l'étude de King & Macleod (1976), mettent en évidence la dominance du zooplancton, en particulier des copépodes et larves de crustacés, dans le bol alimentaire de ces espèces.

Pour l'espèce *E. encrasicolus*, quelle que soit la zone côtière étudiée (panache estuarien girondin, Golfe de Gascogne, Golfe du Lion, Mer Catalane), les adultes sont décrits comme des zooplanctonophages, se nourrissant principalement de copépodes et de larves de crustacés (Plounevez & Champalbert, 1999, 2000; Sorbe, 1972; Tudela & Palomera, 1997; Tudela *et al.*, 2002). Seuls Tudela & Plomera (1997) ont enregistré des consommations sporadiques de mysidacés, réalisées de nuit par ces adultes. La turbidité de l'estuaire de la Gironde, limitant la pénétration de la lumière et ainsi la perception du prédateur pourrait expliquer la forte consommation de mysidacés.

Aucune étude portant sur le régime alimentaire de cette espèce (ni adultes, ni juvéniles) en milieu estuarien proprement dit (c'est-à-dire l'estuaire salé) n'a été trouvée.

Dans l'estuaire Hudson (New York), Hartman *et al.* (2004) constatent une part importante de larves nauplii, de copépodes et de mysidacés dans le bol alimentaire de l'anchois *Anchoa mitchilli*. Les mysidacés y sont saisonnièrement importants, contribuant jusqu'à 81% du poids du contenu stomacal (en août) pour l'adulte.

Les anchois, toutes espèces confondues, ont été décrits comme des poissons utilisant deux types de mécanismes d'alimentation, l'un par filtration sur les petites proies (alimentation passive par ouverture de la bouche), l'autre par capture, après une chasse, sur les proies de grandes tailles (alimentation active). Ceci peut expliquer la composition de leur régime

alimentaire (Capitanio *et al.*, 2005; Plounevez & Champalbert, 2000). Ainsi, d'après Capitanio *et al.* (2005), l'anchois n'est pas un prédateur sélectif, car il se nourrit des proies les plus disponibles dans le milieu. *A contrario*, Plounevez & Champalbert (2000) le considère comme un prédateur sélectif en se basant sur les travaux de Brooks & Dodson (1965) qui démontrent que la sélection de la nourriture est basée « sur la taille, l'abondance, la comestibilité et la facilité avec lesquelles les proies sont capturées ».

Dans l'estuaire de la Gironde, la variabilité spatio-temporelle des taxons retrouvés dans les contenus stomacaux de l'anchois est probablement liée à la variabilité des présences et abondances de ces proies dans le milieu. Son départ de l'estuaire à la fin de l'automne pourrait être induit par une diminution trop importante des catégories de proies préférentielles. Motos *et al.* (1996) avaient déjà émis cette hypothèse pour expliquer la dispersion des bancs d'anchois en mer à la fin de la période de reproduction.

Dans cette étude, aucune variabilité alimentaire liée à la taille des anchois n'a été mise en évidence. Les juvéniles et les adultes présentent donc le même type d'alimentation. D'après Tudela *et al.* (2002) et Conway *et al.* (1998), les larves d'anchois se nourrissent essentiellement des différents stades de développement des copépodes. Ceci reste tout de même à démontrer en milieu estuarien.

De part son écologie alimentaire, l'anchois semble être un poisson jouant un rôle saisonnier important dans le flux énergétique des réseaux trophiques pélagiques vers les hauts niveaux trophiques.

4.4.4 Le gobie tacheté, *Pomatoschistus microps*

Dans le Chapitre 3, nous avons décrit le gobie tacheté comme un poisson euryhalin, capable de réaliser l'ensemble de son cycle de vie en milieu estuarien. Dans l'estuaire de la Gironde, sa présence avait été mentionnée en 1984 (Boigontier & Mounié), en faible quantité uniquement dans la partie la plus aval. Pendant cette étude, la cohorte 1+ a été échantillonnée, essentiellement dans les zones médiane et amont, excepté au mois de septembre.

Ces poissons sont très fréquents et très abondants dans les estuaires de l'Ouest européen et joueraient un rôle important dans les réseaux trophiques estuariens. Il existe quelques études sur l'écologie alimentaire de cette espèce, essentiellement en milieu estuarien. On peut citer les travaux de Healey (1972) dans l'estuaire d'Ythan (Ecosse), ceux de Hampel & Cattrijsse (2004) dans l'estuaire de Westerschelde (Belgique), de Mouny (1998) dans l'estuaire de la Seine (France), de Salgado *et al.* (2004) dans l'estuaire du Tage (Portugal) et enfin de Leitao *et al.* (2006) dans l'estuaire de Mondego (Portugal). Ce travail de thèse était l'occasion de décrire le régime alimentaire de cette espèce dans l'estuaire de la Gironde et de le comparer avec celui trouvés dans d'autres estuaires et d'autres milieux.

4.4.4.1 Résultats

4.4.4.1.1 Régime alimentaire général

63 gobies tachetés, mesurant entre 26 et 50 mm, appartenant tous à la cohorte 1+, ont été étudiés. L'examen de leurs estomacs a montré la présence de sept catégories de proies (zooplancton divers, copépodes, mysidacés, isopodes, amphipodes, annélides polychètes et débris végétaux) comprenant 15 taxons (Figure 29). Les copépodes (Fréquence d'Occurrence FO=64%), essentiellement représentés par *Eurytemora affinis* (FO=60%) semblent être le taxon préférentiel dans l'alimentation des gobies tachetés. Le métazooplancton, les mysidacés, les amphipodes (*Gammarus* spp.) et les débris végétaux, avec des FO > 10%, participent de façon significative au régime alimentaire. Le taux de vacuité global est de 20%.

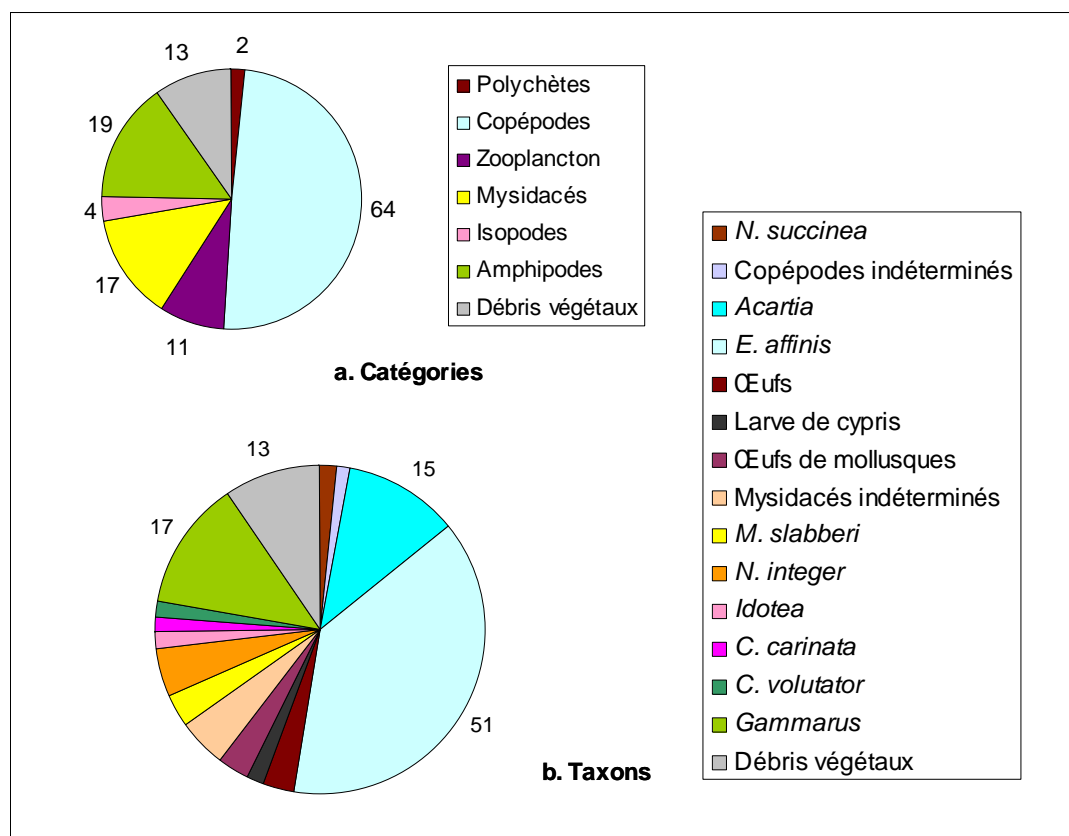


Figure 29. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire du gobie tacheté, *Pomatoschistus microps*. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

4.4.4.1.2 Variabilité spatio-temporelle

Le gobie tacheté n'est pas présent en septembre 2003 et en très peu en juin 2004 (deux spécimens pêchés). Sur les 63 gobies tachetés retenus pour l'analyse de la variabilité spatio-temporelle, 18 ont été récoltés en juillet, 10 en novembre, 11 en février et 22 en avril (Tableau 12). Le régime alimentaire est particulièrement varié en juillet (été) et novembre (automne), caractérisé par 5 catégories de proies et 8 taxons. Les taux de vacuité sont les plus forts au printemps (avril) et en été, et nul en hiver (février). Les gobies tachetés, très présents dans les zones amont/médiane en juillet et avril et en zone médiane en novembre et février, ont fourni un échantillonnage complet dans ces zones.

Tableau 12. Evolution temporelle (en gras) et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes en mm des gobies tachetés, *Pomatoschistus microps*, récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. En rouge, échantillons non retenus pour l'étude de la variabilité spatio-temporelle.

	Tailles (mm)	Tailles moyennes	Nbre estomacs	% Vacuité	Nbre catégories	Nbre de taxons
JUILLET	27-37	34	18	33	5	8
Juillet-médiane	27-36	34	10	40	3	5
Juillet-amont	33-37	34	8	37	3	3
NOVEMBRE						
Novembre-médiane	27-41	34	10	10	5	8
FEVRIER	26-50	35	11	0	4	5
Février-médiane	30-50	38	8	0	4	4
Février-amont	26-30	27	3	0	3	3
AVRIL	32-42	37	22	23	3	5
Avril-aval	37-55	44	7	43	3	2
Avril-médiane	33-42	38	8	25	3	3
Avril-amont	32-38	36	7	0	3	4

Dans l'AFC regroupant les proies par catégories (Figure 30.A.), le zooplancton, les polychètes et les isopodes, discriminant le régime alimentaire des gobies tachetés de juillet dans la zone médiane, sont responsables de l'inertie (égale à 95,59% pour les axes 1 et 2). Parmi ces catégories, le zooplancton domine (Figure 31.A.). Les débris végétaux se détachent également de l'origine, très fréquents dans les estomacs des poissons du mois de février de la zone amont (Figure 31.A.). En raison de la difficulté d'estimer leur représentativité énergétique, ils ne seront pas considérés comme responsables de la variabilité alimentaire. L'axe 1, expliquant 76,37% de l'inertie, sépare nettement ces gobies de juillet-zone médiane de ceux de juillet-zone amont. Ces derniers sont regroupés avec ceux des mois de novembre, février et avril. Le régime alimentaire des gobies tachetés est alors discriminé par les copépodes, mysidacés et amphipodes. Parmi eux, les copépodes constituent la catégorie préférentielle de proies (FO>50% ; Figure 31.A.).

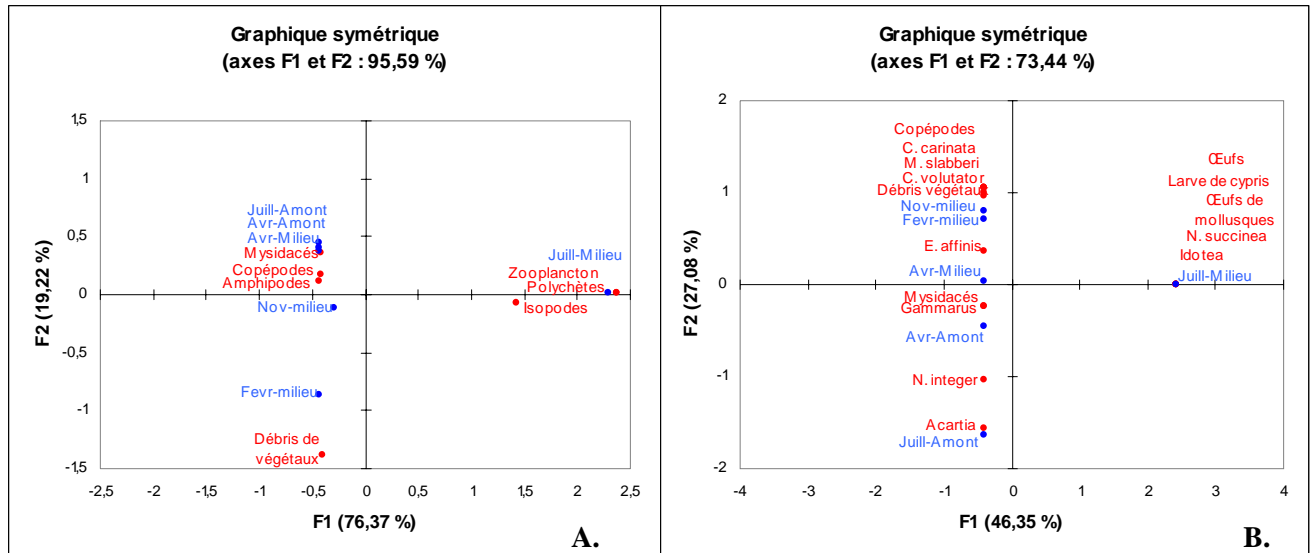


Figure 30. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les gobies tachetés, *Pomatoschistus microps*, récoltés à différents mois (juillet, novembre, février et avril) et zones de l'estuaire (zone amont et au milieu) représentés en bleu pour les items identifiés, représentés en rouge, dans le bol alimentaire du gobie tacheté. A gauche les items ont été regroupés en catégories (A.), à droite les différents taxons identifiés ont été représentés (B.). Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

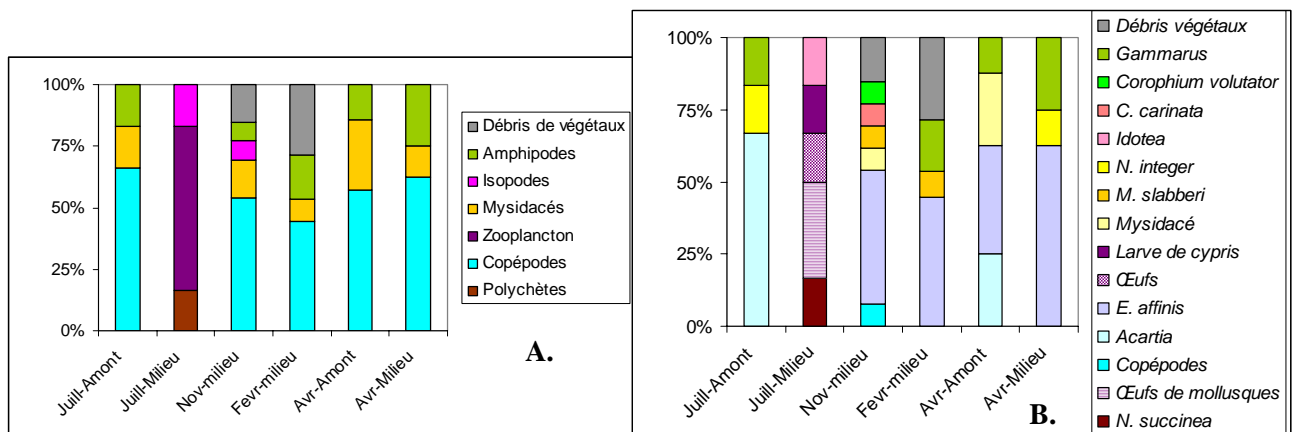


Figure 31. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire du gobie tacheté, *Pomatoschistus microps*, par zone étudiée pour les différents mois, basée sur l'indice d'occurrence.

Au niveau taxonomique, les œufs indéterminés et ceux de mollusques, les larves de cypris, l'annélide polychète *Nereis succinea* et l'isopode *Idotea* sp., caractérisent le régime alimentaire des gobies de juillet en zone médiane. Le copépode du genre *Acartia* caractérise celui des individus de juillet zone amont. Tous ces items sont responsables de la variabilité alimentaire dans l'AFC (bonne inertie égale à 73,44% pour l'axe 1 et 2 ; Figure 30.B.). L'axe 1 (expliquant 46,44% de l'inertie) sépare nettement les échantillons de juillet-zone médiane et les autres, mettant en évidence une forte différence alimentaire entre ces deux groupes. Les gobies tachetés de septembre, novembre et avril, très proche de l'origine, sont discriminés par le

copépoide *Eurytemora affinis*, résultat confirmé par les fortes valeurs d'occurrence de cet item (Figure 31.B.). Ces résultats par taxons ont donc mis en évidence une variabilité temporelle du régime alimentaire des gobies tachetés, séparant le mois de juillet des mois de novembre, février, avril doublée d'une variabilité spatiale en juillet.

4.4.4.1.3 Effet taille

Afin de tester la variabilité alimentaire liée à la taille du prédateur, les gobies tachetés ont été regroupés en trois classes de taille (Figure 32). En raison d'un faible nombre d'individus dans les classes de tailles extrêmes (8 poissons pour la plus petite classe de taille et 6 pour la plus grande, contre 33 pour la classe intermédiaire), l'ensemble des gobies tachetés a été considéré (pas de séparation espace-temps ; Figure 32).

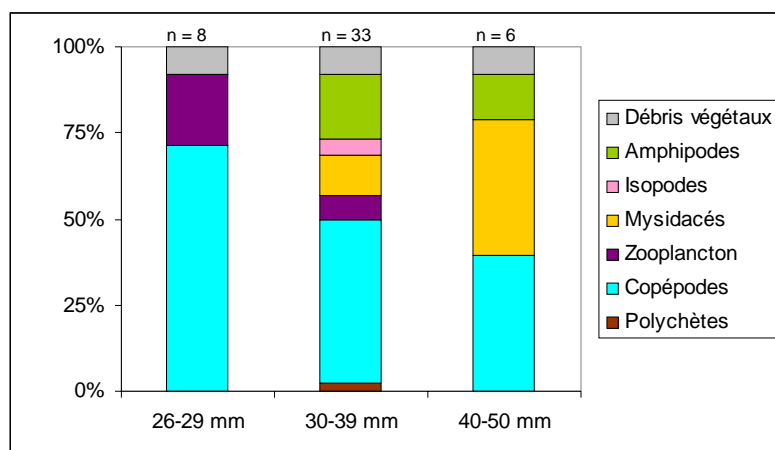


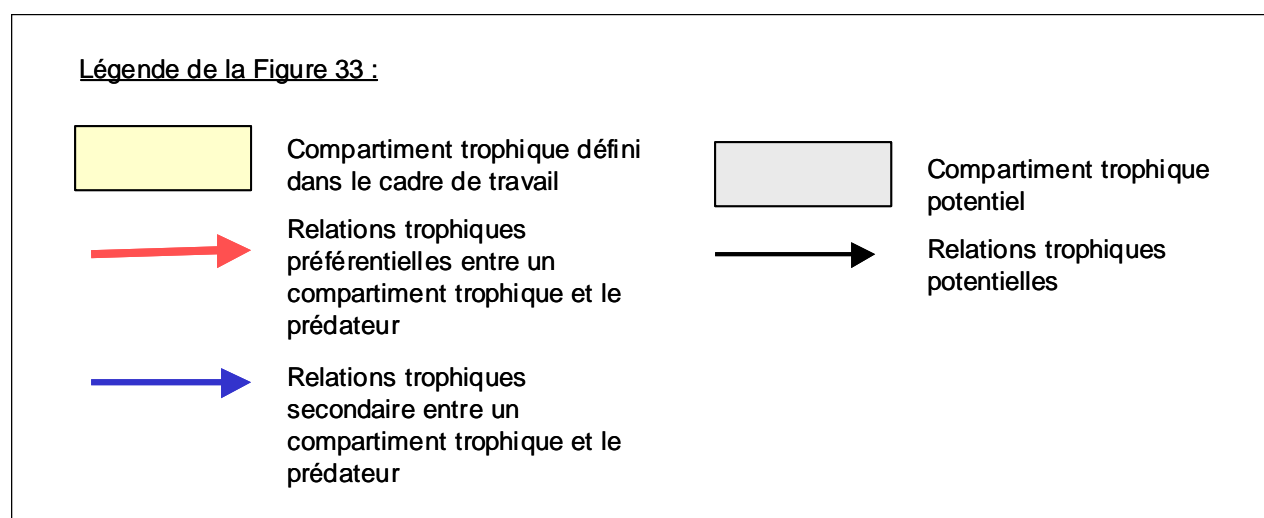
Figure 32. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du gobie tacheté, *Pomatoschistus microps*, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. n = nombre d'estomacs pleins examinés. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».



Les plus petits gobies se nourrissent de très petites proies, exclusivement représentées par du mézozooplancton, (copépodes et zooplancton divers), les copépodes étant la catégorie préférentiellement consommée (Figure 32). Parallèlement à l'augmentation de la taille des prédateurs, une diminution de l'importance relative des copépodes et une disparition du zooplancton est observée. A partir d'une taille de 30 mm, l'apparition, dans le bol alimentaire, de catégories de plus grandes tailles (amphipodes, isopodes, mysidacés) est observée. L'importance relative des mysidacés augmente avec la taille du prédateur et ces items deviennent une catégorie préférentielle. Toutefois, les copépodes restent globalement eux aussi une catégorie consommée préférentiellement par le gobie tacheté.

Notons que la plus grande diversité de catégories, trouvée dans l'estomac des gobies tachetés appartenant à la classe de taille comprise entre 30 et 39 mm, peut s'expliquer par un plus grand nombre d'individus examinés.

4.4.4.1.4 Synthèse des résultats

La Figure 33 permet de synthétiser l'ensemble des résultats d'écologie alimentaire acquis sur le gobie tacheté dans le cadre de ce travail. En effet, elle représente l'importance des différentes relations trophiques établies dans l'espace, dans le temps et en fonction de la taille des individus. Les régimes alimentaires des gobies tachetés présents en février dans la zone amont, en avril dans la zone aval et en juin dans la zone médiane, ont été extrapolés. De plus, ces résultats nous ont permis de caractériser globalement le comportement alimentaire de ce poisson ainsi que son niveau trophique et son appartenance à une guildes trophique, définie à partir de la classification d'Elliott & Dewailly (1995).



	GOBIE TACHETE, <i>Pomatoschistus microps</i>
Tailles < 30 mm	<u>Comportement alimentaire</u> : zooplanctonophage à microcarnivore
	<u>Niveau trophique</u> : Consommateur secondaire à tertiaire
Tailles : 30- 50 mm	<u>Guildes trophiques (Elliott & Dewailly, 1995)</u> : PS = Mangeur de plancton CS = Carnivore, mangeur de plancton et d'invertébrés

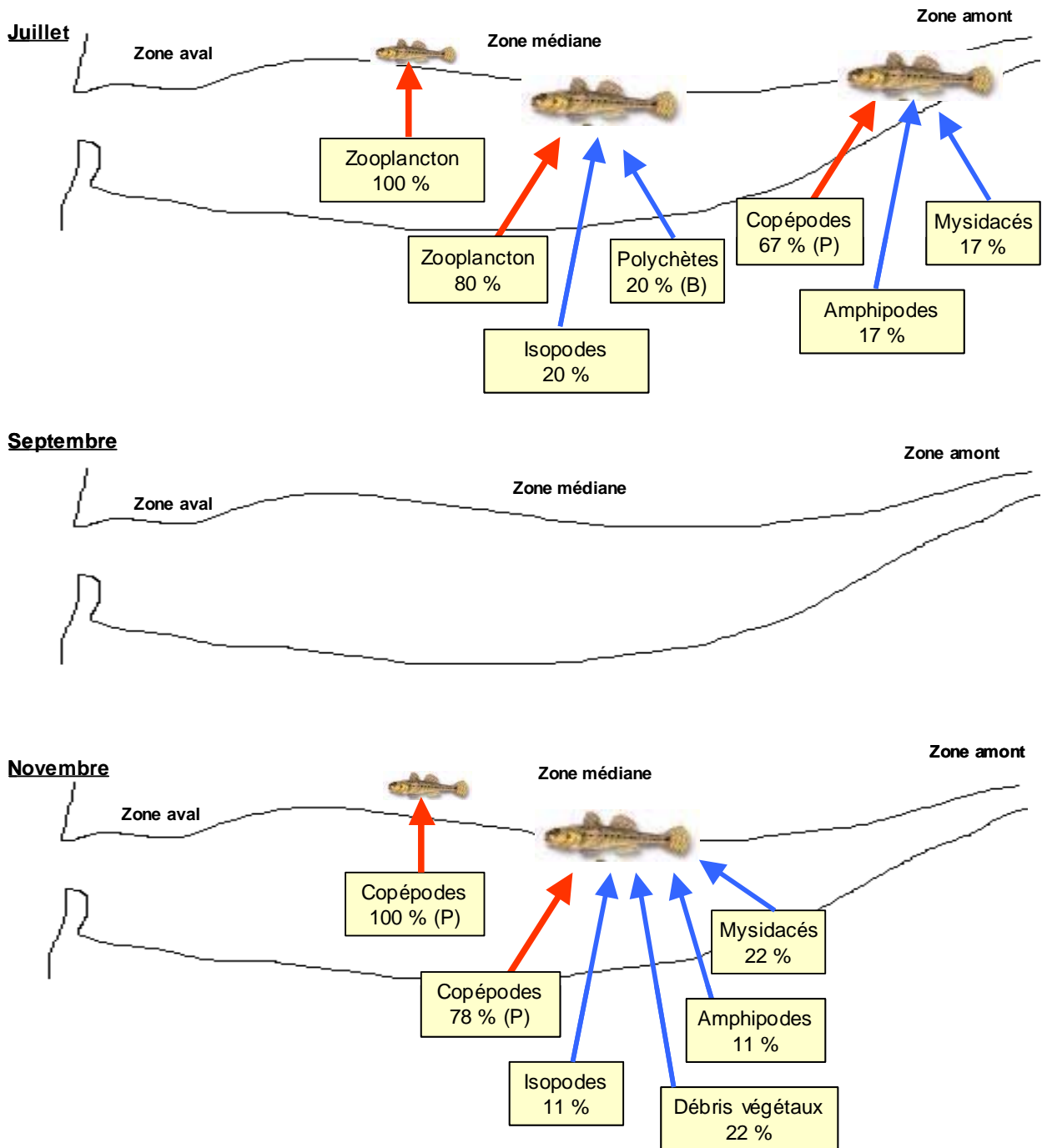


Figure 33. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le gobie tacheté, *Pomatoschistus microps*, dans l'estuaire de la Gironde. Zooplancton = zooplancton autre que « copépodes ». Données en % d'occurrence. P = pélagique ; B = benthique.

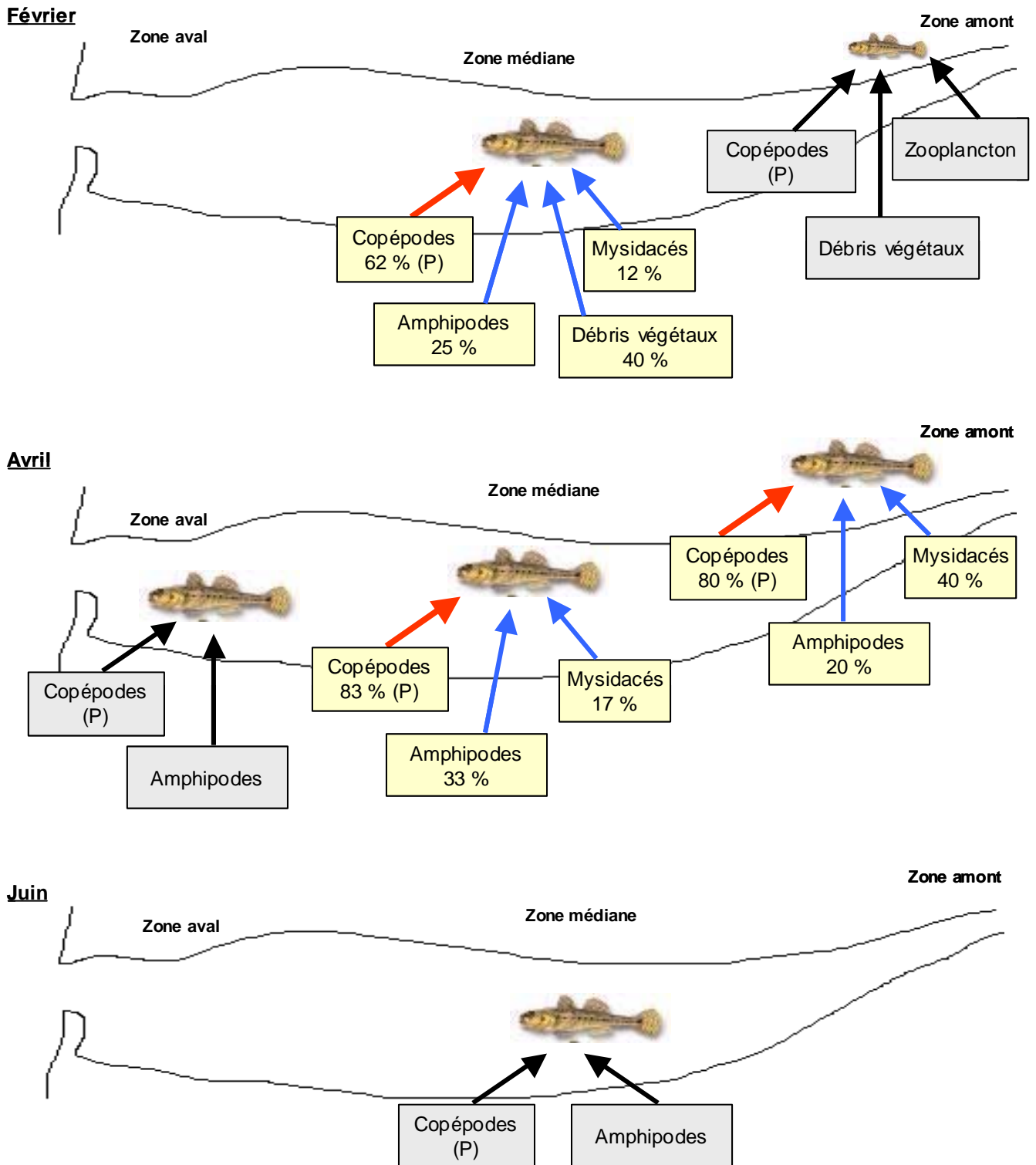


Figure 33. Suite

4.4.4.2 Discussion

✓ Alimentation

Dans l'estuaire de la Gironde, les gobies tachetés basent essentiellement leur alimentation sur les copépodes, suivis, par ordre d'importance, du métazooplancton, des mysidacés, des amphipodes et des débris végétaux. Ce régime alimentaire présente des similitudes avec ceux décrits pour ces gobies dans d'autres milieux estuariens ou côtiers nord-européens (Antholz *et al.*, 1991; Hampel & Cattrijsse, 2004; Healey, 1972; Mouny, 1998). Cependant des divergences au niveau des items préférentiels sont observées. Par exemple, dans l'estuaire d'Ythan (Ecosse), ce sont les amphipodes qui dominent largement le bol alimentaire.

Les gobies tachetés des estuaires portugais de Mondego et du Tage se distinguent par un comportement alimentaire plus benthique, montrant une nette préférence pour les annélides polychètes (Leitao *et al.*, 2006; Salgado *et al.*, 2004).

Bien que les gobies soient des poissons peu mobiles, décrits comme inféodés au substrat sur lequel ils se déplacent par saltation, les conditions hydrodynamiques qui règnent dans l'estuaire de la Gironde (forts courants), en particulier dans les zones de pêche choisies, les obligent à se maintenir dans la colonne d'eau où ils développent un comportement alimentaire plutôt hyperbenthique.

Leitao *et al.* (2006) ajoutent que l'absence de certaines catégories de proies dans leur bol alimentaire, comme les mysidacés de l'estuaire du Tage, est probablement associée aux basses abondances de ces proies dans le milieu. Le gobie tacheté est décrit comme un carnivore opportuniste, s'alimentant sur des organismes qu'il sélectionne sur la base de leur disponibilité (Pilh, 1985) et qui varient en fonction des milieux considérés.

Dans l'estuaire de la Gironde, une variabilité spatio-temporelle du régime alimentaire du gobie tacheté a été mise en évidence. Elle reste cependant limitée puisque, quelle que soit la période ou la zone considérée, le gobie tacheté se nourrit préférentiellement de zooplancton (métazooplancton ou copépodes). Les variations alimentaires reflètent une variabilité dans la disponibilité des proies déjà observée dans d'autres études (Antholz *et al.*, 1991; Mouny, 1998; Salgado *et al.*, 2004) et confirme un comportement alimentaire opportuniste.

D'après Mouny (1998), le régime alimentaire de ce gobiidé ne varie pas avec la taille des individus. Dans ce travail, les copépodes restent des proies préférentielles quelle que soit la classe de taille considérée. Cependant, nous montrons que parallèlement à l'augmentation de la taille du prédateur, il existe une augmentation de l'importance des mysidacés, proies plus grandes et plus véloces. Même si l'écart entre les tailles examinées chez ce prédateur reste limité, les plus grands ont une ouverture buccale plus importante et des vitesses de déplacement plus rapides qui leur permettent de manger des proies plus grandes que les petits gobies.

Malgré ces avancées, l'écologie de cette espèce nouvellement recensée dans l'estuaire de la Gironde est encore mal connue. Elle semble avoir une position intermédiaire dans les réseaux trophiques de l'estuaire, en ayant un impact non négligeable sur les maillons zooplanctoniques. Par ailleurs, de part sa taille et sa position dans l'ensemble de la colonne d'eau, elle constitue une proie intéressante pour les grands prédateurs.

✓ Distribution du gobie tacheté

D'après Gibson (1993), il existe des migrations vers les zones intertidales qui sont attribuées à la reproduction, l'évitement de la prédation et l'alimentation. Dans l'estuaire de Westerschelde, le gobie tacheté utilise les zones de marais entre juin et octobre (Hampel & Cattrijsse, 2004). Ces migrations peuvent peut-être expliquer l'absence de gobie tacheté en septembre et dans certaines zones de l'estuaire pendant notre échantillonnage.

4.4.5 Le gobie buhotte, *Pomatoschistus minutus*

Comme le gobie tacheté, le gobie buhotte, *Pomatoschistus minutus*, est une espèce euryhaline, capable de réaliser l'ensemble de son cycle vital en milieu estuarien. Ce poisson est particulièrement fréquent et abondant dans l'estuaire de la Gironde. Dans cette étude, les cohortes 1+ et 2+ ont été capturées tout le long de l'année. Des variations de distribution sont observables dans l'espace en fonction du mois et de la cohorte considérés.

De part sa forte abondance, le gobie buhotte est souvent considéré comme une espèce fourrage de première importance, tant pour les prédateurs ichtyologiques, que pour les oiseaux et mammifères côtiers (Hamerlynck & Cattrijsse, 1994; Laffaille *et al.*, 1999). C'est pourquoi, l'écologie alimentaire de ce poisson a été étudiée dans différents milieux estuariens et côtiers (cf. Costa, 1982; Joyeux, 1991; Laffaille *et al.*, 1999; Mouny, 1998; Salgado *et al.*, 2004). Il est important de noter qu'un travail préliminaire, portant sur le régime alimentaire de ce gobie, a été réalisé en 1979 (CTGREF) dans l'estuaire de la Gironde. Ce travail de thèse constituait donc l'occasion de compléter et de comparer l'ensemble de ces connaissances.

4.4.5.1 Résultats

4.4.5.1.1 Régime alimentaire général

Les contenus stomacaux de 216 gobies buhottes, de tailles comprises entre 21 et 73 mm (cohortes 1+ et 2+), ont été analysés. Globalement, 23 % des estomacs examinés étaient vides. Vingt quatre taxons regroupés en dix catégories ont été identifiées (Figure 34). Parmi ces catégories, les mysidacés (*M. slabberi*) semblent être les items préférentiels de cette espèce. Le zooplancton divers (larves de cypris), les copépodes (*E. affinis*), les amphipodes (*Gammarus* spp.) et débris végétaux sont également fréquemment retrouvés dans le bol alimentaire du gobie buhotte.

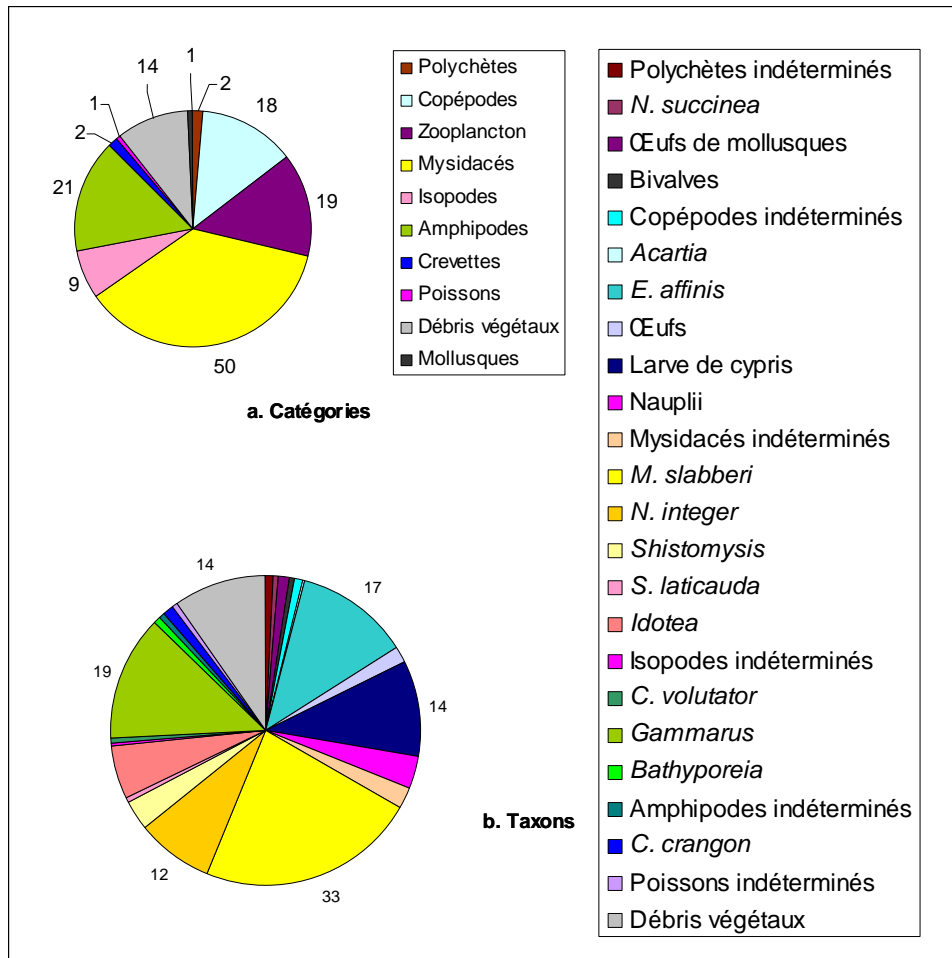


Figure 34. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire du gobie buhotte, *Pomatoschistus minutus*. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

4.4.5.1.2 Variabilité spatio-temporelle

Le gobie buhotte est présent dans l'estuaire tout le long de l'année. Sur les 216 poissons analysés, 60 ont été récoltés en juillet, 50 en septembre, 39 en novembre, 27 en février, 5 en avril et 35 en juin (Tableau 13). Le taux de vacuité est nul au printemps (avril) et augmente ensuite en été (juillet) pour atteindre un maximum en automne (28% en septembre et 44% en novembre). Il diminue finalement pendant l'hiver (février). C'est en été (juillet) que les gobies buhottes présentent le régime le plus diversifié. A ce moment là, neuf catégories de proies et quatorze taxons ont été identifiés.

En juillet, septembre, novembre et juin, les gobies buhottes sont présents dans les trois zones d'études. En raison des problèmes techniques, les poissons de juin-zone aval n'ont pu

être analysés. En février, ils ne sont présents qu'en zones médiane et amont et en avril uniquement dans la zone aval. La vacuité est très variable en fonction des zones étudiées. Par contre, on assiste globalement à une diminution de la diversité des proies dans les estomacs dans les zones amont du système.

Tableau 13. Evolution temporelle (en gras) et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes en mm des gobies buhottes, *Pomatoschistus minutus*, récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire.

	Tailles (mm)	Tailles moyennes (mm)	Nbre estomacs	% Vacuité	Nbre catégories	Nbre de taxons
JUILLET	30-77	52	60	17	9	14
Juillet-aval	39-77	53	30	23	4	8
Juillet-médiane	30-73	49	20	25	5	8
Juillet-amont	46-62	53	10	10	4	5
SEPTEMBRE	23-66	50	50	28	5	7
Septembre-aval	53-62	58	10	20	4	4
Septembre-médiane	32-64	50	20	25	4	6
Septembre-amont	23-66	46	20	35	4	6
NOVEMBRE	26-68	54	39	44	6	10
Novembre-aval	44-68	56	19	42	5	6
Novembre-médiane	36-65	53	10	30	7	8
Novembre-amont	26-67	52	10	50	2	3
FEVRIER	26-60	36	27	4	5	6
Février-médiane	27-60	37	17	0	5	3
Février-amont	26-53	35	10	10	3	4
AVRIL						
Avril-aval	26-60	54	5	0	2	4
JUIN	21-67	41	35	20	2	4
Juin-médiane	21-67	42	19	31,58	2	3
Juin-amont	23-55	41	16	6,25	2	3

En observant les catégories de proies regroupées dans le bol alimentaire des gobie buhotte, l'AFC regroupe d'une part les échantillons de février (zones amont et milieu) discriminés par les copépodes et les débris végétaux et d'autre part ceux de juin (zones amont et milieu) et avril (zone aval), discriminés par les amphipodes (Figure 35.A.). Ces deux groupes sont responsables de l'inertie (égale à 61,86%) et confirment une dominance de la variabilité saisonnière. Les autres échantillons (juillet, septembre et novembre) forme un nuage de point proche de l'origine. Les tendances alimentaires sont difficiles à mettre en évidence et aucune variabilité spatiale n'est observable à ces moments là. Notons que les mollusques et les polychètes, également responsable de l'inertie, représentent des items rares et ne sont donc pas représentatifs pour discriminer le régime alimentaire des gobies buhottes.

Selon l’AFC considérant les taxons représentatifs du régime alimentaire du gobie buhotte, les échantillons de février, discriminés par *E. affinis* et ceux d’avril/juin sont également responsables de l’inertie (Figure 35.B.). Par ailleurs, les échantillons de juillet-aval et juillet-milieu, discriminés par les œufs de mollusques et les larves de crustacés (cypris, nauplii), se détachent dans le plan de l’AFC. Une variabilité spatiale se dessine donc pour ces échantillons de juillet avec une séparation par l’axe 1 (expliquant 24,52% de l’inertie) des zones aval/milieu de la zone amont (position centrale). Les autres points forment un nuage proche de l’origine ne permettant pas de mettre en évidence de tendance spatiale.

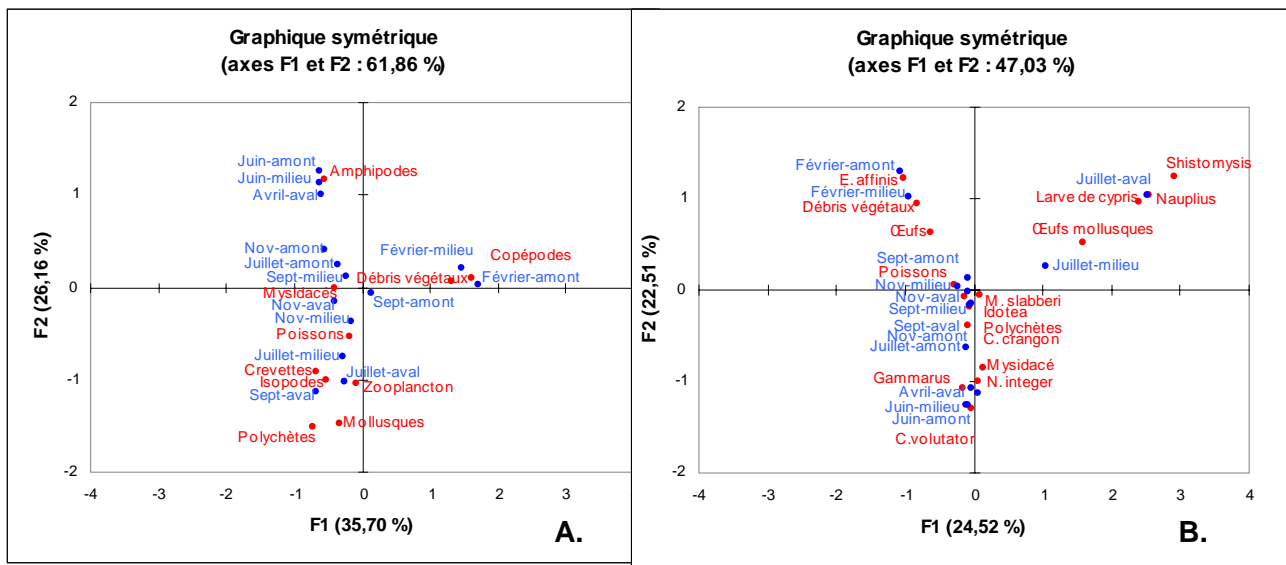


Figure 35. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les gobies buhottes, *Pomatoschistus minutus*, récoltés de juillet 2003 à juin 2004, dans différentes zones de l’estuaire (représentés en bleu) et pour les items identifiés dans leur bol alimentaire (représentés en rouge). A gauche (A.) les items ont été regroupés en catégories, à droite les taxons caractérisant le régime alimentaire (FO>10%) ont été représentés (B.).

Que ce soit au niveau des grandes catégories de proies ou au niveau taxonomique, les AFC ont donc mis en évidence une forte variabilité saisonnière du régime alimentaire du gobie buhotte. La variabilité spatiale est moindre, uniquement mise en évidence par l’analyse taxonomique des contenus stomacaux des gobies présents en juillet dans la zone amont et ceux des zones aval et médiane.

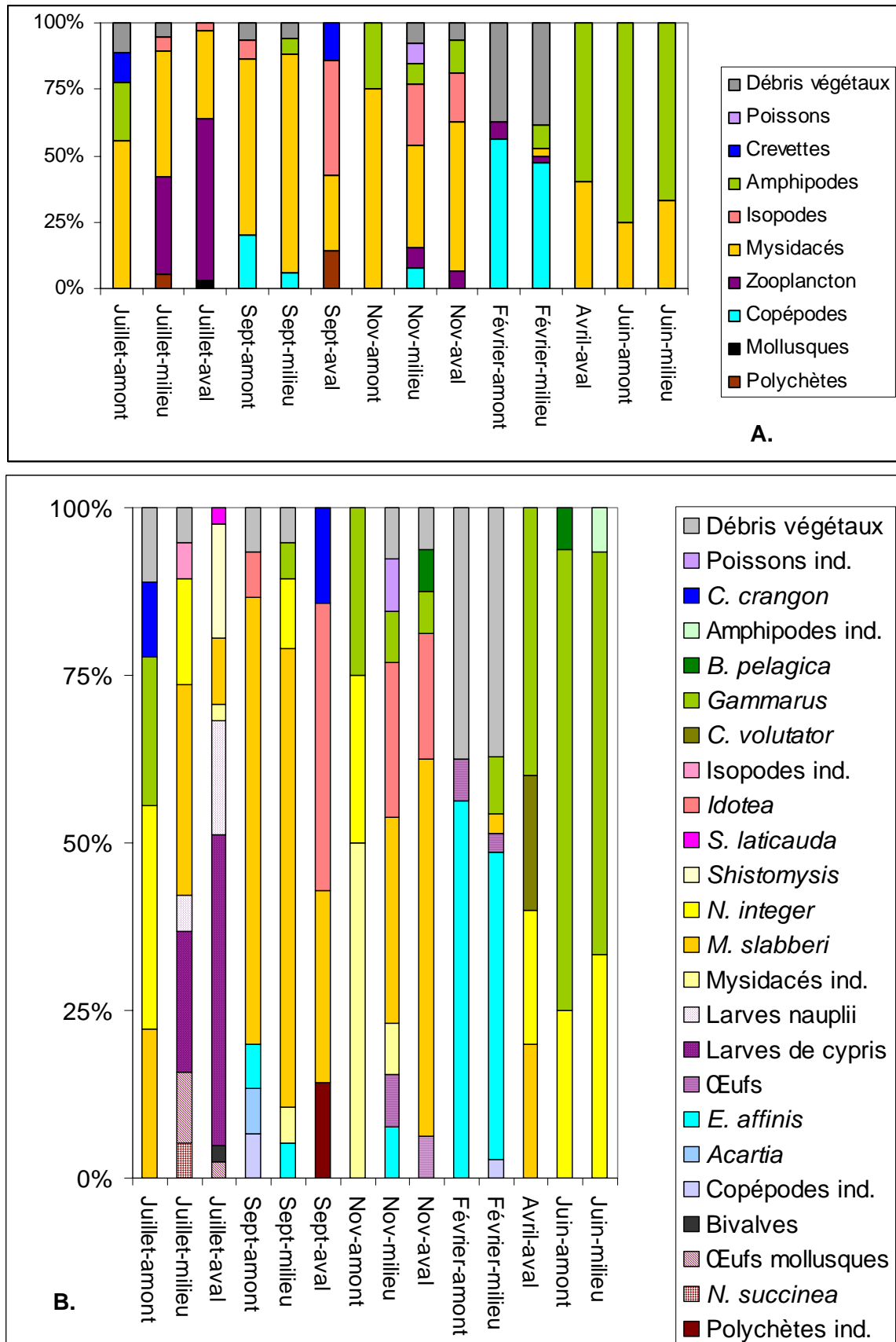


Figure 36. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire du gobie buhotte, *Pomatoschistus minutus*, par zone étudiée pour les différents mois, basée sur l'indice d'occurrence. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ». Ind. = indéterminés.

L'analyse de l'importance relative des fréquences d'occurrence de chaque taxon et chaque catégorie composant le régime alimentaire, confirme cette variabilité en révélant des fluctuations de préférence en fonction des saisons (Figure 36). L'été, le zooplancton et les mysidacés sont les catégories préférentielles des gobies buhottes. Elles sont représentées par les larves de cypris, larves nauplii, *M. slabberi* et *N. integer*. Ces taxons ont les fréquences d'occurrence les plus fortes avec des valeurs comprises entre 10 et 50%, les classant ainsi comme des items secondaires. En automne, le bol alimentaire du gobie buhotte est dominé par les mysidacés *M. slabberi* et en hiver, ce sont les copépodes *E. affinis* et les débris de végétaux qui le caractérisent. Les gobies buhottes récoltés au printemps présentent une affinité alimentaire pour les amphipodes du genre *Gammarus* et pour les mysidacés (catégorie préférentielle et taxons *M. slabberi*, *N. integer* secondaires en avril ; catégorie et taxon *N. integer* secondaires en juin).

4.4.5.1.3 Effet taille

Les gobies buhottes récoltés mesuraient entre 20 et 77 mm. Afin de tester une éventuelle variabilité alimentaire en liaison avec la taille, les gobies ont été regroupés dans des classes de taille régulières de 10 mm (Figure 37). Seuls trois poissons avaient une taille supérieure à 70 mm et n'ont pas été pris en compte.

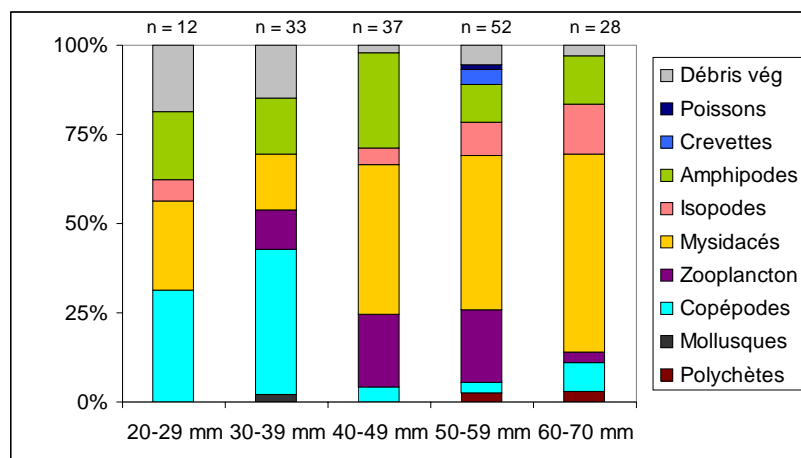


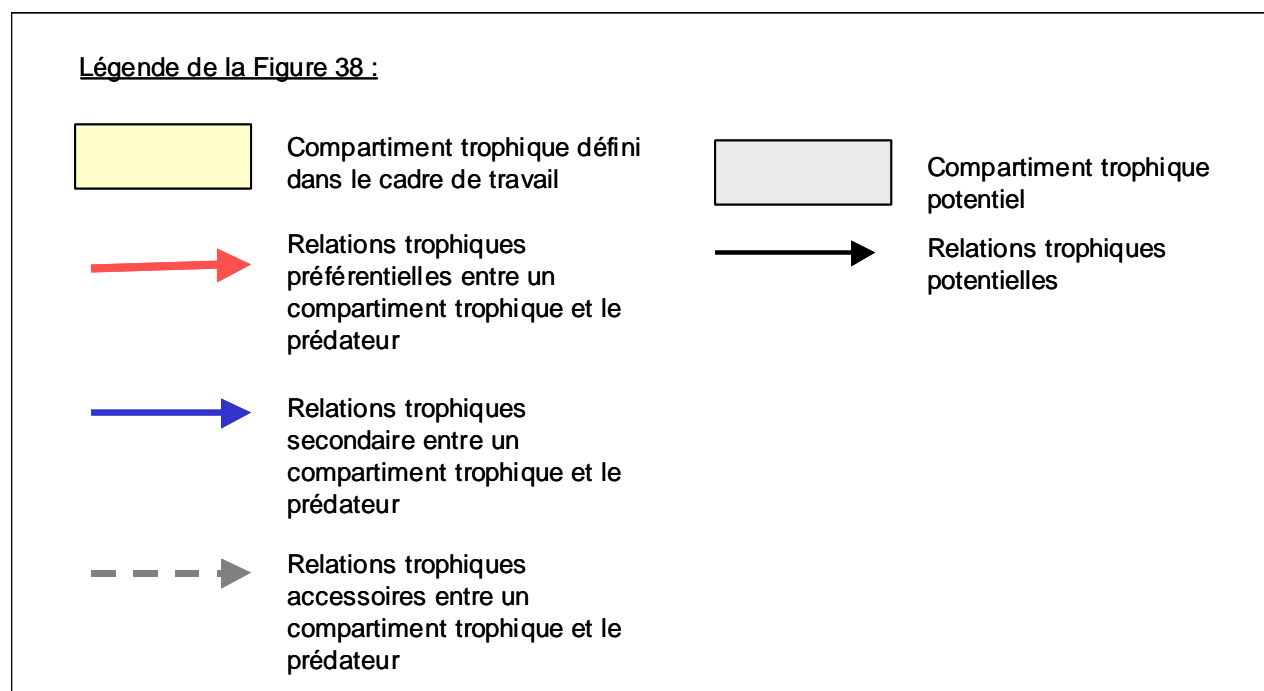
Figure 37. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du gobie buhotte, *Pomatoschistus minutus*, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. n = nombre d'estomacs pleins examinés. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».


Quelle que soit la taille considérée, le bol alimentaire des gobies buhottes est composé de copépodes, mysidacés, amphipodes et débris végétaux. Parallèlement à l'augmentation de la taille des individus, une diminution des plus petits items consommés (copépodes,

métazooplancton) et une augmentation de l'importance relative des mysidacés sont visibles au niveau du bol alimentaire.

4.4.5.1.4 Synthèse des résultats

La Figure 38 permet de synthétiser l'ensemble des résultats d'écologie alimentaire acquis sur le gobie buhotte dans le cadre de ce travail. Elle représente l'importance des différentes relations trophiques établies dans l'espace et dans le temps. Le régime alimentaire des gobies buhottes, présents en juin 2004 dans la zone aval, a été extrapolé. De plus, ces résultats nous ont permis de caractériser globalement le comportement alimentaire de ce poisson ainsi que son niveau trophique et son appartenance à une guildes trophique, définie à partir de la classification d'Elliott & Dewailly (1995).





GOBIE BUHOTTE, *Pomatoschistus minutus*
Comportement alimentaire : planctonophage à microcarnivore - **Omnivore?**
Niveau trophique : Microcarnivore – **Omnivore?**
Guilde trophique (Elliott & Dewailly, 1995) : **CS = carnivore, mangeur de plancton et d'invertébrés ou OV = Omnivore**

Tailles 21-73 mm

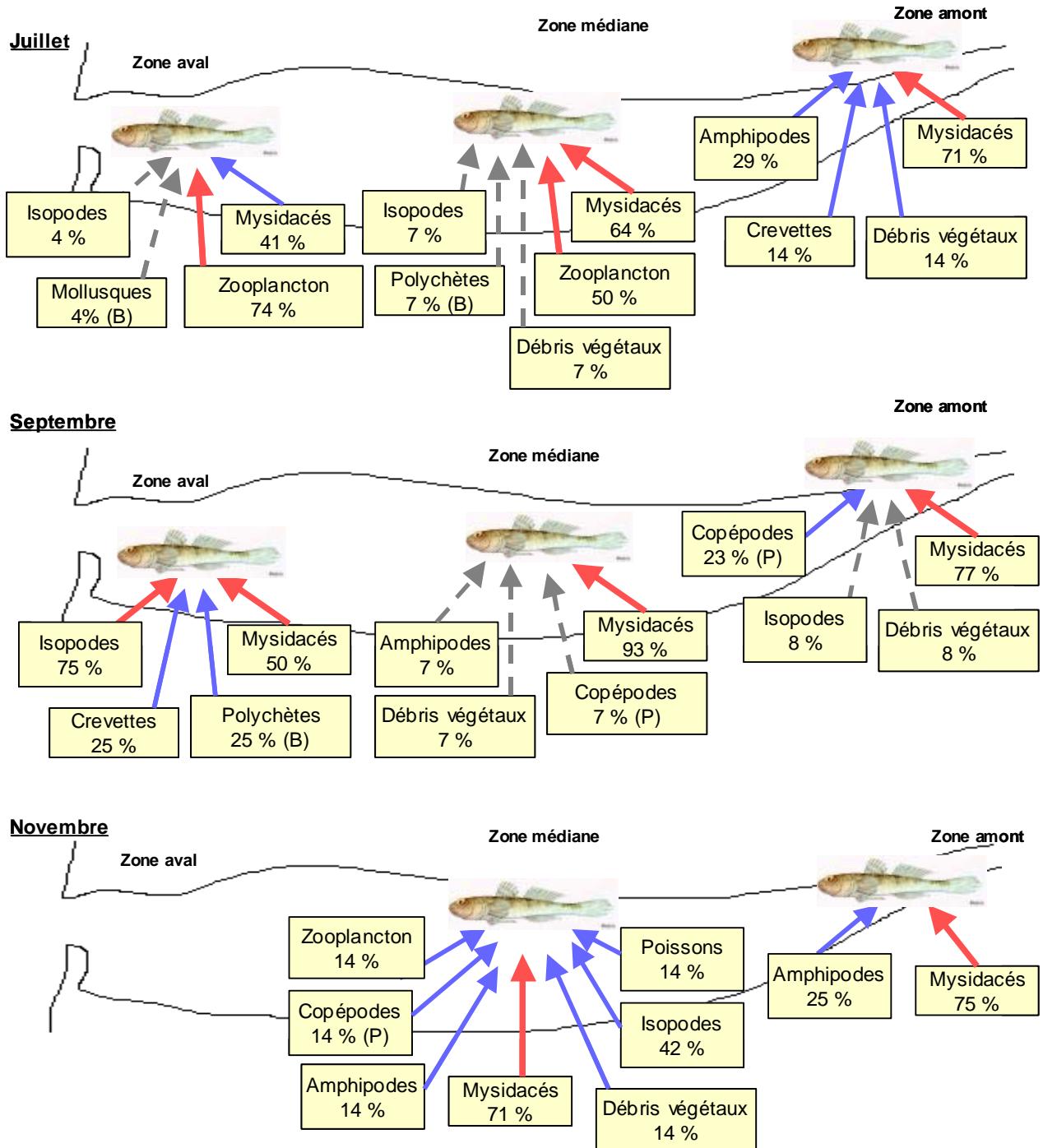


Figure 38. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le gobie buhotte, *Pomatoschistus minutus*, dans l'estuaire de la Gironde. Zooplancton = zooplancton autre que « copépodes ». Données en % d'occurrence. P = pélagique ; B = benthique.

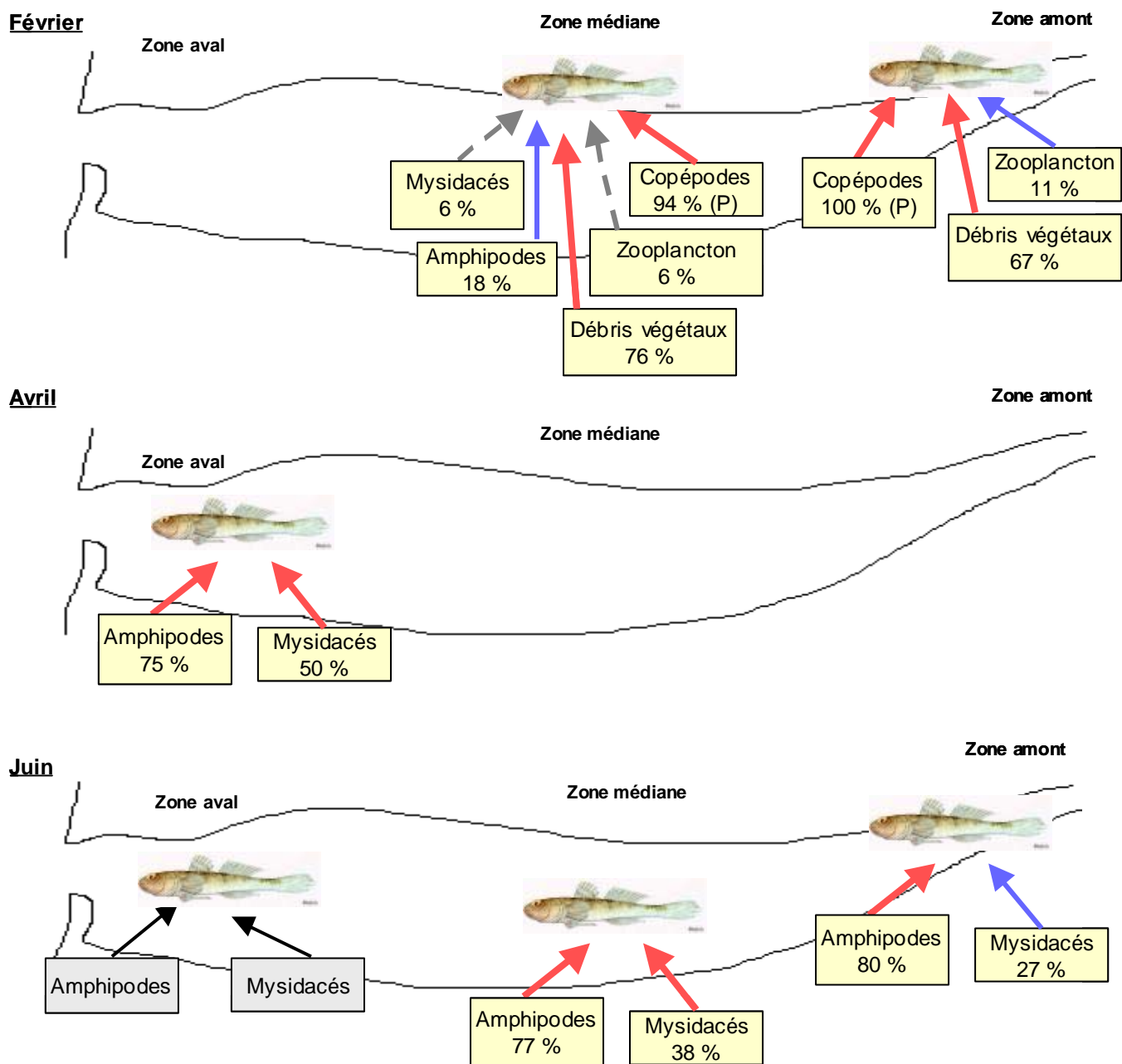


Figure 38. Suite

4.4.5.2 Discussion

Comme dans d'autres milieux estuariens ou côtiers (Costa, 1988; Fonds, 1973; Hamerlynck & Cattrijsse, 1994; Leitao *et al.*, 2006; Moravski, 1978; Mouny, 1998; Salgado *et al.*, 2004), le gobie buhotte de l'estuaire de la Gironde se nourrit principalement de petits crustacés (zooplancton divers, copépodes, mysidacés, amphipodes). Son bol alimentaire est caractérisé par une forte occurrence de débris végétaux qui sont probablement ingérés accidentellement lors de la prise alimentaire des proies en raison des grandes quantités présentes dans le milieu (Chapitre 3). Leur intérêt énergétique reste à préciser.

P. minutus est décrit comme un carnivore opportuniste, capable d'utiliser différents modes alimentaires en mordant et en aspirant (Hamerlynck & Cattrijsse, 1994). Il peut ainsi changer de comportement alimentaire en fonction des milieux considérés ou en fonction des saisons. Ainsi, dans un marais salé macrotidal, Laffaille *et al.* (1999) le décrivent comme un microcarnivore prélevant surtout ses proies au niveau benthique et épibenthique. Hamerlynck & Cattrijsse (1994) montrent qu'en septembre, dans les eaux côtières belges, le gobie buhotte présente une préférence pour la nourriture benthique, plus que pour la nourriture hyperbenthique qui le caractérise le reste de l'année. Dans l'estuaire de la Gironde, quelle que soit la saison ou la zone considérée, *P. minutus* se nourrit essentiellement de l'hyperbenthos. Les proies benthiques, représentées par les polychètes et mollusques, ne constituent que des catégories accessoires. Comme pour les gobies tachetés, les forts courants de l'estuaire peuvent être responsables de la présence du gobie buhotte dans l'ensemble de la colonne d'eau et, par conséquent, de son comportement alimentaire et du type de proie représenté dans les contenus stomacaux (Pasquaud *et al.*, 2004).

Comme dans d'autres milieux (Aarnio & Bonsdorff, 1993; Salgado *et al.*, 2004), l'alimentation du gobie buhotte girondin varie avec les saisons. Ce poisson est un prédateur opportuniste, s'adaptant aux ressources trophiques les plus disponibles tout le long de l'année. Ce comportement explique également les variabilités alimentaires spatiales observées chez les individus de cette espèce.

Selon une étude antérieure dans l'estuaire de la Gironde (CTGREF, 1979), les gobies buhottes, quelles que soient la zone de l'estuaire et la taille du poisson considérée, se nourrissaient presque exclusivement d'amphipodes (*Gammarus*) alors que nous avons observé une consommation préférentielle de mysidacés. Une dérive des supports trophiques dans le

temps pourrait expliquer cette différence, confirmant le comportement opportuniste de ce poisson.

Par ailleurs, ce travail illustre un changement alimentaire en parallèle à la croissance du prédateur. En effet, nous assistons à une disparition progressive des copépodes et une augmentation de l'importance des proies de plus grandes tailles, tels que les crevettes et les poissons. Ceci peut s'expliquer par leur morphologie, les plus grands gobies ayant une ouverture buccale plus importante leur permettant de capturer des proies de plus en plus grosses pour maximiser les gains énergétiques nets. De telles observations ont déjà été mises en évidence chez cette espèce (Aarnio & Bonsdorff, 1993; Mouny, 1998)

Dans des milieux aussi fluctuants, le comportement alimentaire opportuniste de ces espèces autochtones est sans doute à l'origine de leur succès. Ces espèces, présentes en forte abondance dans l'estuaire de la Gironde, pourraient, en synergie avec d'autres espèces, jouer un contrôle top-down sur de nombreuses catégories de proies. De plus, elles sont souvent qualifiées d'espèces « fourrages » et jouent vraisemblablement un rôle fondamental dans les réseaux trophiques de cet écosystème.

4.4.6 L'alose feinte, *Alosa fallax*

Les estuaires représentent pour l'alose feinte, *Alosa fallax*, une voie de passage obligatoire entre les eaux douces et marines pour les migrations de reproduction. Dans le système Gironde-Garonne-Dordogne, cette migration des adultes se déroule de mars à mai. Dans l'estuaire, la densité des alosons (fraction dévalente) est maximale en juillet-août. Toute ou partie de cette cohorte passe le premier hiver en zone estuarienne, la migration vers les eaux marines étant très progressive (Taverny, 1991). L'alose feinte au stade sub-adulte effectue des allers-retours entre la mer et l'estuaire. Dans cette étude, des alosons et sub-adultes ont été capturés, les 0+ et 1+ étant les plus présents, en particulier dans les zones amont et médiane, de septembre à février.

Les études portant sur l'écologie alimentaire de l'alose feinte restent rares. En milieu fluvial, l'alimentation des juvéniles a été abordée dans les rivières Severn et Wye en Grande-Bretagne (Aprahamian, 1989) ; en milieu marin, on peut citer le travail de Taverny & Elie (2001) sur les subadultes et adultes du Golfe de Gascogne ; en milieu estuarien, l'écologie trophique des juvéniles et subadultes a été étudiée dans les estuaires du Tage (Assis *et al.*, 1992), de l'Elbe (Oesmann & Thiel, 2001) et de la Loire (Marchand, 1977). Enfin, une étude portant uniquement sur l'écologie alimentaire des juvéniles, de tailles inférieures à celles échantillonnées dans le cadre de ce travail, a été menée dans l'estuaire de la Gironde en 1979 (CTGREF).

Ce travail de thèse contribue donc à approfondir la connaissance du régime alimentaire de cette espèce dans l'estuaire de la Gironde, appréhender sa variabilité (espace, temps, en fonction de la taille) et comparer ces résultats avec les études existantes.

4.4.6.1 Résultats

4.4.6.1.1 Régime alimentaire général

Les aloses feintes récoltées mesuraient entre 99 et 285 mm. 59 estomacs ont été examinés. Le taux de vacuité est de 29 %. Treize taxons regroupés en dix grandes catégories

ont été identifiées (Figure 39). Les copépodes, essentiellement représentés par *Eurytemora affinis*, et les débris végétaux sont les items les plus fréquents. Les poissons (anchois, sprat et poissons indéterminés) ainsi que les amphipodes (*Gammarus* spp.) et le zooplancton sont également fortement représentés avec des pourcentages d'occurrence supérieurs à 10 %.

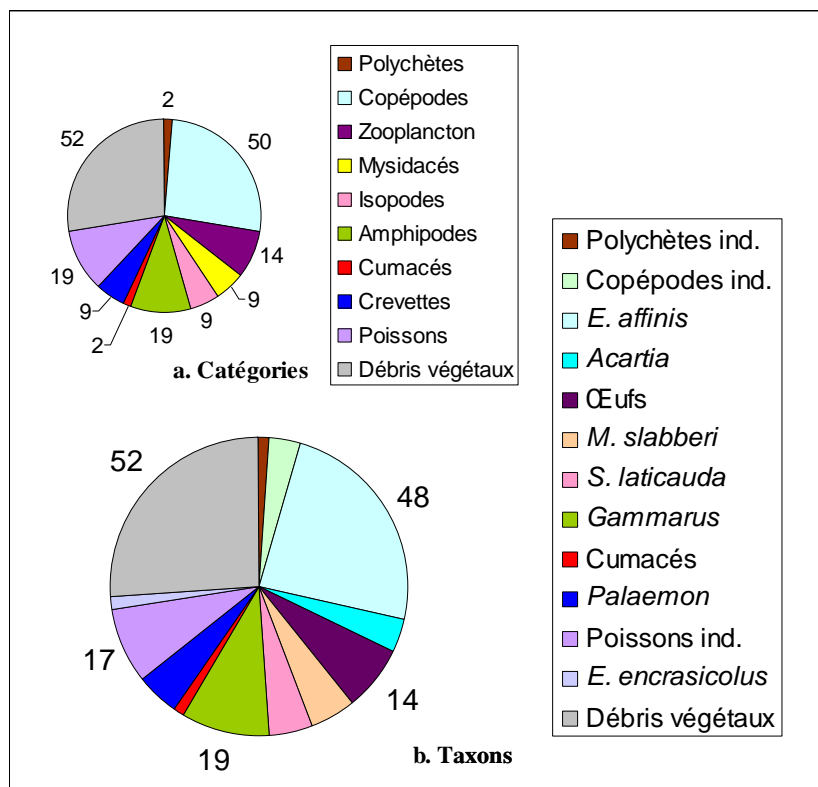


Figure 39. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire de l'alose feinte, *Alosa fallax*. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

4.4.6.1.2 Variabilité spatio-temporelle

Les aloses feintes sont présentes dans nos échantillons de septembre à juin (Chapitre 3). Un nombre insuffisant de poissons en juin et en avril a exclu leur analyse dans le cadre de l'étude de la variabilité temporelle des relations trophiques. Sur les 59 estomacs analysés, 13 ont été récoltés en septembre, 14 en novembre et 24 en février (Tableau 14). Le taux de vacuité est très fort à l'automne, avec des valeurs de 31% en septembre et 64% en novembre. Il est minimal en hiver (février) avec une valeur de 4%. C'est à cette saison que le spectre alimentaire de l'alose feinte est le plus diversifié : 6 catégories et 8 taxons.

A l'automne (septembre, novembre), l'essentiel des individus a été pêché dans la zone médiane et en hiver (février) dans la zone amont et médiane.

Tableau 14. Evolution temporelle (en gras) et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des aloses feintes, *Alosa fallax*, récoltées. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. En rouge, échantillons non retenus pour l'étude de la variabilité spatio-temporelle.

	Tailles	Tailles moyennes	Nbre estomacs	% Vacuité	Nbre catégories	Nbre de taxons
SEPTEMBRE	106-400	212	13	31	4	5
Septembre-aval	106-212	154	3	33		
Septembre-médiane	113-285	214	7	14	4	5
Septembre-amont	165-400	265	3	67		
NOVEMBRE	150-254	200	14	64	6	6
Novembre-aval	205-251	226	3	0		
Novembre-médiane	150-254	205	8	0	5	5
Novembre-amont	155	155	2	0		
FEVRIER	135-192	159	24	4	6	8
Février-aval	167	167	1	0		
Février-médiane	135-192	159	17	6	6	8
Février-amont	148-192	160	6	0	4	4

Dans les AFC (catégories et taxons), une variabilité temporelle se dessine (Figure 40). Les trois mois de prélèvement sont responsables de l'inertie. Le régime alimentaire des aloses feintes de septembre est discriminé par les isopodes (en particulier l'espèce *S. laticauda*) et les poissons (anchois) ; celui de novembre par les crevettes du genre *Palaemon* ; enfin celui de février par le zooplancton (œufs indéterminés), les copépodes *E. affinis* et *Acartia* spp. et les amphipodes du genre *Gammarus*. Les polychètes qui ont été ingérés accessoirement, ne sont donc pas représentatifs du régime alimentaire de l'aloise feinte. Les débris végétaux et les poissons ont une position centrale dans les AFC. Ils caractérisent donc globalement le bol alimentaire. L'axe 1, expliquant 88,89% de l'inertie pour l'AFC considérant les catégories et 87,51% pour l'AFC considérant les taxons, dessine une tendance saisonnière en séparant les aloses feintes d'automne (septembre/novembre, mois discriminés par le mysidacé *M. slabberi* et l'isopode du genre *Idotea*) de celles d'hiver (février).

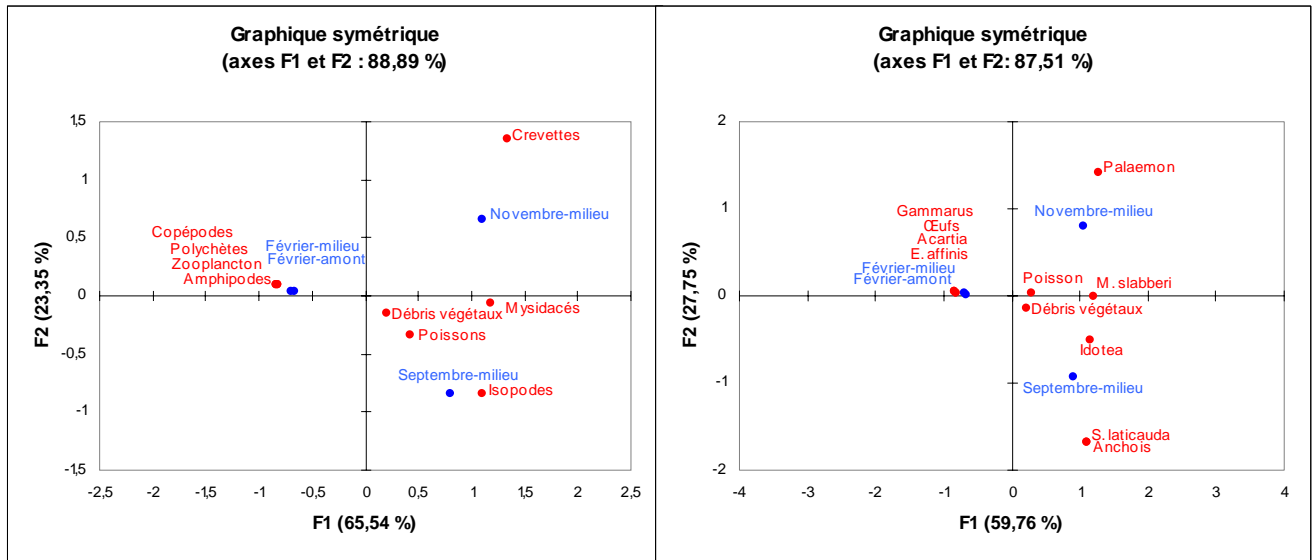


Figure 40. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les aloses feintes, *Alosa fallax*, récoltés de septembre 2003 à février 2004, dans différentes zones de l'estuaire (représentés en bleu) et pour les items identifiés dans leur bol alimentaire (représentés en rouge). A gauche les items ont été regroupés en catégories (A.), à droite les taxons caractérisant le régime alimentaire (FO>10%) ont été représentés (B.). Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

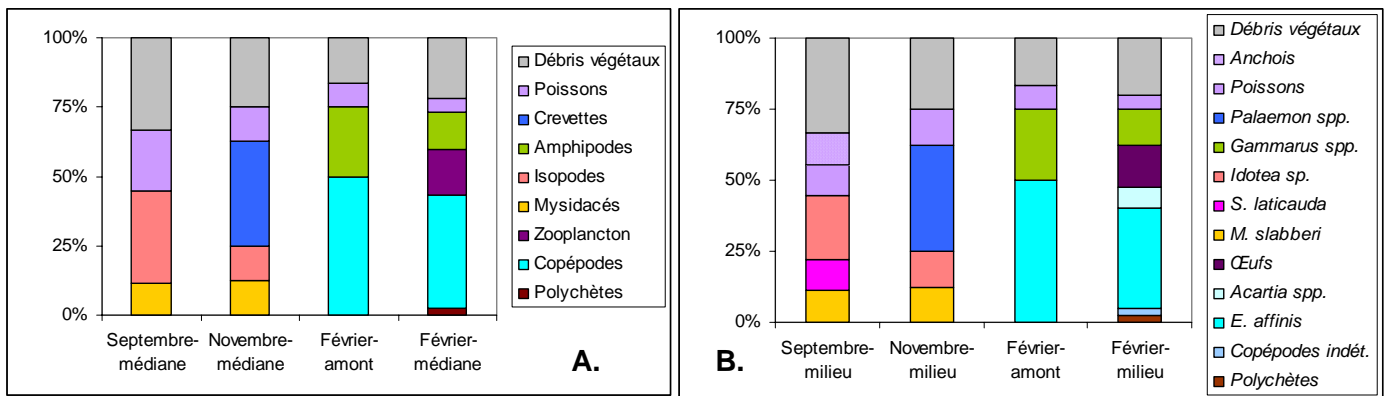


Figure 41. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire de l'aloise feinte, *Alosa fallax*, par zone étudiée pour les différents mois de présence, basée sur l'indice d'occurrence. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

L'importance relative des catégories et taxons consommés par l'aloise feinte reflète une variabilité alimentaire temporelle des items les plus consommés (Figure 41). En effet, en septembre, les isopodes (*S. laticauda*) et les débris végétaux présentent les plus fortes occurrences dans les contenus stomacaux puis en novembre, ce sont les crevettes (*Palaemon*) qui dominent et en février les copépodes (*E. affinis*).

4.4.6.1.3 Effet taille

Les poissons examinés mesuraient entre 20 et 400 mm, correspondant aux cohortes 0+, 1+, 2+ et 3+ (cf. Chapitre 3). En raison d'un nombre limité d'aloses feintes pêchées, les

différents mois et zones ont été regroupés. Trois classes de tailles ont été définies (Figure 42). Seul un spécimen avait une taille inférieure à 100 mm et trois avaient une taille supérieure à 250 mm. Ainsi, ces poissons n'ont pas été considérés pour l'analyse de l'effet taille.

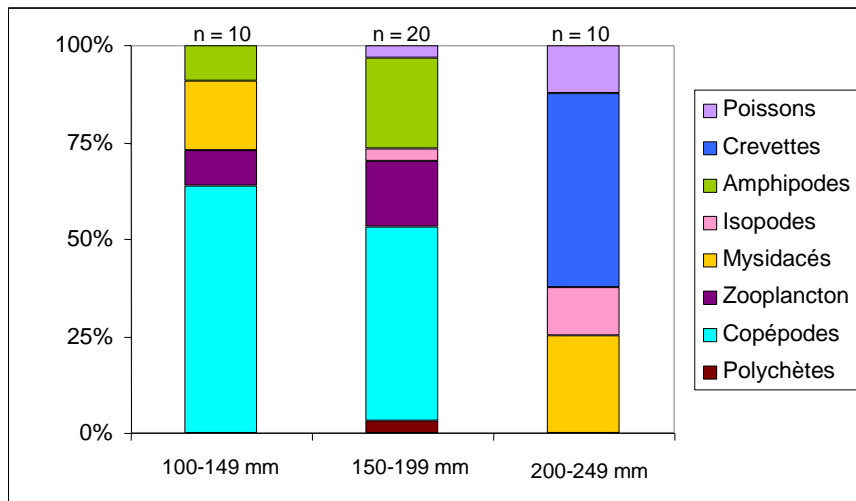
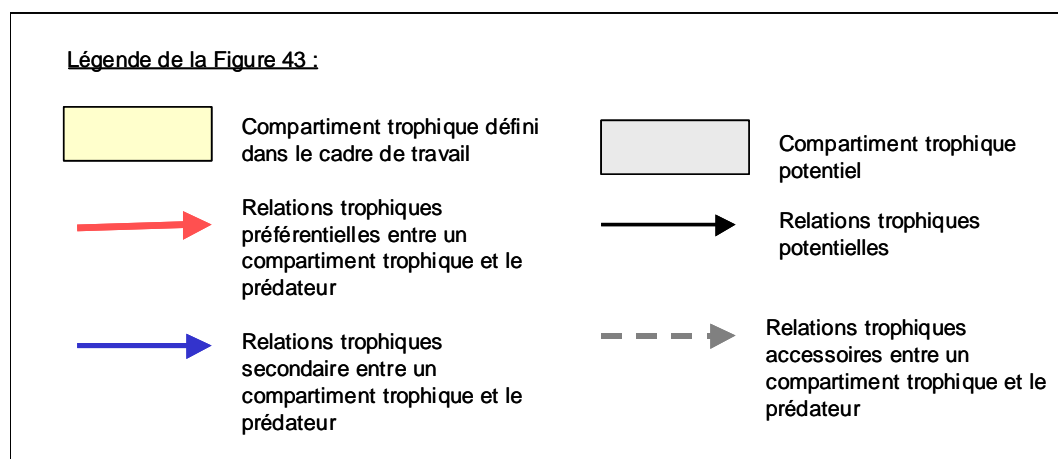



Figure 42. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture de l'alse feinte, *Alosa fallax*, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. n = nombre d'estomacs pleins examinés. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

L'alimentation des aloses feintes, de tailles comprises entre 100 et 200 mm, est dominé par le mézozooplancton, essentiellement représenté par les copépodes (Figure 42). Il est toutefois difficile de dissocier l'effet taille de l'effet temps puisque toutes ces aloses ont été pêchées en février. Les plus grandes aloses (200-249 mm ; cohorte 1+) consomment préférentiellement des crevettes. A partir de 150 mm, des poissons apparaissent progressivement dans le bol alimentaire de ce prédateur. La variabilité de l'importance relative des mysidacés, amphipodes et isopodes est difficile à relier à un effet taille. Ces variations sont probablement plus à relier à la variabilité temporelle.

4.4.6.1.4 Synthèse des résultats





ALOISE FEINTE, *Alosa fallax*

Comportement alimentaire : pélagique / carnivore, **partiellement herbivore?**

Niveau trophique : Carnivore – **partiellement herbivore?**

Guilde trophique (Elliott & Dewailly, 1995) : CS – carnivore, mangeur de plancton, d'invertébrés et de poissons. **HC – poisson partiellement herbivore, partiellement carnivore ?**

Tailles :
99 - 285 mm

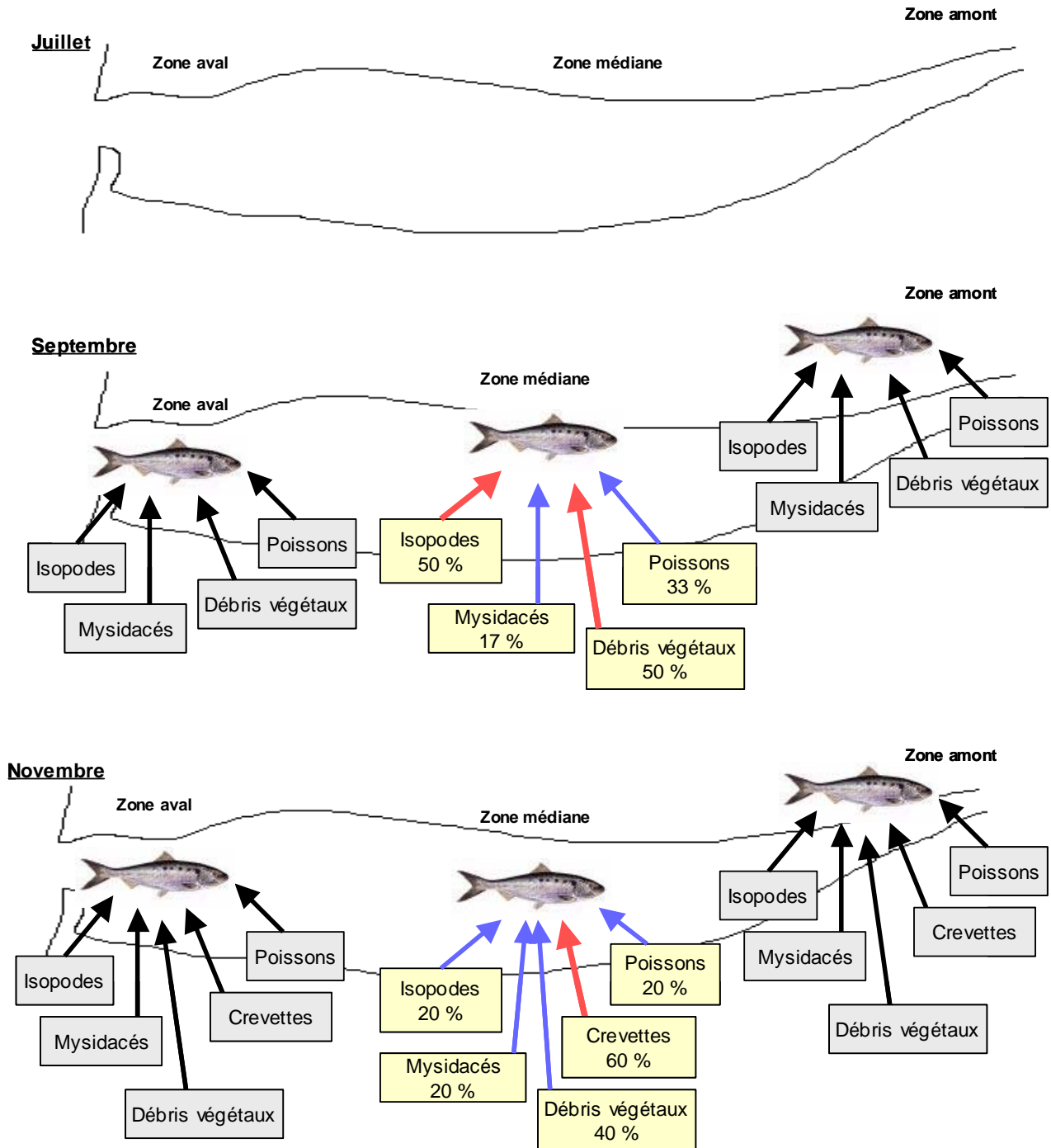
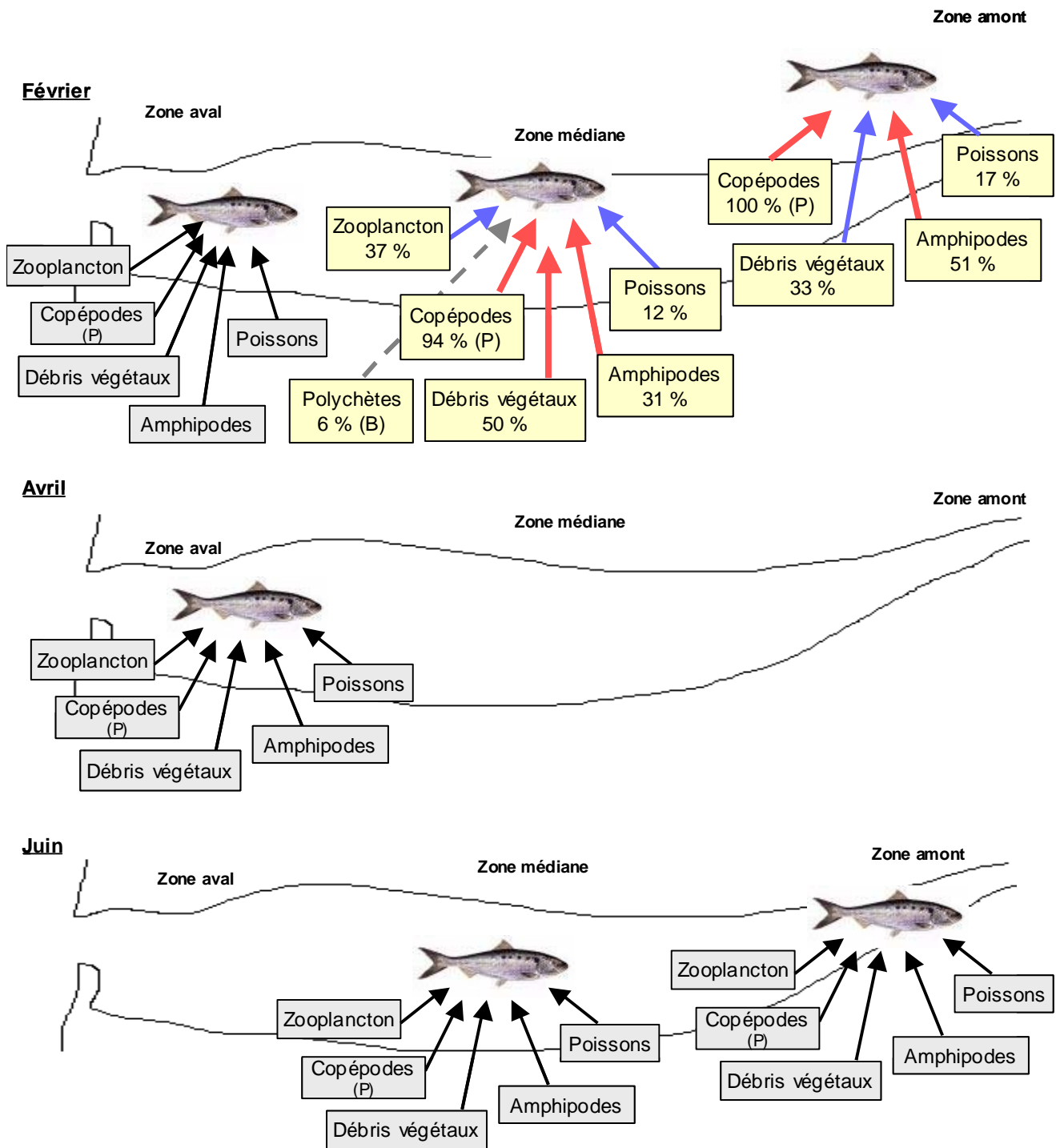


Figure 43. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez l'alose feinte, *Alosa fallax*, dans l'estuaire de la Gironde. Zooplancton = zooplancton autre que « copépodes ». Données en % d'occurrence. P = pélagique ; B = benthique.



Complément bibliographique (CTGREF, 1979)



Tailles :
0-100 mm

Comportement alimentaire : pélagique / zooplanctonophage

Guilde trophique (Elliott & Dewailly, 1995) : PS – mangeuse de plancton

Figure 43. Suite

La Figure 43 permet de synthétiser l'ensemble des résultats d'écologie alimentaire acquis sur l'alose feinte dans le cadre de ce travail, en illustrant les différentes relations trophiques établies dans l'espace et dans le temps. Les régimes alimentaires des aloses feintes, présentes en septembre/novembre 2003 dans les zones aval et amont, en février/avril 2004 dans la zone aval et en juin 2004 dans les zones médiane et amont, ont été extrapolés. De plus, ces résultats nous ont permis de caractériser globalement le comportement alimentaire de ce poisson ainsi que son niveau trophique et son appartenance à une guildes trophique, définie à partir de la classification d'Elliott & Dewailly (1995). Un complément bibliographique, apporté par l'étude du CTGREF (1979) dans l'estuaire de la Gironde, concernant le comportement alimentaire des aloses feintes de tailles inférieures à celles échantillonnées dans la présente étude (30-100 mm), a été mentionné.

4.4.6.2 Discussion

Dans l'estuaire de la Gironde, les jeunes aloses feintes, mesurant entre 100 et 250 mm, correspondant à des stades juvéniles (0+) et subadultes (1+), se nourrissent essentiellement de copépodes, amphipodes, poissons et débris de végétaux. L'ensemble des petits crustacés (mysidacés, isopodes et amphipodes) jouent un rôle non négligeable dans l'alimentation des jeunes aloses et sont à l'origine de la variabilité alimentaire temporelle. Ceci pourrait refléter l'abondance relative des proies dans le milieu et expliquer quelques différences observées par rapport aux catégories de proies dominantes dans d'autres milieux. En effet, contrairement à notre étude, dans l'estuaire de l'Elbe (Oesmann & Thiel, 2001) et de la Loire (Marchand, 1977), les mysidacés ont été identifiés ponctuellement comme étant une composante alimentaire principale chez le groupe 1+.

Dans de nombreuses études, une variabilité alimentaire chez cette espèce avec l'augmentation de la taille des proies consommées parallèlement à l'accroissement de la taille de ce prédateur a été mise en évidence (Aprahamian, 1989; Oesmann & Thiel, 2001; Sabatié, 1993). Dans notre étude, elle s'illustre par une dominance du métazooplancton dans les contenus stomacaux des plus petites aloses (tailles comprises entre 100 et 200 mm) et par celle de proies plus grandes (ex. les crevettes) dans les estomacs des individus les plus grands. De plus, une apparition des poissons est observée à partir d'une taille de 150 mm. Cette tendance alimentaire piscivore, préférentiellement axée sur les sprats et les anchois, se confirme chez les individus plus âgés (Taverny & Elie, 2001; Wheeler, 1978).

En raison des fortes chutes d'abondance des alosons en 2003-2004 et de l'engin de pêche utilisé dans le cadre de ce travail (cf. Chapitre 3), aucun individu de taille inférieure à 99 mm n'a été échantillonné. Notons que d'après le CTGREF (1979), dans l'estuaire de la Gironde, les très jeunes aloses feintes (tailles inférieures à 30 mm) se nourrissent exclusivement de copépodes. Ensuite, entre 30 et 50 mm, ces poissons consomment surtout des mysidacés, puis en grandissant (50 à 100 mm) les insectes terrestres deviennent leurs proies principales. Pour ces deux dernières classes de tailles, le métazooplancton représente encore une forte proportion du régime trophique. Comme dans notre étude, les débris végétaux, dans l'estuaire de l'Elbe (Oesmann & Thiel, 2001) et l'estuaire du Tage (Assis *et al.*, 1992), constituent une part importante du bol alimentaire des aloses feintes. A la vue du comportement alimentaire pélagique de l'alse, l'ingestion de cet item est très probablement accidentelle et l'intérêt énergétique de ces débris reste difficile à estimer.

D'autres études portant sur les alosons en milieu dulçaquicole et saumâtre ont montré ce même comportement alimentaire zooplanctonophage (Aprahamian, 1989; Oesmann & Thiel, 2001; Sabatié, 1993).

Pour ce même groupe d'âge (0+), l'alse vraie, *Alosa alosa*, présente le même régime alimentaire (Cassou-Leins & Cassou-Leins, 1981). Contrairement à l'alse feinte, elle continue à manifester en grandissant un régime zooplanctonophage dominant ne consommant que de rares poissons (Taverny & Elie, 2001). Les quelques estomacs d'alses vraies examinées pendant cette étude (4 individus – résultats non présentés) allaient dans le même sens.

4.4.7 Le maigre

La présence de nombreux juvéniles de maigre, *Argyrosomus regius*, dans l'estuaire de la Gironde semble reliée au réchauffement climatique global et/ou aux conditions climatiques « exceptionnelles » en 2003 et 2004, responsable(s) du déplacement vers le Nord de son aire de répartition (cf. Chapitre 3). Dans l'estuaire de la Gironde, une reproduction a lieu de mai à juillet dans les zones externe et polyhaline. Dans cette étude, la cohorte née en 2003 a été capturée de juillet 2003 à septembre 2004, excepté pendant la période hivernale où les maigres sont absents du système en raison des conditions environnementales. En juin 2004, la nouvelle cohorte a également été échantillonnée.

Ces poissons ont été très fréquents et très abondants pendant la période d'étude et pourraient ainsi jouer un rôle important dans les réseaux trophiques estuariens de la Gironde. De rares études portent sur l'écologie alimentaire des maigres : en milieu estuarien, le régime des juvéniles n'a été étudié que dans la partie aval de l'estuaire du Tage (Cabral & Ohmert, 2001) et dans l'estuaire externe de l'estuaire de la Gironde (Quéro & Vayne, 1987). Ce travail de thèse contribue donc à approfondir les connaissances sur ce sujet dans l'estuaire de la Gironde, à appréhender sa variabilité (espace, temps et en fonction de la taille) et à comparer nos résultats avec les études existantes.

4.4.7.1 Résultats

4.4.7.1.1 Régime alimentaire général

Dans ce travail, 311 estomacs de maigres, dont les tailles étaient comprises entre 30 et 263 mm, correspondant à des stades juvéniles 0+ et 1+, ont été examinés. Parmi les individus récoltés, deux poissons avaient des tailles supérieures à 400 mm et n'ont pas été considérés.

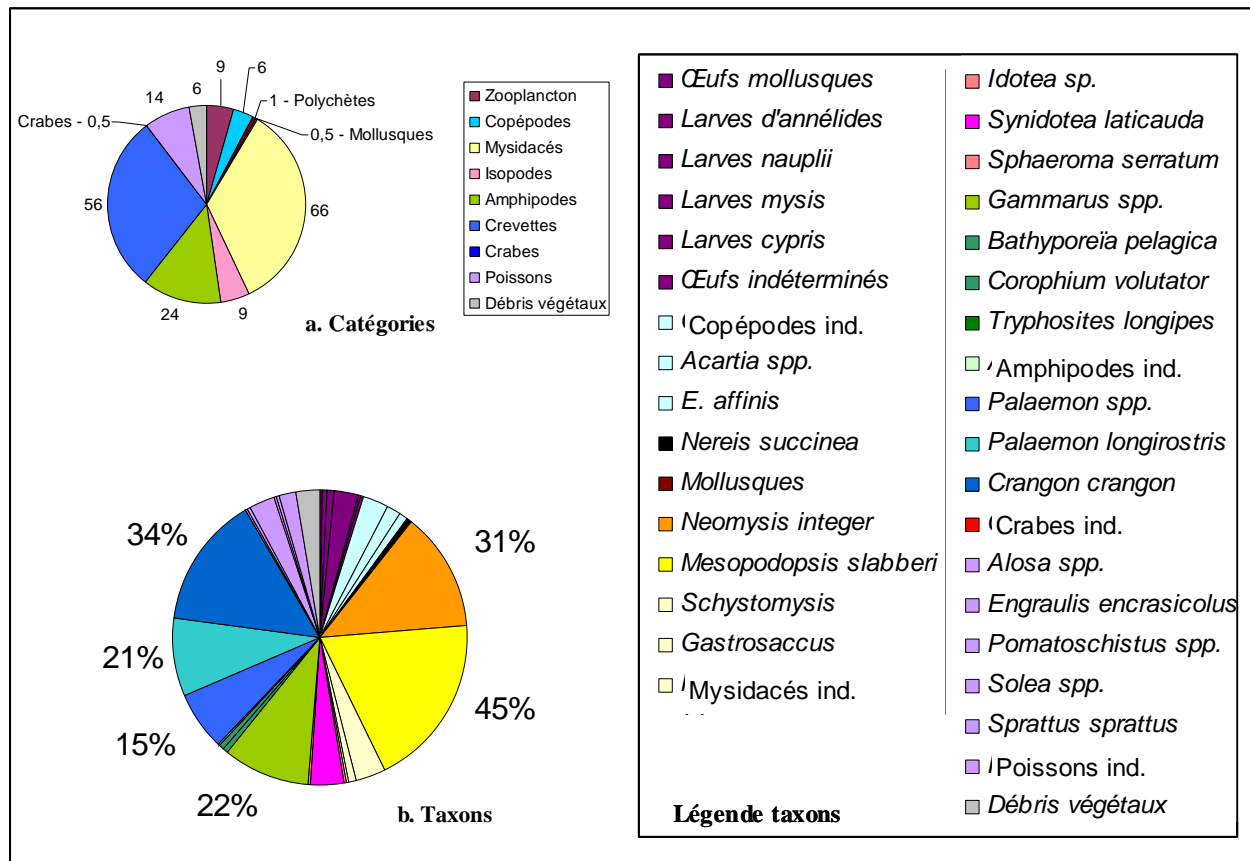


Figure 44. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire de *Argyrosomus regius*. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

Le coefficient de vacuité est faible avec seulement 8% d'estomacs vides. Le maigre a consommé des catégories très variées : zooplancton divers, copépodes, mysidacés, isopodes, amphipodes, crevettes, poissons, annélides polychètes, mollusques, crabes et débris végétaux (Figure 44). Parmi elles, seules quatre dominent en terme de fréquence. Ainsi, les mysidacés (essentiellement *M. slabberi* et *N. integer*) et les crevettes (*C. crangon* et *Palaemon longirostris*) sont les items les plus fréquents avec des pourcentages d'occurrence supérieurs à 50%. Les amphipodes (*Gammarus* spp.) et les poissons (*Alosa* spp., *E. encrasicolus*, *Pomatoschistus* spp., *Solea* spp. et *S. sprattus*) sont également fréquemment consommés avec, respectivement des fréquences d'occurrence de 24 et 14%. Le spectre alimentaire du maigre est très diversifié, avec 35 taxons identifiés, mais dont une faible partie domine dans le régime alimentaire de ce prédateur. Ainsi, le maigre se nourrit préférentiellement de mysidacés, *M. slabberi* et *N. integer*, de crevettes, *P. longirostris* et *C. crangon*, ainsi que d'amphipodes du genre *Gammarus*, des poissons *Pomatoschistus* spp. et de l'isopode *S. laticauda*.

4.4.7.1.2 Variabilité spatio-temporelle

Le maigre est absent de l'estuaire de la Gironde durant l'hiver (février 2004 ; cf. Chapitre 3). Le taux de vacuité est relativement faible tout le long de l'année avec cependant un maximum à l'automne (septembre, novembre ; Tableau 15) et un minimum en été. Le nombre de catégories/taxons reste élevé, quel que soit le mois considéré.

De l'été (juillet) jusqu'au début de l'automne (septembre), le maigre est présent sur toute la zone d'étude (Tableau 15). En novembre, ce poisson quitte progressivement la zone amont avec seulement deux individus échantillonnés, rendant impossible l'analyse du régime alimentaire. L'hiver, le maigre, ayant regagné la mer, est donc absent de l'estuaire de la Gironde. Il est à nouveau présent dans les zones aval et médiane en avril puis sur l'ensemble de la zone étudiée en juin. En raison des problèmes techniques survenus lors de l'échantillonnage de juin, les estomacs des maigres récoltés dans la zone aval n'ont pu être analysés.

Tableau 15. Evolution spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des maigres, *Argyrosomus regius*, récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. En rouge, échantillons non retenus pour l'étude de la variabilité spatio-temporelle.

	Tailles (mm)	Tailles moyennes (mm)	Nbre estomacs	% Vacuité	Nbre catégories	Nbre de taxons
JUILLET	30-104	68	91	1	7	13
Juillet-aval	38-94	61	23	4	6	9
Juillet-médiane	30-104	70	60	0	7	9
Juillet-amont	40-96	63	8	0	3	6
SEPTEMBRE	130-235	175	51	18	6	10
Septembre-aval	130-234	177	25	28	6	9
Septembre-médiane	130-235	179	13	8	4	7
Septembre-amont	136-215	168	13	8	4	6
NOVEMBRE	106-249	165	69	13	8	10
Novembre-aval	106-208	157	43	16	8	11
Novembre-médiane	131-249	177	24	8	5	8
Novembre-amont	145-172	158	2	0		
AVRIL	125-263	199	45	9	8	12
Avril-aval	140-263	198	34	15	8	11
Avril-médiane	125-240	201	11	0	5	8
JUIN	30-263	168	55	5	9	12
Juin-médiane	30-263	177	48	4	9	12
Juin-amont	40-226	103	7	14	4	4

✓ Variabilité du régime sur l'axe longitudinal du système

En se déplaçant vers l'amont (zone la moins salée), une diminution de la diversité alimentaire du maigre (nombre de catégories/taxons) et une augmentation du rythme d'activité alimentaire (baisse du taux de vacuité) sont observées.

✓ Variabilité du régime en fonction des saisons et de l'espace

Dans l'AFC considérant les catégories de proies, trois groupes se détachent (Figure 45.A.) :

- un premier est constitué par les maigres présents en été (juillet), discriminés par les copépodes et le zooplancton divers,
- un deuxième groupe est composé par les maigres récoltés en automne (septembre/novembre) discriminés par les poissons et surtout les crevettes qui représentent la catégorie de proie préférentielle (Figure 46.A.). Les crabes, items rares du bol alimentaire, ne sont donc pas représentatifs du régime alimentaire du maigre,
- un troisième regroupe les poissons échantillonnés au printemps (avril/juin) discriminés par les amphipodes (les polychètes, mollusques représentent des catégories rares, non représentatives du régime alimentaire du maigre)

Cette analyse factorielle met en évidence une variabilité alimentaire saisonnière chez le maigre.

Au niveau taxonomique, une tendance spatiale se dessine dans l'AFC pour les échantillons de juillet (Figure 45 B.). Les estomacs des poissons de la zone aval (responsables de l'inertie) se détachent et sont caractérisés par la forte présence de larves de crustacés (cypris, nauplii, mysis) et les mysidacés marins du genre *Schistomysis* et *Gastrosaccus*. Les estomacs des poissons des autres zones se rapprochent de ceux des autres saisons, avec des contenus stomacaux discriminés par le copépode du genre *Acartia*, le mysidacé *M. slabberi* et la crevette *C. crangon*.

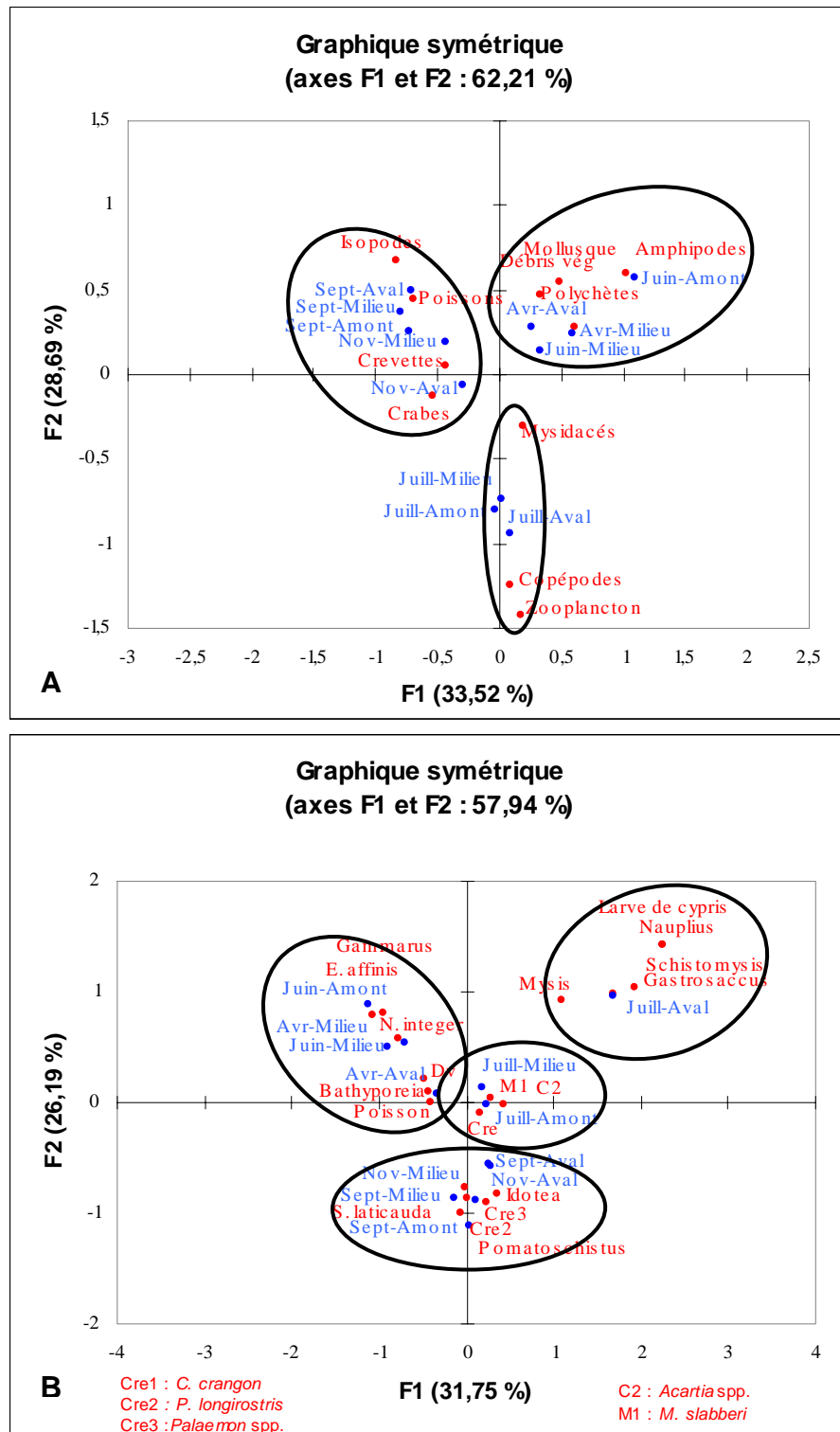


Figure 45. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les maigres, *Argyrosomus regius*, récoltés à différents mois, dans différentes zones de l'estuaire (représentés en bleu) et pour les items identifiés dans leur bol alimentaire (représentés en rouge). En haut les items ont été regroupés en catégories (A.), en bas par taxons (FO>10%) (B.). Les cercles noirs représentent les groupes formés dans le plan des l'AFC. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

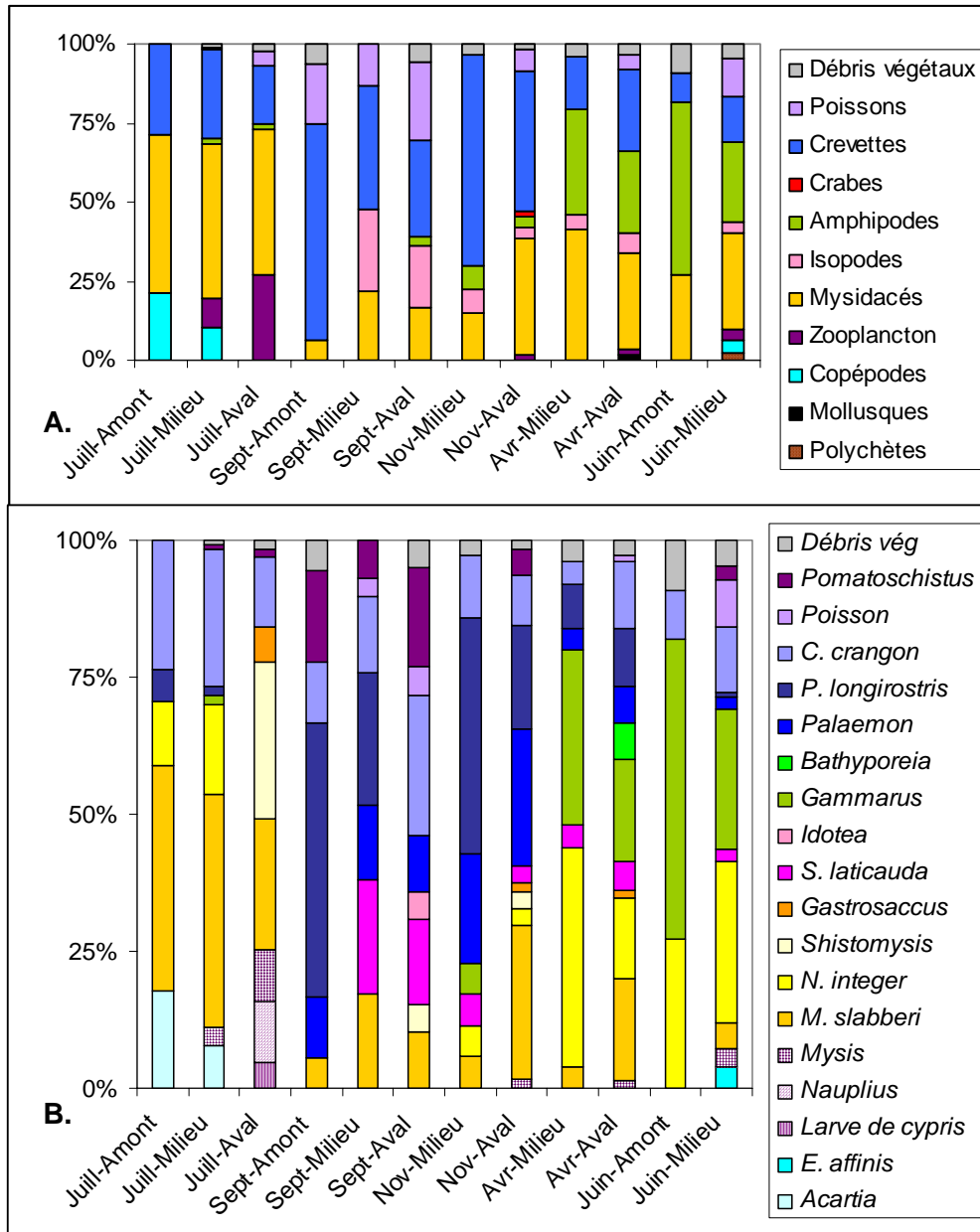


Figure 46. Importance relative des catégories de proie (A.) et taxons identifiés (B.) dans le bol alimentaire du maigre, *Argyrosomus regius*, par zone et mois, basée sur l'indice d'occurrence. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

La prise en compte des taxons confirme la variabilité saisonnière mise en évidence par les catégories de proies. En automne (septembre/novembre 2003), le genre *Palaemon*, la crevette blanche, *Palaemon longirostris*, les isopodes *S. laticauda* et *Idotea* sp., les poissons *Pomatoschistus* spp. caractérisent le régime alimentaire du maigre. Au printemps, le copépode *E. affinis*, le mysidacé *N. integer*, les amphipodes *Gammarus* spp. et *B. pelagica*, et les poissons indéterminés, discriminent leur bol alimentaire.

Quels que soient la zone et le mois considérés, le régime alimentaire du maigre est marqué par l’omniprésence des crevettes et des mysidacés. En regardant l’importance relative des différentes catégories et taxons dans le bol alimentaire du maigre (Figure 46), nous observons que les mysidacés dominent le bol alimentaire au printemps et en été (avec un changement d’espèce selon la saison considérée) et les crevettes celui de la période automnale, avec des espèces différentes selon la zone de l’estuaire considérée. Au printemps, les amphipodes du genre *Gammarus* deviennent également des items dominants et sont donc aussi fortement responsables de la variabilité alimentaire temporelle.

4.4.7.1.3 Effet taille

Afin de tester la variabilité du régime en fonction de la taille des individus, les maigres ont été regroupés dans des classes de taille régulières de 50 mm (Figure 47).

Quelle que soit la classe de taille considérée, les mysidacés représentent les proies préférentielles des maigres et les poissons des items secondaires. Les plus petites proies (copépodes et zooplancton), sont essentiellement consommées par les maigres de tailles inférieures à 100 mm. Ces items représentent alors des proies secondaires. Les crevettes apparaissent à partir de 50 mm et peuvent être considérées comme des proies préférentielles.

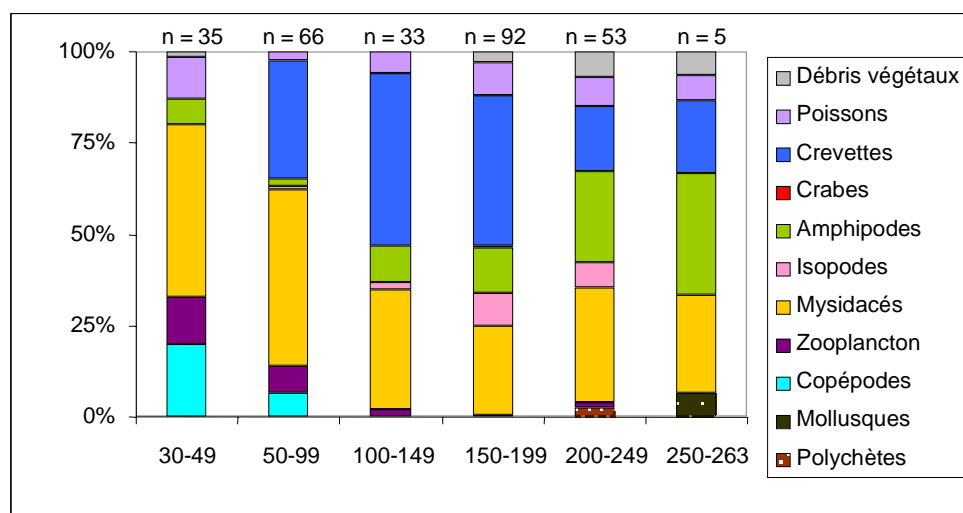


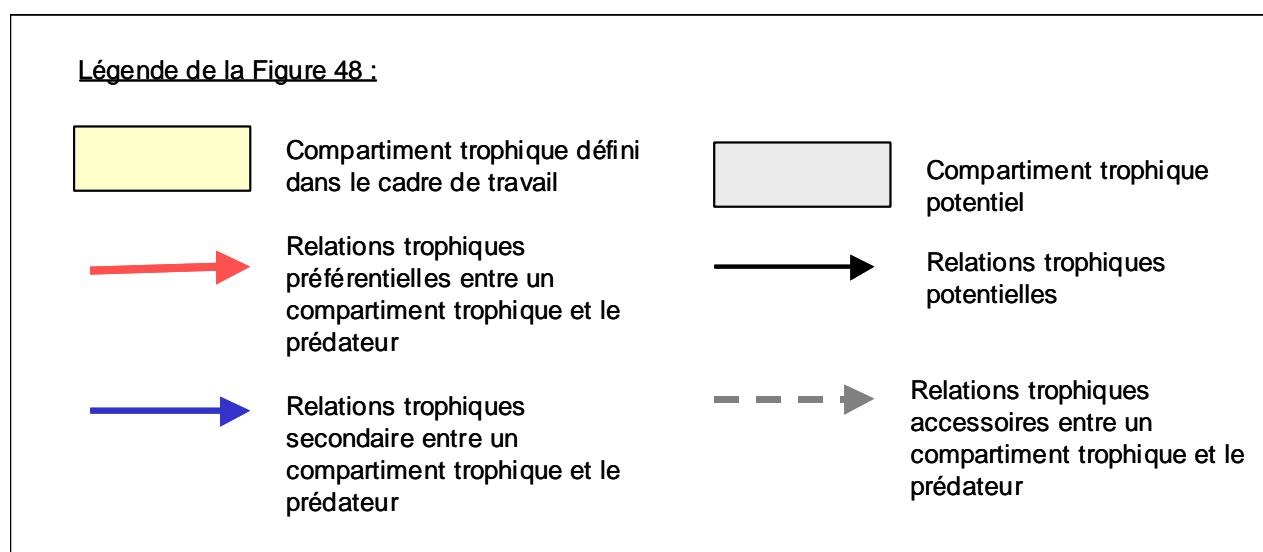
Figure 47. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du maigre, *Argyrosomus regius*, par classe de taille (en mm), basée sur l’indice d’occurrence. n = nombre d’estomacs pleins examinés. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».


Les maigres pêchés en juillet 2003 sont issus du recrutement de la fin du printemps, début été. La croissance progressive de ces jeunes poissons est visible au cours du temps, de juillet 2003 à juin 2004 (Tableau 15). L'importance relative des amphipodes et des isopodes augmente avec la taille des maigres. Cependant, l'effet taille s'avère non dissociable de l'effet temps dans notre échantillonnage.

En juin 2004, ces juvéniles de maigre sont alors âgés de 1 an. Parallèlement, la nouvelle cohorte apparaît avec des poissons de taille comprise entre 30 et 50 mm. Si l'on compare les poissons de juillet 2003 et ceux de juin 2004 de tailles inférieures à 50 mm, le même type d'alimentation est observé.

4.4.7.1.4 Synthèse des résultats

La Figure 48 permet de synthétiser l'ensemble des résultats d'écologie alimentaire acquis sur le maigre dans le cadre de ce travail. En effet, elle représente l'importance des différentes relations trophiques établies dans l'espace, dans le temps et en fonction de la taille des individus. Les régimes alimentaires des maigres présents en novembre dans la zone amont et en juin 2004 dans la zone aval, ont été extrapolés. De plus, ces résultats nous ont permis de caractériser le comportement alimentaire de ce poisson ainsi que son niveau trophique et son appartenance à une guildes trophique, définie à partir de la classification d'Elliott & Dewailly (1995) en fonction de sa taille.





MAIGRE, *Argyrosomus regius*

Comportement alimentaire : démersaux / carnivores

Niveau trophique : Grands prédateurs

Guides trophiques (Elliott & Dewailly, 1995) : **Petits** : CS = carnivore, mangeur de plancton, invertébrés et poissons ; **Grands** : IF = mangeur d'invertébrés et de poissons

Tailles : 100 – 263 mm

Tailles : 30 - 100 mm

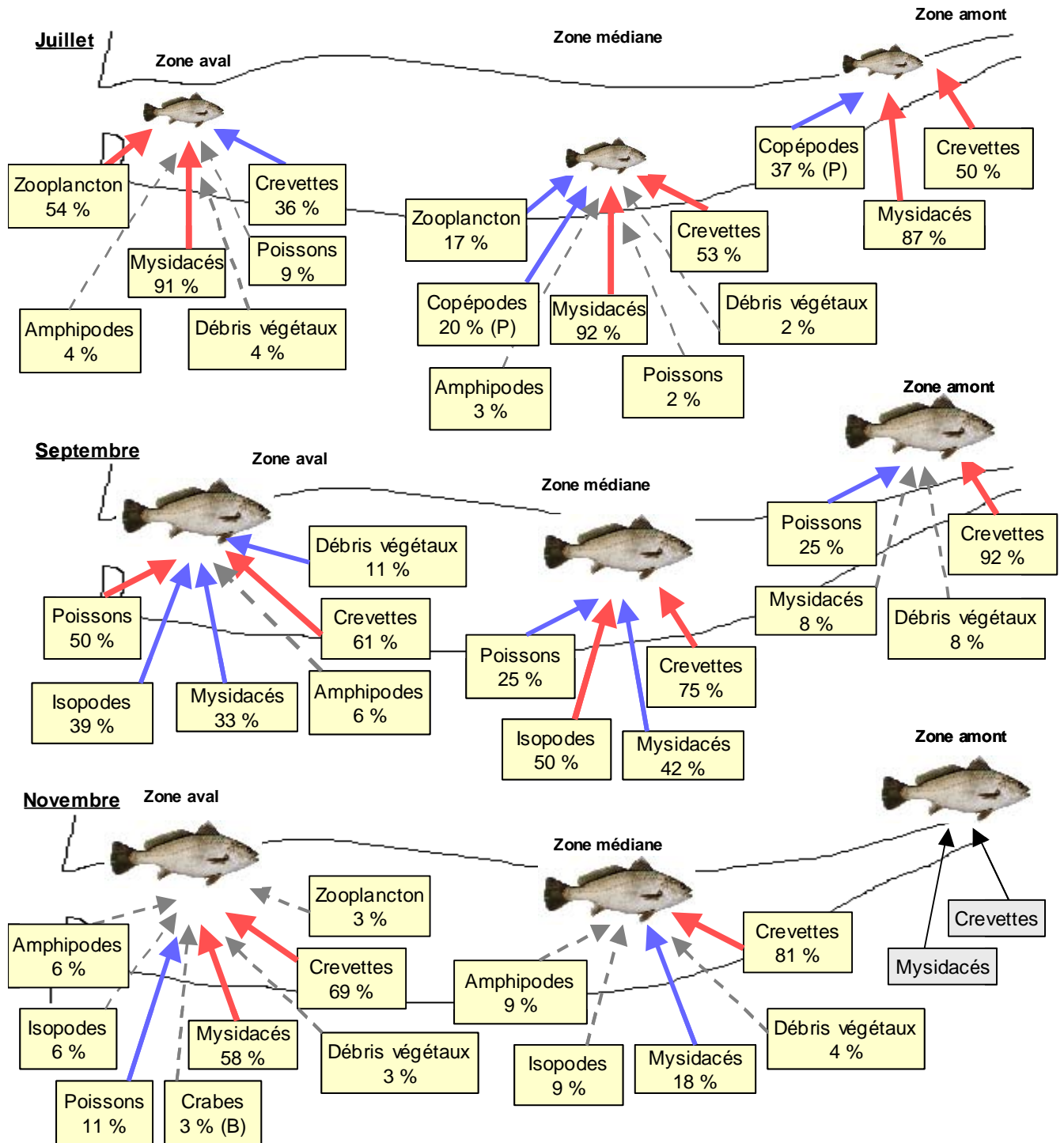


Figure 48. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le maigre, *Argyrosomus regius*, dans l'estuaire de la Gironde. Zooplancton = zooplancton autre que « copépodes ». Données en % d'occurrence. P = pélagique ; B = benthique.

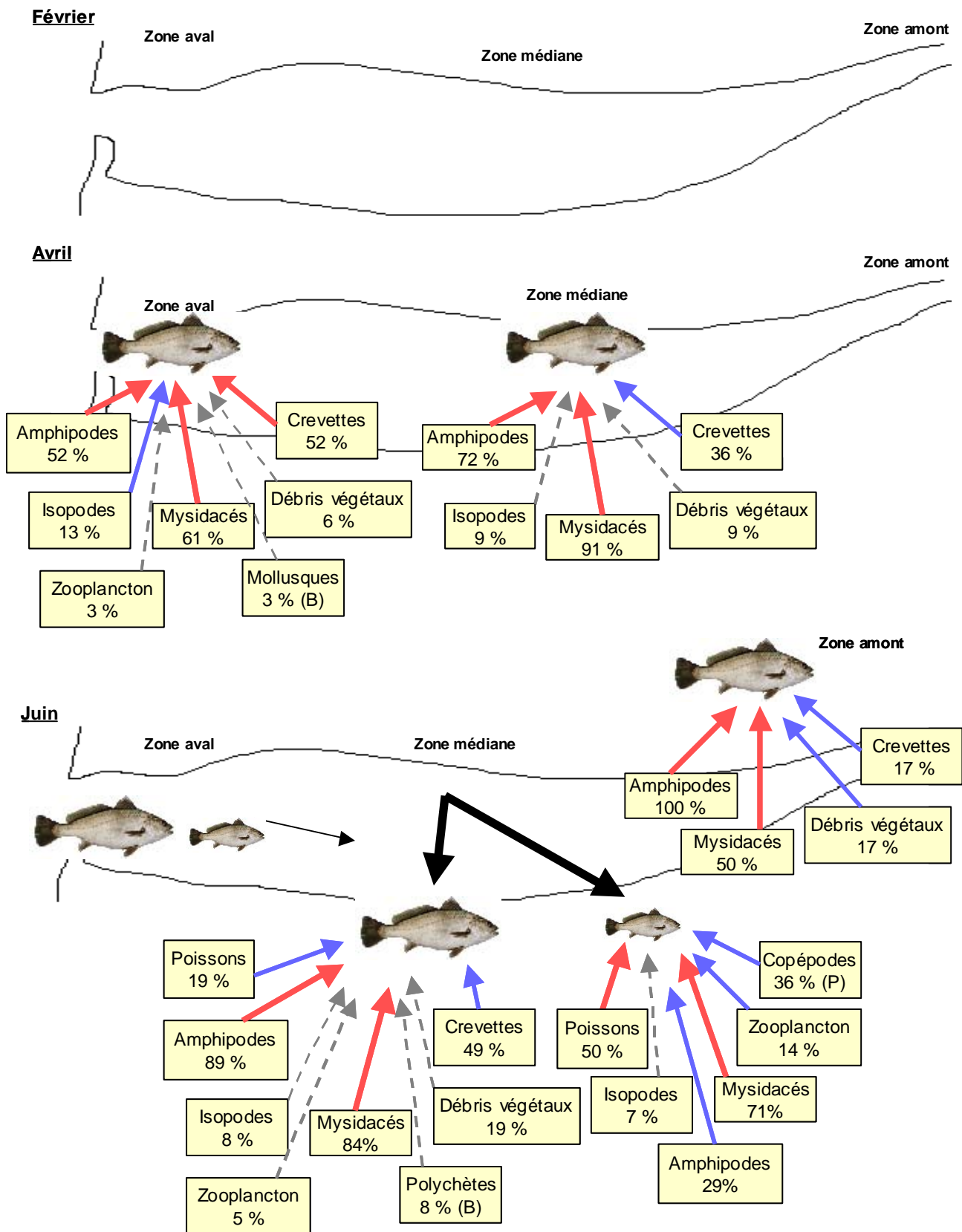


Figure 48. Suite

4.4.7.2 Discussion

Comme dans l'estuaire du Tage (Cabral & Ohmert, 2001) et dans le golfe de Gascogne au niveau du panache estuarien girondin (Quéro & Vayne, 1987), l'alimentation des maigres juvéniles de l'estuaire de la Gironde se base préférentiellement sur les mysidacés et les crevettes avec aussi une forte présence d'amphipodes et de poissons, représentant des proies secondaires.

En dépit de la différence des taxons, de la distribution géographique et des conditions environnementales, le régime alimentaire des juvéniles du Sciaenidé, *Argyrosomus japonicus*, présente plusieurs aspects communs avec *A. regius*, en particulier la forte importance des mysidacés, des crevettes et des amphipodes dans sa nourriture (Griffiths, 1997).

Quelle que soit la saison considérée, le spectre alimentaire du maigre de la Gironde est le plus étroit dans la zone amont. Ces zones estuariennes sont décrites comme étant paucispécifiques en terme de proies (David, 2001), cette diminution de la richesse spécifique étant liée à la baisse de salinité (Castel, 1981; Mees *et al.*, 1995). Par ailleurs, ces proies sont souvent très abondantes, expliquant vraisemblablement les plus faibles valeurs de vacuités dans ces zones amont. Néanmoins, quelle que soit la saison ou la zone considérée, les taux de vacuité sont faibles. Ceci dénote une forte activité alimentaire des juvéniles et l'omniprésence d'une nourriture adaptée abondante.

Une variabilité spatio-temporelle des catégories et/ou des taxons dominant le bol alimentaire des maigres a été mise en évidence dans cette étude. Par exemple, saisonnièrement, les contenus stomacaux des maigres de l'estuaire de la Gironde sont dominés par les amphipodes. Cette variabilité reflète celle de l'abondance et de la disponibilité des proies dans le milieu. La nourriture du maigre reste tout de même très ciblée sur un petit nombre de catégories/taxons.

D'après Cabral & Ohmert (2001) et Quéro & Vayne (1987), le régime alimentaire du maigre varie avec la taille du poisson, montrant chez les plus grands individus une augmentation relative des proies de plus grande taille, tels que les décapodes et les poissons téléostéens. Dans ce travail, cette variabilité semble également se dessiner, illustrée par l'augmentation de la taille des poissons consommés ainsi que l'augmentation de l'importance

des isopodes et des amphipodes, couplée à la disparition du métazooplancton chez les plus grands spécimens.

La présence de ce mésoplancton n'a pas été mentionnée dans les autres études, en raison de la taille des individus pris en compte (toujours supérieure à 100 mm). Chez *Argyrosomus japonicus*, Griffiths (1997) montre que les jeunes de taille inférieure à 50 mm se nourrissent principalement de mysidacés et de copépodes calanoïdes, confirmant ce comportement zooplanctonophage. En raison de l'engin de pêche utilisé, aucune taille inférieure à 30 mm n'a été échantillonnée. Nous pouvons penser que cette fraction de population ait un impact non négligeable sur le réseau trophique planctonique et il serait intéressant de le vérifier.

Sur les côtes tunisiennes (Chakroun & Ktari, 1981), l'étude des classes de tailles supérieures à 300 mm rapporte une forte consommation de téléostéens qui prédomine par rapport à celle des grands crustacés (crevettes). Il est alors décrit comme un prédateur féroce et un chasseur à vue, ce qui explique peut-être son absence de l'estuaire, milieu où la visibilité est limitée en raison de la forte turbidité.

Dans l'estuaire de la Gironde, le régime alimentaire du juvénile du maigre suggère plutôt une alimentation spécialiste. En effet, ce dernier base son alimentation sur une petite variété de proies, représentées principalement par des crustacés et des poissons. Comme nous l'avons vu dans le Chapitre 3, le maigre est de plus en plus abondant et ceci depuis une dizaine d'année. De part sa position dans le réseau trophique en tant que prédateur, nous pourrions nous interroger à propos de son impact sur les maillons inférieurs et sur la pression de compétition trophique qu'il pourrait exercer envers les autres grands prédateurs, tels que les bars et le merlan.

4.4.8 Le bar franc, *Dicentrarchus labrax*

Le bar franc, *Dicentrarchus labrax*, poisson euryhalin d'origine marine, recherche les eaux saumâtres et est particulièrement commun dans les estuaires au cours de sa première année de vie (groupe 0+). Pendant cette étude, les cohortes 0+ et 1+ étaient présentes tout le long de l'année, essentiellement dans la zone médiane de l'estuaire de la Gironde (Cf. Chapitre 3). De rares adultes ont été capturés au printemps et à l'automne dans les zones méso- et polyhaline. L'estuaire de la Gironde remplit donc le rôle de zone de nourricerie pour les juvéniles et zone d'alimentation saisonnière pour les adultes.

De par son fort intérêt commercial, l'écologie alimentaire de cette espèce a été relativement bien étudiée dans divers milieux. En milieu estuarien, ces travaux portent essentiellement sur les stades juvéniles. Les travaux d'Arahamian & Barr (1985) dans l'estuaire de la Severn, ceux de Bessineton *et al.* (1998) dans l'estuaire de la Seine, ceux d'Elie & Marchand (1983) dans l'estuaire de la Loire et ceux de Cabral & Costa (2001) dans l'estuaire du Tage peuvent être cités. Dans l'estuaire de la Gironde, une étude portant uniquement sur l'alimentation des stades 0+ a été menée en 1979 (CTGREF). Ce travail de thèse constituait l'occasion d'approfondir la connaissance du régime trophique de cette espèce dans l'estuaire de la Gironde (autres stades), d'appréhender sa variabilité (espace, temps, en fonction de la taille) et de comparer ces résultats avec l'ensemble des données bibliographiques.

4.4.8.1 Résultats

4.4.8.1.1 Régime alimentaire général

68 bars francs ont été analysés dans cette étude. Ils mesuraient entre 53 et 590 mm, tailles regroupant des juvéniles et des adultes. Le coefficient de vacuité est de 16 %. Leur alimentation est très diversifiée, composée de copépodes, mysidacés, isopodes, amphipodes, crevettes, poissons, annélides polychètes, crabes et débris végétaux (Figure 49).

Les crevettes (avec les espèces *Palaemon longirostris* et *Crangon crangon*) sont présentes dans 55% des estomacs. Elles dominent le régime alimentaire du bar franc en terme

de fréquence. Parmi les autres catégories de proies, les copépodes (*Acartia* spp. et *E. affinis*), les mysidacés (*M. slabberi* et *N. integer*), les isopodes (*Synidotea laticauda*), les amphipodes (*Gammarus* spp.), les poissons (*Alosa* spp., *E. encrasicolus*, *Solea* spp., *A. regius*) et les débris végétaux sont également fortement représentés avec des pourcentages d'occurrence supérieurs à 10 %.

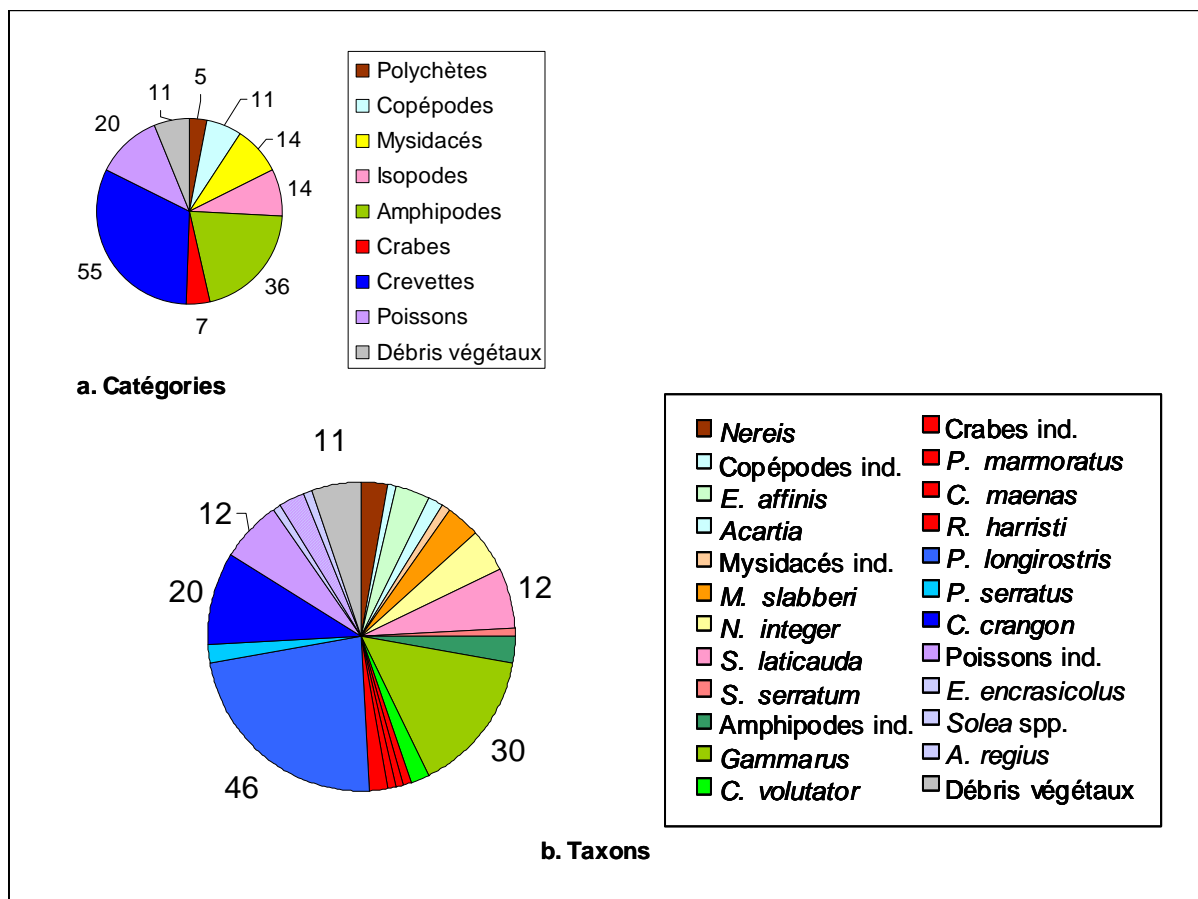


Figure 49. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire du bar franc, *Dicentrarchus labrax*. Ind. = indéterminés.

4.4.8.1.2 Variabilité temporelle

Les bars francs ont été pêchés pendant toute la période de l'échantillonnage. Cependant, en raison d'un nombre insuffisant d'individus capturés en juin 2004 (seulement trois poissons), ce mois ne sera pas considéré pour l'analyse de la variabilité temporelle de l'alimentation.

Sur les 65 bars francs, 6 ont été capturés en juillet, 8 en septembre, 9 en novembre, 31 en février et 11 en avril (Tableau 16). Quel que soit le mois considéré, une grande disparité de tailles des poissons, correspondant à des juvéniles et des adultes, est à noter. Le taux de vacuité est nul en juillet et septembre puis atteint un maximum en novembre avec une valeur de 44%. Il diminue ensuite progressivement en février et avril.

Le spectre alimentaire du bar franc est particulièrement étroit en novembre, représenté par quatre taxons de proies, regroupés en trois catégories. Ce résultat peut cependant être biaisé en raison du faible nombre d'individus examinés contenant des estomacs pleins.

Pour cette espèce, la variabilité spatiale n'a pu être analysée en raison d'un trop faible nombre d'individus et/ou de fortes vacuité (Tableau 16).

Tableau 16. Evolution temporelle et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des bars francs récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. Les échantillons ne pouvant être considérés pour l'analyse spatio-temporelle sont indiqués en rouge.

	Tailles (mm)	Tailles moyennes (mm)	Nbre estomacs	% Vacuité	Nbre catégories	Nbre de taxons
JUILLET	53-308	147	6	0	6	8
Juillet-médiane	98-308	230	3			
Juillet-amont	53-81	63	3			
SEPTEMBRE	74-510	209	8	0	6	9
Septembre-aval	83-510	286	4			
Septembre-médiane	220		1			
Septembre-amont	74-120	103	3			
NOVEMBRE	120-590	330	9	44	3	4
Novembre-médiane	120-138	129	7	57		
Novembre-amont	130-590	387	2	0		
FEVRIER	80-514	186	31	19	7	16
Février-aval	126-514	270	5	20		
Février-médiane	80-447	173	26	19		
AVRIL	83-451	160	11	9	6	7
Avril-médiane	83-451	142	10	10		
Avril-amont	333		1	0		

Quel que soit le mois considéré, le bol alimentaire du bar franc est composé de mysidacés (*M. slabberi*, *N. integer*, mysidacés indéterminés), de crevettes (*Palaemon* spp., *P. longirostris*, *C. crangon*) et de poissons (*E. encrasicolus*, *A. regius*, *Solea* spp., poissons indéterminés ; Figure 51). Toutefois, des variabilités temporelles des régimes alimentaires se dessinent.

Dans l'AFC considérant l'occurrence des grandes catégories de proies présentes dans les estomacs, pratiquement toutes sont responsables de l'inertie (égale à 78,30% pour l'axe 1 et 2 ; Figure 50.A.). Les isopodes, copépodes et débris de végétaux discriminent alors le bol alimentaire des bars francs échantillonnés en juillet, les crabes et amphipodes celui des individus présents en avril et enfin les poissons et mysidacés ceux des bars francs récoltés en novembre et septembre. Notons que les polychètes, également responsables de l'inertie, ont été identifiés comme une catégorie de proies accessoires et ne sont donc pas représentatifs de la variabilité alimentaire chez le bar franc. Les crevettes et le mois de février sont deux points proches de l'origine des axes. Cela signifie que les crevettes représentent une catégorie ubiquiste, caractérisant globalement le régime alimentaire du bar franc et que le bol alimentaire des bars francs du mois de février est composé par l'ensemble des catégories de proies.

Toutefois, l'axe 1 (expliquant 52,73% de l'inertie) regroupe certains mois : d'une part les mois de juillet, septembre et novembre discriminés par les crevettes, d'autre part les mois d'avril et février, discriminés par les amphipodes.

Au niveau taxonomique, l'AFC met également en évidence une certaine variabilité alimentaire (Figure 50.B.). Pratiquement l'ensemble des taxons est responsable de l'inertie. En effet :

-le mysidacé *N. integer* et les poissons indéterminés discriminent les régimes alimentaires des bars francs présents en novembre et en avril,

-les copépodes *E. affinis* et du genre *Acartia*, l'isopode *S. laticauda*, l'anchois et les débris de végétaux discriminent celui des bars francs de juillet,

-l'annélide polychète du genre *Nereis*, la crevette *P. serratus*, le crabe *C. maenas*, la sole et le maigre celui des spécimens capturés en septembre

C'est la crevette *P. longirostris* qui caractérise globalement le régime alimentaire du bar franc (position centrale dans l'AFC). Comme dans la première AFC regroupant les catégories, le bar franc de février occupe une position centrale dans l'AFC. Son bol alimentaire est composé par un grand nombre de taxons caractérisant les différents mois. L'axe 1, expliquant 41,94% de l'inertie regroupe encore les régimes alimentaires des bars francs capturés en février et avril discriminé par *Gammarus* et ceux de septembre et juillet discriminés par *M. slabberi* et la crevette grise (*C. crangon*). Par contre, le régime alimentaire des individus de novembre se rapproche plus du premier groupe en étant discriminé par *N. integer* et les poissons indéterminés.

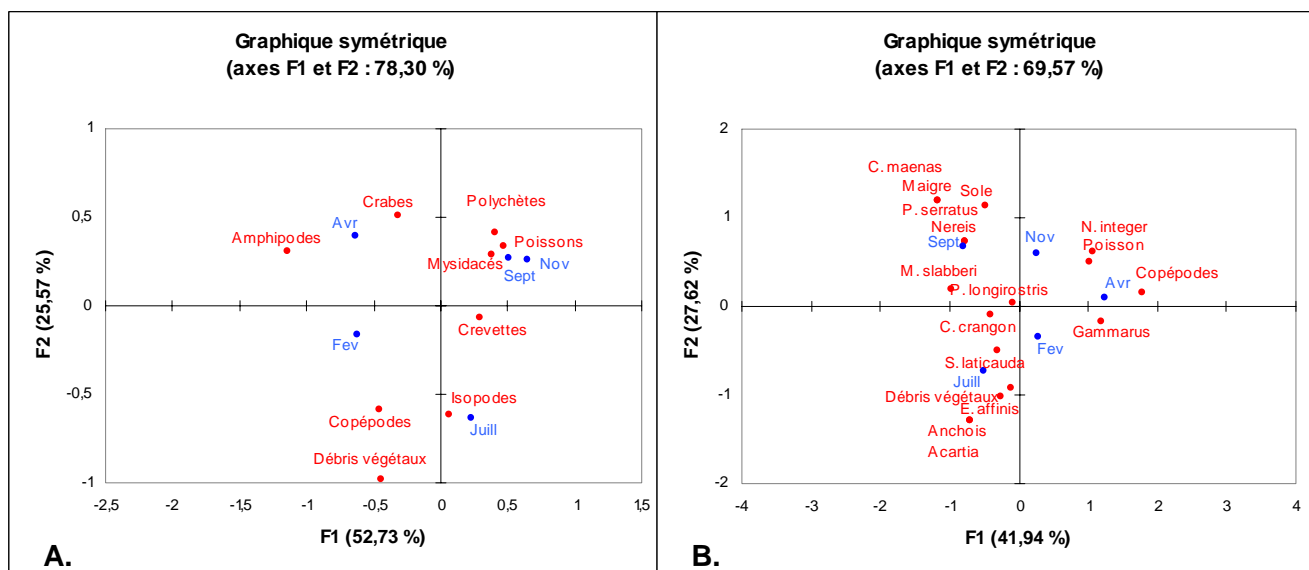


Figure 50. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les mois de juillet, septembre, novembre, février et avril (en bleu) pour les items identifiés (en rouge) dans le bol alimentaire du bar franc, *Dicentrarchus labrax*. A gauche les items ont été regroupés en catégories, à droite en taxons préférentiels et secondaires (les items accessoires n'étant pas représentatifs du régime alimentaire).

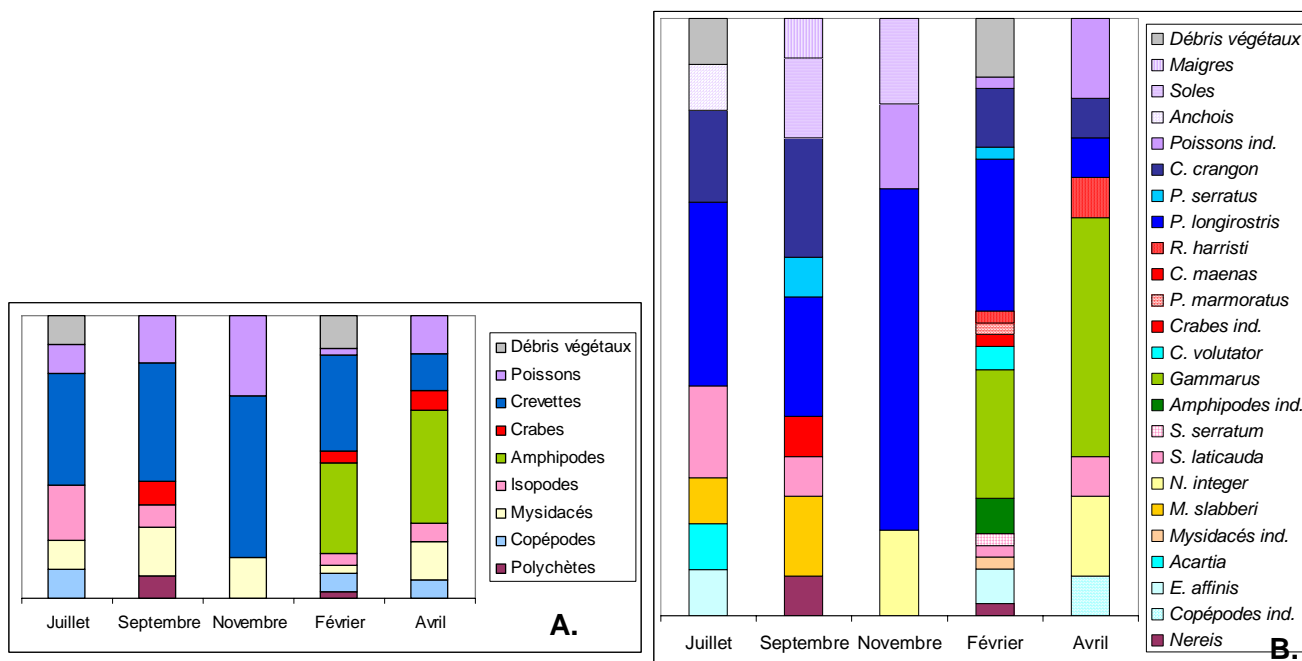


Figure 51. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire du bar franc, *Dicentrarchus labrax*, pour les différents mois de présence, basée sur l'indice d'occurrence.

Au regard des valeurs d'occurrence, une variabilité des catégories et taxons de proies préférentielles (FO > 50%) se dessine nettement entre les bols alimentaires des bars francs capturés en juillet/septembre/novembre (crevettes dominées par *P. longirostris*) et ceux de février/avril (amphipodes représentés par le genre *Gammarus* ; Figure 51).

4.4.8.1.3 Effet taille

Une forte disparité de taille des bars francs échantillonnés est constatée (Tableau 16). Afin d'étudier la variabilité alimentaire en fonction de la taille, les poissons ont été regroupés dans quatre classes de taille (Figure 52). Aucun bar franc de taille inférieure à 50 mm n'a été capturé (sélectivité de l'engin de pêche). Pour limiter la variabilité temporelle et les niveaux de précision différents selon les taxons, seules les catégories de proies ont été examinées.

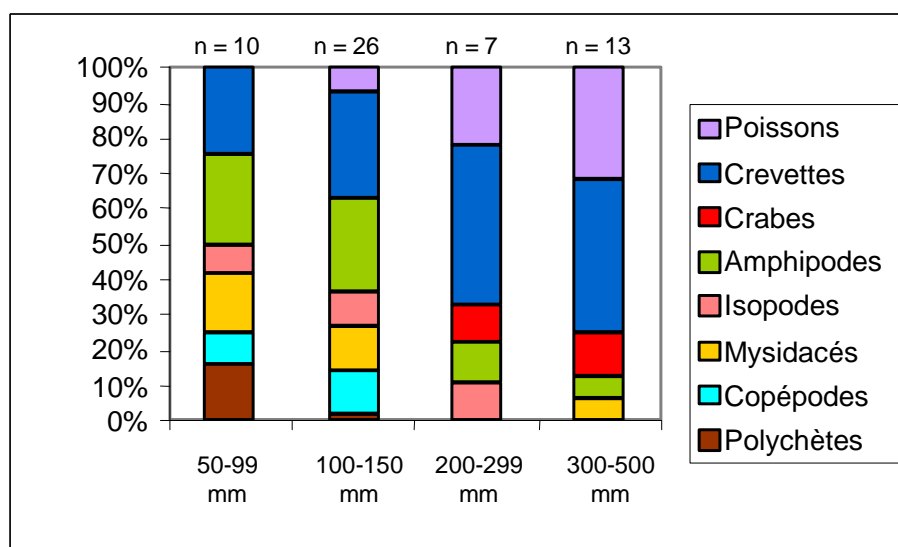




Figure 52. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du bar franc, *Dicentrarchus labrax*, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. n = nombre d'estomacs pleins examinés.

Quelle que soit leur taille, les bars francs se nourrissent de mysidacés, d'isopodes, d'amphipodes et de crevettes. L'alimentation des bars francs appartenant au groupe 0+ (50-150 mm) se base essentiellement sur les copépodes (*E. affinis*, *Acartia* spp.), annélides (*Nereis* spp.), mysidacés (*M. slabberir*, *N. integer*), amphipodes (*Gammarus* spp.), crevettes (*P. longirostris*, *C. crangon*). Toutes ces catégories sont secondaires (10% < O < 50). Agés de 1 an (200-299 mm) et plus (300-500 mm), les bars francs se nourrissent préférentiellement de crevettes (*P. longirostris*, *C. crangon*) et de poissons (*Solea* spp., *A. regius* et poissons indéterminés). Les crabes (*C. maenas*, *P. marmoratus*, *R. harristi*), amphipodes (*Gammarus* spp.) sont des catégories secondaires. Parallèlement à l'accroissement de la taille de ce prédateur, une augmentation de l'importance relative des proies de plus grande taille sont observées.

	<p>BAR FRANC, <i>Dicentrarchus labrax</i></p> <p><u>Comportement alimentaire</u> : démersal / carnivore</p> <p><u>Niveau trophique</u> : Consommateur secondaire à tertiaire / grand prédateur</p> <p><u>Guilde trophique</u> (Elliott & Dewailly, 1995) : Petits : CS = carnivore, mangeur de plancton, d'invertébrés et de poissons ; grands : IF – mangeur d'invertébrés et de poissons</p>
<p>Tailles : 150-590 mm</p>	
<p>Tailles : 53-150 mm</p> 	

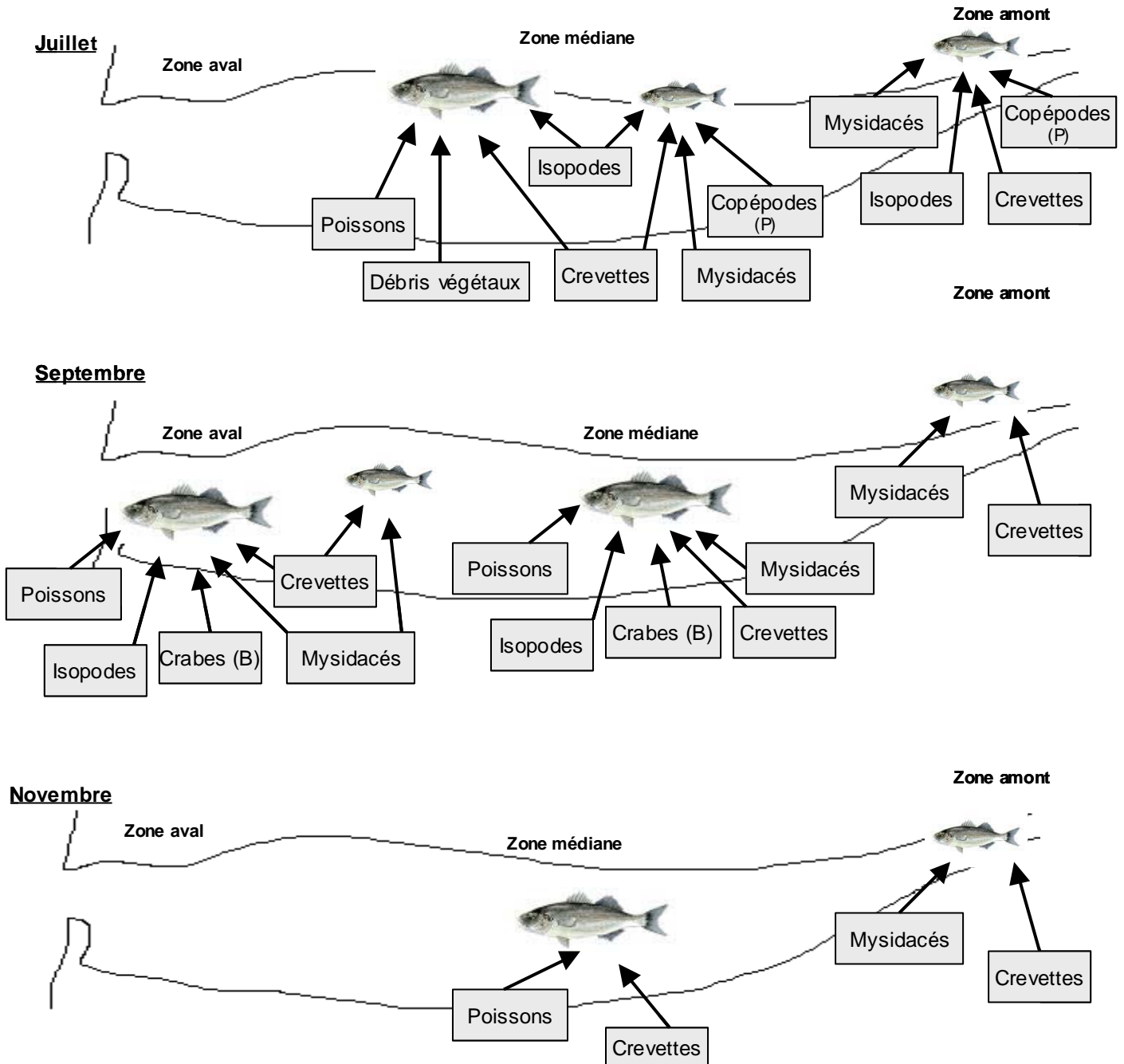


Figure 53. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le bar franc, *Dicentrarchus labrax*, dans l'estuaire de la Gironde. Données en % d'occurrence. P = pélagique ; B = benthique.

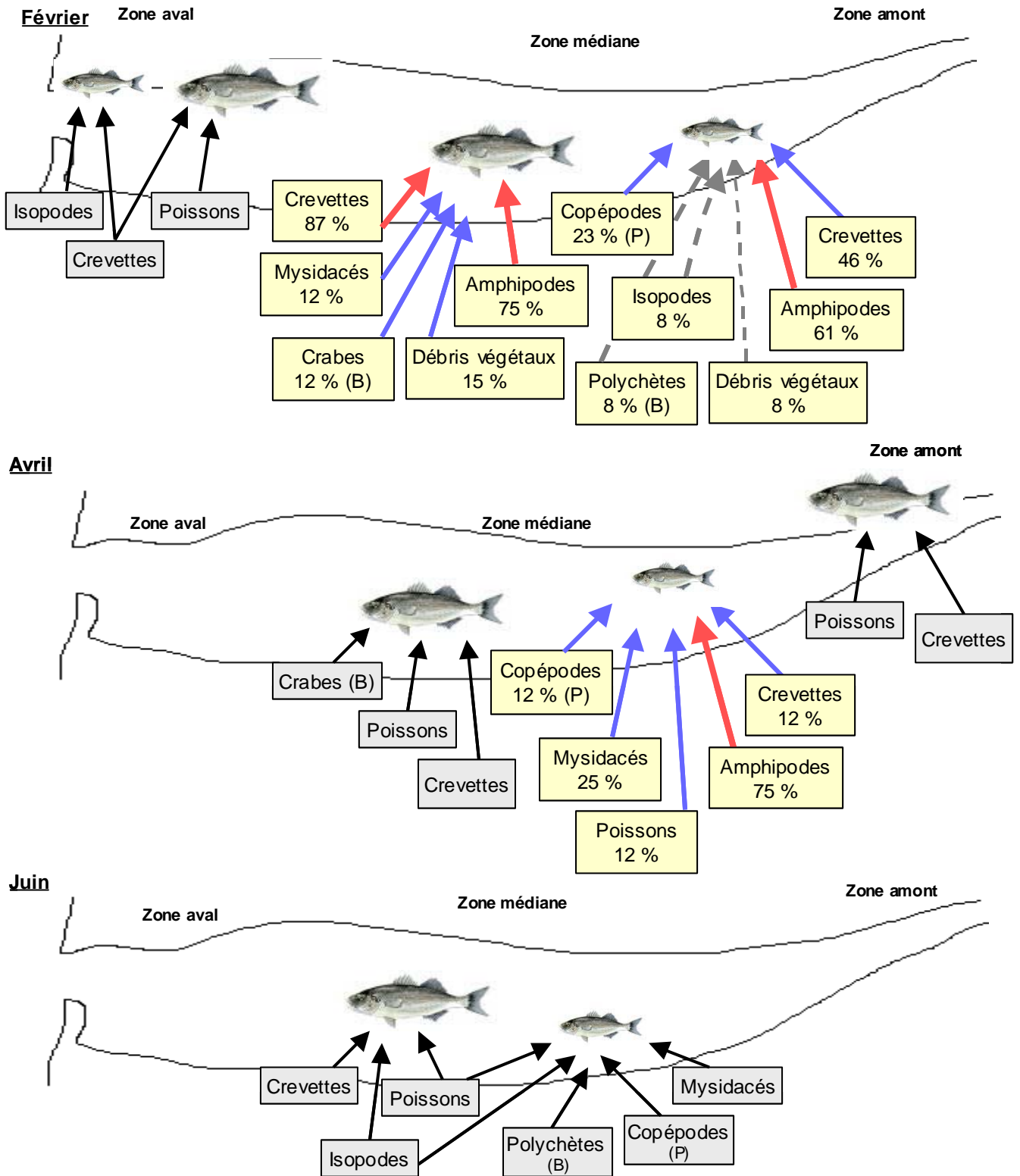
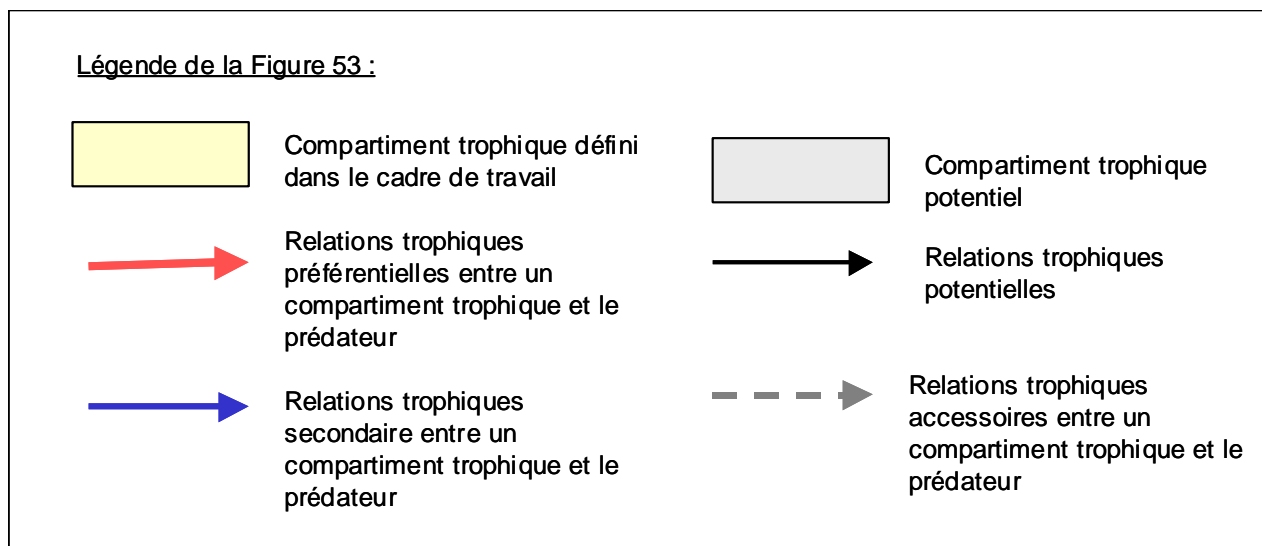


Figure 53. Suite



4.4.8.1.4 Synthèse des résultats

La Figure 53 permet de synthétiser l'ensemble des résultats d'écologie alimentaire acquis sur le bar franc dans le cadre de ce travail. En effet, elle représente l'importance des différentes relations trophiques établies dans certaines zones pour un mois donné en fonction de la taille des individus. En raison d'un faible nombre d'individus capturés et/ou de fortes vacuités (Tableau 16), le régime alimentaire des bars francs a souvent été décrit uniquement au niveau temporel. Toutefois, en fonction des données disponibles (présence/absence des bars francs, contenus stomacaux réalisés), les régimes alimentaires des bars francs présents dans différentes zones de l'estuaire en fonction du temps ont pu être estimés. Ces résultats nous ont permis de caractériser globalement le comportement alimentaire de ce poisson ainsi que son niveau trophique et son appartenance à une guildes trophique, définie à partir de la classification d'Elliott & Dewailly (1995), en fonction de sa taille.

4.4.8.2 Discussion

Dans l'estuaire de la Gironde, le bar franc base son alimentation essentiellement sur les crustacés (copépodes, mysidacés, amphipodes, isopodes, crevettes et crabes), les poissons pélagiques et démersaux (maigre, anchois...) et benthiques (soles). Dans d'autres systèmes estuariens ou côtiers, le même comportement trophique a été mis en évidence (Aprahamian &

Barr, 1985; Barnabé, 1976; Boulineau-Coatanea, 1969; Costa, 1988; Costa, 1982; Kara & Derbal, 1996; Kelley, 1988; Kennedy & Fitzmaurice, 1972), excepté dans le Bassin d'Arcachon, où Labourg & Stequert (1973) trouvent d'importantes quantités d'insectes dans l'alimentation des bars. Les débris végétaux représentent une occurrence non négligeable dans le bol alimentaire du bar franc de l'estuaire de la Gironde. Sur la côte atlantique bretonne, Boulineau-Coatanea (1969) signalent leur absorption par le bar franc et avancent l'hypothèse qu'elle se fait vraisemblablement accidentellement lorsque le poisson happe ses proies. L'estuaire de la Gironde est particulièrement riche en détritus d'origine végétale (Chapitre 2) ce qui explique leur forte présence dans les contenus stomacaux. Leur représentativité en terme énergétique reste cependant difficile à apprécier. Notons que Boulineau & Coatanea (1970) mentionnent la présence accessoire de mollusques dans le bol alimentaire des bars francs de la côte atlantique bretonne, mais non retrouvés dans notre étude.

Comme dans l'étude réalisée en 1979 par le CTGREF dans l'estuaire de la Gironde, ce travail montre que les crustacés dominent largement, en toutes saisons, dans le bol alimentaire des bars francs. La variabilité temporelle des taxons et catégories retrouvés dans leurs estomacs semble étroitement liée à la variabilité temporelle de la disponibilité et de l'abondance des différentes proies dans le milieu, comme l'ont affirmé Labourg & Stequert (1973) dans le Bassin d'Arcachon.

Les coefficients de vacuité mettent en évidence une diminution de la prise alimentaire à la fin de l'automne et en hiver, et une période d'alimentation forte au printemps et en été. Certains auteurs attribuent ces variations du rythme alimentaire au cycle de reproduction de l'espèce, les plus fortes valeurs de vacuité correspondant à une diminution de l'activité nutritionnelle pendant la vitellogenèse et les plus faibles à une reprise de l'alimentation post-ponte (Barnabé, 1976; Kara & Derbal, 1996). Néanmoins, au vu de la disparité des tailles échantillonnées, cette hypothèse ne suffit pas à expliquer ces résultats, mais elle peut être une source ponctuelle de variabilité. Laffaille (2000) explique ces variations de rythme alimentaire chez les jeunes bars par les variations de température de l'eau. La baisse de l'activité trophique en automne et en hiver pourrait découler des baisses de températures qui ont fortement chuté en novembre (Chapitre 2). Ce même auteur a mis en évidence une variabilité de l'activité alimentaire en fonction du cycle tidal. Le taux de vacuité est en effet nettement plus important durant le flot que pendant le jusant. Or, nos échantillons proviennent essentiellement de pêches réalisées pendant le flot et ceci peut expliquer aussi les forts taux de vacuité obtenus lors de certaines campagnes d'échantillonnage.

Une évolution du régime alimentaire en fonction de la taille des bars francs a été observée dans cette étude. Le changement d'alimentation en fonction de la taille est classique chez le bar franc et a été mis en évidence dans de nombreuses études (ex. Barnabé, 1976; Kara & Derbal, 1996; Kennedy & Fitzmaurice, 1972; Labourg & Stequert, 1973). Au fur et à mesure que ces poissons grandissent, ils privilégient la prise de proies de plus en plus grandes. Les copépodes sont présents dans le bol alimentaire des plus petites classes de taille de bars francs. En grandissant, les copépodes disparaissent de leur bol alimentaire alors que les crabes prennent de plus en plus d'importance. Le bar franc, à partir d'une taille de 100 mm, devient progressivement ichtyophage. En plus du problème d'accès aux petites proies, nous pouvons penser que les branchiospines ne constituent plus, chez les grands spécimens, un moyen de rétention suffisamment fin pour les petites proies. A l'inverse, l'ouverture de la bouche des petits individus n'autorise pas la prise de grosses proies. De plus, les plus grands poissons ont des vitesses de déplacement plus rapides leur permettant de capturer des proies plus véloces.

Quels que soient les systèmes estuariens ou côtiers étudiés, pour une gamme de taille donnée des bars francs, il existe une certaine analogie des catégories composant le régime alimentaire. Par contre, ce n'est pas le cas pour les catégories dominantes et/ou des espèces/genres identifiés. Prenons l'exemple des bars francs appartenant au groupe 0 (50-150 mm), se nourrissant, dans l'estuaire de la Gironde, indifféremment de diverses catégories (cf. Résultats) : ils axent préférentiellement leur alimentation sur les copépodes et les mysidacés dans l'estuaire de la Seine (Bessineton *et al.*, 1998), sur les mysidacés, isopodes et décapodes dans l'estuaire du Tage (Cabral & Costa, 2001). Dans la baie du Mont Saint Michel, ce sont les mysidacés, amphipodes et polychètes qui constituent les catégories les plus consommées (Laffaille, 2000; Laffaille *et al.*, 2001). Cette variabilité est aussi élevée pour les autres classes de taille (Bessineton *et al.*, 1998; Costa, 1982; Hampel *et al.*, 2005; Kelley, 1988; Kennedy & Fitzmaurice, 1972). D'autre part, une étude réalisée en 1979 (CTGREF) dans l'estuaire de la Gironde, montre des différences de dominance alimentaire par rapport à nos résultats. Les poissons mesurant entre 50 et 100 mm consommaient préférentiellement des amphipodes et isopodes, ceux de 100 à 150 mm des crevettes et amphipodes. Ces observations renforcent l'idée que la diversité et la structure du bol alimentaire de cette espèce varient en fonction de la disponibilité et l'abondance des espèces présentes dans le milieu.

Comme le mentionnait Costa (1982), *D. labrax* est un carnivore qui peut se nourrir soit en surface, soit sur le fond, de crustacés, de poissons et d'autres invertébrés, et peut être un prédateur actif comme l'atteste la prise de proies très rapides (anchois par exemple). Barnabé (1976) et Laffaille *et al.* (2001) ont montré qu'il prélève les proies les plus disponibles dans l'environnement qu'il colonise, faisant plus penser à un comportement alimentaire opportuniste

que spécialiste. Ce poisson se situe à un niveau trophique élevé, prédatant de nombreux poissons (anchois, aloses, maigre, sole, gobies, sprat, voire des petits merlan, mullet, flet). De part cette position dans les réseaux trophiques (« top predator ») et les mécanismes de contamination par les métaux lourds et les polluants organiques (bioaccumulation), cette espèce est souvent choisie pour les études de pollution dans les milieux estuariens (ex. Loizeau *et al.*, 2001a; Loizeau *et al.*, 2001b).

Notons que dans l'estuaire de la Loire (Elie & Marchand, 1983) et dans la baie du Mont Saint Michel (Laffaille *et al.*, 2001) les bars de taille inférieure à 50 mm affectionnent particulièrement les copépodes. Cette fraction de population n'a pu être analysée dans notre étude mais il serait intéressant de l'étudier pour évaluer l'impact de cette prédation sur le compartiment zooplanctonique.

4.4.9 Le bar moucheté, *Dicentrarchus punctatus*

L'estuaire de la Gironde représente pour le bar moucheté, *Dicentrarchus punctatus*, espèce euryhaline d'origine marine, une zone de nourricerie pour les juvéniles et une zone d'alimentation saisonnière pour les adultes (cf. Chapitre 3). Pendant cette étude, le bar moucheté était quasi-absent de la zone amont. Des juvéniles, issus des cohortes 0+ et 1+, ont été échantillonnés tout le long de l'année dans les zones aval et médiane. De rares adultes ont été pêchés en juillet et en septembre dans cette même partie de l'estuaire.

Aucune étude portant sur l'écologie alimentaire de cette espèce n'a été trouvée. Ce travail de thèse représentait l'occasion de décrire ce régime trophique en milieu estuarien et d'appréhender sa variabilité temporelle et en fonction de la taille des individus.

4.4.9.1 Résultats

4.4.9.1.1 Régime alimentaire général

42 estomacs de bar moucheté ont été analysés. Ces poissons mesuraient entre 69 et 500 mm, correspondant à des stades juvéniles et adultes (Chapitre 3). Le taux de vacuité était de 25%. Comme pour le bar franc, le régime alimentaire est très diversifié, représenté par huit catégories d'items : copépodes, mysidacés, isopodes, amphipodes, crevettes, poissons, annélides polychètes et débris végétaux (Figure 54). La catégorie des isopodes, dominée par l'espèce *Synidotea laticauda*, est la plus fréquente (FO=47%). Viennent ensuite les mysidacés (*M. slabberi*, *N. integer*), les amphipodes (dominés par le genre *Gammarus*), les crevettes (*P. longirostris*, *C. crangon*) et les poissons (*Pomatoschistus* spp.) avec des fréquences d'occurrence supérieures à 10%.

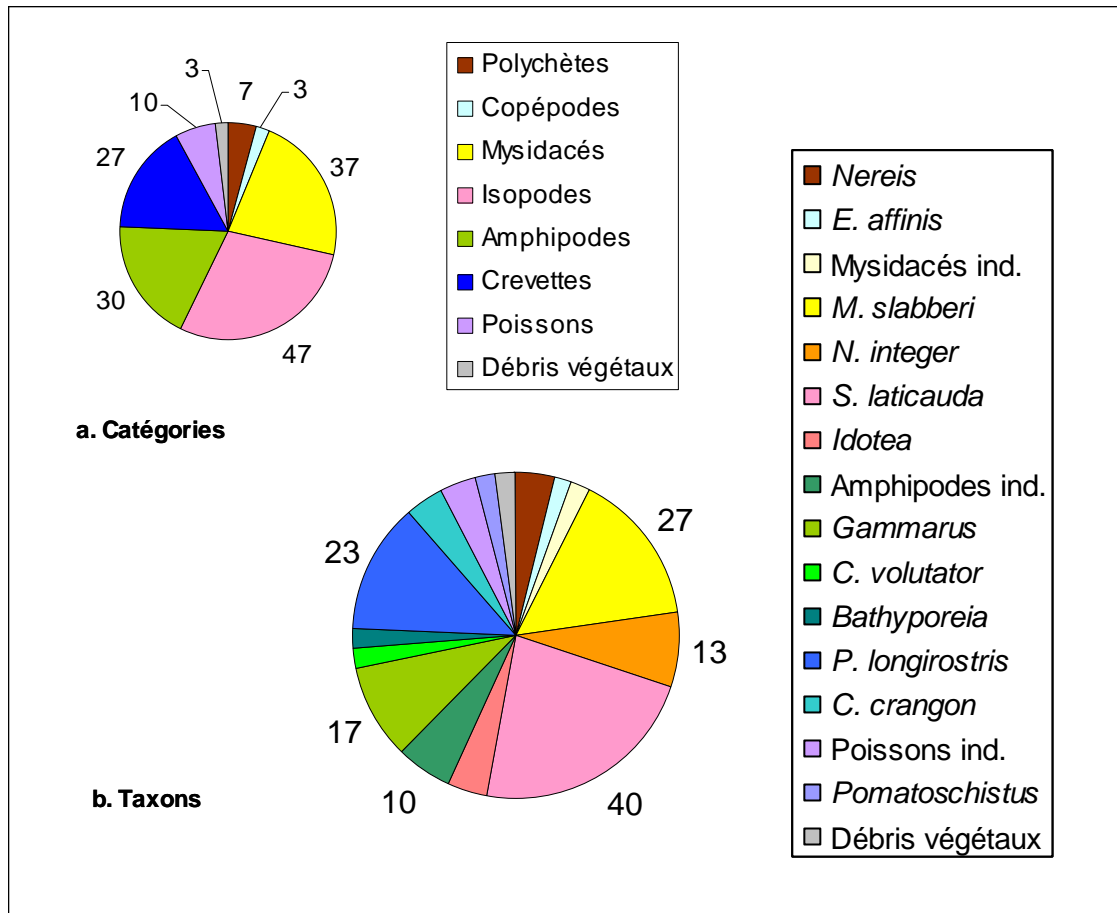


Figure 54. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire du bar moucheté, *Dicentrarchus punctatus*. Ind. = indéterminés.

4.4.9.1.2 Variabilité temporelle

Les bars mouchetés ont été pêchés tout le long de l'année. En raison d'un nombre insuffisant d'individus en juillet (trois bars mouchetés récoltés dont deux avec des estomacs vides) et de problèmes de conservation des échantillons du mois de juin, tous récoltés dans la zone aval, ces deux mois n'ont pas été retenus pour l'analyse de la variabilité temporelle des relations trophiques.

Sur les 42 bars mouchetés, 6 ont été capturés en septembre, 16 en novembre, 10 en février et 7 en avril (Tableau 17). Le taux de vacuité nul au printemps atteint des valeurs importantes à l'automne et en hiver.

Tableau 17. Evolution temporelle et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des bars mouchetés, *Dicentrarchus punctatus*, récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire.

	Tailles (mm)	Tailles moyennes (mm)	Nbre estomacs	% Vacuité	Nbre catégories	Nbre de taxons
SEPTEMBRE	90-500	273	6	17	4	4
Septembre-aval	188-500	318	5	20		
Septembre-médiane	90		1	0		
NOVEMBRE	86-215	118	16	31	6	7
Novembre-aval	86-215	116	15	33		
Novembre-amont	145		1	0		
FEVRIER	95-212	117	10	20	4	6
Février-aval	95-212	118	9	22		
Février-médiane	104		1	0		
AVRIL	69-135	103	7	0	5	8
Avril-aval	69-103	86	2	0		
Avril-médiane	92-135	110	5	0		

Dans l'AFC, pratiquement toutes les catégories de proies sont responsables de l'inertie (Figure 55.A.) :

- les poissons, discriminant le régime alimentaire des bars mouchetés du mois de septembre,
- les copépodes et crevettes, discriminant celui de novembre,
- les polychètes et les débris végétaux, discriminant celui d'avril.

Les bars mouchetés présents en février, discriminés par les amphipodes se détachent également de l'origine. Une tendance saisonnière se dessine selon l'axe 1, expliquant 59,59% de l'inertie, en regroupant les bars mouchetés présents en septembre et en novembre. D'autre part, ce même axe regroupe les bars mouchetés des mois d'avril et de février, régime alimentaire discriminé par les amphipodes. Toutefois, quel que soit le mois considéré, le bol alimentaire du bar moucheté est composé de mysidacés et d'isopodes (catégories ayant une position centrale dans l'AFC) représentant des proies très fréquentes (Figure 56.A.), préférentielles ou secondaires (FO>10%).

Au niveau taxonomique, dans l'AFC, les points se distribuent le long des axes (Figure 55.B.) :

- l'axe 1 (expliquant 48,77% de l'inertie) sépare les échantillons de septembre (discriminés par la crevette grise *C. crangon*, les poissons et mysidacés indéterminés) des autres mois (discriminés par l'amphipode *Gammarus*),
- l'axe 2 (expliquant 34,21% de l'inertie) sépare les échantillons de février/novembre (discriminés par la crevette blanche *P. longirostris* et l'amphipode *Idotea*) des échantillons d'avril (discriminés par l'annélide polychète *Nereis* et les amphipodes benthiques *Bathyporeia*).

pelagica et *Corophium volutator*). Quel que soit le mois considéré, l'isopode *Synidotea laticauda* caractérise le régime alimentaire du bar moucheté (position centrale dans AFC) représentant une proie très fréquente (Figure 56.B.). Excepté cet isopode, tous les taxons dominants sont responsables de la variabilité alimentaire temporelle chez le bar moucheté (Figure 56).

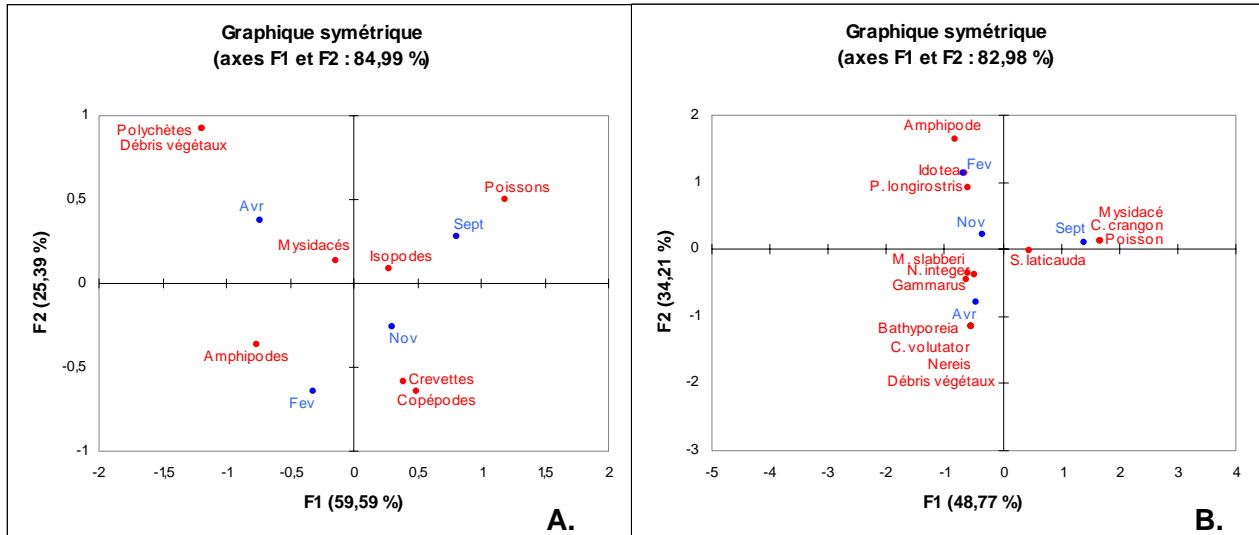


Figure 55. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les mois de septembre, novembre, février et avril (en bleu) pour les items identifiés (en rouge) dans le bol alimentaire du bar moucheté, *Dicentrarchus punctatus*. A gauche les items ont été regroupés en catégories (A.), à droite les taxons préférentiels et secondaires (les items accessoires n'étant pas représentatifs du régime alimentaire ; B.).

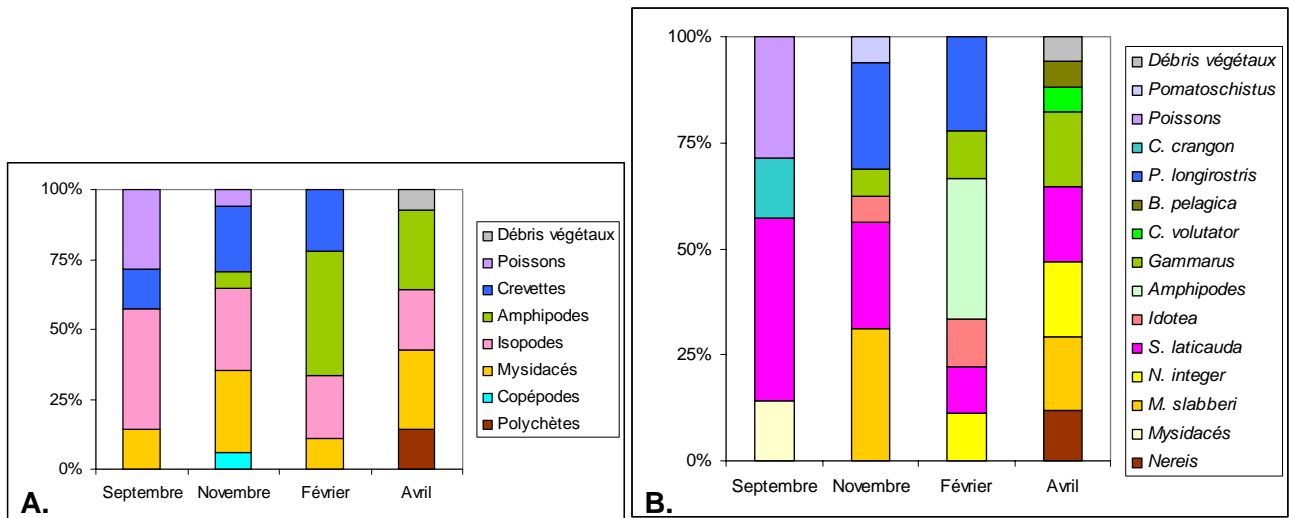


Figure 56. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire du bar moucheté, *Dicentrarchus punctatus*, par zone étudiée pour les différents mois de présence, basée sur l'indice d'occurrence.

4.4.9.1.3 Effet taille

En raison d'une grande disparité des tailles échantillonnées pour les différents mois et d'un petit nombre total d'individus, l'ensemble des poissons a été considéré, regroupé dans trois classes de tailles (Figure 57).

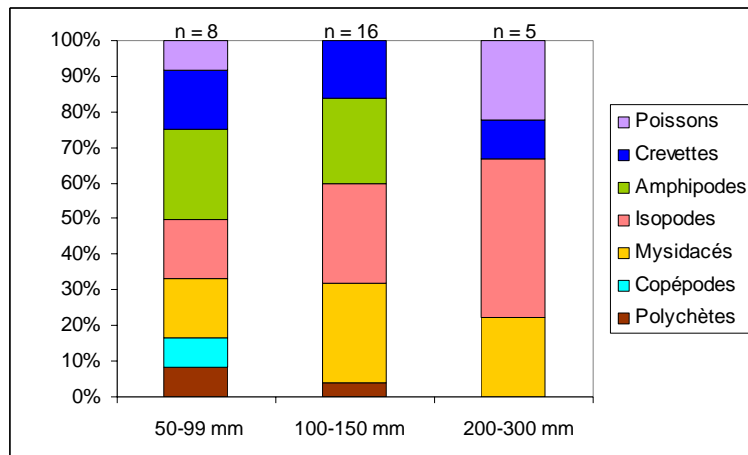
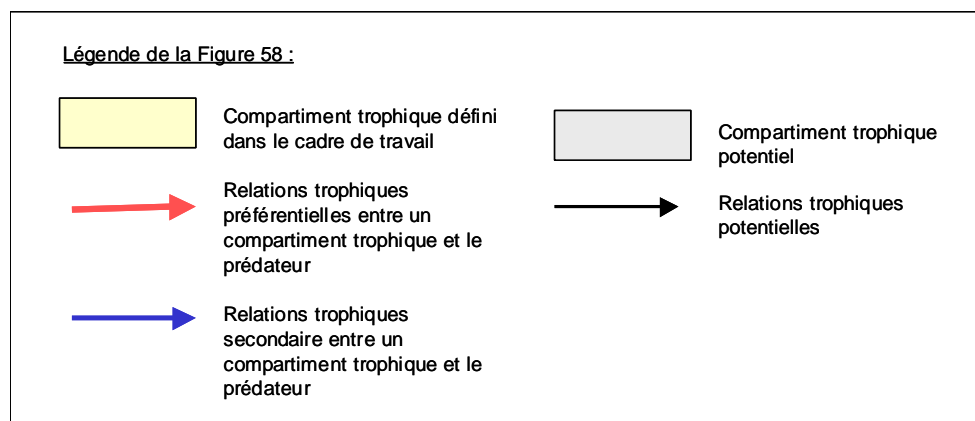



Figure 57. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du bar moucheté, *Dicentrarchus punctatus*, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. n = nombre d'estomacs pleins examinés.

Quelle que soit la taille des bars mouchetés, les mysidacés, isopodes et crevettes dominent leur régime alimentaire (Figure 57). Toutefois, le régime alimentaire des plus petits bars se caractérise par une part relativement importante de copépodes (proies secondaires). Les variabilités visibles au niveau des fréquences d'occurrence des polychètes, amphipodes et poissons semblent plus liées à un effet temps (en raison de leur présence ponctuelle lors de notre étude ; cf. Partie Variabilité spatio-temporelle) qu'à un effet taille.

4.4.9.1.4 Synthèse des résultats



BAR MOUCHETE, *Dicentrarchus punctatus*
Comportement alimentaire : démersal / carnivore
Niveau trophique : Grand prédateur
Guilde trophique (Elliott & Dewailly, 1995) : IF = carnivore, mangeur d'invertébrés et de poissons



Tailles : 69-327 mm

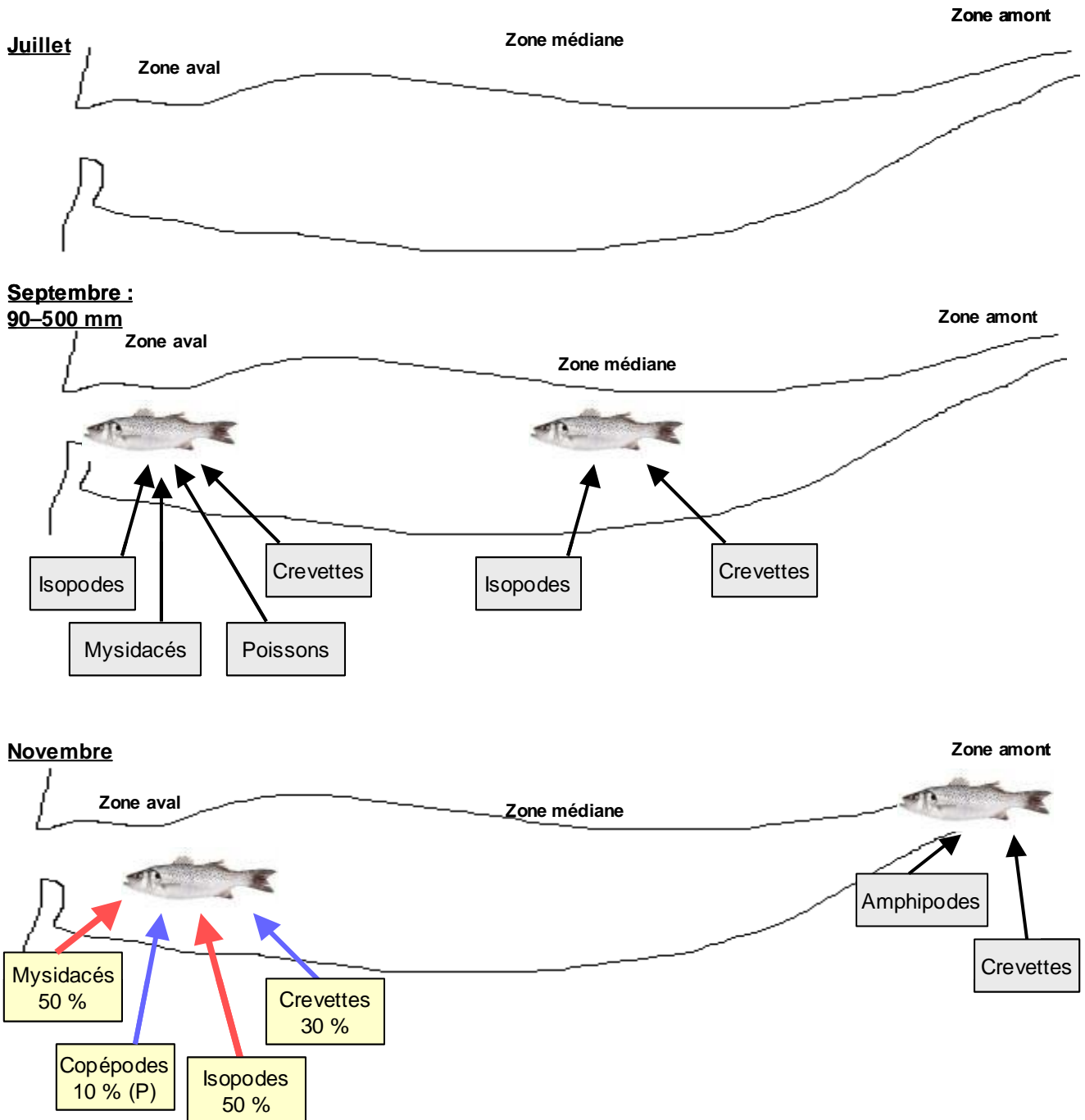


Figure 58. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le bar moucheté, *Dicentrarchus punctatus*, dans l'estuaire de la Gironde. Données en % d'occurrence. P = pélagique ; B = benthique.

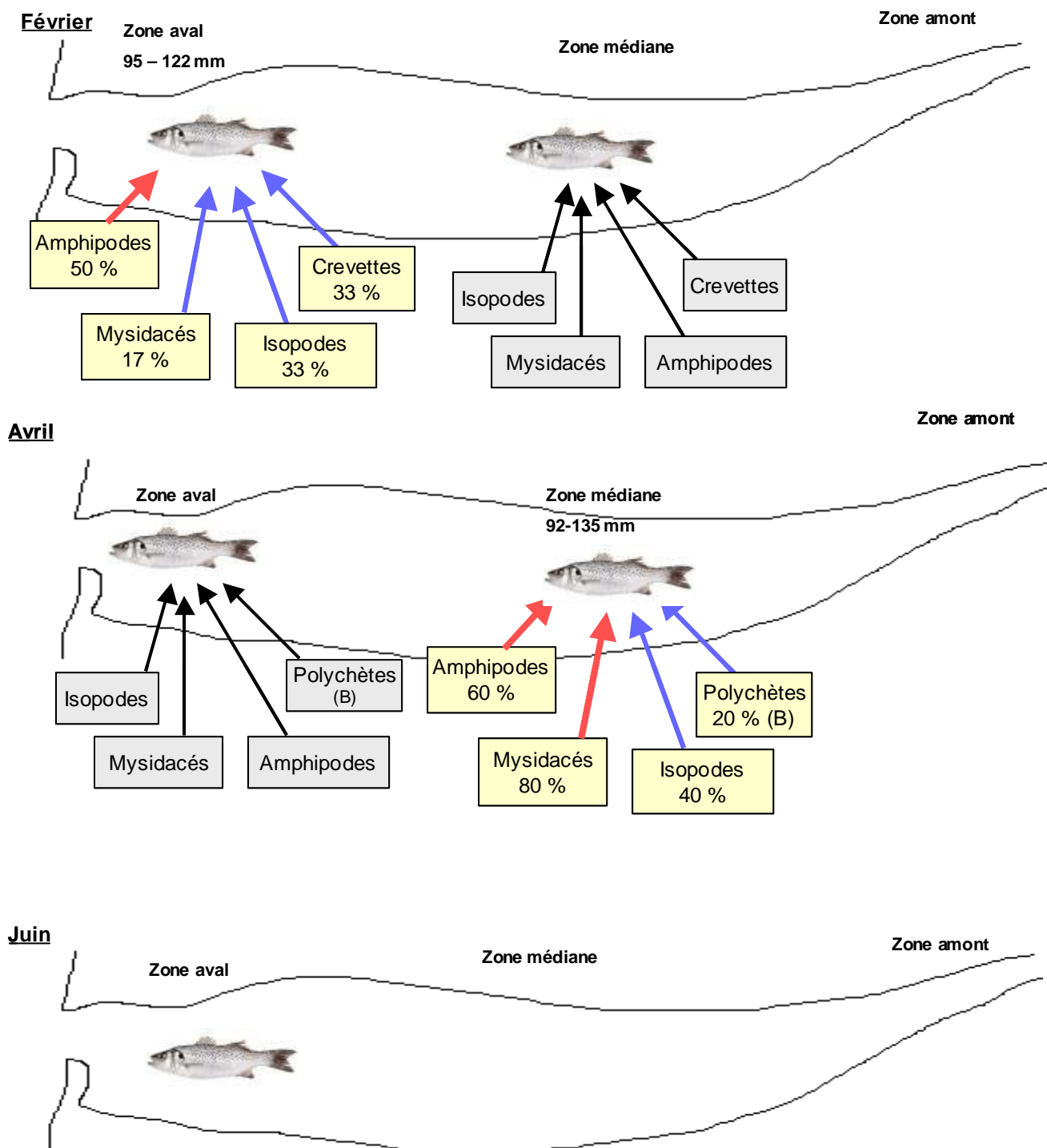


Figure 58. Suite

La Figure 58 permet de synthétiser l'ensemble des résultats d'écologie alimentaire acquis sur le bar moucheté dans le cadre de ce travail. En effet, elle présente l'importance des différentes relations trophiques établies dans certaines zones pour un mois donné. En raison d'un faible nombre d'individus capturés dans certaines zones (Tableau 17), le régime alimentaire des bars francs a souvent été décrit uniquement au niveau temporel. Toutefois, en fonction des données disponibles (présence/absence des poissons, contenus stomacaux réalisés), les régimes alimentaires des bars mouchetés présents dans différentes zones de l'estuaire en fonction du temps ont pu être estimés. Par ailleurs, ces résultats nous ont permis de caractériser globalement le comportement alimentaire de ce poisson ainsi que son niveau trophique et son appartenance à une guilda trophique, définie à partir de la classification d'Elliott & Dewailly (1995).

4.4.9.2 Discussion

Aucun travail portant sur l'écologie alimentaire de *D. punctatus* n'a été trouvé. Dans l'estuaire de la Gironde, le bar moucheté, comme le bar franc, axe essentiellement son alimentation sur les crustacés (copépodes, mysidacés, isopodes, amphipodes et crevettes) et les poissons (gobies). Cette étude a mis en évidence une forte variabilité alimentaire temporelle des catégories/taxons.

Comme pour le bar franc, le taux de vacuité est le plus élevé en novembre et pourrait s'expliquer de la même manière (reproduction et/ou variations de la température de l'eau). Toutefois, en raison des petites tailles de poissons échantillonnées, seule l'hypothèse de la baisse des températures pourrait induire une baisse de l'activité nutritionnelle.

La variabilité liée à la taille des bars mouchetés est limitée. Elle s'explique par le faible écart des tailles échantillonnées, et ne concerne que les copépodes (proies de très petites tailles), uniquement présents chez les poissons les plus petits (50-100 mm).

Le bar moucheté, comme son congénère *D. labrax*, est un carnivore se positionnant en haut des réseaux trophiques estuariens. Exceptés les crabes, les mêmes catégories et taxons ont été trouvés dans le bol alimentaire de ces deux espèces, toutefois avec une variabilité des dominances. De plus, le bar moucheté est moins spécialisé que le bar franc, se nourrissant préférentiellement sur un plus grand nombre de catégories. Quelle que soit la taille considérée,

le bol alimentaire du bar moucheté est dominé par les isopodes, mysidacés et saisonnièrement par les crevettes, amphipodes et poissons tandis que celui du bar franc est dominé par les crevettes, saisonnièrement par des amphipodes.

4.4.10 Le merlan, *Merlangius merlangus*

Le merlan, *Merlangius merlangus*, espèce euryhaline d'origine marine, a été décrite dans le Chapitre 3 comme une espèce démersale nordique, affectionnant les eaux froides. Dans l'estuaire de la Gironde, les stades juvéniles utilisent ce milieu comme zone de nourricerie de septembre à avril. Dans cette étude, les stades 0+ et 1+ ont été rencontrés pendant cette période dans la zone aval. La cohorte 0+ a été capturée jusque dans la zone médiane, principalement en novembre.

De rares études portent sur l'écologie alimentaire de cette espèce. En milieu estuarien, on peut citer les travaux de Moore & Moore (1976b) dans l'estuaire Severn (Grande-Bretagne), ceux de Hostens & Mees (1999) dans l'estuaire Westerschelde (Belgique) et ceux d'Elie & Marchand (1983) dans l'estuaire de la Loire.

Ce travail de thèse contribue donc à connaître l'écologie alimentaire des juvéniles du merlan dans l'estuaire de la Gironde, à appréhender sa variabilité (espace, temps, ontogénique) et à comparer ces résultats avec les travaux existants.

4.4.10.1 Résultats

4.4.10.1.1 Régime alimentaire général

79 estomacs de merlan, de taille comprise entre 71 et 360 mm, ont été examinés. Le taux de vacuité moyen était égal à 6%. Leur alimentation est composée de zooplancton divers, copépodes, mysidacés, isopodes, amphipodes, crevettes, poissons, annélides polychètes, crabes et débris végétaux (Figure 59).

Comme pour le maigre, les mysidacés (*M. slabberi*, *N. integer*, *Schistomysis* sp., *Gastrosacchus* sp.) et les crevettes (essentiellement le genre *Palaemon*) sont les deux catégories dominantes avec des fréquences d'occurrence respectives de 60% et 49%. Les merlans s'alimentent aussi très fréquemment d'isopodes (*S. laticauda*), amphipodes (*Gammarus* spp.), poissons (*E. encrasicolus*, *Pomatoschistus* spp.) et débris végétaux.

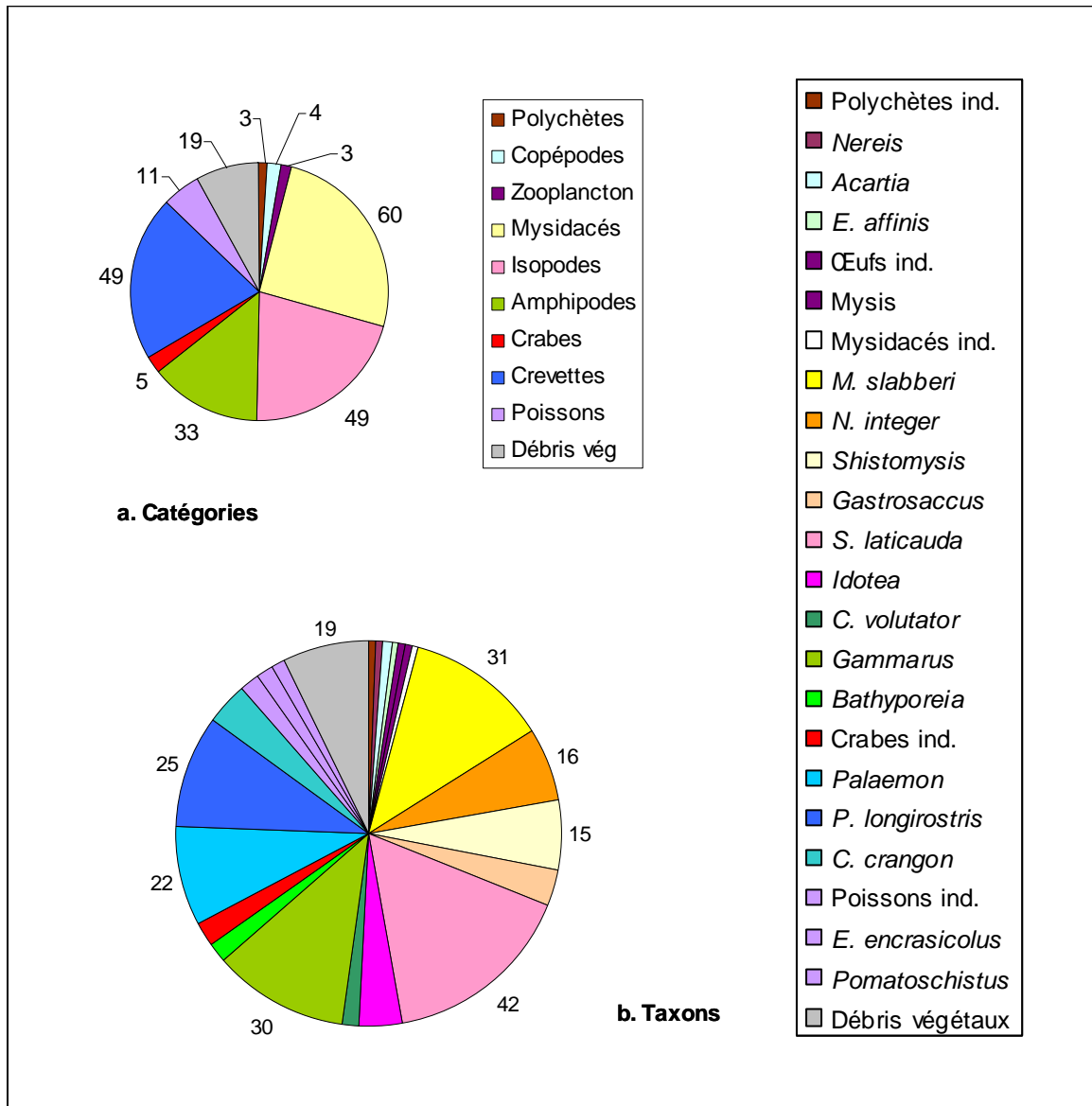


Figure 59. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire du merlan, *Merlangius merlangus*. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ». Ind. = indéterminés.

4.4.10.1.2 Variabilité spatio-temporelle

Les merlans ont été pêchés de septembre à avril. Sur les 79 poissons examinés, 16 ont été capturés en septembre, 37 en novembre, 21 en février et 5 en avril (Tableau 18). Le taux de vacuité est maximum en automne et nul pour les autres mois. Le spectre trophique est le plus diversifié en novembre, constitué alors par 10 catégories et 13 taxons.

A l'automne (septembre/novembre), les merlans étaient présents dans les zones aval et médiane et en hiver uniquement dans la zone aval. Au printemps le merlan quitte l'estuaire. Seuls 5 spécimens ont été échantillonnés dans la zone aval (Tableau 18).

Tableau 18. Evolution temporelle des classes de taille et tailles moyennes des merlans, *Merlangius merlangus*, récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire.

	Tailles (mm)	Tailles moyennes (mm)	Nbre estomacs	% Vacuité	Nbre catégories	Nbre de taxons
SEPTEMBRE	71-144	108	16	6	6	9
Septembre-aval	71-144	114	11	9	4	7
Septembre-médiane	90-102	96	5	0	3	3
NOVEMBRE	84-360	156	37	11	10	13
Novembre-aval	84-360	162	29	7	8	14
Novembre-médiane	114-191	134	8	25	6	8
FEVRIER						
Février-aval	132-231	182	21	0	8	10
AVRIL						
Avril-aval	125-208	164	5	0	6	10

Dans l'AFC considérant les catégories de proies, seuls les polychètes sont responsables de l'inertie (Figure 60.A.). Cette catégorie est uniquement présente dans le bol alimentaire des merlans du mois de novembre de la zone médiane de l'estuaire. Le régime alimentaire des merlans du mois de septembre, présents dans la zone médiane, discriminé par les copépodes, mysidacés et poissons, se détache également de l'origine. Les autres échantillons de la zone aval (septembre, novembre, février et avril), forment un nuage de points, avec un régime alimentaire principalement composé de mysidacés, amphipodes, isopodes et crevettes (Figure 61.A.).

En considérant les taxons, deux groupes se détachent dans l'AFC (Figure 60.B.) : d'une part, les merlans présents en septembre dans la zone médiane, discriminés par le mysidacé *Schistomysis*, l'amphipode benthique *C. volutator*, l'isopode *Idotea*, d'autre part les merlans de septembre de la zone aval, discriminés par le copépode *Acartia* et les poissons. Les autres merlans forment un nuage de points proche de l'origine (novembre, février, avril), leurs bols alimentaires étant discriminés par une grande diversité de taxons (Figure 61.B.)

L'observation de l'importance relative des catégories et taxons, reflète cette diversité de catégories/taxons dominants le bol alimentaire du merlan (Figure 61).

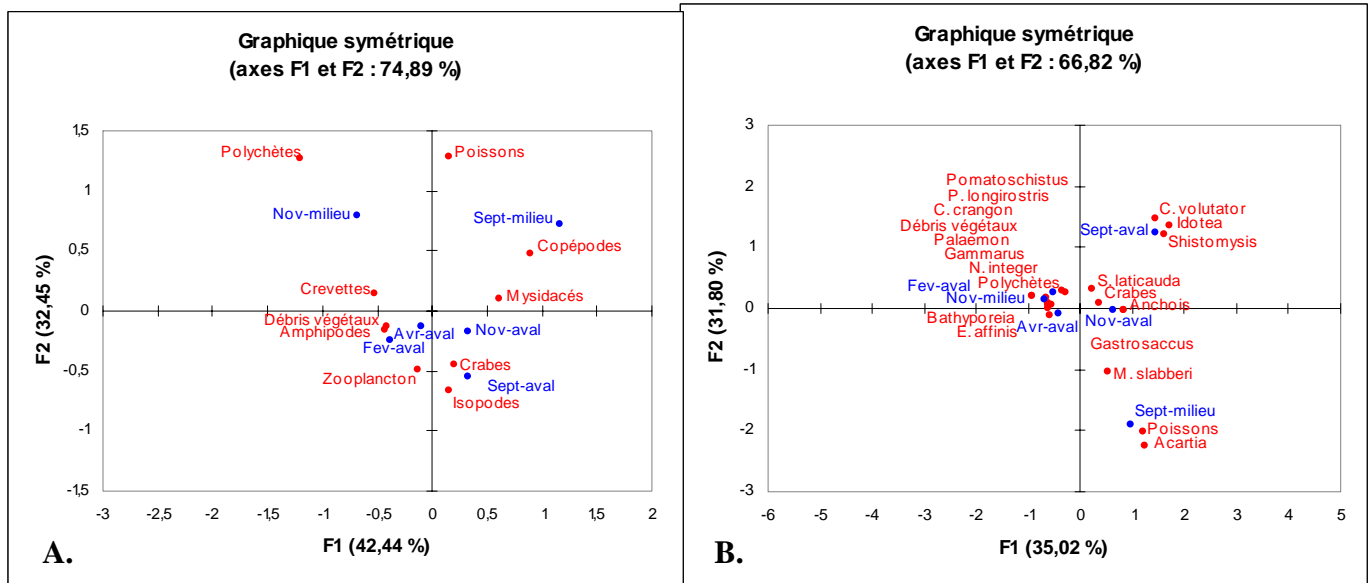


Figure 60. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les mois de septembre, novembre, février et avril, pour les zones aval et médiane de l'estuaire (en bleu) pour les items identifiés (en rouge) dans le bol alimentaire du merlan, *Merlangius merlangus*. **A.** les items regroupés en catégories ; **B.** les taxons préférentiels et secondaires (les items accessoires n'étant pas représentatifs du régime alimentaire). Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

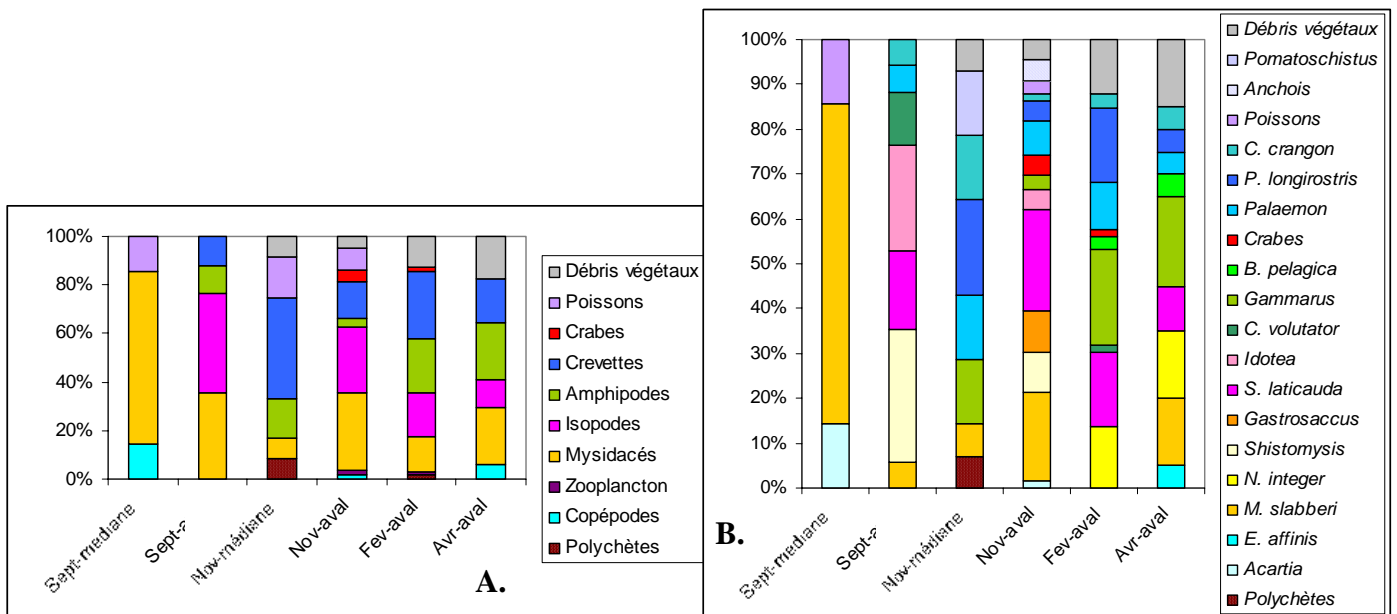


Figure 61. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire du merlan, *Merlangius merlangus*, par zone étudiée pour les différents mois, basée sur l'indice d'occurrence. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

4.4.10.1.3 Effet taille

Les merlans analysés mesuraient entre 71 et 360 mm. Seuls trois spécimens avaient des tailles supérieures à 300 mm (adultes) et n'ont pas été retenus pour cette analyse. Les merlans ont été regroupés en quatre classes de taille régulière de 50 mm (Figure 62).

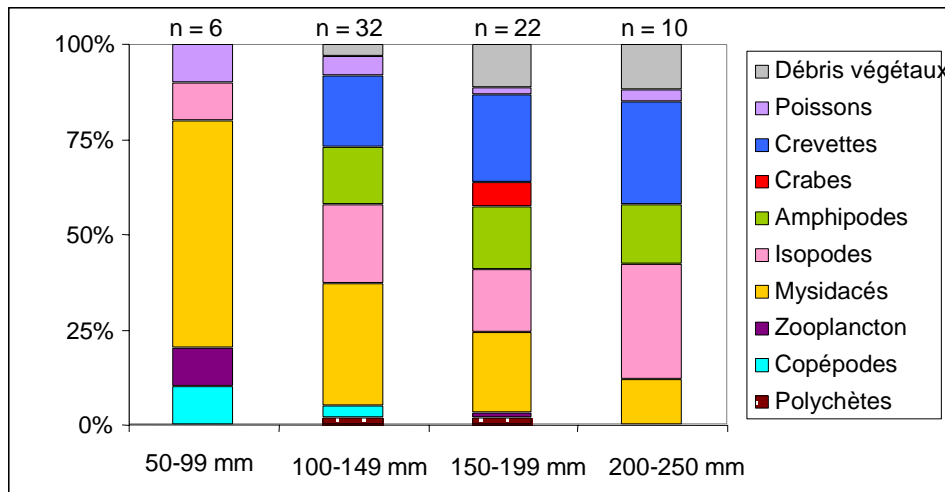
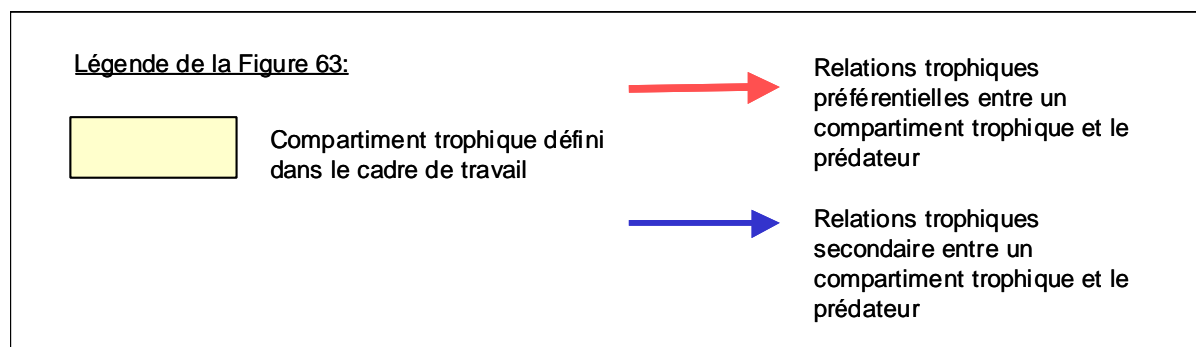



Figure 62. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du merlan, *Merlangius merlangus*, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. n = nombre d'estomacs pleins examinés. Zooplancton = zooplancton autre que les « Copépodes ».

Pour les plus petits poissons, les mysidacés constituent la catégorie préférentielle et les copépodes et zooplancton sont les catégories secondaires. Parallèlement à l'augmentation de la taille du prédateur, on assiste à une diminution (mysidacés), voire à une disparition (métazooplancton) des petits items et une augmentation des proies plus grandes (isopodes, amphipodes, crevettes). Quelle que soit la taille considérée, l'importance relative des poissons reste constante (FO environ égal à 10%). Il est difficile de relier la fréquence des crabes et des polychètes à un effet taille, en raison de leur présence ponctuelle dans le bol alimentaire.





MERLAN, *Merlangius merlangus*

Comportement alimentaire : démersal / carnivore

Niveau trophique : Grand prédateur

Guilde trophique (Elliott & Dewailly, 1995) : **CS – mangeur de plancton, d'invertébrés et de poissons**

Tailles :
71 - 360 mm

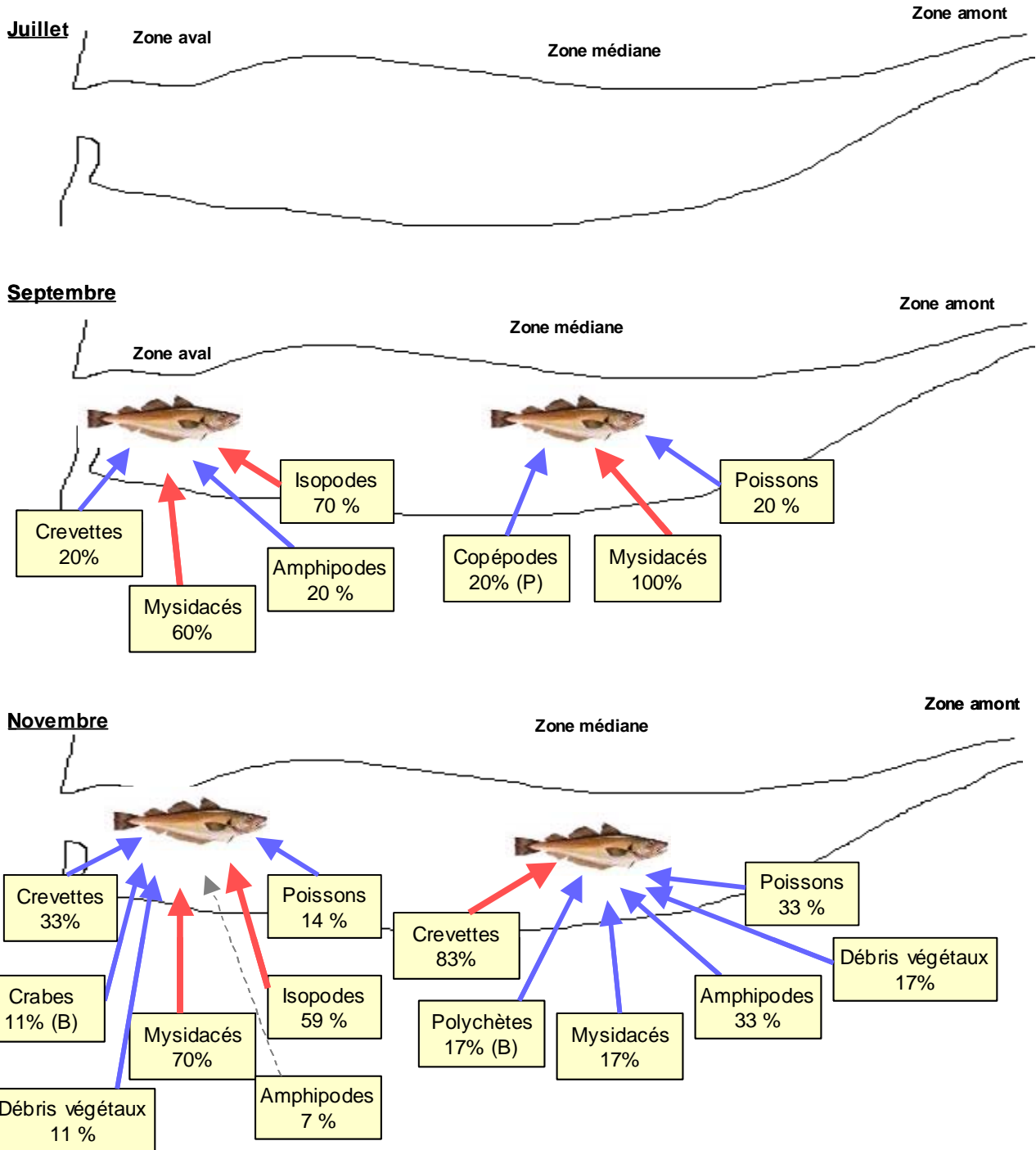


Figure 63. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le merlan, *Merlangius merlangus*, dans l'estuaire de la Gironde. Zooplancton = zooplancton autre que « copépodes ». Données en % d'occurrence. P = pélagique ; B = benthique.

4.4.10.1.4 Synthèse des résultats

La Figure 63 permet de synthétiser l'ensemble des résultats d'écologie alimentaire acquis sur le merlan dans le cadre de ce travail. En effet, elle représente l'importance des différentes relations trophiques établies dans l'espace et dans le temps. De plus, ces résultats nous ont permis de caractériser le comportement alimentaire de ce poisson ainsi que son niveau trophique et son appartenance à une guildes trophique, définie à partir de la classification d'Elliott & Dewailly (1995).

4.4.10.2 Discussion

Comme dans d'autres estuaires européens (Elie & Marchand, 1983; Hostens & Mees, 1999; Moore & Moore, 1976b), le merlan juvénile de l'estuaire de la Gironde apparaît comme un prédateur de crustacés supra-benthiques (mysidacés, crevettes, amphipodes). L'abondance de ces proies dans les milieux estuariens constitue le support trophique idéal pour ces jeunes merlans et explique les faibles taux de vacuité observés, quel que soit le mois considéré de leur présence. Dans l'estuaire de la Loire, Elie & Marchand (1983) soulignent, en particulier, la parfaite concordance entre les aires de distribution estuarienne de la crevette grise *C. crangon* et celles de ce prédateur qui suit les déplacements de sa proie au sein de l'écosystème. Hostens & Mees (1999) montrent que le merlan, qui consomme une part importante de mysidacés, peut jouer un contrôle top-down sur les populations de mysidacés dans les estuaires, en synergie avec d'autres prédateurs tels que les gobies et le tcaud.

En milieu marin, les merlans sont décrits comme des prédateurs majeurs de crustacés mais également de poissons, tels que les gobies et les poissons pélagiques (Greenstreet *et al.*, 1998; Hislop *et al.*, 1991; Rindorf, 2003; Singh-Renton & Bromley, 1999; Sorbe, 1972). Dans l'estuaire de la Gironde, quelle que soit la taille considérée, les poissons (gobies, anchois) représentent une catégorie de proie secondaire pour les merlans. Cette même observation a été faite par Elie & marchand (1983) dans l'estuaire de la Loire. D'après de nombreux auteurs (Bromley *et al.*, 1997; Pinnegar *et al.*, 2003; Quiniou, 1978), ces items deviennent dominants (remplaçant les crustacés) dans les régimes des merlans de tailles supérieures à 300-350 mm, rarement présents dans les milieux estuariens (seulement trois spécimens pêchés dans cette étude).

Dans ce travail, le changement d'alimentation lié à la taille s'illustre principalement par la disparition progressive des très petits items (copépodes et métazooplancton divers) et une diminution des mysidacés qui sont fortement présents chez les merlans de tailles inférieures à 100 mm. Nagabhushanam (1964) mentionne que ces petits merlans des eaux de l'île de Man se nourrissent préférentiellement sur les copépodes et sur du métazooplancton telles que les larves de décapodes, alors que Moore & Moore (1976b) notent l'absence de ces items dans les contenus stomacaux des merlans de l'estuaire Severn, dominés par le mysidacé *Neomysis integer*. Ces différences s'expliqueraient par une variabilité des proies présentes dans les divers milieux.

La variabilité alimentaire spatio-temporelle mise en évidence dans cette étude apparaît très limitée au niveau des catégories de proies présentes dans les estomacs des merlans mais un peu plus forte au niveau de la composition taxonomique. Cette variabilité alimentaire peut être une réponse aux fluctuations des présences et abondances des proies dans le milieu (ex. Greenstreet *et al.* 1998). Cependant, elle est caractérisée ponctuellement par des dissimilitudes trophiques en septembre et en novembre. Or, ces mois sont marqués par la forte présence et abondance des maigres qui consomment préférentiellement des mysidacés et crevettes (cf. maigre). Nous pensons que cette divergence alimentaire chez le merlan peut provenir d'un mécanisme d'évitement de compétition inter-spécifique avec le maigre, phénomène déjà mis en évidence pour cette espèce en milieu marin (Bromley *et al.*, 1997).

Le jeune merlan est un grand carnivore qui a, dans l'estuaire de la Gironde, un comportement alimentaire principalement démersal. Toutefois, il semble capable d'adopter un comportement plus benthique afin d'éviter la compétition avec d'autres super-prédateurs, tout en en tirant le même bénéfice que s'il se nourrissait à partir de sa proie préférée. De part sa position trophique et même s'il n'est présent que saisonnièrement (de septembre à avril), ce poisson joue un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème estuarien.

4.4.11 L'anguille, *Anguilla anguilla*

L'anguille européenne, *Anguilla anguilla*, espèce migratrice amphihaline, se reproduit en mer et sa croissance est liée aux systèmes continentaux. Dans l'estuaire de la Gironde, les civelles (juvéniles) pénètrent de l'automne au début du printemps. Elles colonisent progressivement le bassin versant. Comme nous l'avons vu dans le Chapitre 3, certaines fractions de populations d'anguilles peuvent séjourner un certain temps dans l'estuaire voire s'y sédentariser. Pendant toute la durée de cette étude, des sub-adultes et adultes ont été récoltés essentiellement dans la zone médiane de l'estuaire.

Les études portant sur l'écologie alimentaire de l'anguille sont peu nombreuses. En milieu estuarien, l'alimentation des sub-adultes et adultes a été abordée dans l'estuaire de la Severn (Moore & Moore, 1976b) et dans l'estuaire du Tage (Costa *et al.*, 1992). De plus, une étude, portant sur les régimes alimentaires d'anguilles de tailles principalement inférieures à celles échantillonnées dans le cadre de ce travail (50 à 300 mm), a été menée dans l'estuaire de la Gironde en 1979 (CTGREF). Ce travail de thèse contribue donc à approfondir les connaissances du régime alimentaire de cette espèce dans l'estuaire de la Gironde (tailles différentes, variabilités) et à comparer ces résultats avec les études existantes dans différents milieux (estuariens, lagunaires, fluviaux).

4.4.11.1 Résultats

4.4.11.1.1 Régime alimentaire général

Un total de 57 anguilles, de tailles comprises entre 230 et 740 mm, a été capturé. 9% des estomacs étaient vides. Leur régime alimentaire était composé de mysidacés, isopodes, amphipodes, crevettes, poissons, annélides polychètes, mollusques, crabes et débris végétaux (Figure 64). Les amphipodes (*Gammarus* spp.) sont les proies les plus fréquentes (FO=65%). Les mysidacés, isopodes, crevettes et crabes participent également au bol alimentaire de l'anguille de façon non négligeable.

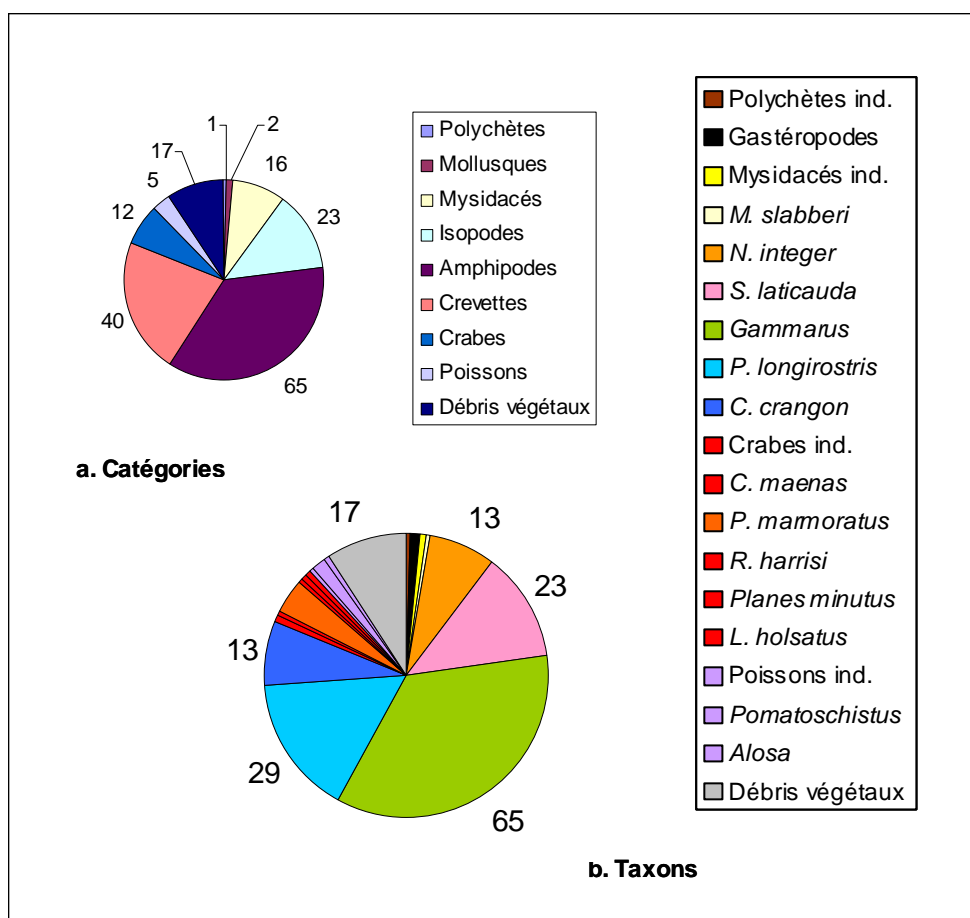


Figure 64. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire de l'anguille, *Anguilla anguilla*. Ind. = indéterminés.

4.4.11.1.2 Variabilité spatio-temporelle

Les anguilles ont été récoltées tout le long de l'année. Parmi les 57 individus analysés, 10 ont été échantillonnés en juillet, 16 en septembre, 6 en février, 5 en février, 13 en avril et 7 en juin. Le spectre alimentaire est le plus réduit en novembre et février (Tableau 19). En raison d'un nombre limité d'individus, les variabilités dans l'espace et dans le temps n'ont pu être analysées simultanément.

Dans l'AFC considérant les catégories de proies, aucune n'est responsable de l'inertie (points proches des axes ; Figure 65.A.). Toutefois, selon l'axe 1, expliquant 62,34% de l'inertie, une tendance temporelle se dessine en séparant les régimes alimentaires des anguilles de

juillet, septembre et novembre, discriminés par les isopodes, les crabes, les crevettes, de ceux de février, avril et juin, discriminés par les amphipodes et les débris végétaux.

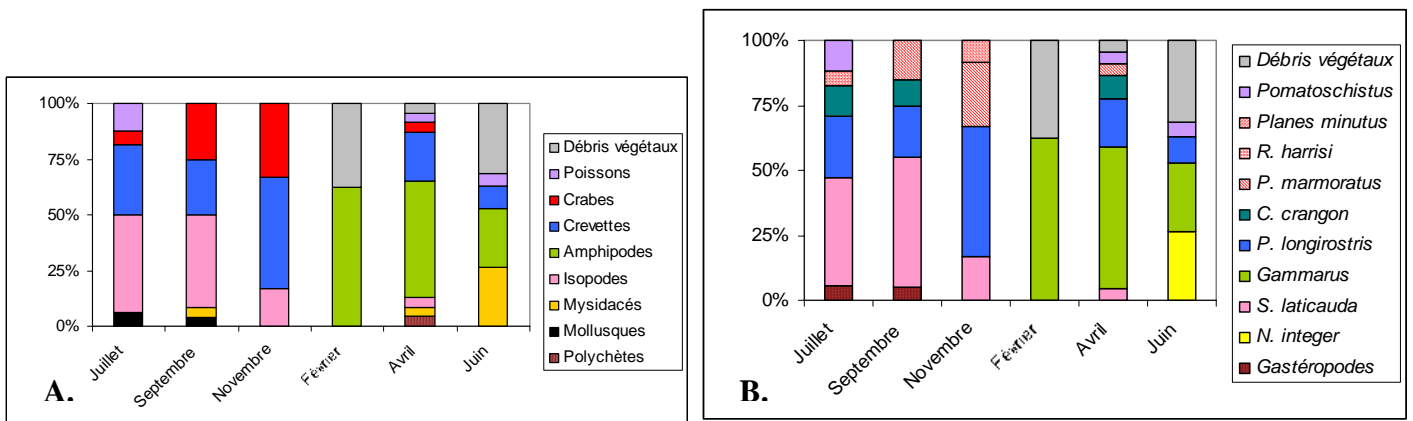
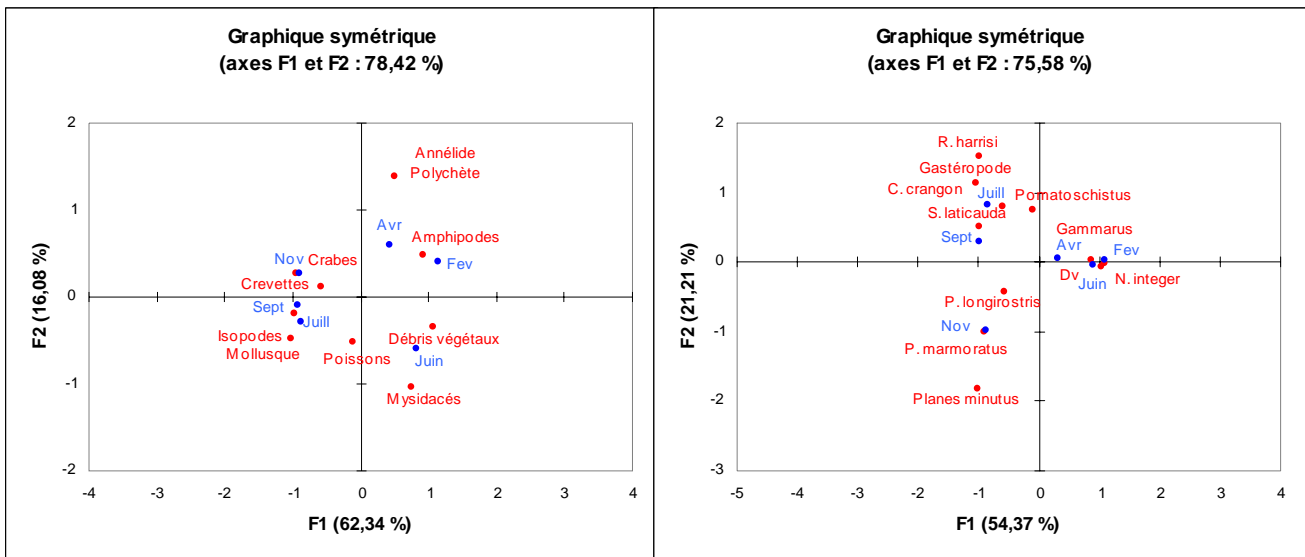
Tableau 19. Evolution temporelle et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des anguilles, *Anguilla anguilla*, récoltées. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire.

	Tailles (mm)	Tailles moyennes (mm)	Nbre estomacs	% Vacuité	Nbre catégories	Nbre de taxons
JUILLET	454-740	559	10	10	5	6
Juillet-aval	740		1	0		
Juillet-médiane	555-597	597	6	0	4	5
Juillet-amont	454-530	483	3	33		
SEPTEMBRE	289-650	471	16	12	5	5
Septembre-aval	434-555	483	3	0		
Septembre-médiane	289-650	481	12	17	5	6
Septembre-amont	545		1			
NOVEMBRE						
Novembre-médiane	399-599	518	6	0	3	4
FEVRIER	326-580	465	5	0	2	2
Février-médiane	415-454	434	2	0		
Février-amont	326-580	485	3	0		
AVRIL	230-552	434	13	8	7	8
Avril-médiane	246-552	463	9	11	6	7
Avril-amont	230-530	369	4	0		
JUIN	363-531	461	7	0	5	5
Juin-médiane	363-531	464	4	0		
Juin-amont	392-501	458	3	0		

Au niveau taxonomique, une évolution temporelle similaire est observée (Figure 65.B.) : l'axe 1, expliquant 54,37% de l'inertie, sépare ces mêmes contenus stomacaux, juillet/septembre/novembre discriminés par la crevette blanche, *P. longirostris* et l'isopode *Synodotea laticauda*, et ceux de février/avril/juin discriminés par l'amphipode *Gammarus* et les débris végétaux.

L'importance relative des différentes catégories/taxons de proies suit aussi cette tendance temporelle avec tout de même des changements d'items préférentiels (Figure 66). En juillet, ce sont les isopodes (*S. laticauda*) et les crevettes (*P. longirostris*) qui dominent ; en septembre, seuls les isopodes peuvent être considérés comme des proies préférentielles. Toutefois, crevettes et crabes présentent de fortes occurrences dans les contenus, avec des valeurs de 43%. En février, le bol alimentaire de l'anguille est dominé par les crabes et les crevettes, les isopodes représentant alors un item secondaire (n'apparaissant plus que dans 33% des estomacs). En février et avril, l'amphipode *Gammarus* est considéré comme une proie

préférentielle. En juin, ce genre est également dominant, avec le mysidacé *N. integer*. Notons qu'en février et juin, l'anguille consomme une forte proportion de débris végétaux.



4.4.11.1.3 Effet taille

Afin de tester l'effet taille, l'ensemble des anguilles examinées a été regroupé en trois classes de taille régulières (Figure 67).

Pour les anguilles les plus petites, les amphipodes et les crevettes représentent des catégories préférentielles et les mysidacés des proies secondaires. Avec l'augmentation de la taille du prédateur, on assiste à une diminution de ces items et à l'apparition et/ou l'augmentation de l'importance relative d'autres proies plus grandes, tels que les isopodes, les crabes et les poissons. Les mollusques et les annélides polychètes apparaissent ponctuellement dans le bol alimentaire et sont représentatifs d'un effet saison.

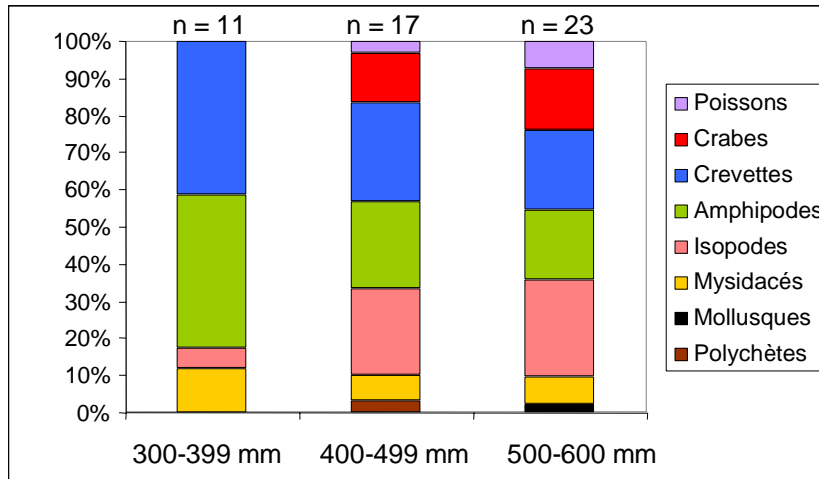
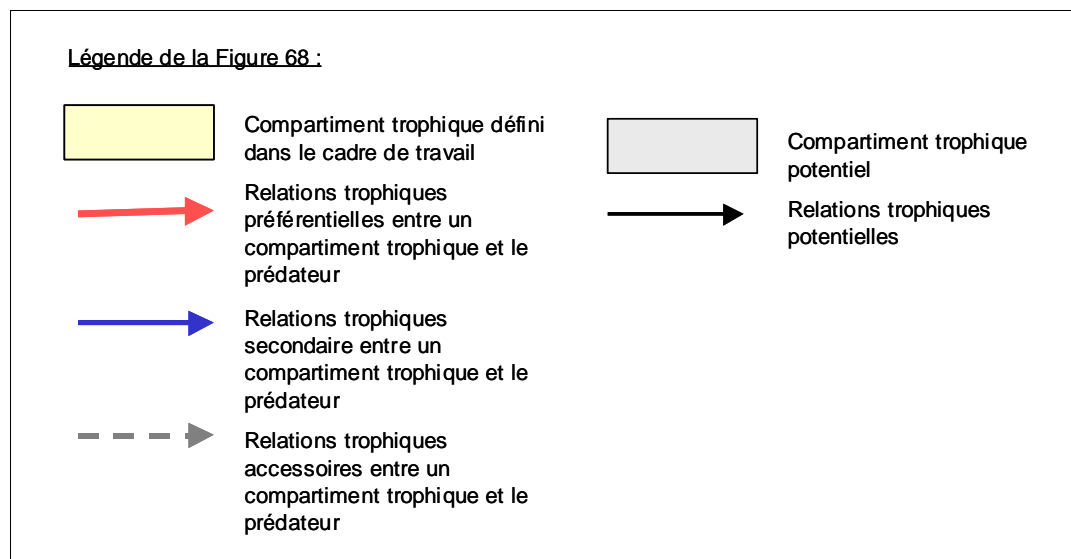



Figure 67. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture de l'anguille, *Anguilla anguilla*, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. n = nombre d'estomacs pleins examinés.

4.4.11.1.4 Synthèse des résultats





ANGUILLE, *Anguilla anguilla*

Comportement alimentaire : Epibenthique - Carnivore

Niveau trophique : Grand prédateur

Tailles : 203-740 mm

Guilde trophique (Elliott & Dewailly, 1995) : IF = Carnivore, mangeuse d'invertébrés et de poissons

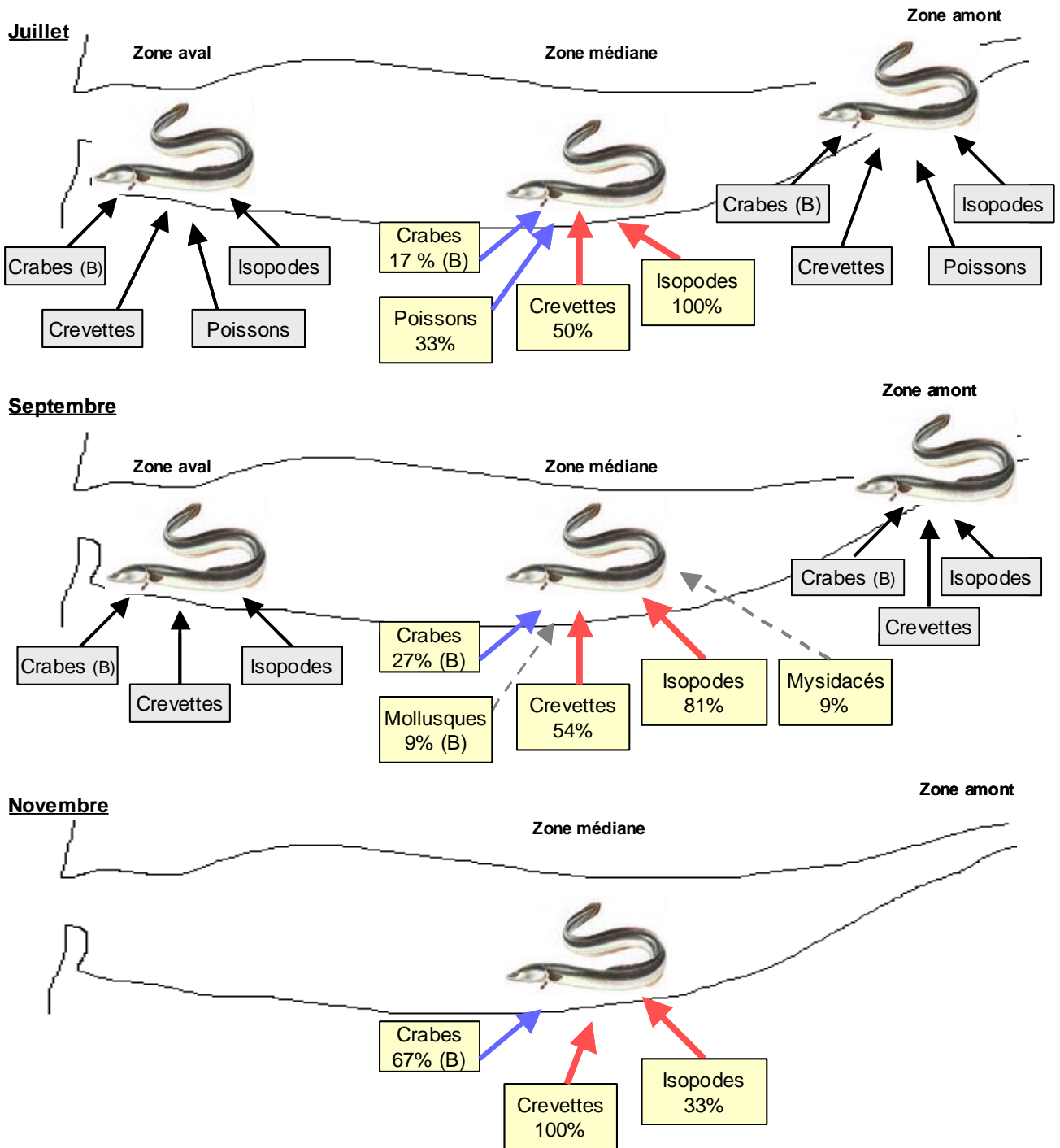


Figure 68. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez l'anguille européenne, *Anguilla anguilla*, dans l'estuaire de la Gironde. Données en % d'occurrence. B = benthique.

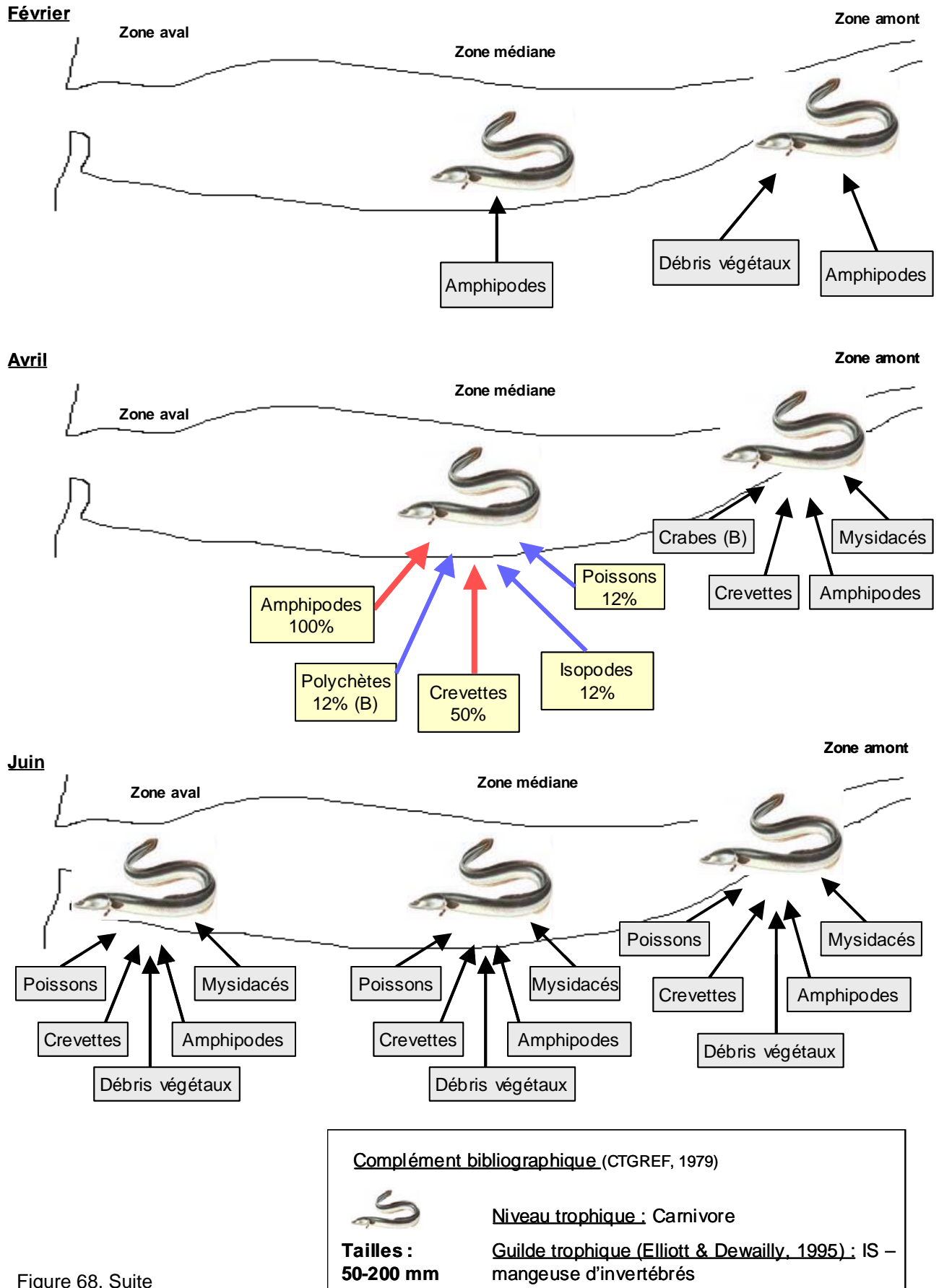


Figure 68. Suite

La Figure 68 permet de synthétiser l'ensemble des résultats d'écologie alimentaire acquis sur l'anguille européenne dans le cadre de ce travail. En effet, elle représente l'importance des différentes relations trophiques établies dans l'espace et dans le temps. En raison d'un faible nombre d'individus capturés dans certaines zones (Tableau 19), le régime alimentaire des anguilles a été décrit uniquement au niveau temporel. Toutefois, en raison des données disponibles (présence/absence des poissons, contenus stomacaux réalisés), les régimes alimentaires des anguilles, présentes dans différentes zones de l'estuaire en fonction du temps, ont pu être estimés. Ces résultats nous ont permis de caractériser le comportement alimentaire de ce poisson ainsi que son niveau trophique et son appartenance à une guildes trophique, définie à partir de la classification d'Elliott & Dewailly (1995). Un complément bibliographique, fourni par l'étude du CTGREF (1979) dans l'estuaire de la Gironde, concernant le comportement alimentaire des anguilles de tailles inférieures à celles échantillonnées dans la présente étude (50 à 200 mm), a été mentionné.

4.4.11.2 Discussion

Ce travail montre que le régime alimentaire de l'anguille est diversifié. Un grand nombre de catégories de proies domine, composé de crustacés (mysidacés, isopodes, amphipodes, crabes, crevettes) et de débris de végétaux. L'anguille est souvent décrite comme une espèce essentiellement carnivore ayant un comportement alimentaire opportuniste (Lecomte-Finiger, 1983; Moore & Moore, 1976b; Neveu, 1981; Tesch, 1979). La forte présence des débris végétaux dans les estomacs est probablement liée à leur importance quantitative dans l'estuaire de la Gironde. De part la voracité de ce poisson, ils sont probablement ingérés accidentellement, en même temps que les proies. Leur présence dans les contenus stomacaux d'anguilles a été évoquée par certains auteurs (Lecomte-Finiger, 1983; Moriarty, 1979; Tesch, 1979). Comme pour beaucoup de poissons, la question de leur rôle énergétique reste posée, car ces débris sont probablement peu digestes.

Une forte variabilité temporelle est observée au niveau des dominances des catégories. En effet, les crevettes, isopodes et crabes discriminent le bol alimentaire des anguilles des mois de juillet, septembre et novembre, les amphipodes et débris végétaux celui des mois de février, avril et juin. Cette variabilité a déjà été mise en évidence dans d'autres études, notamment par Costa *et al.* (1992) dans l'estuaire du Tage. Elle serait liée à la disponibilité et densité des proies dans le milieu (Tesch, 1979) confirmant un comportement alimentaire de type opportuniste.

Les mollusques et les polychètes n'ont été trouvés que ponctuellement dans les estomacs des anguilles. Moore & Moore (1976b) soulignent la difficulté des anguilles pour trouver et attraper ces organismes. Cependant, dans d'autres milieux, comme certaines lagunes méditerranéennes, les polychètes ont été trouvés en grand nombre dans les contenus stomacaux (Lecomte-Finiger, 1983)

De nombreux auteurs (Barak & Mason, 1992; Moore & Moore, 1976b; Neveu, 1981; Sinha & Jones, 1967; Tesch, 1979) s'accordent à dire que l'activité alimentaire chez l'anguille ralentit sensiblement pendant la période hivernale, pouvant même s'arrêter totalement. Un phénomène identique peut se produire en période estivale. Les conditions thermiques jouent un rôle essentiel dans le rythme alimentaire de l'anguille. Le seuil thermique d'activité alimentaire chez cette espèce se situe autour de 10°C pour le minimum et autour de 26°C pour le maximum (Deelder, 1970; Elie, 1979). Dans la présente étude, cette baisse d'activité n'a pas été mise en évidence, s'expliquant par des températures ni trop chaudes en été, ni trop froides en hiver (Chapitre 3).

Un changement d'alimentation en fonction de la taille, semble se dessiner. Il s'illustre par l'absence de poissons et de crabes dans le régime alimentaire des plus petites anguilles (de tailles inférieures à 400 mm). Le même type de constat a été fait par certains auteurs (Barak & Mason, 1992; Costa *et al.*, 1992; Moriarty, 1979). Notons que les poissons, pourtant très présents dans le milieu, sont moins consommés que les crabes. Des observations en laboratoire (Moore & Moore, 1976b) indiquent que l'anguille approche lentement sa proie. Ainsi, la mobilité de ce prédateur est probablement la raison pour laquelle les poissons sont moins fréquents que les crabes dans les estomacs alors qu'ils sont beaucoup plus abondants que ces derniers.

Une étude antérieure incluant l'écologie alimentaire de l'anguille dans l'estuaire de la Gironde avait déjà été réalisée en 1979 (CTGREF) mais sur des spécimens de tailles inférieures (50 à 300 mm) aux nôtres. Ceux-ci négligent le zooplancton et presque totalement les poissons. Comme pour nos gammes de tailles, les petits crustacés non planctoniques constituent la part la plus importante de l'alimentation (mysidacés, amphipodes, isopodes). Notons que quelques insectes avaient aussi été trouvés.

L'anguille apparaît comme un carnivore opportuniste, ayant un comportement alimentaire épibenthique. Elle s'alimente principalement de crustacés, ciblant son régime sur les espèces les plus abondantes. Ainsi, on peut penser qu'elle n'engendre pas de phénomène de compétition et qu'elle joue un rôle sur la régulation de ces espèces.

4.4.12 La raie bouclée, *Raja clavata*

La raie bouclée, *Raja clavata*, espèce euryhaline d'origine marine, a été décrite comme un poisson benthique côtier, réalisant des incursions saisonnières dans les parties les plus aval des milieux estuariens. L'estuaire interne de la Gironde, représente vraisemblablement pour cette espèce une zone de nourricerie et d'alimentation limitée. Dans cette étude, seuls des juvéniles de raie bouclée étaient présents dans la zone polyhaline à l'automne et au printemps.

L'écologie alimentaire de cette espèce n'a jamais été décrite en milieu estuarien. Ce travail de thèse constituait l'occasion de le faire et de comparer ces résultats avec les autres travaux existants en milieu marin (cf. Capape, 1975; Du Buit, 1974; Holden & Tucker, 1974; Quiniou, 1978).

4.4.12.1 Résultats

4.4.12.1.1 Régime alimentaire général

17 juvéniles de raie bouclée ont été pêchés pendant cette étude. Tous les estomacs étaient pleins. Ils étaient remplis de mysidacés, isopodes, amphipodes, crevettes, crabes, cirripèdes et débris végétaux. L'ensemble de ces catégories présente des fréquences d'occurrence très importantes (Figure 69). Toutefois, les isopodes (*S. laticauda*), les crevettes (*C. crangon* et le genre *Palaemon*) et les crabes (*Carcinus maenas* et *Pachygrapsus marmoratus*) semblent être les proies préférentielles avec des FO>50%.

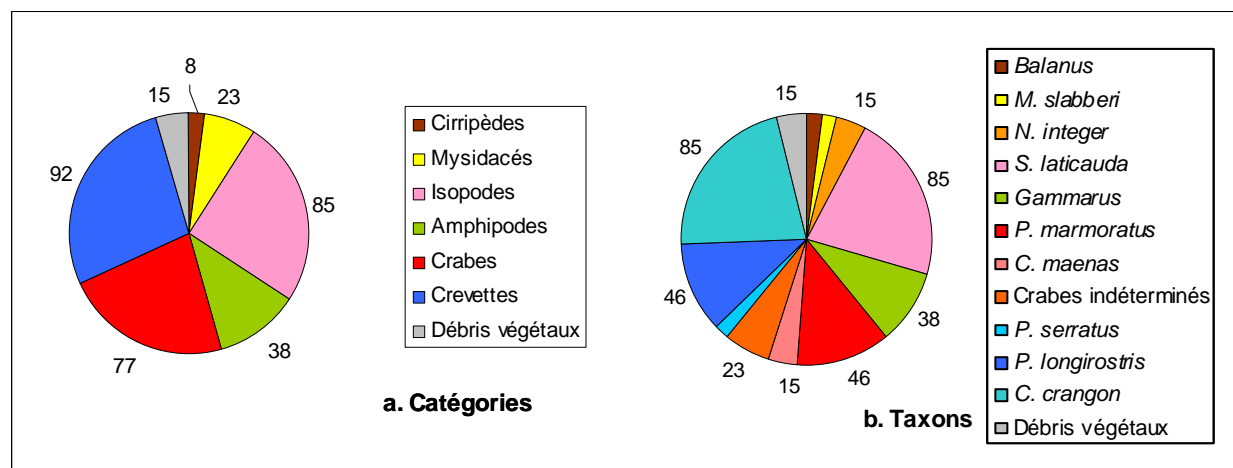


Figure 69. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire de la raie bouclée, *Raja clavata*.

4.4.12.1.2 Variabilité spatio-temporelle

Ces 17 raies bouclées ont toutes été échantillonnées dans la zone aval de l'estuaire (Tableau 20). Parmi elles, 5 ont été capturées en septembre, sept en novembre et cinq en février. La diversité alimentaire était maximale en novembre avec un bol alimentaire constitué par 6 catégories et 10 taxons.

Tableau 20. Evolution spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des raies bouclées, *Raja clavata*, récoltées. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire.

	Tailles (mm)	Tailles moyennes (mm)	Nbre estomacs	% Vacuité	Nbre catégories	Nbre de taxons
SEPTEMBRE						
Septembre-aval	265-246	255	5	0	4	5
NOVEMBRE						
Novembre-aval	283-600	337	7	0	6	10
FEVRIER						
Avril-aval	300-340	317	5	0	6	7

Dans l'AFC considérant les catégories de proies, les cirripèdes sont responsables de l'inertie (égale à 100%), uniquement présents dans les estomacs des raies bouclées de septembre (Figure 70.A.). Toutefois, ils ne représentent qu'une catégorie secondaire. Les crabes, les isopodes et les crevettes forment un nuage de points proche de l'origine. Ce sont

des catégories de proies ubiquistes et les plus fréquentes dans les estomacs (Figure 71.A.), caractérisant le régime alimentaire des raies bouclées. Selon l'axe 1 expliquant 88,94% de l'inertie, une tendance saisonnière de l'alimentation se dessine avec la séparation des régimes des raies bouclées présentes à l'automne (septembre/novembre) de ceux des poissons présents au printemps (avril).

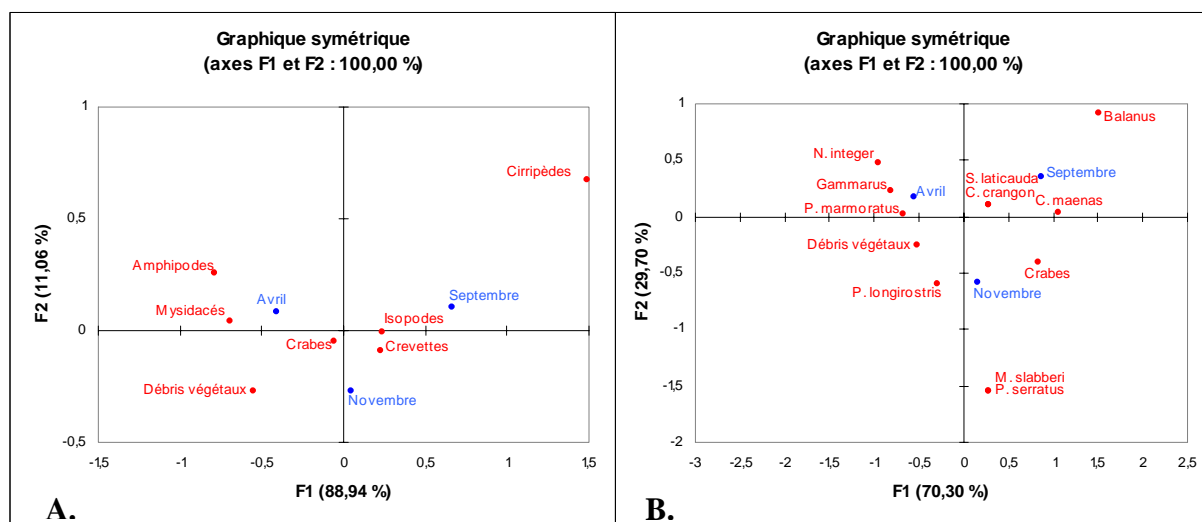


Figure 70. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant trois mois (en bleu) pour les items identifiés (en rouge) dans le bol alimentaire de la raie bouclée, *Raja clavata*. **A.** les items regroupés en catégories, **B.** les taxons préférentiels et secondaires (les items accessoires n'étant pas représentatifs du régime alimentaire).

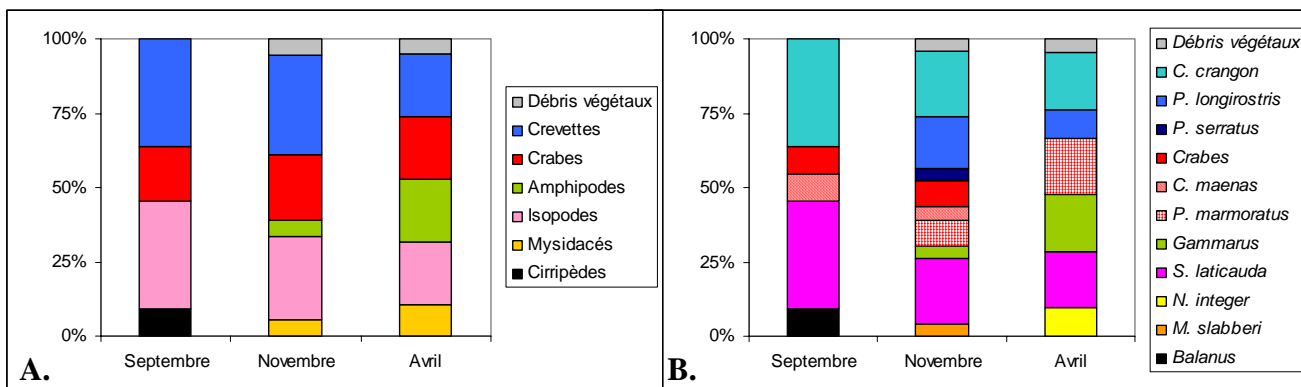


Figure 71. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire de la raie bouclée, *Raja clavata*, pour les différents mois, basée sur l'indice d'occurrence.

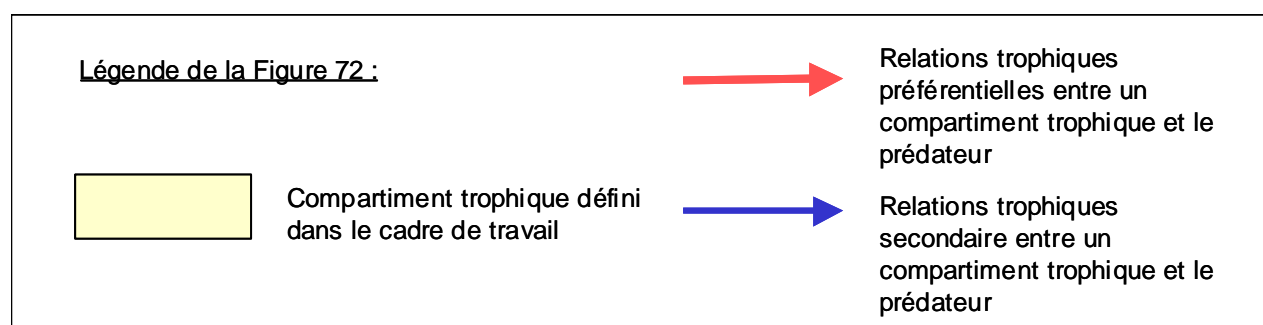
Dans l'AFC considérant les taxons, le cirripède *Balanus*, caractérisant le bol alimentaire des raies de septembre, le mysidacé *M. slabberi* et la crevette *P. serratus* sont les proies responsables de la variabilité (Figure 70.B.). Toutefois, les deux proies dominantes, *C. crangon*

et *S. laticauda*, sont présentes dans tous les estomacs (points proches de l'origine), limitant cette variabilité (Figure 71.B.). Selon l'axe 1 (expliquant 70,3% de l'inertie), une tendance saisonnière de l'alimentation se dessine (la même que celle avancée par l'AFC-catégories). Les échantillons de septembre et novembre sont discriminés par les crabes indéterminés et *C. maenas* et ceux d'avril par le crabe *P. marmoratus* et les amphipodes *Gammarus*.

En raison de la disparité des tailles échantillonnées et du faible nombre d'individus capturés, l'effet taille n'a pu être testé.

4.4.12.1.3 Synthèses des résultats

La Figure 72 permet de synthétiser l'ensemble des résultats d'écologie alimentaire acquis sur la raie bouclée dans le cadre de ce travail. En effet, elle représente l'importance des différentes relations trophiques établies dans la zone aval pour les différents mois de présence de cette espèce. Par ailleurs, ces résultats nous ont permis de caractériser globalement le comportement alimentaire de ce poisson ainsi que son niveau trophique et son appartenance à une guildes trophique, définie à partir de la classification d'Elliott & Dewailly (1995).



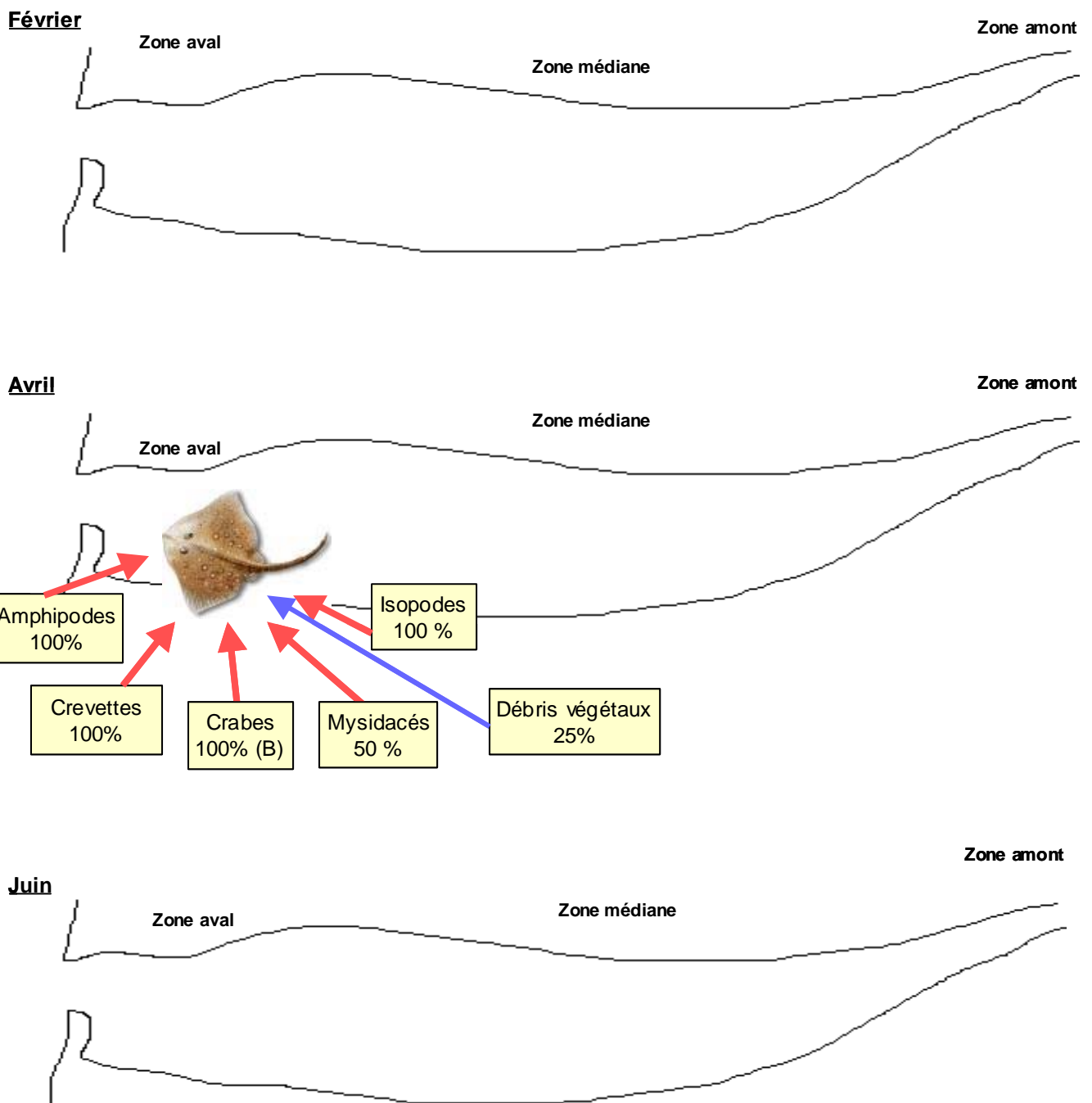


Figure 72. Suite

4.4.13 Discussion

La raie bouclée est décrite comme un prédateur de gros crustacés, se déplaçant sur le fond (Du Buit, 1974; Holden & Tucker, 1974; Quiniou, 1978). Dans ce travail, elle axe préférentiellement son alimentation sur les isopodes, crevettes et crabes, quelle que soit la saison considérée. L'analyse des contenus stomacaux montre qu'une variabilité des catégories d'items dominants se dessine en fonction du lieu géographique étudié.

Ainsi, dans la baie de Douarnenez, seules les crevettes sont considérées comme les proies préférentielles des jeunes raies bouclées (Quiniou, 1978). Les crabes représentent des proies secondaires et les amphipodes des proies accessoires. Au Portugal et dans la Mer d'Irlande, les raies bouclées consomment essentiellement des amphipodes et des décapodes (Du Buit, 1974; Holden & Tucker, 1974).

Dans cette étude, aucun mollusque n'a été retrouvé dans le bol alimentaire de ce poisson. Ses dents en pavé lui ont valu de longue date une réputation de mangeuse de coquillages. Or, l'ensemble des études portant sur cette espèce révèle que les mollusques sont peu fréquents (Holden & Tucker, 1974; Quiniou, 1978) voire absents (Reys, 1961; Sauvage, 1982) du bol alimentaire.

Les polychètes et les poissons, absents des contenus stomacaux étudiés dans l'estuaire de la Gironde, sont ponctuellement retrouvés en grande quantité. Par exemple, sur les côtes tunisiennes, Capape (1975) a retrouvé beaucoup de poissons dans les bols alimentaires des raies bouclées et en mer d'Irlande, Holden & Tucker (1974) mettent en évidence une grande quantité d'annélides polychètes et de poissons.

Chez cette espèce, le coefficient de vacuité est souvent très faible (Quiniou, 1978), s'expliquant peut-être par la bonne mobilité et la vitesse de déplacement du prédateur. La raie bouclée est décrite comme une espèce marine stricte (Laffaille, 2000). Sa présence saisonnière dans l'estuaire de la Gironde (parfois très abondante) s'explique peut-être par les fortes abondances de ses proies potentielles dans le milieu. Le taux de vacuité nul étaye cette hypothèse.

En raison du faible nombre d'individus pêchés, l'effet taille n'a pu être testé. Citons tout de même les travaux de Holden & Tucker (1974) qui mentionnent que la diversité des items consommés augmente avec la taille de l'animal.

4.4.14 Le flet, *Platichthys flesus*

Le flet *Platichthys flesus*, espèce migratrice amphihaline, a été décrit dans le chapitre 3 comme un poisson benthique vivant la majeure partie de sa vie dans les milieux d'interfaces et notamment en estuaire (Deniel, 1981). L'estuaire de la Gironde constitue pour cette espèce une zone de croissance et d'alimentation tout au long de l'année. Pendant cette étude, trois classes d'âge (0+, 1+ et 2+) étaient présentes, essentiellement échantillonnées dans la zone médiane de l'estuaire salé. Leur distribution était variable dans l'espace et dans le temps.

De par la durée de sa présence dans ce milieu, le flet pourrait avoir un rôle important sur le fonctionnement trophique de l'écosystème. C'est pourquoi, de nombreux travaux portent sur l'écologie alimentaire des différentes écophases de ce poisson en milieu estuarien. En France, citons les travaux de Bessineton *et al.* (1998) sur l'estuaire de Seine, et ceux de Masson (1987) et Elie & Marchand (1983) sur l'estuaire de la Loire. Dans l'estuaire de la Gironde, une étude portant sur l'écologie alimentaire de la cohorte 0+, essentiellement de tailles inférieures à celles échantillonnées dans le cadre de ce travail, a été menée en 1979 (CTGREF).

Ce travail de thèse contribue donc à approfondir la connaissance du régime alimentaire du flet dans l'estuaire de la Gironde, à appréhender sa variabilité (espace, temps, en fonction de la taille) et à comparer ces résultats avec les études existantes.

4.4.14.1 Résultats

4.4.14.1.1 Régime alimentaire général

69 estomacs de flets, de tailles comprises entre 49 et 280 mm, correspondant aux cohortes 0+, 1+ et 2+, ont été analysés. Le taux de vacuité est plus élevé que pour les autres espèces étudiées, avec une valeur de 32%. Quinze taxons ont été identifiés, regroupés en six grandes catégories (Figure 73). Parmi elles, les annélides polychètes (*Nereis succinea*) et débris végétaux dominant. Les isopodes (*Cyathura carinata*, espèce épibenthique), les amphipodes (*Gammarus* spp., *Corophium volutator*, espèce plus benthique) et les crevettes

(*Palaemon longirostris* et *C. crangon*) sont également fortement présents dans les estomacs. Cependant, ces derniers représentent des items secondaires.

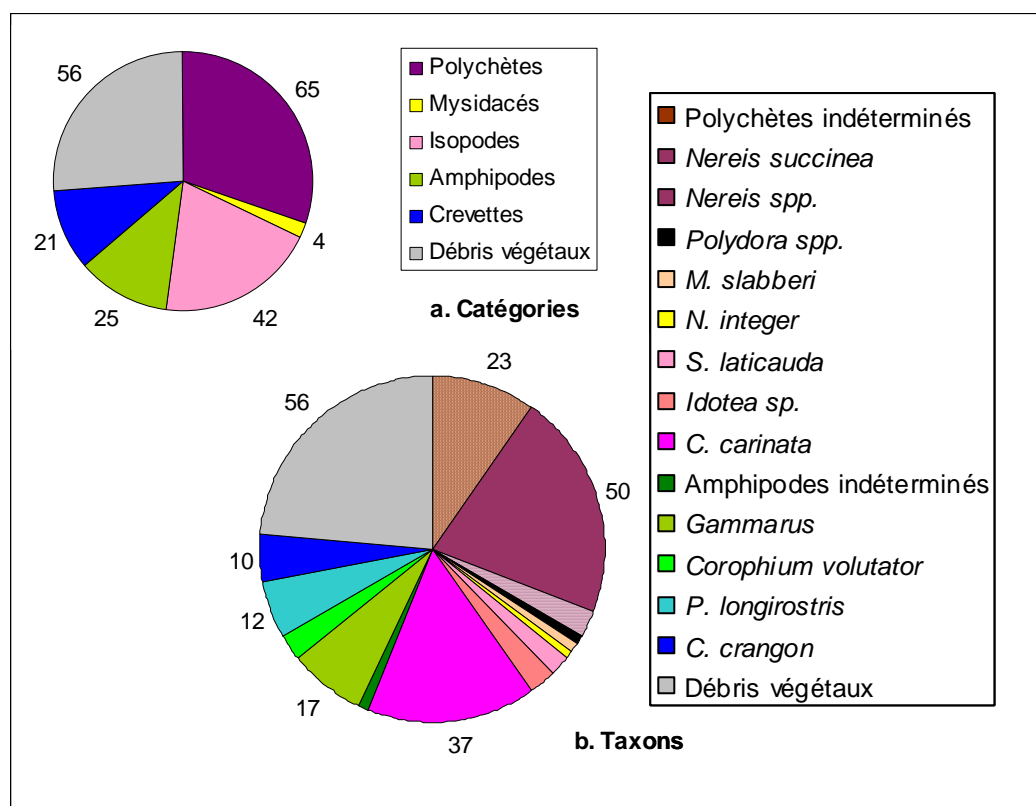


Figure 73. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire du flet, *Platichthys flesus*.

4.4.14.1.2 Variabilité spatio-temporelle

Les flets ont été échantillonnés tout le long de l'année (Chapitre 3). En raison d'un fort taux de vacuité en février (parmi les huit estomacs examinés en février, 62% étaient vides) et d'un nombre insuffisant de flets pêchés en avril (seulement deux spécimens capturés), ces deux mois n'ont pu être considérés pour l'analyse de la variabilité alimentaire spatio-temporelle.

Sur les 69 flets analysés, 11 ont été récoltés en juillet, 26 en septembre, 7 en novembre et 15 en juin (Tableau 21). Le taux de vacuité, nul en juillet atteint de fortes valeurs à l'automne et au printemps. En raison de ces forts taux de vacuité et du nombre de flets capturés, seuls les échantillons de la zone médiane ont été retenus.

Tableau 21. Evolution temporelle et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes en mm des flets, *Platichthys flesus*, récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. En rouge, échantillons non retenus

	Tailles (mm)	Tailles moyennes (mm)	Nbre estomacs	% Vacuité	Nbre catégories	Nbre de taxons
JUILLET						
Juillet-médiane	78-267	192	11	0	4	6
SEPTEMBRE						
Septembre-médiane	73-266	201	24	25	6	8
Septembre-amont	95-175	135	2	100		
NOVEMBRE						
Novembre-médiane	100-230	163	5	0	3	4
Novembre-amont	228-249	238	2	50		
JUIN						
Juin-médiane	40-250	91	15	53	5	8
Juin-amont	70-240	125	4	50		

Trois catégories de proies se détachent dans l'AFC (Figure 74.A.): les amphipodes et les mysidacés, discriminant les estomacs des flets présents en juin, et les crevettes discriminant ceux des poissons présents en juillet. Les mysidacés et les crevettes sont des items secondaires et ne sont donc pas les plus représentatifs de la variabilité du régime alimentaire du flet. Les polychètes et les débris végétaux, les plus proches de l'origine, caractérisent globalement le régime trophique des flets. L'observation de l'importance relative de cette catégorie révèle leur omniprésence et leur caractère préférentiel (Figure 75.A.). Cependant, l'estimation énergétique des débris végétaux reste difficile à évaluer et ils ne seront donc pas considérés comme représentatifs du régime alimentaire dans la suite de ce travail. Une tendance temporelle se dessine selon l'axe 1, expliquant 83,30% de l'inertie, séparant les échantillons de juin (amphipodes) des échantillons de juillet, septembre, novembre, discriminés par la forte occurrence des isopodes.

Au niveau taxonomique, cette évolution temporelle se dessine selon l'axe 1, expliquant 63,08% de l'inertie (Figure 74.B.). Les régimes alimentaires des flets de juin sont alors discriminés par le mysidacé *N. integer* et les amphipodes *C. volutator* et *Gammarus* et ceux de juillet, novembre et septembre par l'isopode *C. carinata*. Notons, que la crevette *C. crangon*, discriminant les estomacs du mois de juillet, le polychète *Nereis* et l'isopode *Idotea*, discriminant les estomacs de septembre, se détachent de l'origine. Ces taxons secondaires n'expliquent que partiellement la variabilité. Les polychètes, représentés par *Nereis succinea* et les polychètes indéterminés ont une position centrale dans le régime alimentaire du flet aussi bien par leur position dans l'AFC que par leur fréquence d'apparition dans les estomacs (Figure 75.B.).

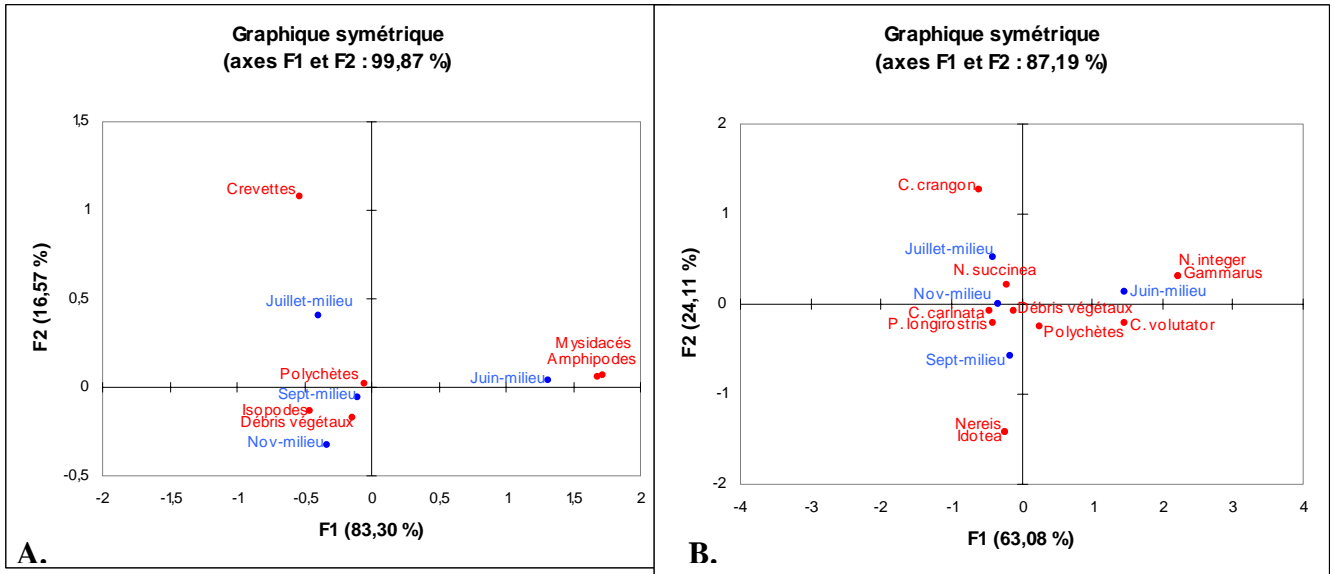


Figure 74. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les flets, *Platichthys flesus*, récoltés à différents mois dans la zone « milieu » de l'estuaire, représentés en bleu, pour les items identifiés, représentés en rouge, dans le bol alimentaire. A gauche les items ont été regroupés en catégories, à droite les différents taxons identifiés ont été représentés.

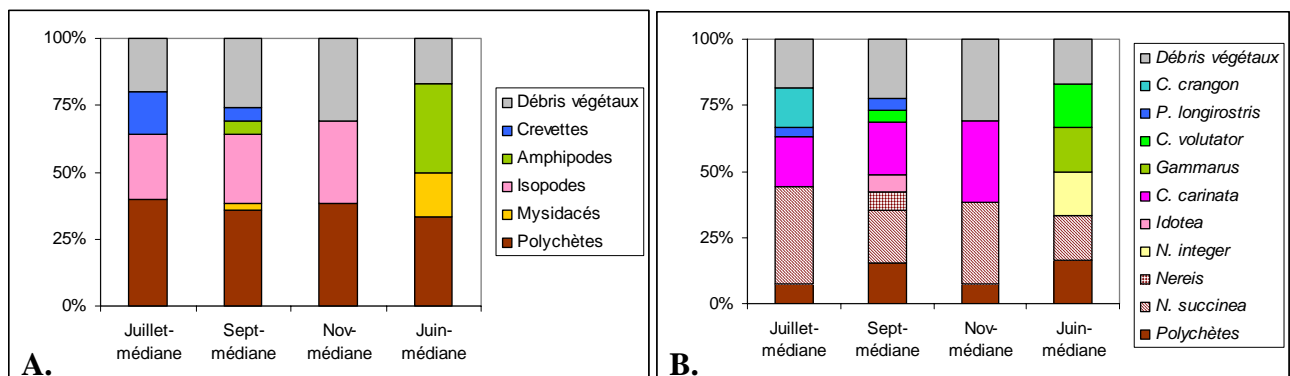


Figure 75. Importance relative de chaque catégorie de proie (a.) et chaque taxon identifié (b.) dans le bol alimentaire du flet, *Platichthys flesus*, pour les différents mois (zone médiane), basée sur l'indice d'occurrence.

4.4.14.1.3 Effet taille

Afin de tester la variabilité alimentaire ontogénique, les flets ont été regroupés dans des classes de taille régulières de 100 mm (Figure 76). Quelle que soit la taille considérée, les annélides polychètes représentent un item préférentiel et les amphipodes sont des proies secondaires. Avec l'augmentation de la taille des individus, la fréquence d'apparition des mysidacés dans le bol alimentaire du flet diminue et celle des isopodes augmente, devenant

une proie préférentielle pour la classe de taille 200-300 mm. A partir de 100 mm, les crevettes sont consommées par le flet et constituent un item secondaire.

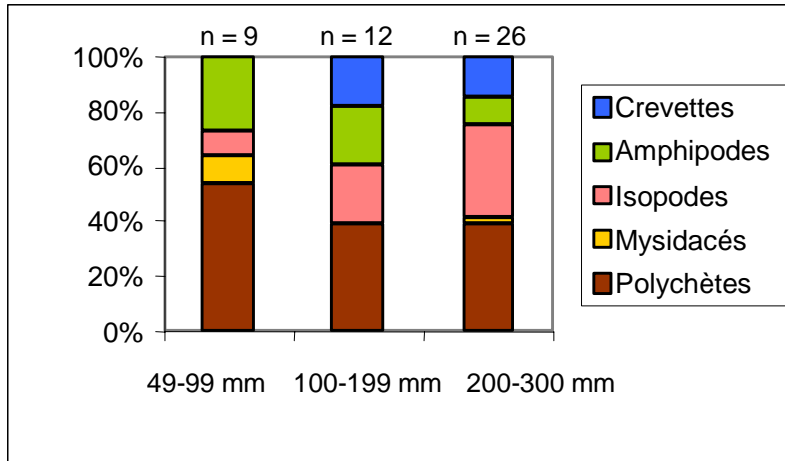
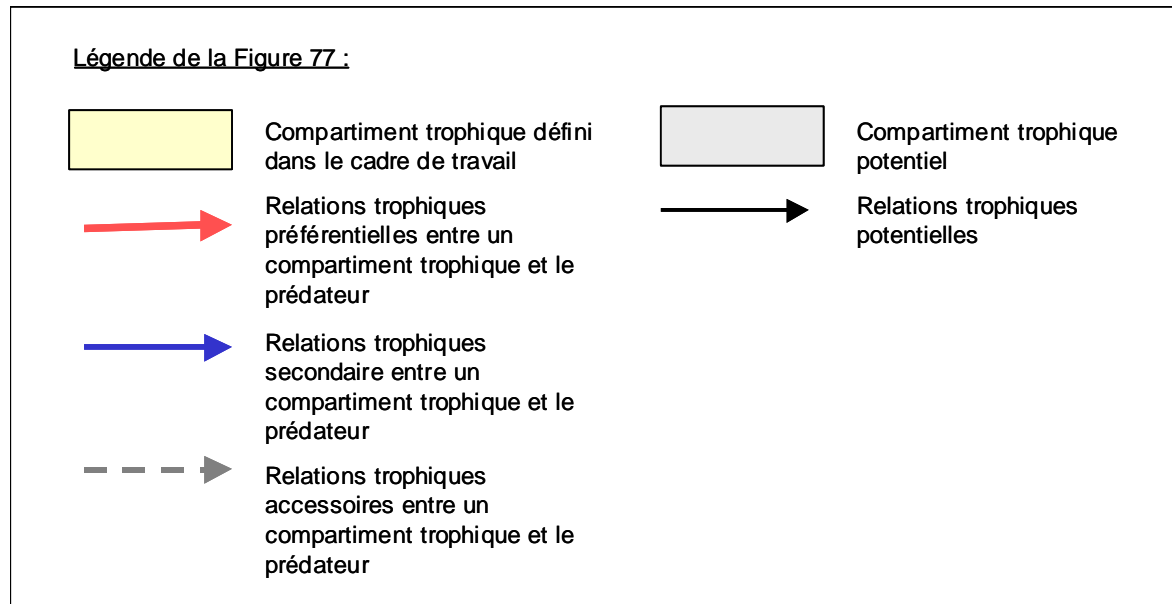



Figure 76. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du flet, *Platichthys flesus*, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence.

4.4.14.1.4 Synthèse des résultats





FLET, *Platichthys flesus*

Comportement alimentaire : Benthique - Carnivore

Niveau trophique : Carnivore

Guilde trophique (Elliott & Dewailly, 1995) : **IS – Carnivore, mangeur d'invertébrés**

Tailles :
49-280 mm

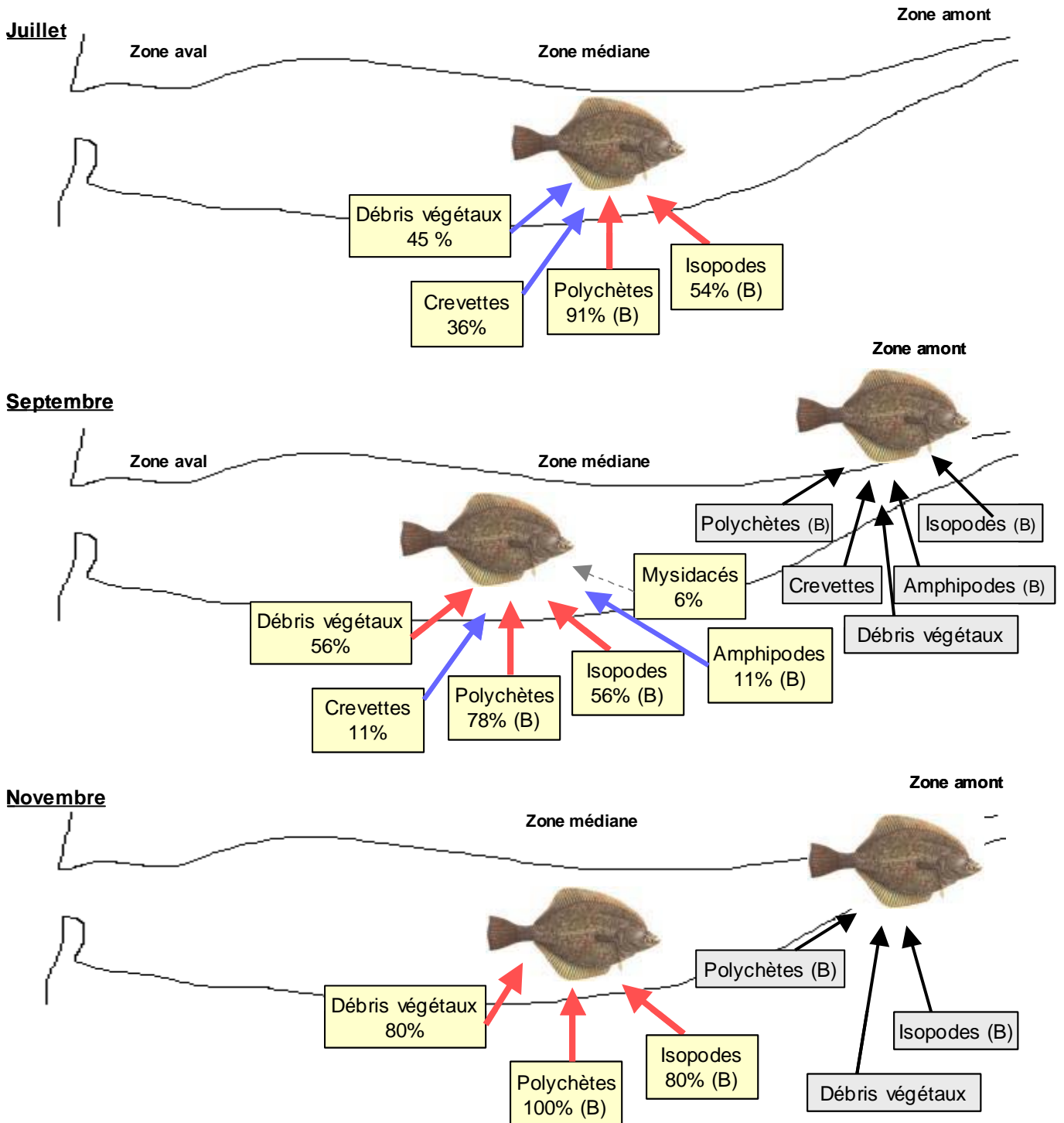


Figure 77. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le flet, *Platichthys flesus*, dans l'estuaire de la Gironde. Données en % d'occurrence. B = benthique.

La Figure 77 permet de synthétiser l'ensemble des résultats d'écologie alimentaire acquis sur le flet dans le cadre de ce travail. En effet, elle représente l'importance des différentes relations trophiques établies dans l'espace et dans le temps. En raison d'un faible nombre d'individus capturés (Tableau 21), le régime alimentaire des flets a souvent été décrit au niveau temporel. Toutefois, en fonction des données disponibles (présence/absence des poissons, contenus stomacaux réalisés), les régimes alimentaires des flets présents dans différentes zones de l'estuaire en fonction du temps ont pu être estimés. Ces résultats nous ont permis de caractériser globalement le comportement alimentaire de ce poisson ainsi que son niveau trophique et son appartenance à une guilda trophique, définie à partir de la classification d'Elliott & Dewailly (1995). Un complément bibliographique, fourni par l'étude de Masson (1987) dans l'estuaire de la Loire, concernant le comportement alimentaire des larves de flets, non échantillonnées dans la présente étude, a été mentionné.

4.4.14.2 Discussion

Le flet, par son abondance et grâce à ses adaptations morphologiques, est décrit comme l'un des principaux prédateurs d'invertébrés benthiques du milieu estuarien (Mc Lusky, 1981). C'est probablement ce qui explique l'importance de la littérature portant sur l'étude de son écologie alimentaire en milieu estuarien (cf. Masson, 1987).

Ainsi, dans l'estuaire de la Gironde, les flets axent essentiellement leur alimentation sur les annélides polychètes et les crustacés amphipodes/crevettes. Ceci est en accord avec les conclusions de plusieurs études portant sur divers sites géographiques tels que les estuaires de Severn en Grande-Bretagne, de Schelde en Belgique, du Tage et de Douro au Portugal (Costa, 1988; Hampel *et al.*, 2005; Moore & Moore, 1976a; Vinagre *et al.*, 2005). Plusieurs travaux (ex. Summers, 1980) indiquent que le régime alimentaire du flet est très flexible. La variabilité temporelle des catégories de proies dominantes mise en évidence dans notre travail, peut refléter la variabilité temporelle des disponibilités des espèces benthiques dans l'estuaire. Certains auteurs attribuent cette variabilité aux paramètres environnementaux, telles que la salinité et la température, induisant des changements qualitatifs et/ou quantitatifs des populations de proies (Hampel *et al.*, 2005; Stevens *et al.*, 2006).

Par ailleurs, la présence/absence des proies dans les milieux peut expliquer les variabilités trophiques inter-sites observées. Par exemple, dans l'estuaire de la Gironde, les

mollusques présentent des occurrences trop basses dans les contenus stomacaux des flets pour que cette catégorie de proies puisse être considérée comme « représentative » de leur alimentation. Ce fait doit être en rapport avec leur rareté dans l'estuaire de la Gironde. D'autres auteurs ont fait le même constat (Costa, 1988; Doornbos & Twisk, 1984; Hampel *et al.*, 2005; Masson, 1987). *A contrario*, Pihl (1982) reporte une forte densité de moules dans le bol alimentaire des jeunes flets d'une baie suédoise et Jones (1962) estime que les mollusques sont des proies très recherchées par les flets de la baie de Cumberland située sur la côte ouest des Etats-Unis. Ce prédateur est souvent décrit comme un poisson opportuniste s'adaptant à la richesse trophique du milieu (Elliott & Hemingway, 2002).

Dans les marais de l'estuaire Schelde en Belgique, Hampel *et al.* (2005) émettent l'hypothèse que les fortes densités et biomasses d'amphipodes et d'annélides polychètes dans l'estuaire influencent le nombre de flets colonisant ce milieu. *A contrario*, l'absence de ces proies serait responsable de l'absence ou des faibles abondances de ce prédateur durant certains mois de notre période d'échantillonnage.

Il est important de noter que les flets présents dans l'estuaire de la Gironde ont consommé très fréquemment des débris végétaux, jusqu'à pouvoir parfois être considérés comme un item « préférentiel ». Comme chez d'autres espèces, la question de leur rôle dans l'alimentation du poisson reste posée, car ces débris sont probablement peu digestes comme le fait remarquer Bessineton *et al.* (1998) dans l'estuaire de la Seine.

D'après certains travaux, après la disponibilité des proies dans le milieu, la deuxième grande source de variation de l'alimentation chez le flet résulte surtout de l'évolution de sa taille (cf. Masson, 1987). Dans cette étude, l'effet taille est relativement limité en raison du faible écart entre les tailles les plus extrêmes. Il s'illustre tout de même par une diminution de l'importance des petits items, représentés par les mysidacés, et une augmentation de ceux plus gros et plus rapides tels que les crevettes. Ceci est en accord avec les observations de Masson (1987). D'après cet auteur, les plus jeunes flets s'alimentent de proies relativement peu mobiles tels que les copépodes et des jeunes mysidacés. En grandissant, ils consomment des proies molles, relativement inertes tels que les annélides polychètes, remplacées ensuite par des proies plus mobiles (amphipodes, crevettes) dont la capture nécessite une chasse active. Comme Moore & Moore (1976), cet auteur note cependant que les crevettes, très abondantes dans les estuaires, sont faiblement consommées. Les grands individus fuyant à l'approche du flet, la prédation s'exerce principalement sur les petites crevettes. C'est probablement pour cette raison que comme dans la Loire (Elie & Marchand, 1983; Masson, 1987), les crevettes apparaissent dans le régime alimentaire surtout du printemps à l'automne lorsque les jeunes stades sont présents

en forte densité. Ce facteur de capturabilité de la proie peut également expliquer l'absence dans cette étude ou la faible occurrence dans d'autres milieux (ex. Andersen *et al.*, 2005; Hampel *et al.*, 2005) des petits téléostéens tels que les gobies, pourtant très abondants dans le milieu, dans les bols alimentaires des flets. Andersen *et al.* (2005) relie leur consommation au déclin des abondances des proies préférentielles.

En raison de l'engin de pêche utilisé, aucune larve n'a été récoltée. D'après Masson (1987), les larves de flet, pénétrant progressivement dans l'estuaire à partir de mars, sont planctonophages. La diversité des proies consommées est faible car la dimension réduite de leur ouverture buccale limite l'éventail de leur spectre alimentaire. Pour les juvéniles les prises sont de plus en plus benthiques. Cette évolution est à la fois liée au comportement du flet qui vit de plus en plus au contact du fond lorsqu'il a achevé sa métamorphose et à la modification de sa morphologie buccale qui lui permet de prélever des proies vivantes sur ou dans le sédiment.

D'après Masson (1987), le flet en milieu estuarien se nourrit préférentiellement lors du flot, de jour comme de nuit. Dans cette étude, la majorité des traits de pêche a été réalisée de flot et de jour. Les taux de vacuité relativement élevés, sont difficilement explicables. D'après Elie & Marchand (1983), la prise de nourriture pourrait se faire en continu et le rythme alimentaire dépendrait du lieu où il se trouve, de l'abondance et de l'accessibilité des proies. Ces vacuités pourraient donc refléter la faible abondance des proies benthiques dans le milieu.

Le flet est donc un poisson benthophage, se nourrissant surtout d'annélides polychète dans l'estuaire de la Gironde. Il joue un rôle important dans le transfert des compartiments benthiques vers le compartiment démersal, pouvant être potentiellement prédaté par les merlans, les bars, le maigre et l'anguille. Nous pouvons nous interroger également sur le fait qu'il consomme une grande quantité de débris végétaux et ainsi du rôle qu'il peut avoir sur le recyclage de cette matière.

L'euryphagie, marquant la large tolérance alimentaire du flet vis-à-vis des ressources disponibles s'illustre dans les travaux de Masson par l'éventail des groupes zoologiques et taxons identifiés. Cette souplesse d'adaptation lui permet d'exploiter les différents milieux qu'il colonise et de faire face aux modifications de l'environnement trophique lorsque le milieu physique évolue.

4.4.15 La sole commune, *Solea solea*

Les milieux estuariens représentent pour la sole commune, *Solea solea*, espèce euryhaline d'origine marine, une zone de nurserie pour les juvéniles tout le long de l'année et une zone d'alimentation saisonnière, essentiellement estivale, pour les adultes. Dans cette étude, les stades juvéniles 0+ et 1+ ainsi que les adultes 2+ étaient présents tout le long de l'année, se distribuant de façon variable dans les zones aval et médiane (cf. Chapitre 3).

De part son fort intérêt commerciale, l'écologie alimentaire de la sole commune est relativement bien connue dans divers milieux. En milieu estuarien, elle a été abordée dans l'estuaire du Tage (cf. Cabral, 2000; Costa, 1988), dans l'estuaire de Douro (Vinagre *et al.*, 2005), dans celui de la Loire (Elie & Marchand, 1983) et dans l'estuaire de la Gironde, pour la classe de taille 50-100 mm (CTGREF, 1979).

Ce travail de thèse contribue donc à approfondir la connaissance du régime alimentaire de la sole commune dans l'estuaire de la Gironde, à appréhender sa variabilité (espace, temps, en fonction de la taille) et à comparer ces résultats avec les études existantes.

4.4.15.1 Résultats

4.4.15.1.1 Régime alimentaire général

137 estomacs de soles ont été analysés dans cette étude. Comme pour le flet, le taux de vacuité est très élevé avec une valeur moyenne de 30%. La sole commune se nourrit de mysidacés, isopodes, amphipodes, crevettes, annélides polychètes, crabes et débris végétaux (Figure 78). Les annélides polychètes (*Nereis succinea*) sont les proies dominantes en terme de fréquence. Parmi les autres catégories, les amphipodes (*Gammarus* spp., *Corophium volutator*), isopodes (*Cyathura carinata*, isopode le plus benthique de toutes les espèces identifiées dans cette étude), crevettes (*C. crangon*) et débris végétaux sont considérés comme des items secondaires.

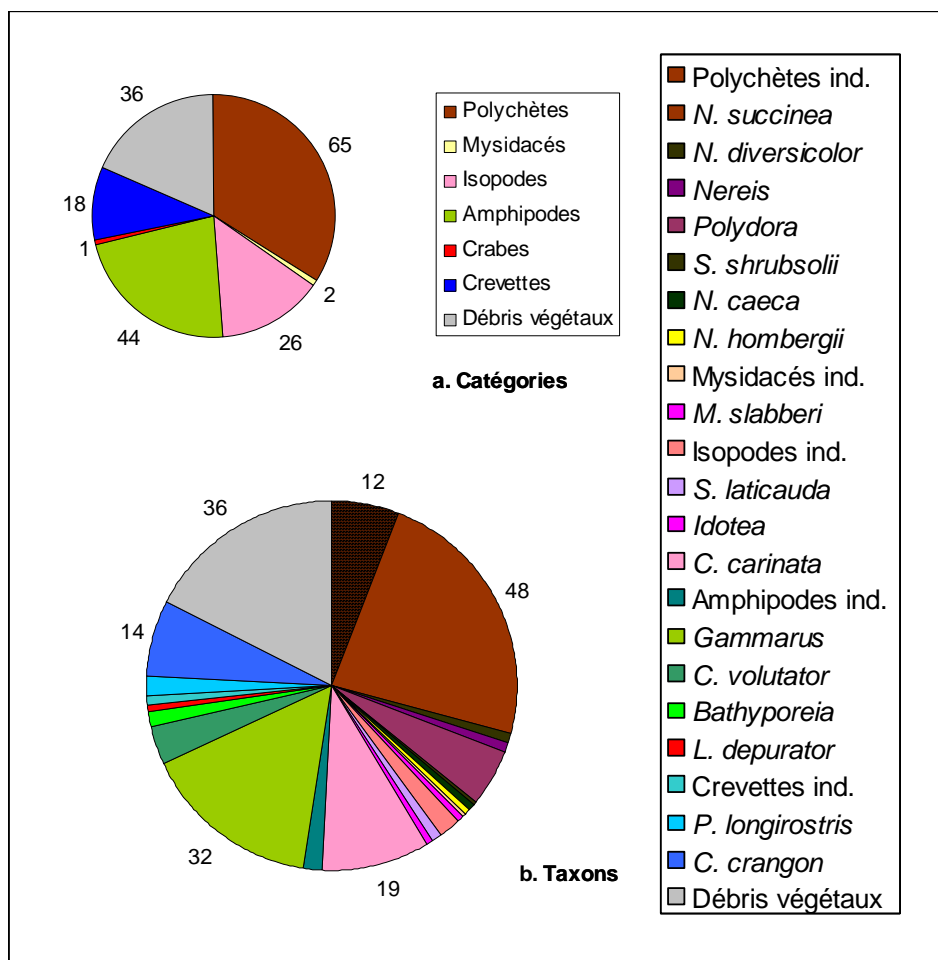


Figure 78. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire de la sole commune, *Solea solea*. Ind. = indéterminés.

4.4.15.1.2 Variabilité spatio-temporelle

Les soles ont été capturées tout le long de l'année. Parmi les 137 analysées, 24 proviennent du mois de juillet, 18 en septembre, 21 en novembre, 23 en février, 6 en avril et 20 en juin (Tableau 22). Le taux de vacuité est particulièrement élevé à l'automne et en hiver, atteignant 56% en février. Le spectre trophique est globalement très diversifié (minimum de huit taxons et maximum de 14). En raison des fortes vacuités, seuls les échantillons de juillet, septembre, novembre, avril et juin dans la zone médiane et ceux de février et avril dans la zone aval ont été retenus pour l'analyse spatio-temporelle de la variabilité des relations trophiques.

Tableau 22. Evolution temporelle et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des soles communes, *Solea solea*, récoltées. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire.

	Tailles (mm)	Tailles moyennes (mm)	Nbre estomacs	% Vacuité	Nbre catégories	Nbre de taxons
JUILLET						
Juillet-médiane	77-210	130	24	4	5	11
SEPTEMBRE						
Septembre-aval	235-265	249	6	50	5	11
Septembre-médiane	115-248	163	12	8	5	9
NOVEMBRE						
Novembre-aval	122-283	151	11	82	5	8
Novembre-médiane	127-170	191	10	10	4	4
FEVRIER						
Février-aval	135-372	188	21	52	4	8
Février-médiane	115-250	182	2	100		
AVRIL						
Avril-aval	117-340	180	21	9	6	11
Avril-médiane	140-192	164	10	0	5	6
JUIN						
Juin-médiane	50-189	123	20	20	5	8

Dans l'AFC, les crabes, présents uniquement dans les estomacs de sole d'avril/zone aval, et les mysidacés, présents dans les estomacs de septembre et février, sont responsables de l'inertie (égale à 71,48 % pour l'axe 1 et 2 ; Figure 79.A.). Ils représentent des catégories secondaires, n'expliquant que partiellement la variabilité alimentaire. Selon l'axe 1, expliquant 42,59% de l'inertie, une tendance temporelle se dessine, regroupant d'une part les régimes alimentaires des soles de juillet, septembre, novembre et février, caractérisés par une dominance des polychètes (Figure 80) et ceux d'avril, juin, caractérisés par les isopodes, amphipodes et débris végétaux. Les isopodes et polychètes proche des axes, représentent des items ubiquistes, caractéristiques du régime alimentaire de la sole.

Au niveau taxonomique, trois groupes se forment dans l'AFC (Figure 79.B.):

- celui regroupant les régimes des soles de juillet et septembre, discriminés par *N. succinea* (proie dominante ; Figure 81) et la crevette *C. crangon*
- celui formé par les échantillons de novembre, avril et juin, discriminés par l'isopode benthique *C. carinata* et les débris végétaux
- et enfin les échantillons de février, seuls estomacs à contenir des mysidacés et isopodes indéterminés. Notons que la différence de précision au niveau des taxons identifiés peut entraîner un biais d'interprétation comme par exemple de ce cas-là.

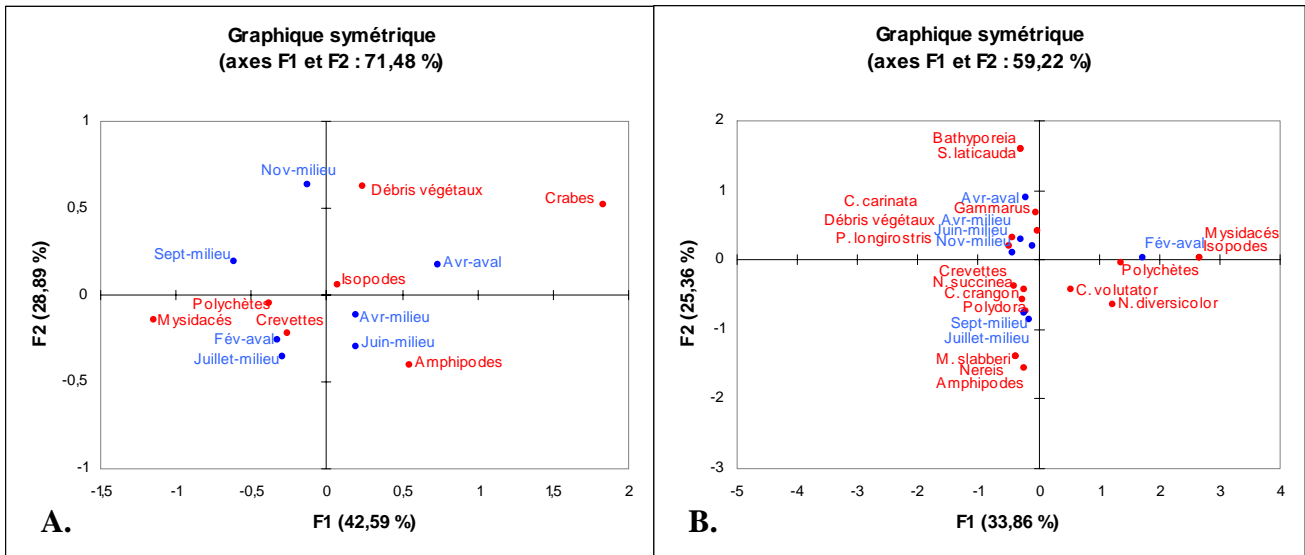


Figure 79. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les soles communes, *Solea solea*, récoltées à différents mois et zones de l'estuaire (zone aval et au milieu) représentés en bleu, pour les items identifiés, représentés en rouge, dans le bol alimentaire de la sole. A. les items regroupés en catégories, B. taxons identifiés.

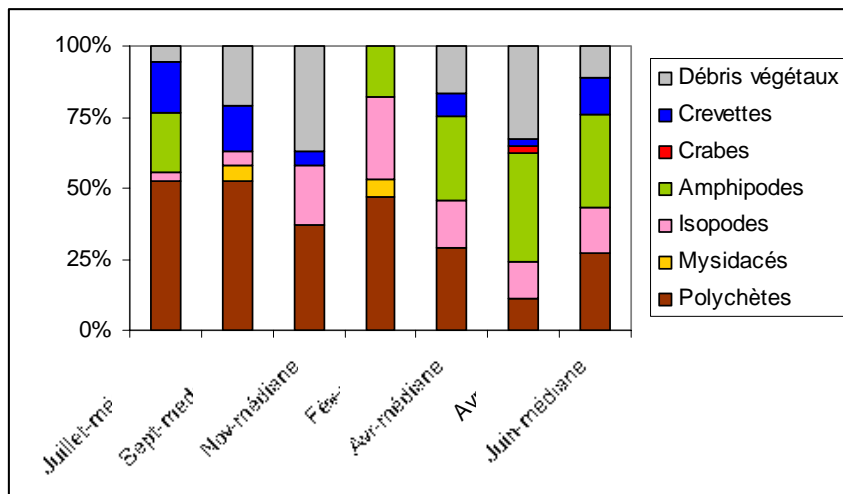


Figure 80. Importance relative de chaque catégorie de proie identifiée dans le bol alimentaire de la sole, *Solea solea*, pour les différents mois et zones retenus, basée sur l'indice d'occurrence.

Excepté en avril dans la zone aval, les annélides polychètes, essentiellement représentées par *Nereis succinea*, dominent le bol alimentaire de la sole commune en terme de fréquence (Figures 80 et 81). Ce sont principalement les amphipodes du genre *Gammarus*, très fréquents en avril et juin, et les débris végétaux, dominant en novembre et avril, qui sont responsables de la variabilité alimentaire temporelle chez la sole.

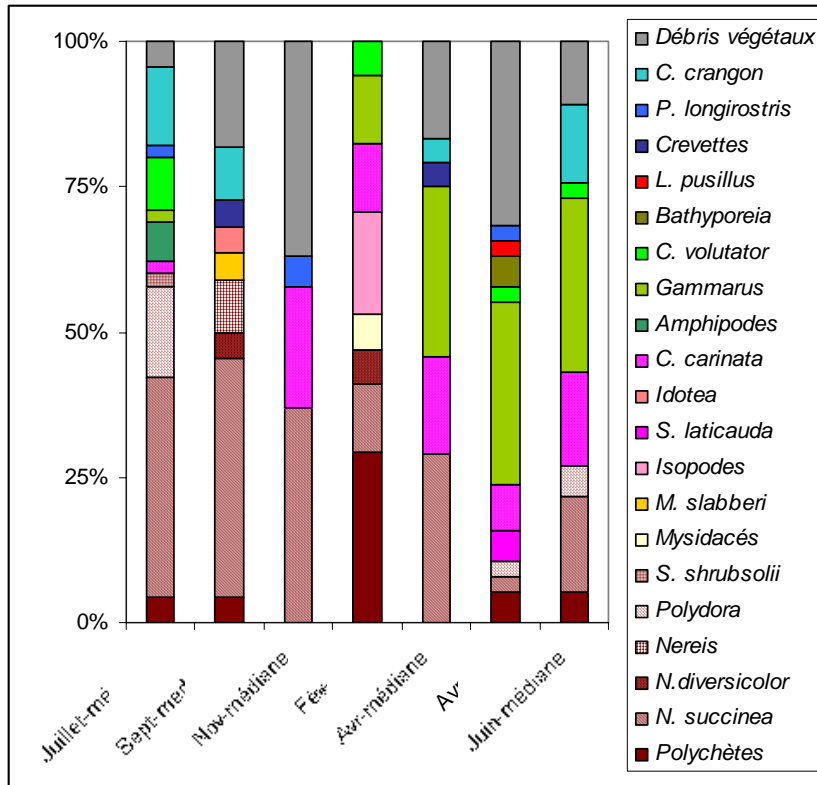


Figure 81. Importance relative de chaque taxon identifié dans le bol alimentaire de la sole, *Solea solea*, pour les différents mois et zones retenues, basée sur l'indice d'occurrence.

4.4.15.1.3 Effet taille

Les soles analysées mesurent entre 55 et 372 mm, ce qui correspond à des stades juvéniles et adultes. Une seule sole a une taille supérieure à 300 mm et n'a pas été retenue pour l'analyse de l'effet taille. Les autres (cohortes 0+, 1+ et 2+) ont été regroupées dans des classes de taille régulières de 50 mm (Figure 82).

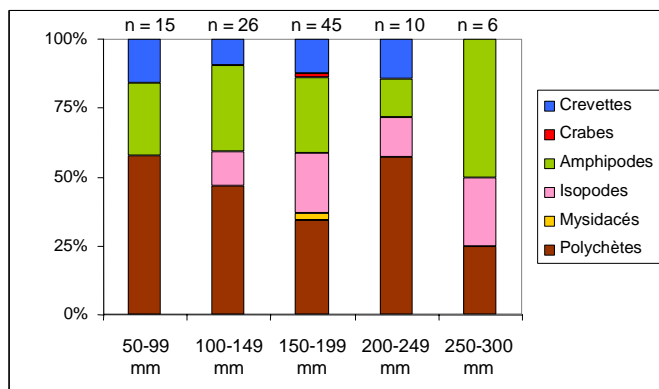
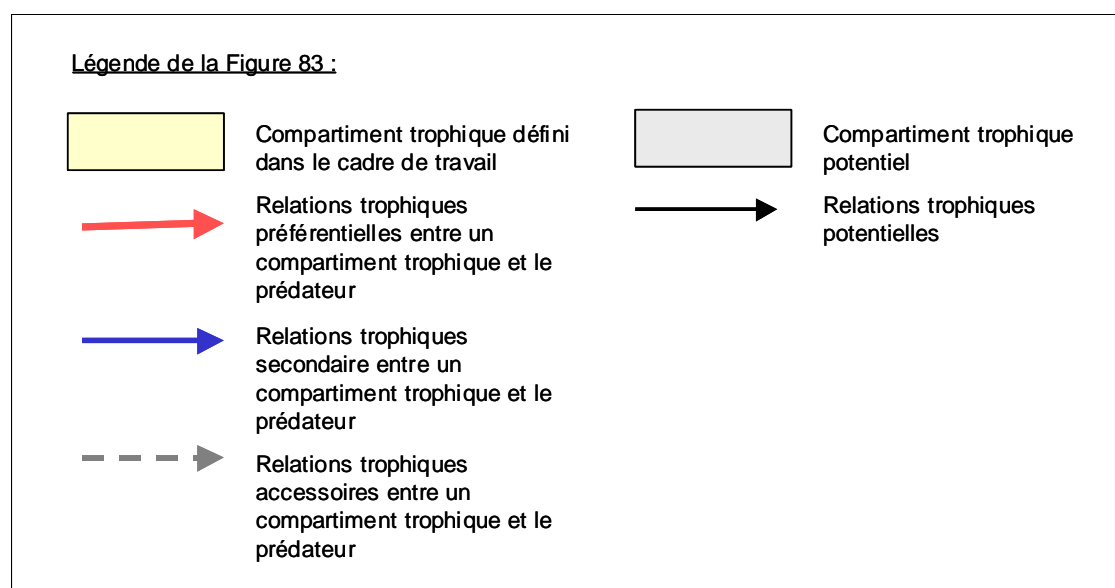



Figure 82. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture de la sole, *Solea solea*, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence.

L'alimentation n'évolue guère avec la taille des individus. Le bol alimentaire de la sole est toujours composé d'annélides polychètes et d'amphipodes qui représentent, pour la plupart des classes de taille, des proies préférentielles (Figure 82). Nous pouvons tout de même supposer que l'absence d'isopodes chez les plus petites soles (toutes échantillonnées en juin et juillet), est liée à un effet taille. Par contre, l'absence de crevettes chez les plus grandes pourrait faire penser à un biais d'échantillonnage (seulement 6 spécimens examinés appartenaient à cette classe de taille) qu'à un effet taille.

4.4.15.1.4 Synthèse des résultats

La Figure 83 permet de synthétiser l'ensemble des résultats d'écologie alimentaire acquis sur la sole commune dans le cadre de ce travail. En effet, elle représente l'importance des différentes relations trophiques établies dans l'espace et dans le temps. Les régimes alimentaires des soles, présentes en septembre, novembre et juin dans la zone aval et en février dans la zone médiane ont été estimés. Ces résultats nous ont permis de caractériser globalement le comportement alimentaire de ce poisson ainsi que son niveau trophique et son appartenance à une guildes trophique, définie à partir de la classification d'Elliott & Dewailly (1995). Un complément bibliographique, fournit par l'étude de Braber & de Groot (1973), concernant le comportement alimentaire des larves de soles dans la Mer du Nord a été mentionné.





SOLE COMMUNE, *Solea solea*

Comportement alimentaire : Benthique

Niveau trophique : Carnivore

Tailles : 50-372 mm

Guilde trophique (Elliott & Dewailly, 1995) : IS = Carnivore, mangeuse d'invertébrés

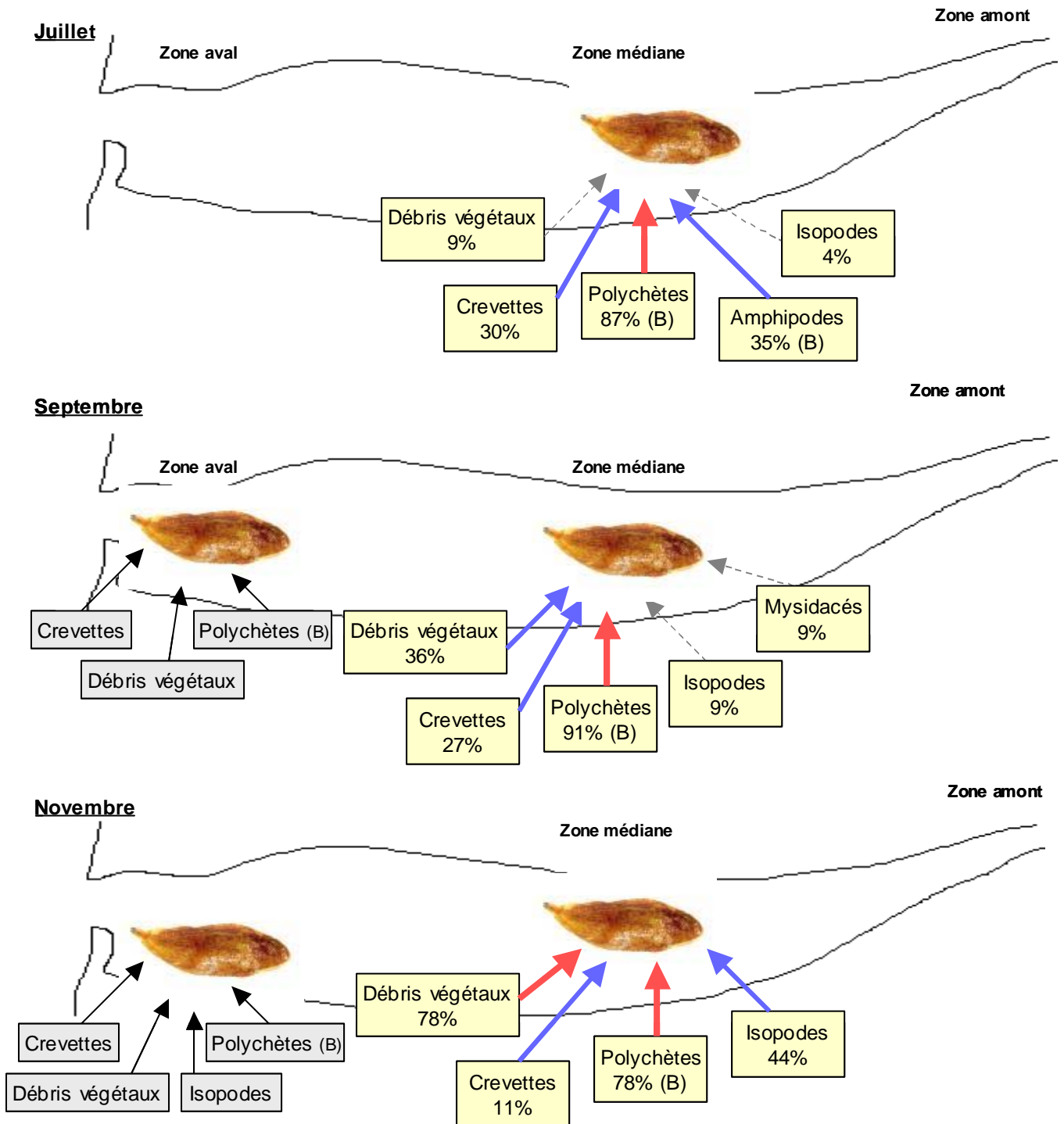
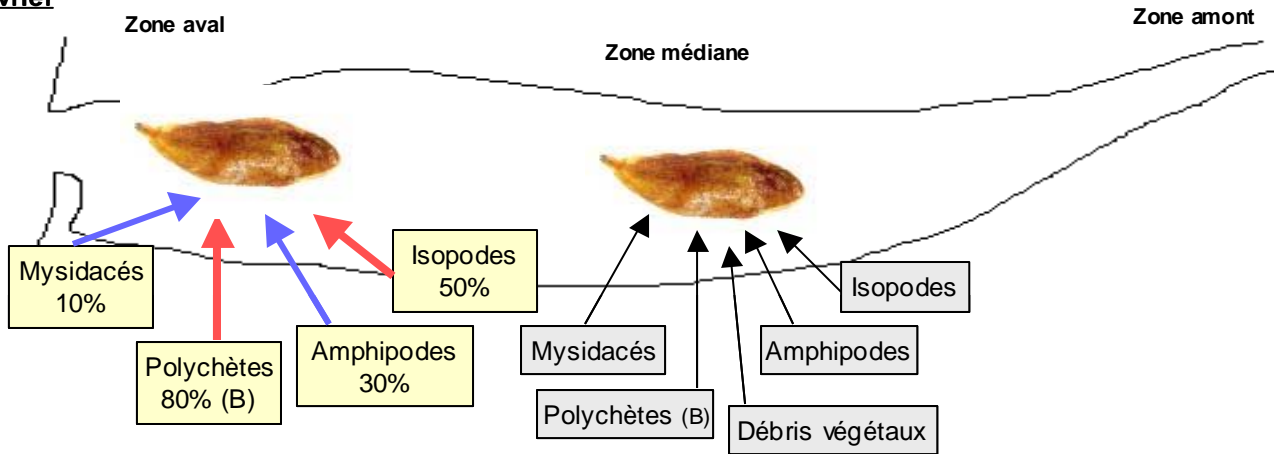
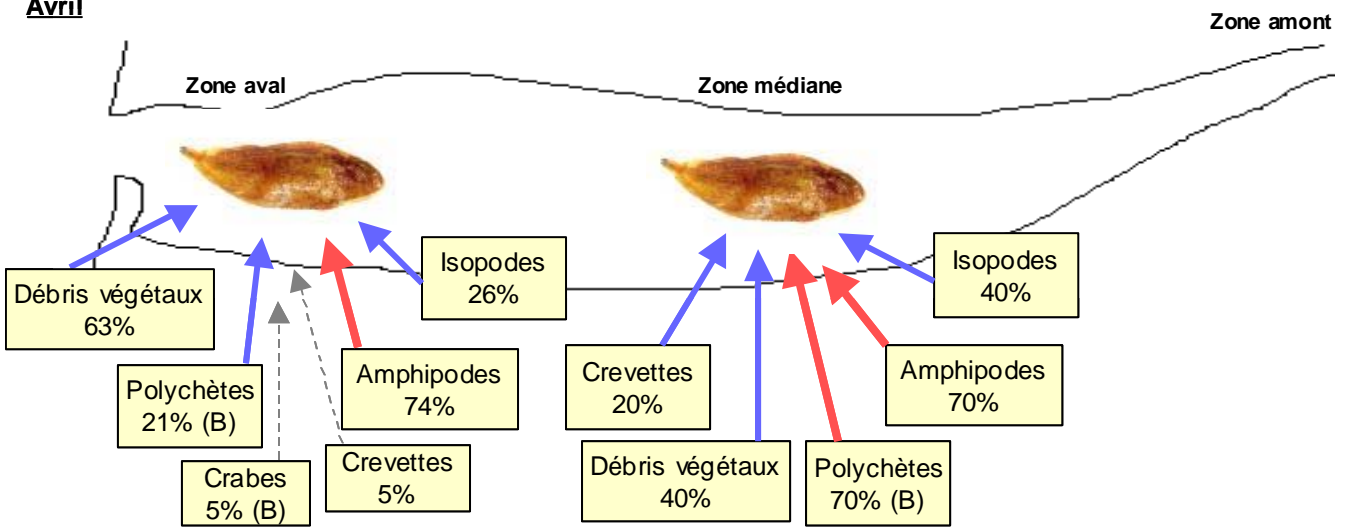


Figure 83. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez la sole commune, *Solea solea*, dans l'estuaire de la Gironde. Données en % d'occurrence. B = Benthique.

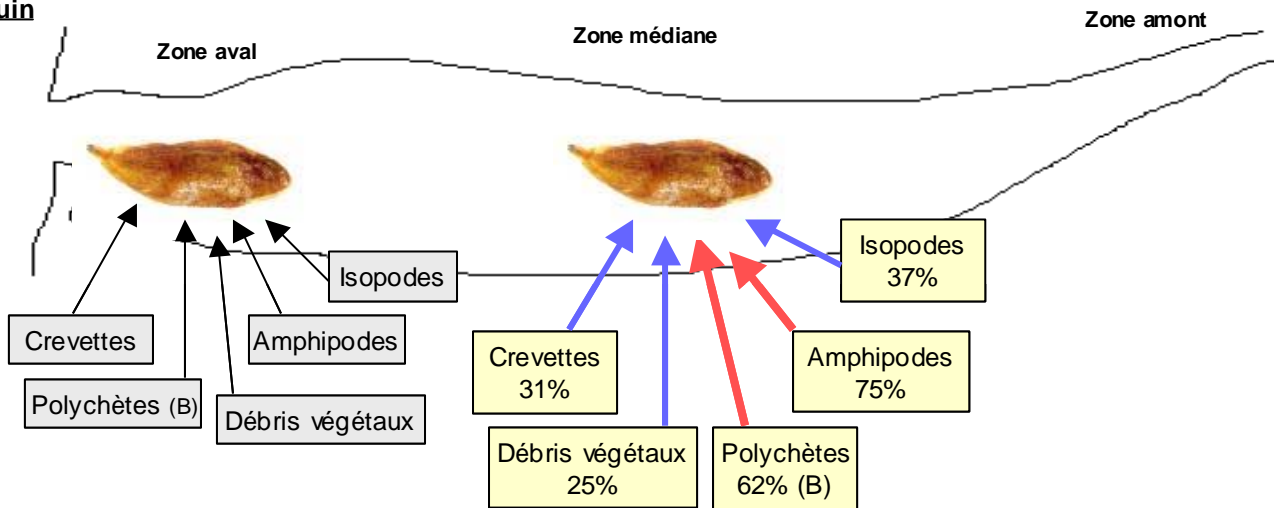
Février



Avril



Juin



Complément bibliographique (Braber et de Groot, 1973)



Comportement alimentaire : Zooplanctonophage

Guilde trophique (Elliott & Dewailly, 1995) :

Tailles < 50 mm PS = mangeuse de plancton

Figure 83. Suite

4.4.15.2 Discussion

Dans l'estuaire de la Gironde, la sole commune, poisson benthique par excellence, se nourrit essentiellement d'annélides polychètes et de crustacés. Ces derniers, représentés par des amphipodes, avec le genre épibenthique *Gammarus* et l'espèce endogée *Corophium volutator*, des isopodes benthiques avec l'espèce *Cyathura carinata*, et des crevettes. Bien que les mollusques soient considérés par plusieurs auteurs comme un des groupes majeurs consommés par la sole commune (Cabral, 2000; Costa, 1988; Henderson & Seaby, 1994; Lagardère, 1987; Molinero & Flos, 1991; Quiniou, 1978), ils sont totalement absents dans nos spécimens de la Gironde. Ceci probablement en raison de leur absence, ou faible abondance, dans ce milieu. D'autres travaux portant sur des milieux estuariens ou marins constatent également l'absence de mollusques dans le tubes digestifs des soles communes (CTGREF, 1979; Elie & Marchand, 1983; Sorbe, 1972; Vinagre *et al.*, 2005). La variabilité des proies benthiques disponibles, en fonction des types de substrats des sites considérés, peut expliquer ces dissimilitudes alimentaires (Marchand & Elie, 1983).

En effet, comme pour le flet, nous constatons que la sole commune se nourrit aux dépens des diverses communautés benthiques de l'estuaire, en y prélevant les proies les plus abondantes (Cabral, 2000; Elie & Marchand, 1983). Ces dernières peuvent varier dans le temps, expliquant les fluctuations alimentaires saisonnières observées et confortant la thèse d'un comportement opportuniste et peu sélectif chez la sole.

Dans la présente étude, les débris de végétaux représentent des items alimentaires secondaires, voire préférentiels. Aucune référence bibliographique ne mentionne leur présence dans le contenu digestif des soles. Soit les expérimentateurs ont jugé inutile de les référencer, faute de connaître l'intérêt énergétique d'un tel item, soit ces débris n'étaient pas présents. Les estuaires sont des milieux particulièrement riches en détritus d'origine végétal, appuyant la première hypothèse. Si leur intérêt énergétique était vérifié, ces poissons auraient un rôle très important dans le recyclage de cette matière.

Notons que dans l'estuaire de la Gironde, la sole commune ne consomme pas de poissons, considérés dans d'autres études comme des proies accidentelles (ex. Costa, 1988).

Quel que soit le milieu étudié, le coefficient de vacuité chez cette espèce est généralement très élevé avec une diminution au printemps et en été (ex. Cabral, 2000; Quiniou, 1978). Cette variabilité saisonnière du rythme alimentaire demeure inexpliquée. Elle pourrait

refléter une variabilité des abondances des proies dans le milieu (Sorbe, 1972). De Groot (1971) souligne qu'en raison des caractéristiques du tractus digestif et de la rapidité des processus digestifs, la sole se nourrit souvent et de petites quantités de proies. Ce phénomène pourrait expliquer les fortes vacuités observées. Par ailleurs, certains travaux mentionnent que beaucoup de Soléidés s'alimentent la nuit (de Groot, 1971; Kruuk, 1963; Lagardère, 1987). Même si la totalité des pêches a été réalisée de jour, en raison de la forte turbidité de l'estuaire de la Gironde, cette hypothèse n'est pas très concluante. Cabral (2000) met en évidence une forte relation entre l'activité alimentaire et le cycle tidal, les valeurs de vacuité les plus faibles ayant été enregistrées durant le flot. L'observation plus précise de nos données révèle la même conclusion.

Dans cette étude, aucun effet taille n'a été mis en évidence. Braber et de Groot (1973) avaient déjà remarqué cette similitude entre les jeunes et les adultes. D'après certains travaux les différences alimentaires ne sont observables qu'entre les soles de taille inférieures à 50 mm, consommant principalement des copépodes, et celles de tailles supérieures, s'alimentant préférentiellement d'annélides polychètes (Amara *et al.*, 2001). Le CTGREF (1979), dans des estomacs de soles de 30 à 50 mm, a relevé une grande quantité de siphons de très petits bivalves ainsi que des copépodes.

4.5 Conclusion

✓ Connaissances acquises dans le cadre de ce travail

La connaissance des régimes alimentaires des poissons est d'une grande importance dans la compréhension des interactions biologiques au sein d'un écosystème. Dans un premier temps, une synthèse actualisée relative à l'écologie alimentaire de chaque espèce a été réalisée. Ensuite, l'utilisation de la méthode des contenus stomacaux nous a permis de l'appréhender et **d'apporter les premiers résultats sur l'écologie alimentaire de l'anchois, du bar moucheté et de la raie bouclée en milieu estuarien, de caractériser les régimes alimentaires du sprat, du gobie tacheté, du maigre et du merlan dans l'estuaire de la Gironde** et de les comparer avec ceux des autres travaux existants et enfin **de compléter et d'approfondir les connaissances sur l'alimentation du mullet, du gobie buhotte, de l'alose feinte, du bar franc, de l'anguille, du flet et de la sole dans l'estuaire de la Gironde.**

Pour toutes ces espèces, les proies, par ordre d'importance, ont pu être identifiées, jusqu'au niveau spécifique quand l'état de digestion n'était pas trop avancée. Afin de masquer une variabilité des proies pouvant être engendrée par des différences de niveaux d'identification, celles-ci ont été regroupées par grandes catégories taxonomiques. Globalement, il ressort que les micro-algues, les détritiques organiques, le zooplancton divers, les copépodes, les mysidacés, les amphipodes, les isopodes, les crevettes, les crabes et les annélides polychètes constituent les catégories de proies essentielles au maintien de ces peuplements de poissons (Tableau 23). Notons que même si le rôle de certaines proies peut paraître minime pour un prédateur donné (proies accessoires), ces dernières pourraient avoir un rôle majeur dans le cas de profondes modifications fonctionnelles de l'écosystème, en compensant la baisse d'abondance ou la disparition d'une proie considérée comme préférentielle ou secondaire. La connaissance des proies accessoires de chaque prédateur s'avère donc aussi essentielle.

La méthode de l'analyse des contenus stomacaux a l'avantage de fournir la composition qualitative et quantitative du régime alimentaire des espèces capturées mais également d'en déterminer les variabilités spatio-temporelles et en fonction de la taille des individus (Tableau 23). Dans des milieux aussi fluctuants que les estuaires, ce travail révèle l'importance de la variabilité alimentaire, bien marquée dans le temps pour l'ensemble des espèces de poissons étudiées (excepté pour le mullet). La dimension spatiale se révèle à l'origine de variabilités

alimentaires importantes uniquement chez le gobie buhotte et le merlan. En raison de faibles occurrences et abondances du bar franc, du bar moucheté, de l'anguille et du flet, l'analyse de cette variabilité alimentaire en fonction de l'espace n'a pu être menée sur ces espèces.

Tableau 23. Ecologie et variabilités alimentaires des 14 espèces de poissons étudiées dans ce travail

CATEGORIES	Proies préférentielles	Proies secondaires	Proies accessoires	Effet temps	Effet espace	Effet taille
<i>Liza ramada</i>	Micro-algues Détritus organiques Débris végétaux	Copépodes Zooplancton	Mollusques	Non	Non	Non
<i>Sprattus sprattus</i>	Zooplancton divers	Copépodes	Crabes Débris végétaux	Oui	Non	Non
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Copépodes Mysidacés	Zooplancton	Débris végétaux	Oui	Limitée à juillet	Non
<i>Pomatoschistus microps</i>	Copépodes	Zooplancton Mysidacés Amphipodes Débris végétaux	Polychètes Isopodes	Oui	Limitée à juillet	Oui
<i>Pomatoschistus minutus</i>	Mysidacés	Zooplancton Copépodes Amphipodes Débris végétaux	Polychètes Mollusques Isopodes Crevettes Poissons	Forte	Oui	Tendance
<i>Alosa fallax</i>	Copépodes Débris végétaux	Zooplancton Amphipodes Poissons	Polychètes Mysidacés Isopodes Cumacés Crevettes	Oui	Non	Tendance
<i>Argyrosomus regius</i>	Mysidacés Crevettes	Amphipodes Poissons	Zooplancton Copépodes Isopodes Crabes Débris végétaux	Oui	Non	Oui
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Crevettes	Copépodes Mysidacés Isopodes Amphipodes Poissons Débris végétaux	Polychètes Crabes	Oui	Non testé	Oui
<i>Dicentrarchus punctatus</i>		Isopodes Mysidacés Amphipodes Crevettes Poissons	Polychètes Copépodes Débris végétaux	Oui	Non testé	Tendance
<i>Merlangius merlangus</i>	Mysidacés Crevettes	Isopodes Amphipodes Poissons	Polychètes Zooplancton Copépodes Crabes Débris végétaux	Oui	Oui	Tendance

Tableau 23. Suite

CATEGORIES	Proies préférentielles	Proies secondaires	Proies accessoires	Effet temps	Effet espace	Effet taille
<i>Anguilla anguilla</i>	Amphipodes	Mysidacés Isopodes Crevettes Crabes Débris végétaux	Polychètes Mollusques Poissons	Forte	Non testé	Tendance
<i>Raja clavata</i>	Isopodes Crevettes Crabes	Mysidacés Amphipodes Débris végétaux	Cirripèdes	Oui	Uniquement dans la zone aval	Non testé
<i>Platichthys flesus</i>	Polychètes Débris végétaux	Isopodes Amphipodes Crevettes	Mysidacés	Oui	Non testé	Tendance
<i>Solea solea</i>	Polychètes	Amphipodes Isopodes Crevettes Débris végétaux	Mysidacés Crabes	Oui	Non	Non

Pour les gammes de tailles échantillonnées, ce travail montre une variabilité alimentaire en fonction de la taille des consommateurs très nette chez le gobie tacheté, le maigre et le bar franc. Seule une tendance (c'est-à-dire non vérifiée statistiquement) se dessine chez le gobie buhotte, l'alse feinte, le bar moucheté, le merlan, l'anguille et le flet.

✓ Variabilité des stratégies alimentaires interspécifiques

Un prédateur utilise généralement deux stratégies pour obtenir un gain optimal : maximiser l'énergie intégrée, par un prélèvement d'organismes les plus grands possibles et minimiser les pertes d'énergie en diminuant le temps de capture des proies (Zander, 1982).

Ces deux stratégies sont dépendantes des caractéristiques morphologiques des poissons et notamment de leur vitesse de déplacement (résultant du profil, de la section du poisson, de la forme et position des nageoires) et de la morphologie de leur bouche (forme, position et taille)(Costa, 1988; Wootton, 1990). Ces caractéristiques morphologiques vont également induire une variabilité de la position du poisson dans la colonne d'eau et du type de comportement alimentaire, différents selon les espèces de prédateur choisies comme nous l'avons mis en évidence dans ce travail.

Prenons les exemples du bar et de la sole (Costa, 1988). Les bars ont un corps fusiforme, des nageoires pectorales longues et falciformes et une bouche protractile, leur permettant de chasser de grosses proies très mobiles en pleine eau. La sole commune, elle, a un corps plat,

des nageoires arrondies et une petite bouche en position terminale, se déplaçant lentement par ondulation sur le fond, capturant ainsi des proies au niveau épibenthique. On voit bien à travers ces deux exemples, l'implication des caractéristiques morphologiques des prédateurs sur leur comportement alimentaire.

Un prédateur ne peut donc satisfaire l'ensemble de ses besoins alimentaires qu'en trouvant dans le milieu les proies en quantité suffisante, adaptées à la taille de sa bouche et de sa denture, à son type de comportement et à ses capacités natatoires (vitesse de pointe pour la chasse, vitesse de croisière pour le déplacement). Ces ressources alimentaires varient dans l'espace et/ou dans le temps entraînant soit une variabilité alimentaire soit un déplacement du prédateur pour conserver sa proie préférentielle. Ainsi, la notion de proie n'est pas indépendante de la structure à la fois qualitative et quantitative des peuplements ichthyologiques, justifiant par la même les recherches intégrant les différents maillons de la chaîne alimentaire. Nous reviendrons sur ces aspects dans le Chapitre 6 de ce document.

De plus, lorsque les aspects trophiques sont abordés, il faut prendre en compte également les notions de sélection et d'opportunisme : nous sommes d'accord avec Brooks & Dodson (1965) qui affirment que la sélection de la nourriture n'est pas un processus absolu. Elle est basée sur l'accessibilité, la taille, l'abondance, la comestibilité et la facilité avec laquelle les proies sont capturées. En raison de l'importance, à la fois des caractéristiques de ces peuplements de proies et des caractéristiques morphologiques des prédateurs, les définitions de sélection et d'opportunisme se chevauchent. Certains auteurs en viennent même, à partir des mêmes descriptions des régimes alimentaires, à des conclusions différentes. Prenons l'exemple de l'anchois, décrit comme un poisson opportuniste par Capitanio *et al.* (2005) alors qu'il est considéré comme un poisson sélectif par Plounevez & Champalbert (2000). Dans ce travail, il nous est apparu impossible de « trancher ». Cependant, l'identification du comportement alimentaire sélectif ou opportuniste pour chaque espèce, apparaît, à notre avis, d'importance secondaire par rapport à l'identification de phénomènes de compétition, plus riches en enseignements sur le fonctionnement du réseau trophique et sur l'occurrence des espèces ou de certains types d'individus d'une même espèce.

✓ Intérêt d'utiliser une approche multispécifique

D'après Birch (1957), « il y a compétition quand plusieurs organismes, de même espèce ou d'espèces différentes, utilisent des ressources communes, présentes en quantité limitée ou, si ces ressources ne sont pas limitantes, quand, en les recherchant, les organismes en

concurrence se nuisent ». Ce phénomène de compétition semble se dessiner entre le maigre, les bars et le merlan. Plusieurs études portant sur l'écologie de deux espèces soulignent d'ailleurs l'intérêt d'utiliser une approche multispécifique pour comprendre les phénomènes de compétition et émettre des hypothèses de fonctionnement des réseaux trophiques estuariens (ex. Cabral, 2000; Hampel *et al.*, 2005), ce qui fera l'objet d'une partie dans le Chapitre 6.

D'autres travaux préconisent de faire des regroupements d'espèces de prédateurs par niveaux ou par guildes trophiques. Ceci constitue une étape dans la conceptualisation du fonctionnement des réseaux trophiques et permet de cerner les impacts plus au moins importants des espèces (surtout de la prédation) sur les différentes composantes du peuplement. Dans cette perspective, le travail détaillé que nous avons réalisé nous a conduit à une première réflexion qui porte sur l'estimation du niveau trophique et de la guildes trophique auxquels chaque espèce appartient dans la Gironde.

Dans ce cadre, un problème important a été rencontré. Il concerne l'ingestion parfois très fréquente de débris de végétaux par certaines espèces considérées comme carnivores, telles que l'aloise feinte, le flet, la sole commune. Ces débris sont parfois signalés dans le bol alimentaire de diverses espèces, considérés comme des items accidentels et/ou peu digestes. Mais si leur ingestion était accidentelle, pourquoi d'autres espèces présentes au même endroit et au même moment, ne consommeraient-elles pas aussi fréquemment ces débris ? Pourquoi ces items ne pourraient-ils pas constituer un aliment à part entière ? La question de leur rôle énergétique reste en suspens mais nous pouvons penser que ces matériaux peuvent être intéressants en terme de transit digestif. Si ces espèces (alose feinte, flet, sole commune...) étaient capables d'assimiler cet aliment végétal, elles changeraient de niveau/gilde trophique. Elles joueraient donc un rôle différent de celui envisagé ici sur le fonctionnement de l'écosystème, en intervenant dans le recyclage de cette matière végétale, très abondante dans l'estuaire de la Gironde. En raison de cette méconnaissance actuelle, ces débris végétaux n'ont pas été pris en compte dans la suite de ce travail mais une étude particulière mériterait d'être initiée sur ce sujet.

✓ Guildes trophiques

Dans une première étape, nous avons attribué des guildes trophiques (Tableau 24) à chaque espèce de poisson définies selon la terminologie utilisée par Elliott & Dewailly (1995). Le comportement alimentaire des poissons dans l'estuaire de la Gironde nous a amené à en classer la plupart dans la guildes « CS », c'est-à-dire « carnivores ». Or ces espèces semblent

jouer un rôle différent dans le fonctionnement de l'écosystème considéré. Par exemple, l'anchois qui, de part sa forte préférence pour les invertébrés « mysidacés », n'a pas été catalogué comme un zooplanctonophage strict, semble toutefois jouer un rôle important sur ce compartiment zooplanctonique, alors que le merlan, mangeur de plancton, invertébrés et poissons, a un impact sur un plus grand nombre de compartiments trophiques. Par ailleurs, ces guildes s'avèrent trop générales pour traiter de la variabilité spatio-temporelle des relations spécifiques, nécessaires pour expliquer le fonctionnement « trophique » d'un écosystème. Il apparaît donc indispensable de revenir sur les définitions classiques des guildes trophiques et de les identifier le plus précisément possible afin d'appréhender la variabilité de la structure trophique et le fonctionnement de cet écosystème. Cela fera l'objet du chapitre 6.

Tableau 24. Guildes trophiques d'après la terminologie utilisée par Elliott & Dewailly (1995)

Abréviations	Significations écologiques
PS	Mangeurs de plancton
IS	Mangeurs d'invertébrés
FS	Mangeurs de poissons
IF	Mangeurs d'invertébrés et de poissons
CS	Carnivores, autres que PS, IS, FS et IF
OV	Poissons omnivores
HC	Poissons partiellement herbivores, partiellement carnivores

CHAPITRE 5

APPORT DE L'ANALYSE DES ISOTOPES STABLES DANS L'ETUDE DES RESEAUX TROPHIQUES ESTUARIENS

Chapitre 5 - Apport de l'analyse des isotopes stables dans l'étude des réseaux trophiques estuariens

Ce travail a été essentiellement réalisé dans le cadre d'un stage de Master 2 de Cédric Jeantet (2005).

5.1 Introduction

L'utilisation de la méthode des contenus stomacaux met en évidence sa lourdeur analytique (1393 estomacs traités). Ce travail de thèse était l'occasion de tester une méthode souvent employée pour l'étude des réseaux trophiques, jamais utilisée à l'échelle des peuplements ichthyologiques en milieu estuarien : l'analyse des isotopes stables de l'azote et du carbone. Cette méthode présente l'avantage de ne nécessiter que d'un petit nombre de poissons contrairement à l'analyse des contenus stomacaux. Mais dans quelle mesure cette méthode peut permettre d'accéder à la structure et au fonctionnement trophique des peuplements de poissons en milieu estuarien ? Est-ce que cette méthode peut remplacer la méthode classique des contenus stomacaux ?

Au cours de ces dernières décennies, les isotopes stables sont devenus des outils d'investigation courants en écologie. Ils sont notamment utilisés pour reconstituer la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques en milieu aquatique. Cette analyse repose sur le fait que les atomes constituant les êtres vivants sont issus de ceux de leur nourriture (De Niro & Epstein, 1978; Hesslein *et al.*, 1993; Minagawa & Wada, 1984). Les isotopes stables représentent ainsi un enregistrement intégratif de la nourriture assimilée par l'organisme dans un passé récent et dans un milieu donné. Les isotopes les plus couramment utilisés en écologie sont ceux du carbone, le ^{13}C et le ^{12}C , et de l'azote ^{15}N et ^{14}N . L'analyse porte sur l'étude de leur rapport isotopique, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ (ou $\delta^{13}\text{C}$), et/ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ (ou $\delta^{15}\text{N}$), à partir de l'individu entier ou de certains de ses tissus (Dufour & Gerdeaux, 2001). Pour un être vivant, le rapport isotopique du carbone fournit une information sur l'origine de la matière organique assimilée (fluviale, marine,...) et celui de l'azote, sur son niveau trophique (cf. Chapitre 2).

Ces deux isotopes peuvent également être employés de façon complémentaire dans l'approche multi-isotopique pour repérer et déterminer qui mange qui. En raison de

l'enrichissement prédictible en isotope lourd d'un niveau trophique à un autre (1‰ en $\delta^{13}\text{C}$ (De Niro & Epstein, 1978; Post, 2002) et 3,4‰ en $\delta^{15}\text{N}$ (De Niro & Epstein, 1981; Minagawa & Wada, 1984) chez les organismes hétérotrophes, cette approche permet l'évaluation des relations trophiques d'un écosystème (Bardonnnet & Riera, 2005; Davenport & Bax, 2002; Dufour & Gerdeaux, 2001; Persic *et al.*, 2004).

Bien que couramment utilisées en milieu marin, dulcicole et surtout lacustre (Dufour & Gerdeaux, 2001), ces techniques sont peu employées en estuaire et, de façon générale, aux interfaces entre eau douce et eau de mer car il semble que de nombreux facteurs, empêchent de déterminer précisément et simplement l'origine de la matière organique à la base des réseaux trophiques, ainsi que son devenir (Deegan & Garritt, 1997).

La façon dont les poissons acquièrent le carbone et l'azote qui les constituent dépend de l'ensemble des voies de transferts de ces éléments depuis les niveaux inférieurs des réseaux trophiques. Cette position confère ainsi à l'ichtyofaune un rôle d'intégrateur de premier plan (Perga, 2004). L'objectif de notre travail était donc d'évaluer dans quelle mesure, dans un système estuarien, les analyses de compositions isotopiques des poissons contribuent à une meilleure connaissance de la structure et du fonctionnement des réseaux trophiques et de voir ses apports par rapport à l'analyse classique des contenus stomacaux.

5.2 Matériels et méthodes

5.2.1 Techniques d'échantillonnage de la faune

Afin d'accéder à la structure et au fonctionnement des réseaux trophiques ichtyologiques estuariens, 11 espèces de poissons et 7 catégories d'invertébrés, considérées comme leurs proies potentielles, ont été échantillonnées lors de la campagne de septembre 2004 dans l'estuaire de la Gironde (Tableau 25 ; Annexe 1).

Pour prendre en compte la distribution spatiale des espèces et une éventuelle variabilité spatiale des signaux isotopiques, notre découpage en trois zones de l'estuaire, précédemment définies (zone amont, zone médiane, zone aval ; cf. Figure 8 dans le Chapitre 3) ont été conservées (Figure 84).

Tableau 25. Taxons/espèces, tailles, tailles moyennes (en mm) et nombre d'individus échantillonnés pour les analyses isotopiques en septembre 2004 dans l'estuaire de la Gironde. Les tailles correspondent aux longueurs totales du corps, exceptées pour les crabes où la longueur de la carapace a été retenue.

Taxons / Espèces	Tailles (mm)	Tailles moyennes (mm)	Nombre d'échantillons
POISSONS			
Anguille	267-760	517	21
Bar franc	79-195	120,83	6
Flet	121-333	254,90	11
Bar moucheté	75-189	154,8	5
Sole commune	90-198	135	12
Maigre	54-300	177,65	20
Sprat	63-110	72,67	6
Mulet	78-188	113,13	8
Gobie buhotte	29-65	48	7
Alose feinte	58-100	76,33	6
Anchois	49-59	55	7
INVERTEBRES			
Polychètes	Ind.	Ind.	7
<i>Nereis</i> spp.			
<i>Orbinia</i> spp.			
<i>Nephtys</i> spp.			
Crevettes	32-53	42,7	4
<i>Crangon crangon</i>			
<i>Palaemon longirostris</i>			
<i>Palaemon serratus</i>			
Crabes	16,42-65	33,09	4
<i>Carcinus maenas</i>			
<i>Eriocheir sinensis</i>			
<i>Liocarcinus depurator</i>			
<i>Pachygrapsus</i>			
<i>marmoratus</i>	15,2-24,22	ind.	11
Isopodes			
<i>Synidotea laticauda</i>			
<i>Cyathura carinata</i>			
<i>Eurydice pulchra</i>	34	34	1
Bivalves			
<i>Scobicularia plana</i>	ind.	ind.	1
Amphipodes			
<i>Corophium volutator</i>	Ind.	Ind.	1
Larves d'insectes			
<i>Chirosomus</i> spp.			

✓ Les poissons

Les poissons benthiques et démersaux ont été capturés à l'aide d'un chalut à panneaux décrit dans le Chapitre 3. Afin de récolter les poissons pélagiques et la petite faune vagile, des

échantillonnages de surface ont été réalisés à l'aide d'un cadre de type « pibalour », de section 4m x 1m, de maillage 18 mm dans la partie principale de l'engin et de 2,8 mm dans la partie terminale.

✓ Les proies

Le cadre de type « pibalour » a également permis de récolter la petite faune vagile (mysidacés, amphipodes, isopodes, crevettes). La faune épibenthique (crabes) et benthique (annélides polychètes, bivalves) a été prélevée à l'aide d'une benne de type Mc Intyre de 0,1 m² de surface. Le sédiment prélevé a alors été tamisé. Les petits invertébrés récoltés ont été placés dans des petits bocaux oxygénés pendant 12 heures afin d'éliminer le contenu de leur tube digestif, pouvant biaiser les analyses isotopiques.

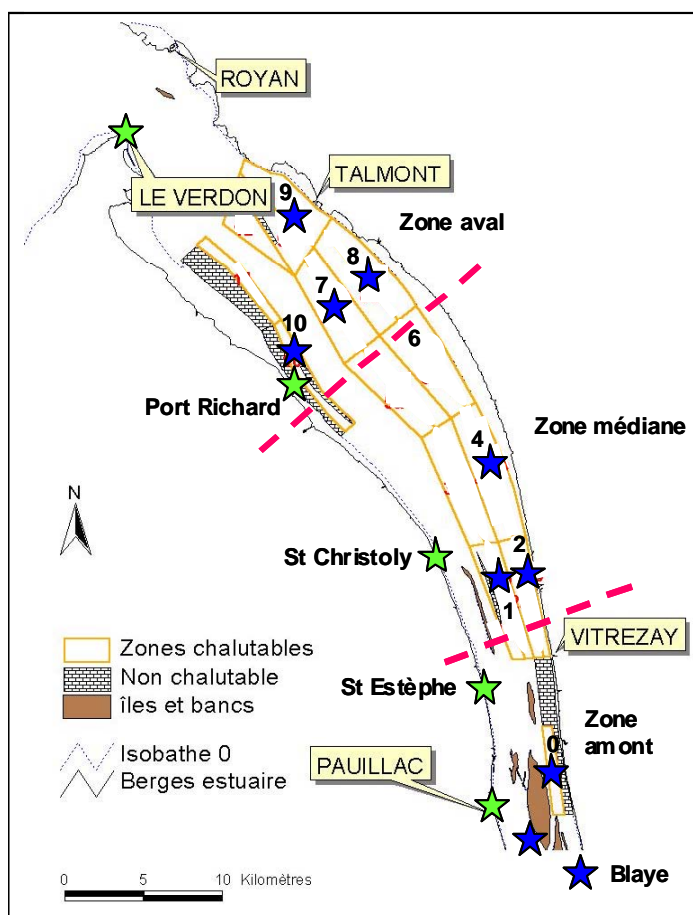


Figure 84. Localisation des stations d'échantillonnage de la campagne 'isotope'. Etoiles bleues : stations subtidales ; étoiles vertes : stations intertidales. En pointillé rouge, délimitation des zones.

Des prélèvements complémentaires de faune épibenthique et benthique ont été réalisés à pied dans les zones intertidales à l'aide d'une pelle et d'un tamis (Figure 84).

Chaque individu composant un taxon est ensuite rincé, référencé et placé dans des bacs de glace avant d'être congelé au laboratoire à -20°C (Bardonnnet & Riera, 2005; Lesage *et al.*, 2001) en vue de leur préparation pour l'analyse de leurs isotopes stables.

5.2.2 Traitements préalables des échantillons pour l'analyse isotopique

Pour l'analyse des abondances isotopiques, chaque élément est identifié et pesé. Le muscle blanc dorsal des poissons, le muscle de l'abdomen des crevettes ainsi que la chair des crabes et des mollusques sont extraits par dissection.

Pour les échantillons de petites tailles de type isopodes, annélides et petits poissons, l'organisme entier est récupéré. Néanmoins, afin d'éliminer toutes sources d'azote et de carbone étrangères, risquant de fausser les analyses des petits poissons, le tube digestif est retiré ainsi que la peau, la tête, la queue et les arêtes principales (Bardonnnet & Riera, 2005).

Tous les tissus ou organismes destinés à l'analyse isotopique ont ensuite été rincés à l'eau MilliQ, lyophilisés pendant 48 heures et broyés en poudre fine et homogène à l'aide d'un pilon et d'un mortier. Pour dissoudre les restes de carbonates, les organismes récupérés entiers (isopodes, annélides et petits poissons) sont traités à l'acide chlorhydrique 1M (Bardonnnet & Riera, 2005) avant d'être, à nouveau, lyophilisés et broyés.

5.2.3 Analyse des abondances isotopiques chez les organismes

Nous avons réalisé l'analyse des abondances isotopiques des échantillons en collaboration avec l'équipe « Traceurs Isotopiques » du Département de Géologie et d'Océanographie de l'Université de Bordeaux 1. Cette méthode est basée sur la mesure d'un rapport isotopique entre les proportions en isotopes lourd et léger dans un échantillon et dans

un standard international (Dufour & Gerdeaux, 2001; Fry & Sherr, 1984; Perga, 2004; Peterson & Fry, 1987). Pour effectuer ces mesures, la poudre de chaque échantillon ainsi que les différents standards ont été pesés et disposés dans des capsules d'étain de 3.3 mm x 5 mm. Les standards classiquement employés sont l'azote atmosphérique (N_2), l'acétate, la glycérine et la caséine.

Pour 143 échantillons, près de 400 mesures ont été réalisées à l'aide d'un spectromètre de masse dans lequel les gaz purifiés (CO_2 et N_2) issus de la combustion des échantillons (à 1000-1200°C) sont analysés en alternance avec les gaz de référence. Le spectromètre Isoprime, de marque Micromass, a été couplé à un analyseur élémentaire Carlo Erba qui a assuré la combustion et a fourni les concentrations relatives en carbone et azote pour chaque échantillon. L'erreur de mesure de l'appareil est d'environ 0,2 à 0,3 ‰ pour l'azote et le carbone. L'unité utilisée est le delta (δ), exprimé en pour mille (‰) :

$$\delta = [(R_{\text{échantillon}} / R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000 \text{ où } R = \text{isotope lourd} / \text{isotope léger}$$

5.2.4 Traitements statistiques

Afin de tester une éventuelle variabilité spatiale et inter-spécifique des résultats, une analyse de variance à deux facteurs (ANOVA) a été effectuée à l'aide du logiciel SAS sur les 148 signaux en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$. Le seuil alpha, seuil de signification du test, a été fixé à 1 %. Comme l'utilisation de l'ANOVA exige la normalité des données, celle-ci a été préalablement vérifiée par le test de Kolmogorov-Smirnov.

5.3 Résultats

$\delta^{15}N$ 5.3.1 Caractérisation des niveaux trophiques des poissons par le

Pour accéder aux niveaux trophiques des différentes espèces de poissons, les valeurs moyennes en $\delta^{15}N$ des 11 espèces récoltées en septembre 2004 ont été prises en considération pour cette approche.

L'ANOVA effectuée pour chaque espèce sur les teneurs en azote de l'ensemble des individus de toutes les zones du système estuarien ne révèle aucune variabilité spatiale ($p=0.49$). Par conséquent, la zone de capture n'a pas été considérée dans cette caractérisation. La distribution moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ de la faune ichthyologique estuarienne a été représentée par ordre croissant (Figure 85).

Le $\delta^{15}\text{N}$ des éléments composant les espèces étudiées, se situe entre $9,10 \pm 0,59\text{‰}$ pour l'anchois et $13,26 \pm 0,62 \text{‰}$ pour l'anguille. Globalement, pour les valeurs obtenues pour chaque espèce, des écarts types importants, pouvant excéder 1‰ chez la sole commune, le mullet et le maigre, peuvent induire des positionnements de niveau trophique variable selon les individus considérés (Figure 85).

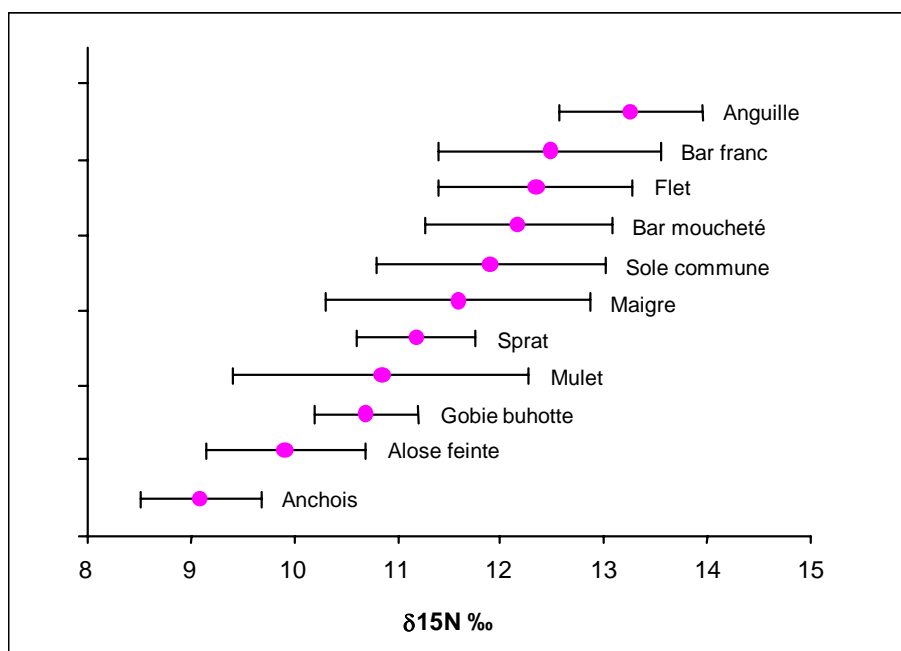


Figure 85. Valeurs moyennes en $\delta^{15}\text{N}$ et écarts types des différentes espèces de poissons présentes en septembre 2004 dans l'estuaire de la Gironde.

Les valeurs moyennes en $\delta^{15}\text{N}$ pour chaque espèce montrent tout de même une tendance à l'enrichissement croissant avec la position trophique. En effet, en comparant les niveaux trophiques estimés dans le chapitre 4 *via* les résultats des analyses des contenus stomacaux, complétés par des éléments bibliographiques, et ceux obtenus par cette approche, des similitudes apparaissent (Figure 86) : l'anguille et le bar franc, décrits comme des grands prédateurs *via* les analyses des contenus stomacaux, présentent les plus fortes teneurs en

$\delta^{15}\text{N}$. L'alose feinte, consommatrice secondaire pour les gammes de taille analysées (zooplanctonophages strictes ; cf. Chapitre 4) présente une des plus faibles teneurs en $\delta^{15}\text{N}$.

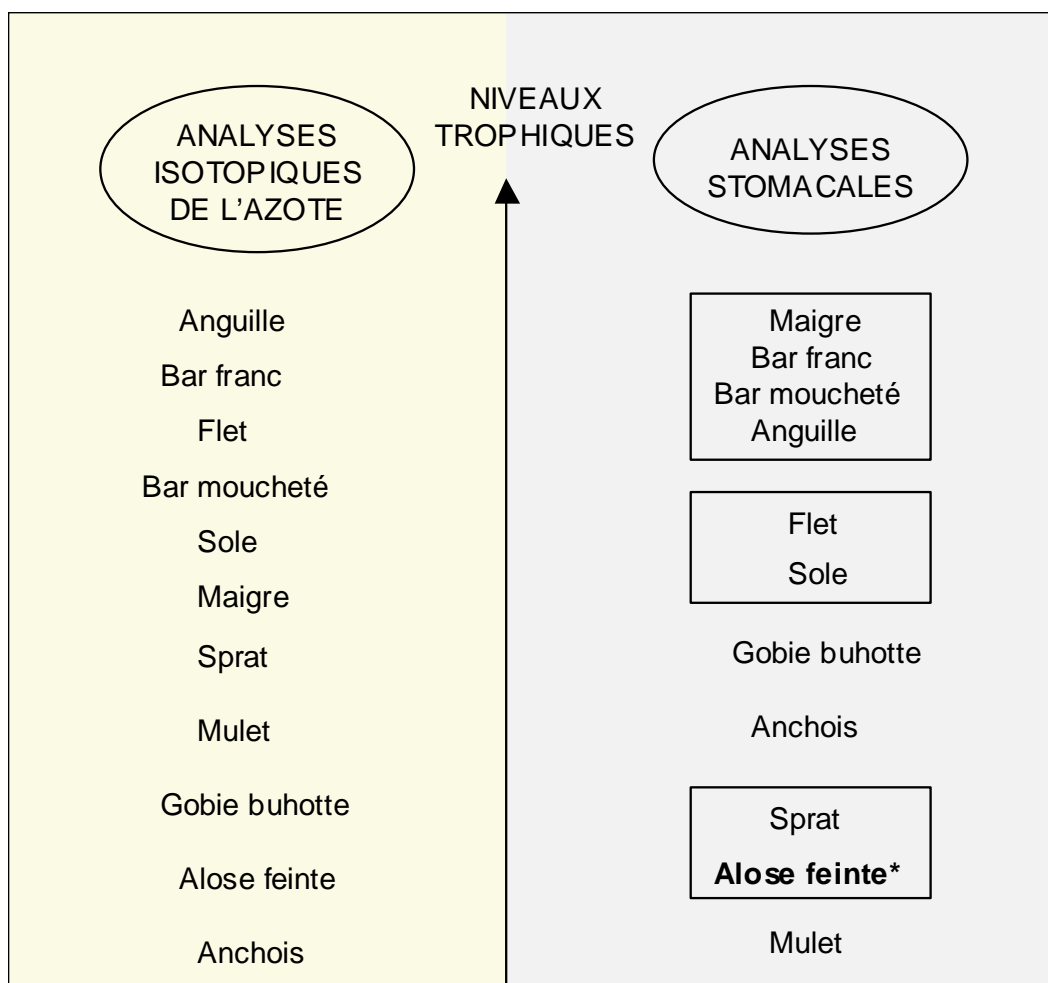


Figure 86. Niveaux trophiques des différentes espèces de poissons quantifiées *via* l'analyse des teneurs moyennes en $\delta^{15}\text{N}$ et estimés *via* l'analyse des contenus stomacaux sur des gammes de taille similaires. N.B. * Le niveau trophique des aloses feintes, mesurant entre 58 et 100 mm dans cette étude, est issu de la littérature mais concerne aussi l'estuaire de la Gironde (CTGREF, 1979). Les carrés regroupent les espèces appartenant au même niveau trophique.

Cependant, en regardant précisément, nous constatons qu'il n'y a pas de concordance entre les niveaux trophiques attribués aux différentes espèces de poissons à partir des analyses stomacales et la position de ces espèces attribuées par les valeurs isotopiques de l'azote (Figure 86). Par exemple, le mulet, décrit comme un consommateur primaire *via* l'analyse des contenus stomacaux, a une teneur moyenne en azote supérieure à celles de l'alose feinte et de l'anchois, décrits comme des consommateurs secondaires à tertiaires. Autre exemple, le flet, mangeur d'invertébrés benthiques (polychètes et crustacés), a une teneur moyenne en azote supérieure à celles du maigre et du bar moucheté, considérés comme des grands prédateurs

(tendance piscivore). Ces exemples nous amènent donc à nous interroger sur la fiabilité de l'analyse isotopique de l'« azote », pour déterminer les niveaux trophiques dans le cadre de cette étude.

5.3.2 Caractérisation des sources de matière organique assimilées par les différentes espèces de poissons *via* l'analyse du $\delta^{13}\text{C}$

En raison du faible enrichissement en $\delta^{13}\text{C}$ lors d'une transition trophique (environ 1‰), les teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ des consommateurs fournissent des informations sur les principales sources de matière organique à la base des réseaux trophiques. D'après la bibliographie, ces teneurs sont de l'ordre de -14,9 à -20,2‰ pour le type marin, et de -21,7 à -24,4‰ pour le type fluvio-estuarien (Fry & Sherr, 1984; Riera & Richard, 1996).

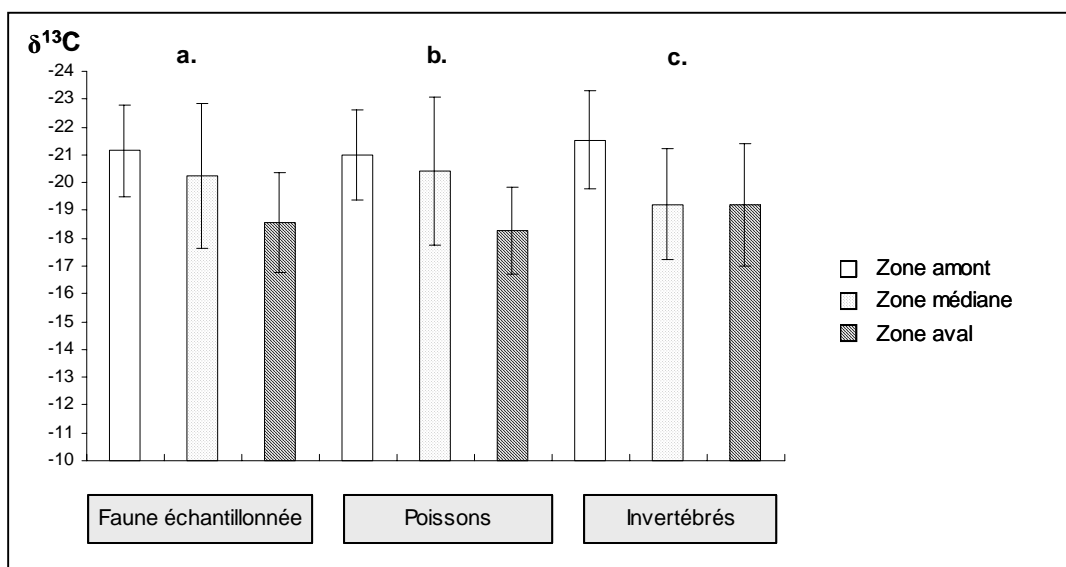


Figure 87. Teneurs moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ et écarts types **a.** de la faune échantillonnée (invertébrés et poissons), **b.** des poissons et **c.** des invertébrés, pour les trois zones de l'estuaire de la Gironde considérées.

Comme les consommateurs sont susceptibles d'assimiler la matière organique dans la zone de capture, les teneurs moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ de la faune capturée (11 espèces de poissons et 7 catégories d'invertébrés) ont été séparés par zones (Figure 87.a.). Les forts écarts types induisent un recouvrement des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ entre les différentes zones considérées. Toutefois, une tendance à l'enrichissement du signal isotopique, de l'amont vers l'aval est observée avec des valeurs de $-21,14 \pm 1,64\text{‰}$ pour la zone amont (26 organismes analysés), -

20,24 ± 2,58‰ pour la zone moyenne (55 organismes analysés) et -18,57 ± 1,82‰ pour la zone aval (62 individus analysés). L'analyse des teneurs moyennes des poissons en $\delta^{13}\text{C}$ confirme cette tendance (Figure 87.b.). En considérant uniquement les invertébrés (Figure 87.c.), l'ANOVA confirme une différence significative entre les teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ de la zone amont et celles des zones médiane et aval.

Si nous considérons que le temps d'intégration des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ pour les organismes analysés est de l'ordre de quelques mois (Cabana & Rasmussen, 1996; Hesslein *et al.*, 1991; Hesslein *et al.*, 1993; Perga, 2004), ainsi que l'enrichissement moyen en $\delta^{13}\text{C}$ à chaque échelon trophique, nous constatons que les signaux isotopiques des invertébrés, -19,21 ± 2,10‰ pour les zones médiane et aval, et -21,53 ± 1,78‰ pour la zone amont, se rapprochent pour la première valeur des signaux marins (seston marin : -19,5 à -21,8‰, macroalgues marines : -16,9 à -20,2‰, microalgues benthiques d'origines marines : -14,9 à -17,6‰ ; (Fry & Sherr, 1984; Riera & Richard, 1996)) et pour la seconde valeur de signaux estuariens (seston estuarien : -21,7 à -24,4‰ ; (Fry & Sherr, 1984; Riera & Richard, 1996)). Notons que la production phytoplanctonique étant limitée dans l'estuaire de la Gironde en raison de sa forte turbidité (Castaing & Allen, 1981), le seston estuarien est essentiellement composé de débris terrestres d'origine fluvio-estuarienne (Riera & Richard, 1996).

En comparant ces signaux de référence (marins et fluvio-estuariens) avec les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ de chaque poisson (Figure 88), nous remarquons que l'importance de la signature « matière organique fluvio-estuarienne » dans les espèces des différentes zones décroît vers l'aval. De plus, quelle que soit la zone de capture dans l'estuaire, les signatures isotopiques des poissons ont le plus souvent une origine marine de la matière organique. En effet, sur 109 poissons analysés dans l'estuaire en septembre 2004, seuls 19 poissons appartenant à 5 espèces (12 anguilles, 3 flets, 2 aloses, 1 mulot et 1 bar franc) ont une signature de type fluvio-estuarienne. Les espèces ayant ces signatures les plus prononcées sont le flet et l'anguille qui ont pour caractéristique globale d'être des poissons migrateurs amphihalins (Figure 88). Notons également que 57,14% des anguilles capturées dans l'estuaire de la Gironde en septembre ont une signature fluvio-estuarienne. Il s'agit par conséquent de la seule espèce s'étant alimentée à partir de proies ayant résidées un temps suffisant dans cette zone fluvio-estuarienne pour entraîner une signature typique.

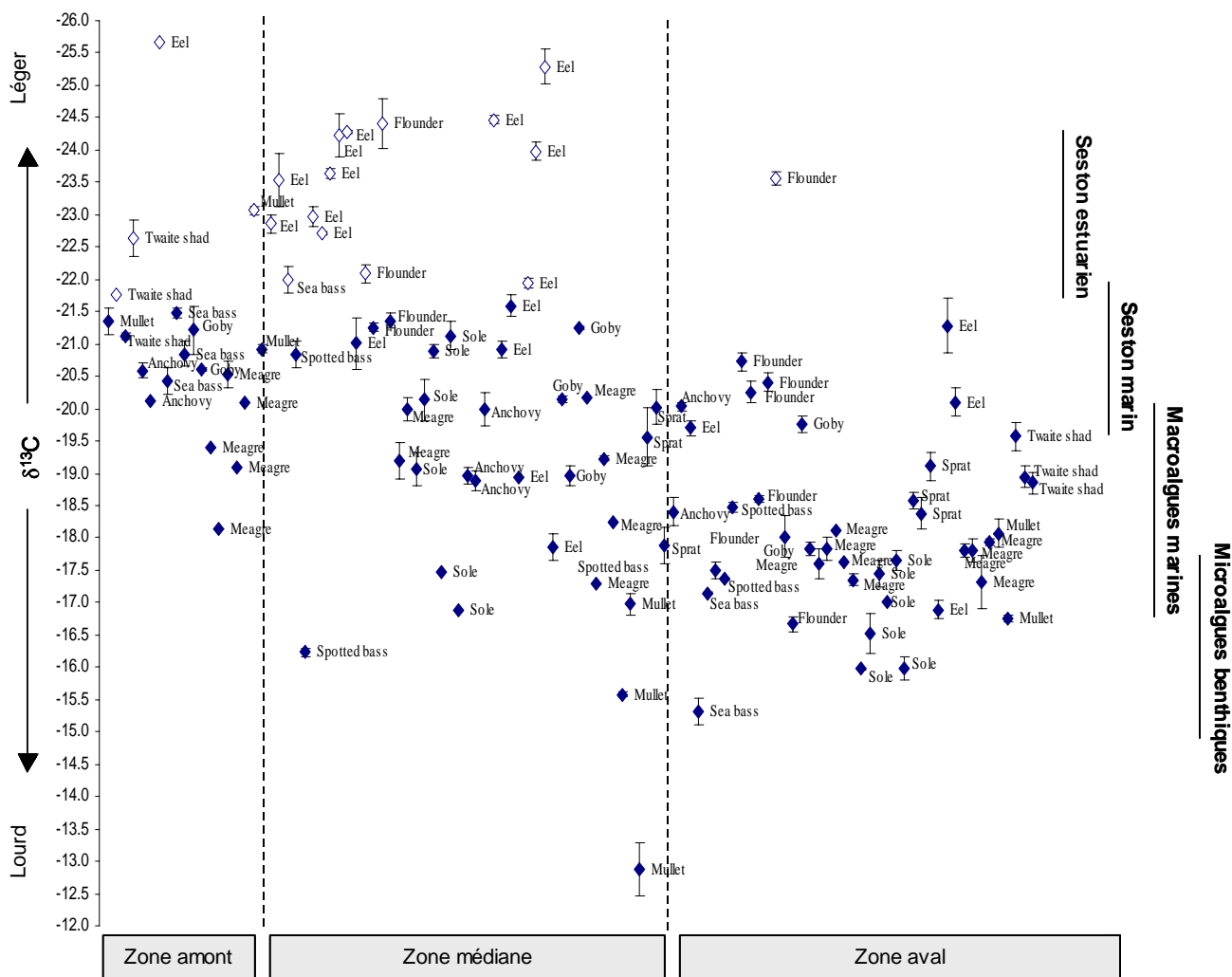


Figure 88. Teneurs moyennes en $\delta^{13}C$ et écarts types (‰) de chaque poisson analysé en fonction de sa zone de pêche (zone amont, médiane ou aval) dans l'estuaire de la Gironde. A droite sont indiquées les valeurs des signaux isotopiques du seston marin et estuarien, des macro-algues marines et micro-algues benthiques issues de la littérature (Riera & Richard, 1996).

La Figure 88 montre également une forte variabilité intra-spécifique des signaux isotopiques du carbone. Les poissons n'ont donc pas assimilé les mêmes sources de matières organiques.

L'analyse de l'isotope du carbone fournit des informations intéressantes sur la variabilité du type de matière organique assimilée par les poissons en fonction de la zone estuarienne considérée, ainsi que sur la variabilité spécifique inter-individuelle, pouvant être reliée à leur capacité de déplacement, d'une zone à l'autre.

5.3.3 Caractérisation du spectre trophique des poissons par l'approche multi-isotopes

Afin d'utiliser l'approche multi-isotopes en tant qu'indicateur de spectre trophique des poissons, des groupes de poissons et d'invertébrés (groupes formés au préalable *via* une Classification de WARD ; Tableau 26), ont été représentés dans un « espace isotopique » combinant le $\delta^{13}\text{C}$ et la $\delta^{15}\text{N}$ (Figure 89).

Les signaux isotopiques des poissons et des invertébrés montrent de fortes variabilités intra et interspécifiques (Figure 89 ; Tableau 26) liées à celles de leur position trophique et de l'origine de la matière qu'ils ont assimilée. Ce type d'analyse ne permet donc pas de décrire de façon simple le régime alimentaire d'une espèce dans un milieu de type estuarien.

Tableau 26. Signatures isotopiques et écarts types (ET en ‰) du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ des principaux invertébrés et groupes de poissons échantillonnés en septembre 2004 dans l'estuaire de la Gironde. Les groupes ont été obtenus par une classification de Ward. Les tailles correspondent à des longueurs totales du corps, exceptées pour les tailles des crabes qui correspondent à des longueurs de carapaces.

Taxons/Espèces		Taille (mm)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ -ET	$\delta^{15}\text{N}$ -ET	Nombre
POISSONS							
Bar franc		190,50	-16,23	13,60	1,29	0,12	2
Anguille européenne	Groupe 1	525,75	-24,38	12,94	0,75	0,39	8
	Groupe 2	468,88	-21,91	13,31	0,84	0,95	8
	Groupe 3	579,00	-18,70	13,67	1,33	0,39	5
Maigre	Groupe 1	151,63	-19,71	11,54	0,55	0,87	8
	Groupe 2	98,00	-17,72	9,83	0,27	0,83	4
Sprat		72,67	-18,92	11,19	0,79	0,58	6
Mulet porc	Groupe 1	81,00	-21,78	10,94	1,13	1,88	3
	Groupe 2	132,40	-16,05	10,80	1,98	1,34	5
Gobie buhotte		48,00	-19,97	10,70	1,24	0,50	7
Alose feinte		76,33	-20,48	9,93	1,58	0,76	6
Anchois		55,00	-19,57	9,10	0,81	0,59	7
INVERTEBRES							
Polychètes	Non identifiées		-22,53	10,39	0,01	0,08	
	<i>Nephtys</i> spp.		-22,27	10,84			
	<i>Nereis</i> spp.		-16,67	9,51	0,07	0,32	
	<i>Nereis</i> spp.		-16,79	9,95	0,05	0,13	
Crevettes	<i>Palaemon longirostris</i>	36,00	-19,36	9,47	0,03	0,47	3
	<i>Crangon crangon</i>	31,00	-18,12	10,49	0,11	0,37	3
Crabes	<i>Carcinus maenas</i>	23,30	-16,15	10,26	0,03	0,40	4
	<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	16,42	-16,53	9,60	0,04	0,42	5
Isopodes	<i>Cyathura carinata</i>		-22,26	10,23	0,21	0,36	
	<i>Synidotea laticauda</i>	15,20	-22,19	6,63	0,05	0,11	
Amphipodes	<i>Corophium volutator</i>		-19,11	7,26	0,06	0,29	
Larves d'insectes	<i>Chironomus</i> spp.		-24,65	6,25	0,10		

Nous avons essayé cependant d'estimer la composition isotopique de la nourriture, assimilée par - les anchois, - deux groupes d'anguilles ainsi que - les bars francs (Figure 89), en considérant l'enrichissement trophique moyen des hétérotrophes par rapport à leur nourriture : 1‰ en $\delta^{13}\text{C}$ (De Niro & Epstein, 1978; Post, 2002) et 3,4‰ en $\delta^{15}\text{N}$ (Bardonnet & Riera, 2005; Minagawa & Wada, 1984; Perga, 2004).

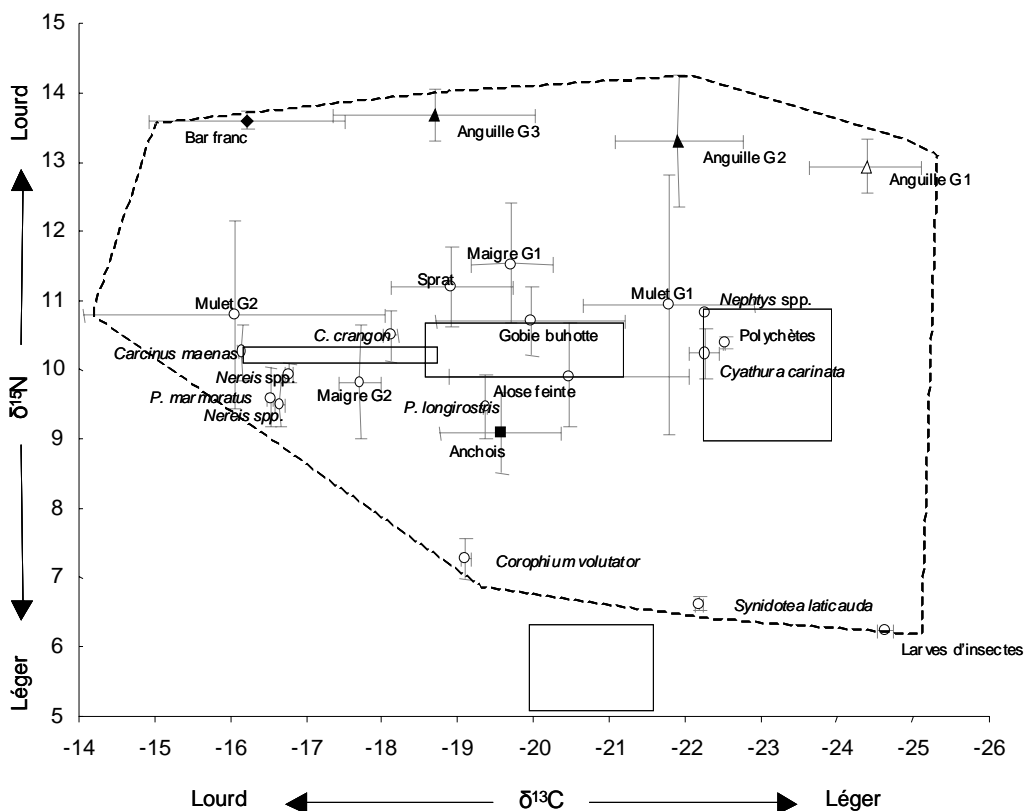


Figure 89. Approche multi-isotopes avec les signatures et les écarts types du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de quelques groupes définis dans le Tableau 26. Le trait en pointillé délimite la gamme des signatures enregistrées dans cette étude. Les icônes noires représentent les groupes de poissons pour lesquels le spectre trophique a été estimé. Les rectangles représentent leur spectre trophique théorique calculé en retranchant à leurs signatures isotopiques les valeurs d'enrichissement trophique, soit 1‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et 3,4‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$.

- ✓ Ainsi, le spectre alimentaire du groupe d'anguilles G2 se compose essentiellement de poissons (gobies, aloses feintes, petits maigres, sprats et petits mulets) et de crevettes (*Palaemon longirostris*), celui du groupe d'anguilles G3 est constitué d'annélides polychètes (polychètes indéterminés et du genre *Nephrys*), d'isopodes (*Cyathura carinata*) et de poissons (petits mulets et aloses).

- ✓ Le spectre alimentaire du bar franc se compose quant à lui de poissons (petits maigres, mulets) de crabes (*Pachygrapsus marmoratus* et *Carcinus maenas*), d'annélides polychètes (*Nereis*) et de crevettes (*Crangon crangon*).

- ✓ Le spectre alimentaire du groupe d'anchois ne correspond à aucune signature isotopique trouvée dans notre système. Néanmoins, la signature théorique de la nourriture assimilée par cette espèce semble correspondre à des signaux de phytoplancton marin ou de matières organiques particulières marines si nous regardons les signatures « types » révélées par une analyse bibliographique (Fry, 1988; Riera & Richard, 1996; Riera *et al.*, 1999)

5.4 Discussion

5.4.1 Niveaux trophiques des différentes espèces de poissons du système estuarien

L'analyse des teneurs en $\delta^{15}\text{N}$ des poissons capturés dans l'estuaire de la Gironde a révélé une importante variabilité interindividuelle des signaux. Ceci peut s'expliquer par la taille et la diversité alimentaire des espèces considérées.

En effet, comme nous l'avons vu, la taille des espèces a une fonction importante sur la variabilité des relations trophiques (cf. Chapitre 4). Dans un réseau trophique donné, les prédateurs sont en général plus grands que leurs proies et leurs niveaux trophiques augmentent aussi avec leur taille (Cohen *et al.*, 1993; Deudero *et al.*, 2004; Woodward & Hildrew, 2002). En effet, plus un prédateur sera grand, plus il sera capable de manger des proies de grande taille c'est-à-dire de niveau trophique généralement plus élevé. La relation entre la taille des individus appartenant à une même espèce et le $\delta^{15}\text{N}$ (donc implicitement le niveau trophique) n'a pu être mise en évidence en raison d'un nombre insuffisant d'échantillons traités.

La capacité de certaines espèces à se nourrir sur plusieurs niveaux trophiques peut également augmenter la variabilité inter-individuelle. Prenons l'exemple du mulot, qui axe son alimentation aussi bien sur les producteurs primaires (micro-algues benthiques et planctoniques) que sur les consommateurs primaires (zooplancton) ou encore sur les détrit

organiques. Si la proportion des différents items assimilés varie en fonction des individus, leurs signatures isotopiques se distingueront aussi.

Malgré la variabilité inter-individuelle qui induit un recouvrement de ces signaux entre la plupart des poissons, une variabilité interspécifique de la teneur moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ se dessine et montre un enrichissement trophique des mangeurs de zooplancton et autres « bas » niveaux trophiques (mulet, sprat, anchois, alose feinte, gobie buhotte ; cf. Chapitre 4 et Figure 86) vers les grands prédateurs (bar franc, bar moucheté, maigre, anguille). Néanmoins, les niveaux trophiques décrits à partir de l'écologie alimentaire des espèces (Chapitre 4) ne correspondent pas exactement aux niveaux trophiques attribuées à ces mêmes espèces, *via* l'analyse isotopique de l'azote. Certaines espèces ont d'ailleurs des « positions » surprenantes par rapport à leur écologie alimentaire. C'est le cas de la sole commune, qui a une teneur moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ supérieure à celle du maigre et aussi du flet dont la valeur isotopique moyenne surpasse celle du bar moucheté et du maigre. Ces deux espèces de poisson ont été décrites comme des mangeuses d'annélides polychètes. Or, ces proies ont des valeurs isotopiques en $\delta^{15}\text{N}$ supérieures aux crustacés, tels que les crevettes et les isopodes, très consommées par les grands prédateurs. Il apparaît donc difficile de traduire les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des différentes espèces de poissons en niveau trophique, sans connaître au préalable leur écologie alimentaire ainsi que les teneurs en $\delta^{15}\text{N}$ de leurs proies préférentielles.

Par ailleurs, l'estimation de la position trophique à partir des valeurs en azote nécessite une connaissance des diverses chaînes alimentaires, qui peuvent présenter des teneurs en azote différentes à leurs bases, ainsi que les valeurs de fractionnement entre les prédateurs et leurs proies (Cabana & Rasmussen, 1996; Sherwood & Rose, 2005).

L'outil n'est donc pas utilisable en tant qu'indicateur de niveau trophique. Il permet cependant, de situer la faune dans un « espace isotopique » (Sherwood & Rose, 2005) et de vérifier le rôle intégrateur des poissons (Perga, 2004). En effet, quel que soit le nombre de chaînes alimentaires, les poissons sont situés au sommet des réseaux trophiques estuariens (cf. annexe). Néanmoins, pour la compréhension du fonctionnement des réseaux trophiques estuariens, l'étude du $\delta^{15}\text{N}$ des poissons semble n'apporter aucune connaissance supplémentaire par rapport à l'étude des contenus stomacaux.

5.4.2 Sources de matière organique assimilées par les poissons

La distribution en $\delta^{13}\text{C}$ de la faune dans les différentes zones de l'estuaire marin a mis en évidence une variation spatiale du signal isotopique, caractérisée par un enrichissement de celui-ci de l'amont vers l'aval. Ceci est également vérifié par des études similaires sur d'autres hydrosystèmes (Bardonnet & Riera, 2005; Deegan & Garritt, 1997; Riera & Richard, 1996) et s'explique par le mélange progressif des sources de matière organique fluviale ($\delta^{13}\text{C}$ léger) et marine ($\delta^{13}\text{C}$ lourd). Ce phénomène confirme ainsi le mélange des eaux littorales et continentales, ainsi que la prédominance de la matière organique marine dans l'écosystème estuarien.

La prépondérance de ce type de matière organique dans les zones étudiées s'explique par l'hydrodynamisme de l'estuaire et la période d'intégration du signal isotopique de la faune, par rapport au moment de notre échantillonnage. En effet, la Gironde est un estuaire macrotidal, les zones d'échantillonnage, situées en dessous de la limite de salure des eaux, sont donc fortement influencées par la marée. De plus, la période d'intégration correspond aux mois d'été (Cabana & Rasmussen, 1996; Hesslein *et al.*, 1991; Hesslein *et al.*, 1993; Perga, 2004) c'est-à-dire quand l'intrusion d'eau marine est prédomine, en raison de l'étiage estival. D'autres auteurs ont également démontré la dominance de la matière organique marine dans les réseaux trophiques estuariens (Deegan & Garritt, 1997; Riera & Richard, 1996; Wada *et al.*, 1991).

Malgré l'apport minime de la matière organique fluviale en période estivale, en particulier durant notre année d'échantillonnage, 17,4% des poissons capturés dans l'estuaire en septembre ont une signature de type estuarienne. La similarité des signaux entre les trois zones de capture de type marin semble donc être expliquée par la forte variabilité intra et interspécifique en $\delta^{13}\text{C}$ des poissons.

Le $\delta^{13}\text{C}$ indiquant l'origine de la matière organique à la base des chaînes alimentaires, la variabilité observée démontre par conséquent l'appartenance, d'une espèce de poisson, à plusieurs chaînes alimentaires d'origines différentes, comme par exemple pour l'anguille. Ceci peut s'expliquer par deux facteurs, le déplacement des poissons et/ou la présence de plusieurs sources de matière organique dans une même zone. En effet, les poissons aux signatures estuariennes prononcées (les anguilles et les flets) auraient pu passer leur période de croissance estivale en amont de l'estuaire (et donc assimiler de la matière organique d'origine fluvio-estuarienne) avant de redescendre en septembre vers une zone plus marine. Pour les poissons aux signatures fluvio-estuariennes moins prononcées, comme le bar franc, le mullet et

les deux espèces d'aloses, il est difficile de déterminer s'ils sont issus d'une chaîne alimentaire d'origine fluvio-estuarienne ou de plusieurs chaînes alimentaires d'origines marine et fluvio-estuariennes. L'hypothèse de déplacement pour l'anguille et le flet reste néanmoins envisageable d'autant plus qu'ils sont reconnus pour leurs déplacements fréquents d'une zone estuarienne à l'autre durant leur phase de croissance (CTGREF, 1979; Daverat *et al.*, 2004; Elie & Marchand, 1983). Cet outil est d'ailleurs de plus en plus utilisé pour retrouver à *posteriori* l'origine puis les déplacements des poissons (ex. Dufour & Gerdeaux, 2001).

Même si l'importance de la matière organique fluviale semble diminuer vers l'aval, l'hypothèse de la présence de plusieurs sources de matière organique dans une même zone ne peut être exclue et, par conséquent, de la présence de plusieurs chaînes alimentaires à composante marine et fluviale. Cette hypothèse a d'ailleurs été proposée par Bardonnnet (2005) lors de ses travaux sur la civelle d'anguille dans l'estuaire de l'Adour.

L'analyse des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ des poissons en milieu estuarien ne permet pas d'accéder aux « processus » d'assimilation (déplacement et/ou appartenance à plusieurs chaînes dans une même zone) en raison d'une forte hétérogénéité du système, mais autorise cependant à séparer les poissons en fonction de l'origine de la matière organique assimilée. Elles montrent également dans les réseaux trophiques estuariens l'importance d'une source de matière organique par rapport à une autre et ceci pour une période donnée.

Pour comprendre le fonctionnement des réseaux trophiques estuariens, l'étude du $\delta^{13}\text{C}$ des poissons est donc un outil complémentaire aux moyens d'investigations classiques des contenus stomacaux, permettant d'acquérir en plus la donnée de l'origine de la matière organique dans les régimes alimentaires.

5.4.3 Spectre trophique des poissons

Pour les espèces de poissons étudiées (anguilles, bar franc, anchois), la méthode utilisée permet d'acquérir des spectres de proies théoriques. Néanmoins, ces spectres ne correspondent pas forcément à ceux trouvés *via* l'analyse des contenus stomacaux (cf. Chapitre 4).

Dans l'estuaire de la Gironde, les anchois se nourrissent essentiellement de métazooplancton, en particulier des petits crustacés comme les copépodes et les larves de crustacés, et de mysidacés (cf. Chapitre 5). Le spectre trophique obtenu par l'approche multi-isotopique est axé sur du phytoplancton ou de la matière organique particulaire d'origine marine (Fry, 1988; Riera *et al.*, 1999). Ce dernier ne correspond donc pas à l'écologie alimentaire de l'espèce, observée dans cette étude *via* les analyses de contenus stomacaux, et confirmée par les données bibliographiques en milieu marin.

L'anguille, quant à elle, a été définie dans nos travaux, à partir de l'analyse des contenus stomacaux, comme une espèce opportuniste, basant essentiellement son alimentation sur des crustacés tels que les mysidacés, isopodes, amphipodes, crabes et crevettes. Seule une « tendance » à l'ichtyophagie semble se dessiner chez les individus de taille supérieure à 400 mm. Une partie de ce spectre trophique a été retrouvée *via* l'analyse des teneurs isotopiques en azote et carbone, tels que les crevettes et les isopodes. Mais, une autre partie des résultats fournis par cette méthode paraissent incohérents comme par exemple la consommation par l'anguille de mulets ou encore des maigre mesurant 152 mm.

Dans l'estuaire de la Gironde, l'alimentation des jeunes bars francs, de taille moyenne de 190 mm, étudiée par les contenus stomacaux, est essentiellement axée sur les crevettes et les petits poissons. Ces proies ont bien été trouvées par l'analyse multi-isotopique. Cependant, il paraît improbable qu'ils aient aussi consommé des mulets de longueurs totales de 132 mm et des maigres de 98 mm.

Finalement, pour le cas particulier des milieux estuariens, la technique à elle seule s'avère difficilement applicable, de par l'extrême variabilité des signaux. Comme expliqué lors des deux précédentes approches, en raison des nombreuses sources de matière organique potentielles pour un individu ou une espèce (apports continentaux et marins, diversité des producteurs primaires...), il en résulte une forte variabilité intra et interspécifique de la faune. Par conséquent, même si les proies sont différentes en terme d'espèce, leurs signaux isotopiques sont parfois similaires. Un consommateur peut donc avoir une composition isotopique correspondant à une certaine source de nourriture alors qu'il ne l'a pas assimilée (Perga, 2004). De plus, cette méthode n'informe pas sur l'importance relative d'une proie par rapport aux autres pour un spectre alimentaire donné (Fry & Sherr, 1984).

Même si cette approche est parfois utilisée pour définir le régime alimentaire de la faune (Bardonnnet & Riera, 2005; Persic *et al.*, 2004), elle s'appuie néanmoins sur des hypothèses contestables. En effet, il est généralement considéré, lors d'une relation trophique, que le

fractionnement isotopique est similaire, quels que soient le consommateur et la source de nourriture : 1‰ en $\delta^{13}\text{C}$ et 3.4‰ en $\delta^{15}\text{N}$ (De Niro & Epstein, 1978, 1981; Minagawa & Wada, 1984). Or, ces valeurs de fractionnements sont susceptibles de varier en fonction des couples prédateurs-proies et de la source de nourriture assimilée (Mc Cuthan *et al.*, 2003; Perga, 2004; Post, 2002). De plus, cette approche considère que les compositions isotopiques des tissus utilisés ont des temps de renouvellement isotopique comparables pour les proies et les prédateurs. Or, le turnover isotopique, c'est-à-dire le délai nécessaire pour que la composition isotopique d'un organisme soit à l'équilibre avec celui de sa nourriture, est de l'ordre de quelques jours pour le microplancton, de la semaine pour le zooplancton et du mois pour le tissu musculaire des poissons (Cabana & Rasmussen, 1996; Hesslein *et al.*, 1991; Hesslein *et al.*, 1993; Perga, 2004). Par conséquent, les proies ingérées quelques semaines auparavant peuvent ne pas avoir le même signal que celui obtenu lors des campagnes d'échantillonnages. L'ensemble des prélèvements datant du mois de septembre 2004, cette variabilité a été ignorée ici. Mais elle est susceptible de biaiser voire fausser l'interprétation des résultats. Notons aussi que les spectres obtenus par cette méthode peuvent être incomplets en raison de pêches et d'analyses non exhaustives des proies.

Comme pour l'approche avec le $\delta^{15}\text{N}$, cette méthode permet cependant, de situer la faune dans un « espace isotopique », les signaux de chaque groupe correspondent ainsi à une niche écologique qui leur est propre (Sherwood & Rose, 2005).

5.5 Conclusion

L'utilisation des analyses isotopiques du carbone et de l'azote ne permet pas, à elle seule, de déterminer avec exactitude les relations trophiques entre un poisson et ses proies en milieu estuarien. En effet, les résultats obtenus ne peuvent être expliqués sans une connaissance préalable de l'écologie alimentaire des espèces dans les milieux estuariens et adjacents, obtenue *via* le recours à analyses de contenus stomacaux. Par contre, l'utilisation du rapport isotopique du carbone apparaît intéressant pour fournir des informations sur l'origine de la matière organique, alimentant les réseaux trophiques et menant à un organisme.

L'analyse des compositions isotopiques des poissons ne peut donc pas remplacer les méthodes classiques (analyses des contenus stomacaux) d'étude de l'écologie alimentaire des espèces de poissons en milieu estuarien, connaissances indispensables pour accéder à la

compréhension du fonctionnement de cet écosystème particulier, mais permet toutefois d'apporter un complément d'information.

CHAPITRE 6

CONSTRUCTION DES GUILDES TROPHIQUES – LEURS APPORTS DANS LA COMPREHENSION DU FONCTIONNEMENT ESTUARIEN

Chapitre 6 Construction des guildes trophiques – leurs apports dans la compréhension du fonctionnement estuarien

6.1 Introduction

Pour aller plus loin dans l'analyse de la dynamique trophique et émettre des hypothèses de fonctionnement de cet écosystème, une approche « multi-spécifique » est nécessaire. Pour y parvenir, il apparaît intéressant de revenir sur le concept de guildes trophiques. Root (1967) a été le premier à formuler une définition de ce terme. Il désigne « a group of species that exploit the same class of environmental resources in a similar way ». Depuis, ce concept de « guildes » a été fréquemment utilisé dans les études portant sur les communautés de poissons car il offre la possibilité de diviser la communauté en groupes fonctionnels, facilitant la compréhension de la structure et la dynamique des écosystèmes complexes tels que les estuaires. Les guildes trophiques, telles qu'elles ont été définies pour les poissons par Elliott & Dewailly (1995), ne paraissent pas suffisamment précises pour intégrer des analyses fines spatio-temporelles qui sont nécessaires pour expliquer le fonctionnement « trophique » d'un écosystème. C'est pourquoi certains auteurs s'attachent à construire eux-mêmes les guildes trophiques pour les groupes d'espèces et les milieux concernés (Baldo & Drake, 2002; Garrison & Link, 2000a, b; Hajisamae *et al.*, 2003; Wennhage & Pihl, 2002). Cette démarche sera entreprise dans ce chapitre, faute de trouver dans la bibliographie un descriptif de guildes déjà décrit et adapté à notre système.

Les chapitres précédents ont révélé l'importance du paramètre « temps » sur la structure des communautés ichthyologiques (Chapitre 3) et sur l'écologie alimentaire des espèces prédatrices étudiées (Chapitre 4). Par contre, les contraintes de notre échantillonnage ont souvent limité l'analyse des variabilités trophiques dans l'espace et celles liées à la taille des prédateurs (Chapitre 4). C'est pourquoi, nous avons choisi de décrire le plus précisément possible l'évolution temporelle de la structure trophique, caractérisant le fonctionnement de notre peuplement de poissons estuarien, démarche nous permettant de faire émerger les différents guildes trophiques. Appuyées par des calculs d'effectifs moyens des proies dans les estomacs des prédateurs, l'analyse de ces guildes nous permettra : **1.** d'émettre des hypothèses de fonctionnement de l'écosystème estuarien girondin ; **2.** d'identifier des catégories

de proies-clés ; **3.** de proposer de nouvelles guildes plus appropriées à la description du fonctionnement trophique des milieux estuariens en général.

6.2 Méthodologie

Afin d'identifier des groupes d'espèces de poissons présentant des similitudes alimentaires, des classifications ascendantes hiérarchiques ont été réalisées. Le critère d'agrégation utilisé est le critère de Ward qui minimise l'inertie intra-classes (ce qui revient à maximiser l'inertie interclasses). Le critère de ressemblance entre les espèces a été calculé à partir des pourcentages d'occurrence obtenus *via* les analyses des contenus stomacaux (cf. Chapitre 5) à l'aide de l'indice de similarité de Bray-Curtis, le mieux adapté pour effectuer des calculs de distance sur des pourcentages (Pielou, 1984). Ceci a été réalisé *via* l'utilisation du logiciel R (<http://cran.r-project.org/>).

Pour la construction de ces guildes trophiques, le mois de juin 2004 n'a pas été pris en compte dans ce chapitre en raison d'un échantillonnage spatial incomplet, reflétant une image partielle de la composition du peuplement ichthyologique à cette période de l'année (Chapitre 3).

Afin d'apporter des précisions sur le comportement alimentaire des prédateurs, l'effectif moyen de chaque catégorie de proies a été calculé pour chaque espèce de poisson étudiée au cours des différents mois. Il correspond à l'effectif total d'une catégorie de proie sur le nombre total d'estomacs pleins chez un consommateur donné.

6.3 Résultats

6.3.1 Variabilité temporelle des guildes trophiques

Une variabilité des guildes trophiques et de leur structure au cours du temps (juillet, septembre, novembre, février et avril) est observée (Figure 90).

En juillet, cinq groupes trophiques sont identifiés, à savoir : - les prédateurs de micro-algues/détritus, - les prédateurs de zooplancton, - les prédateurs d'isopodes, - les prédateurs de

crevettes et - les prédateurs de polychètes (Figure 90). Le mullet porc et l'anguille européenne sont respectivement qualifiés de : - prédateur de micro-algues/détritus et - prédatrice d'isopodes. Les deux espèces composant la guildes des prédateurs de crevettes se distinguent, le maigre (de taille comprise entre 30 et 100 mm) par sa consommation de mysidacés et de métazooplancton divers, et le bar franc par sa tendance à l'ichtyophagie. Le groupe des prédateurs de zooplancton est le plus représenté, incluant quatre espèces de poissons, essentiellement soutenu par du métazooplancton divers (essentiellement des larves de crustacés).

En septembre, le groupe des prédateurs de zooplancton (zooplancton essentiellement de copépodes), celui des prédateurs de polychètes et le mullet porc représentant le prédateur de micro-algues/détritus sont retrouvés. Trois autres groupes se forment : - les prédateurs de mysidacés (gobie buhotte, merlan), - les prédateurs d'isopodes/crabs (anguille, raie bouclée) et - les prédateurs de crustacés/poissons (Figure 90). Ce dernier domine le peuplement étudié, composé de quatre espèces (bar franc, maigre, alose feinte et bar moucheté). Le groupe des prédateurs de zooplancton, dominant en juillet (quatre espèces), ne rassemble plus que deux espèces en septembre (anchois, sprat), le gobie buhotte ayant changé de groupe trophique et le gobie tacheté étant absent de nos échantillonnages à cette période.

En novembre, une structure trophique relativement proche de celle de septembre est observée, également composée de six groupes (Figure 87). La différence réside dans la dominance des prédateurs de crevettes, remplaçant les prédateurs d'isopodes. Le gobie tacheté, absent des échantillons de septembre, va remplacer le sprat qui disparaît alors de l'estuaire et le bar moucheté quitte le groupe des prédateurs d'invertébrés/poissons pour intégrer celle des prédateurs de mysidacés. Les plus grandes diversités spécifiques sont donc retrouvées dans les groupes des prédateurs de mysidacés et des prédateurs de crevettes/poissons, chacun composé par trois espèces.

En février, la structure trophique est la moins diversifiée, composée par quatre groupes trophiques (Figure 87). Les prédateurs de copépodes, comprenant les deux espèces de gobies et l'alose feinte, et les prédateurs d'amphipodes représentés par les deux espèces de bars, le merlan et l'anguille, dominent le peuplement de poissons. Pour ce dernier groupe, les bars et le merlan se différencient de l'anguille par leur consommation de divers invertébrés tels que les mysidacés, les isopodes et les crevettes. Une nouvelle fois, le mullet porc a été classé séparément, qualifié de prédateur de micro-algues/détritus. La sole commune devient la seule représentante des prédateurs de polychètes mais consommant aussi une forte proportion d'isopodes.

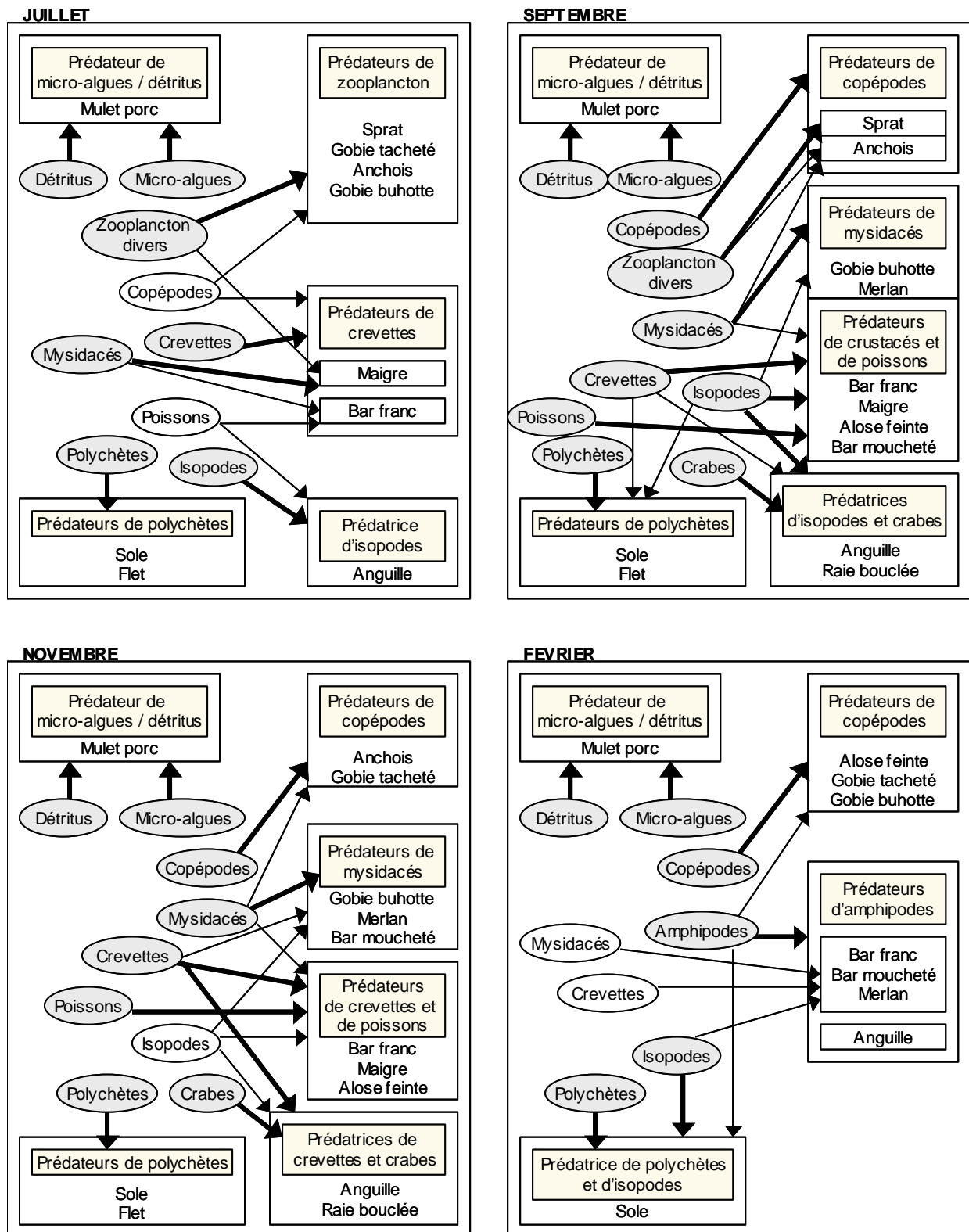


Figure 90. Guildes trophiques des espèces de poissons étudiées dans l'estuaire de la Gironde pour les différents mois échantillonnés, déterminées à partir d'une Classification Ascendante Hiérarchique (Annexe 2) Les flèches épaisses représentent les relations trophiques majeures et les flèches fines les relations trophiques secondaires. Ellipses : proies, Carrés : consommateurs ; en jaune : guildes ; en gris : proies les plus consommées.

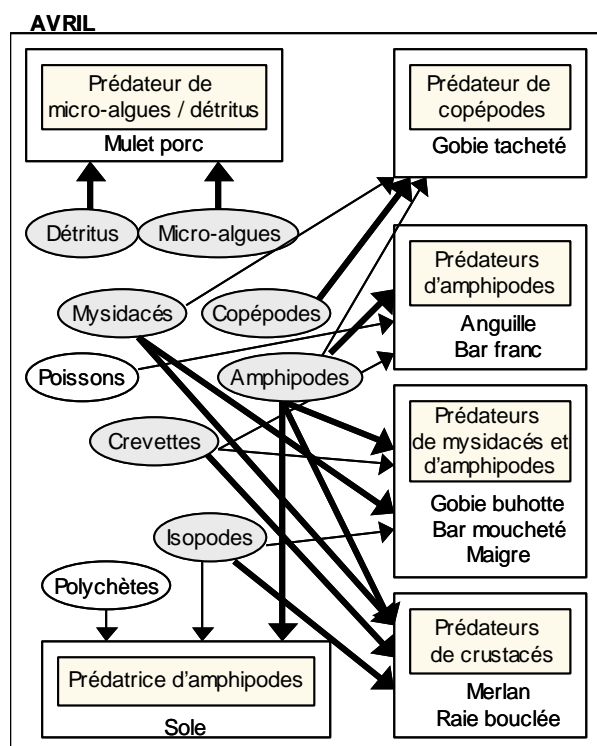


Figure 90bis. Guildes trophiques des espèces de poissons échantillonnées en avril dans l'estuaire de la Gironde, déterminées à partir d'une Classification Ascendante Hiérarchique (Annexe 2) Les flèches épaisses représentent les relations trophiques majeures et les flèches fines les relations trophiques secondaires. Ellipses : proies, Carrés : consommateurs ; en jaune : guildes ; en gris : proies les plus consommées.

En avril, le mulot porc reste encore séparé des autres espèces par son affinité pour les micro-algues et les détritus. La sole commune change de guildes en devenant une prédatrice d'isopodes (les annélides polychètes ne représentent plus que des proies secondaires). Les prédateurs de copépodes, très représentés en février, ne comportent plus que le gobie tacheté. A cette période de l'année, la structure trophique repose majoritairement sur les crustacés non planctoniques avec une dominance de la guildes des prédateurs de mysidacés et d'amphipodes (gobie buhotte, bar moucheté, maigre ; Figure 87bis). Les deux autres guildes regroupent, d'une part les espèces qui s'alimentent essentiellement d'amphipodes (anguille, bar franc), et d'autre part, les espèces qui se nourrissent de divers crustacés (merlan, raie bouclée).

6.3.2 Variabilité temporelle de l'importance numérique des principales catégories de proies trouvées dans les contenus stomacaux

La consommation de **métazooplancton divers** (holo- et méroplancton) est maximale en juillet (Tableau 27) et diminue en septembre. Ceci est illustré par une baisse des nombres moyens de ce taxon dans les estomacs des consommateurs. Le sprat est le plus grand prédateur de métazooplancton à cette période de l'année (Effectif moyen = 495 individus par estomac en juillet et 72,5 en septembre), suivi de l'anchois (Em = 66 individus en juillet et 11,06 en septembre). En février, ce métazooplancton, composé essentiellement d'œufs de copépodes, est fortement consommé par les aloses feintes (Em = 26,26).

Les plus grandes quantités de **copépodes**, sont retrouvées en septembre dans les estomacs des sprats (Em = 63,46 individus) et des anchois (Em = 26,69 individus), et en février chez les gobies tachetés (Em = 14,18), gobies buhottes (Em = 20,52) et surtout aloses feintes (Em = 223,48).

Les **mysidacés** sont très consommés en juillet, septembre, novembre et avril (Tableau 27). Ponctuellement, cette catégorie de proies peut être observée en très grande quantité dans les estomacs de maigre en juillet (Em = 10,51) et de bar moucheté en avril (Em = 10,57). L'anchois, le gobie buhotte et le merlan apparaissent comme des consommateurs réguliers de mysidacés, quelle que soit la saison considérée.

Les **crevettes** sont bien consommées tout le long de l'année, avec des effectifs moyens souvent supérieur à 0,5 individus par estomac. Le nombre de prédateurs et les effectifs moyens sont, à quelques exceptions près, les plus forts en septembre/novembre. Les maigres, bars francs, raies bouclées et ponctuellement le merlan apparaissent comme les plus grands consommateurs de crevettes (Tableau 27).

Les effectifs moyens d'**isopodes** retrouvés dans les estomacs sont les plus forts en septembre, février et avril (Tableau 27bis). L'anguille apparaît comme la plus grande consommatrice de cette catégorie de proie avec des effectifs moyens compris entre 4,4 et 11,71.

Les **amphipodes**, quant à eux dominent les éléments des contenus stomacaux en février et avril (Tableau 27bis.). Eux aussi sont fortement consommés par l'anguille, suivie des grands carnivores (maigre, merlan, bar franc et bar moucheté).

Les plus grands effectifs moyens de **crabes** sont retrouvés dans les régimes alimentaires de certaines espèces en novembre et avril. Le nombre de consommateurs de ces taxons est faible. Parmi eux, l'anguille et la raie bouclée présentent les effectifs majeurs de crabes dans leur bol alimentaire (jusqu'à 1,83 individus chez l'anguille et 2,25 chez la raie bouclée).

Tableau 27. Variabilité temporelle des effectifs moyens (Em) des principales catégories de proies retrouvées dans les contenus stomacaux des espèces de poissons étudiées.

	Juillet	Septembre	Novembre	Février	Avril
Zooplancton					
Sprat	495	72,45			
Anchois	66	11,06	0		
Gobie tacheté	2,73		0	0,63	0
Gobie buhotte	2,44	0	1,54	1,04	0
Alose feinte		0	0	26,26	
Maigre	3,96	0	0,25		0,05
Merlan		0	0,03	0,09	0
Copépodes					
Sprat	5,23	63,45			
Anchois	2,91	26,69	5,89		
Gobie tacheté	0,54		4,44	14,18	2,5
Gobie buhotte	0	0,11	0,18	20,52	0
Alose feinte		0	0	223,48	
Maigre	0,48	0	0		0
Merlan		0,07	0,06	0	0,25
Bar moucheté		0	0,09	0	0
Bar franc	2,33	0	0	0,46	0
Mysidacés					
Anchois	1,52	1,25	2,06		
Gobie tacheté	0,09		0,33	0,09	0,28
Gobie buhotte	0,64	1,19	1,27	0,4	1,25
Alose feinte		0,25	0,14	0	
Maigre	10,51	0,95	2,5		2,74
Bar moucheté		0,25	1,18	0,14	10,57
Bar franc	0,17	0,25	0,2	0,04	0,2
Merlan		1,93	2,51	0,9	3
Crevettes					
Alose feinte		0	0,57	0	
Maigre	1,16	2,12	2,05		0,9
Merlan		0,13	0,85	2,24	0,75
Bar moucheté		0,25	0,63	0,28	0
Bar franc	3,67	1,5	3,4	2,33	0,7
Anguille	0,57	1,57	1,33	0	0,75
Raie bouclée		5,5	4,57		5,75
Flet	0,45	0,11	0,5		
Sole commune	0,65	0,36	0,09	0	0,14

Tableau 27bis.

	Juillet	Septembre	Novembre	Février	Avril
Isopodes					
Gobie tacheté	0,09		0,22	0,18	0,57
Gobie buhotte	0,04	0,3	0,27	0,19	0,75
Alose feinte		3,5	0	0,39	
Maigre	0	0,69	0,07		1,79
Merlan		4,53	0,12	1,71	3
Bar moucheté		6,75	0,09	1,71	1,14
Bar franc	0,33	4	0	2,91	0,7
Anguille	11,71	7,64	0	4,4	8,08
Raie bouclée		2,5	0,29		3,75
Flet	0,64	2,39	0		
Sole commune	0,09	0,14	0,36	0,4	1,89
Amphipodes					
Gobie tacheté	0,09		0,22	0,18	0,57
Gobie buhotte	0,04	0,03	0,27	0,19	0,75
Alose feinte		0	0	0,39	
Maigre	0,03	0,9	0,07		1,79
Merlan		1,53	0,12	1,71	3
Bar moucheté		0	0,09	1,71	1,14
Bar franc	0	0	0	2,92	0,7
Anguille	0	0	0	4,4	8,08
Raie bouclée		0	0,29		3,75
Flet	0	0,17	0		
Sole commune	0,35	0	0,36	0,4	1,89
Crabes					
Merlan		0	0,09	0,05	0
Bar franc	0	0,125	0	0,17	1
Anguille	0,14	0,36	1,83	0	0,08
Raie bouclée		1	1		2,25
Polychètes					
Gobie tacheté	0,09		0	0	0
Gobie buhotte	0,02	0,06	0	0	0
Merlan		0	0,03	0,05	0
Bar moucheté		0	0	0	0,57
Bar franc	0	0,12	0	0,04	0
Flet	9,36	2,61	6,17		
Sole commune	9,04	3,86	3,36	1,9	2,89
Poissons					
Gobie buhotte	0	0	0,04	0	0
Alose feinte		0,25	0,57	0,13	
Maigre	0,03	0,38	0,07		0,7
Merlan		0,07	0,24	0	0
Bar moucheté		0,5	0,09	0	0
Bar franc	0,17	0,5	0,4	0,04	0,2
Anguille	0,71	0	0	0	0,08

Les **annélides polychètes** sont majoritairement consommés par le flet (Em compris entre 2,61 et 6,17) et la sole commune (Em compris entre 1,9 et 9,04). Les effectifs moyens tombent au plus bas en février et avril (Tableau 27bis).

Les **poissons** consommés sont les plus abondants dans le bol alimentaire des prédateurs, en septembre/novembre. Les grands consommateurs de poissons sont les maigres, les merlans, les bars mouchetés, les bars francs et plus ponctuellement l'anguille (Tableau 27bis).

L'analyse de la variabilité temporelle du nombre moyen des principales catégories de proies trouvées dans les contenus stomacaux des poissons permet de confirmer quantitativement l'émergence des guildes obtenues *via* l'utilisation des fréquences d'occurrence.

6.4 Analyse de la variabilité temporelle de la composition des guildes trophiques

L'analyse de la variabilité temporelle des guildes trophiques permet une meilleure compréhension des exigences nutritives et des stratégies alimentaires de chacune des espèces de poissons. Ainsi, les espèces qui ne changent pas de guildes peuvent être considérées comme spécialistes (ex. le sprat). Leur disparition du milieu peut être attribuée à une diminution de la nourriture et/ou à une forte compétition interspécifique. Les espèces qui changent de guildes au cours du temps peuvent être considérées comme généralistes/opportunistes (exemple : le gobie buhotte), et capables d'optimiser l'utilisation des ressources disponibles à n'importe quel moment.

6.4.1 Guilde trophique « mangeurs de micro-algues et détritiques » sur l'ensemble de l'année

Quel que soit le mois considéré, le mulot porc apparaît comme une espèce ayant un comportement alimentaire très spécialisé, se distinguant des autres espèces de poissons par sa capacité à se nourrir de producteurs primaires (micro-algues benthiques et planctoniques) et de détritiques organiques. Le compartiment détritique, issu de la mortalité de chacun des

compartiments et des fèces, représente tout le long de l'année une forte biomasse dans l'estuaire de la Gironde (Latouche & Jouanneau, 1994; Romaña & Guillaud, 1994). Quant à la production primaire, une part importante est attribuable au microphytobenthos dont une partie est remise en suspension sous l'action des courants et une plus faible part au phytoplancton provenant de l'embouchure et/ou de la partie fluviale de l'estuaire (Burdloff, 1997; Castel, 1981). Cette production primaire, même si elle présente une variabilité spécifique, est disponible tout le long de l'année (David, 2006). Cette stratégie alimentaire couplée à la disponibilité nutritive et l'absence de compétiteur explique le succès de cette espèce dans l'estuaire de la Gironde.

Les autres guildes trophiques identifiées présentent des variabilités structurelles au cours du temps.

6.4.2 Composition des guildes trophiques en juillet

En juillet, les compartiments pélagiques dominant avec le groupe de poissons « **prédateurs de métazooplancton** ». Les gobies font partie de ce groupe. Ces poissons sont pourtant généralement considérés comme des espèces ayant une forte affinité pour le fond. L'hydrodynamisme (forts courants) régnant dans les zones de pêche semble être à l'origine de leur présence dans toute la colonne d'eau (cf. Chapitre 4). A la même époque, l'anchois, le sprat et les gobies, fortement présents, pourraient potentiellement entrer en compétition. Or, dans l'estuaire de la Gironde, le mois de juillet 2003 a été marqué par une très forte abondance de métazooplancton comprenant de l'holoplancton (œufs et larves de copépodes), du méroplancton (œufs/larves de crustacés et de mollusques) et par un pic d'abondance des copépodes *Acartia* spp. (Castel, 1981; David, 2006; David *et al.*, 2005; Irigoien & Castel, 1995), limitant la compétition interspécifique. Ces fortes abondances coïncident avec les plus fortes valeurs des effectifs moyens de zooplancton trouvés dans les estomacs des poissons (Tableau 27).

En juillet, les « **consommateurs d'invertébrés** » sont faiblement représentés par deux espèces prédatrices de crevettes. Parmi elles, le maigre domine largement en terme d'abondance, s'alimentant d'une forte proportion de **mysidacés** et de **crevettes**. D'après David (David, 2006), les abondances des mysidacés sont très fortes à cette période de l'année, avec des maxima pour *M. slabberi* et *N. integer*, composantes importantes de leur régime alimentaire (cf. Chapitre 4). Par ailleurs, le mois de juillet correspond, d'une part à une période de forte intrusion de la crevette grise dans l'estuaire de la Gironde en raison de l'étiage estival,

particulièrement fort en 2003 (Cf. Chapitre 3) et, d'autre part, à une abondance très forte de la crevette blanche dans les zones médiane et amont de notre zone d'échantillonnage (Girardin *et al.*, 2004). Ces éléments nous permettent d'affirmer que ce type de nourriture n'est pas limitant. Cependant, une forte pression de compétition exercée par le maigre est probablement à l'origine des faibles abondances du bar franc et de l'absence du bar moucheté durant cette période estivale. Cette pression de compétition pourrait également expliquer l'absence de la raie bouclée.

A cette période, le régime alimentaire de l'anguille (« **prédatrice d'isopodes** »), décrite comme un prédateur épibenthique opportuniste, semble refléter un pic d'abondance de l'isopode *S. laticauda*, localisé dans la zone médiane. Cet isopode, originaire des Etats-Unis, n'a été signalé et déterminé que très récemment dans l'estuaire de la Gironde (Mees & Fockedey, 1993; Poore, 1996). Cette espèce aurait pu être confondue avec *Idotea emarginata* identifiée par Sorbe en 1981 (Sorbe, Comm. Pers.). Aucune étude portant sur sa biologie et son écologie n'a été réalisée jusqu'à présent. De récentes observations laissent penser que cette espèce est parfois très abondante dans l'estuaire de la Gironde.

Enfin, en juillet, les poissons benthiques comme le flet et la sole commune, s'alimentent principalement d'annélides polychètes *Nereis succinea*. La présence des polychètes errants, très marquée dans cette portion médiane de l'estuaire, peut expliquer la localisation préférentielle de ces poissons à cet endroit (Brosse, 2003).

6.4.3 Composition des guildes trophiques en septembre

En septembre, les poissons pélagiques « **prédateurs de métazooplancton** », qui dominaient en juillet, ne sont plus représentés que par deux espèces (anchois et sprat), le gobie buhotte ayant changé de guildes et devenant un « **prédateur de mysidacés** ». Le gobie tacheté disparaît de nos zones d'échantillonnage à cette période. D'après David (2006), les abondances du méroplancton et de l'holoplancton, bien représentés dans le système estuarien, ont fortement chuté à cette période de l'année et les copépodes, principalement représentés par *Acartia bifilosa*, sont deux fois moins abondants qu'en juillet. La disparition du gobie tacheté peut donc être attribuée à la baisse de l'abondance du zooplancton et/ou à un comportement d'évitement de compétition. Comme nous l'avons vu dans le Chapitre 4, ce poisson est en effet connu pour réaliser des migrations vers les zones intertidales pour éviter la compétition et la

prédation, notamment en septembre (Gibson, 1993; Hampel & Cattrijsse, 2004). Malgré la chute d'abondance du zooplancton (copépodes, métazooplancton divers), le sprat axe encore exclusivement son alimentation sur ces items qu'ils consomment encore en grande quantité. Il paraît plus spécialisé que l'anchois, ce dernier semblant pouvoir s'adapter à cette baisse d'abondance zooplanctonique en élargissant son spectre trophique et en consommant très fréquemment et très abondamment des mysidacés. C'est en effet à cette période de l'année que le deuxième pic d'abondance est observé pour les mysidacés *N. integer* (en amont) et *M. slabberi* (zone médiane et aval), espèces de mysidacés les mieux représentées dans l'estuaire de la Gironde. Cette abondance de mysidacés à cette période explique probablement la formation de la guildes des « **prédateurs de mysidacés** », représentés par le merlan et le gobie buhotte.

En septembre, les « **prédateurs de crustacés et de poissons** » dominent le peuplement de poissons girondin. Les quatre espèces constituant cette guildes (bars franc et moucheté, alose feinte et maigre) peuvent potentiellement entrer en compétition. Le maigre domine largement le peuplement ichthyologique en terme d'abondance. Comme en juillet, ce prédateur semble exercer une forte pression de compétition, limitant l'abondance des autres représentants de cette guildes et obligeant le merlan, décrit comme un mangeur de crustacés au même titre que les bars et le maigre (Cf. Chapitre 4), à changer de stratégie alimentaire, en s'alimentant presque exclusivement de mysidacés. Cette hypothèse de pression de compétition entre le maigre et le merlan est appuyée par des éléments bibliographiques relatant une forte disponibilité des crevettes dans ce système pour cette période de l'année. Ce groupe de poissons développe également une pression de prédation sur le groupe des « **prédateurs de zooplancton** » et sur le gobie buhotte.

Par rapport à l'été, la guildes des « **prédateurs d'annélides polychètes** » reste inchangée. Représentée par la sole commune et le flet, elle est localisée dans la zone médiane de l'estuaire.

6.4.4 Composition des guildes trophiques en novembre

En novembre, le sprat, appartenant à la guildes des « **prédateurs de métazooplancton** » disparaît de nos échantillons. Il est remplacé par le gobie tacheté. Comme l'anchois, le gobie tacheté consomme alors une grande proportion de copépodes et élargit son

spectre trophique en consommant des mysidacés. A cette époque, le départ du sprat semble résulter de la diminution du métazooplancton (David, 2006) adjointe à une pression de compétition engendrée par l'anchois et le gobie tacheté, et à une pression de prédation, exercée par les « **prédateurs de crevettes et de poissons** » (groupe très représenté à cette période de l'année).

Le bar moucheté, appartenant à la guildes des « **prédateurs d'invertébrés et de poissons** » en septembre, semble adopter un comportement d'évitement de compétition avec le maigre, le bar franc et l'aloise feinte, en changeant de guildes trophique. Ce poisson vient alors gonfler la guildes des « **prédateurs de mysidacés** », rejoignant le gobie buhotte et le merlan. *M. slabberi*, seul mysidacé encore relativement bien représenté au mois de novembre (David, 2006), soutient par sa présence ces prédateurs. Il est intéressant de noter qu'au sein de cette guildes, le merlan et le bar moucheté exercent une pression de prédation sur le gobie buhotte.

La guildes des « **prédateurs d'invertébrés et de poissons** » se réduit à trois espèces qui consomment principalement des crevettes (*P. longirostris*) et qui exercent encore une pression de prédation sur le groupe des « **prédateurs de copépodes** » et sur le gobie buhotte qui appartient à la guildes des « **prédateurs de mysidacés** ». La réduction du nombre d'espèces de cette guildes provient peut-être de la diminution d'abondance des isopodes qui ne constituent plus qu'une catégorie de proies secondaires pour certaines espèces. L'anguille et la raie bouclée, qui révèlent habituellement les groupes de crustacés épibenthiques les plus abondants dans le milieu, remplacent, elles aussi, les isopodes par les crevettes.

La guildes des « **prédateurs de polychètes** » reste bien présente et a la même composition spécifique.

6.4.5 Composition des guildes trophiques en février

En février, le sprat, l'anchois, la raie bouclée et le maigre sont absents du système girondin en raison des conditions environnementales (cf. Chapitre 4).

Les guildes des « **prédateurs de copépodes** » et des « **prédateurs d'amphipodes** » sont les groupes les plus diversifiés en nombre. L'aloise feinte et le gobie buhotte appartiennent alors à la guildes des « **prédateurs de copépodes** ». La consommation alimentaire de ces

espèces s'explique par de très fortes abondances du copépode d'*E. affinis* trouvées en février 2004 (David, Comm. Pers.) et de très faibles abondances de mysidacés. Par ailleurs, les aloses feintes présentes en février 2004 avaient des tailles inférieures à celles échantillonnées en septembre et novembre 2003. Ceci explique cette différence de comportement trophique (cf. Chapitre 4).

En février, la guildes des « **prédateurs d'invertébrés** » axe principalement son choix alimentaire sur les amphipodes du genre *Gammarus*. Dans l'estuaire de la Gironde, le genre *Gammarus* occupe une place prépondérante au sein du groupe zoologique des amphipodes. Ils sont présents en pleine eau, sur toute la longueur de l'estuaire. D'après Sorbe (Sorbe, 1979), leur abondance augmente progressivement en février pour atteindre un maximum en avril, juin. En février 2004, leur abondance semble suffisante pour soutenir la majorité du peuplement de poissons de l'estuaire de la Gironde. Le merlan et le bar moucheté présentent alors le même comportement alimentaire que le bar franc. L'absence du maigre, poisson responsable d'une forte pression de compétition, explique partiellement ce changement de guildes et la présence plus grande des bars (franc et moucheté). Toutefois, en regardant les occurrences des bars francs et mouchetés, une ségrégation spatiale de ces deux espèces est observée, reflétant un nombre d'espèces de proies disponibles pour ces prédateurs limité à cette période de l'année, les obligeant à adopter un comportement d'évitement de compétition.

En février, la sole commune, uniquement pêchée dans la zone aval, est à ce moment la seule représentante de la guildes des « **prédateurs de polychètes** ». Elle diversifie son spectre trophique en consommant très fréquemment des isopodes. Cette adaptation alimentaire reflète peut-être une baisse d'abondance des annélides polychètes dans le milieu à la fin de l'hiver, ce qui pourrait également expliquer la disparition du flet dans l'estuaire.

6.4.6 Composition des guildes trophiques en avril

En avril, la guildes des « **prédateurs de copépodes** » n'est plus représentée que par le gobie tacheté. En effet, l'alose feinte, en regard à son cycle biologique, est normalement absente du système (Cf. Chapitre 4). Par contre, le gobie buhotte change de guildes, rejoignant la guildes des « **prédateurs d'amphipodes** ». Notre analyse bibliographique montre que le copépode *E. affinis* est encore très abondant à cette période de l'année (David, 2006). Le comportement alimentaire du gobie buhotte durant ce mois serait plus à mettre en parallèle

avec un effet taille (aucun individu de taille inférieure à 40 mm n'a été échantillonné) qu'à un changement d'alimentation lié à un comportement d'évitement de compétition.

En avril, la majeure partie de la consommation alimentaire des poissons de l'estuaire est supportée par des invertébrés non planctoniques et notamment par les amphipodes du genre *Gammarus*, très abondants à cette période de l'année dans l'estuaire de la Gironde (Sorbe, 1979). Les trois espèces composant la guildes des « **prédateurs d'amphipodes** » et entrant en compétition en février (bar franc, bar moucheté et merlan) se dispatchent en avril dans trois guildes différentes. Ainsi, le bar franc reste dans la guildes des « **prédateurs d'amphipodes** » avec l'anguille ; le bar moucheté passe dans celle des « **prédateurs de mysidacés et d'amphipodes** » avec le gobie buhotte et le maigre ; enfin le merlan diversifie son alimentation, et rejoint la guildes des « **prédateurs d'invertébrés** » avec la raie bouclée. Ces différents comportements alimentaires permettent à ces diverses espèces de coexister. Associés aux amphipodes, les mysidacés, les crevettes et les isopodes vont alors représenter des types de proies très importants. Cette période printanière pourrait correspondre à une augmentation de l'abondance de ces catégories de proies. Ceci est confirmé par des données bibliographiques pour les mysidacés, essentiellement représentées à ce moment là par *N. integer* (David, 2006) et pour les crevettes, représentées par la crevette blanche *P. longirostris* (Girardin *et al.*, 2005).

Les retours du maigre et de la raie bouclée à cette période de l'année dans l'estuaire aval sont, nous semble-t-il, liés à l'augmentation de la salinité (Cf. Chapitre 3).

Signalons également qu'en avril, les isopodes et annélides polychètes ne représentent plus que des proies secondaires pour la sole commune. L'absence de guildes trophiques basées sur ces deux compartiments montre une faible abondance d'annélides polychètes errants dans le système et explique une nouvelle fois l'absence du flet.

6.4.7 Evolution des guildes trophiques de poissons en fonction des saisons

L'analyse des guildes trophiques reflète une dynamique saisonnière des peuplements ichtyologiques très forte.

- ✓ En été, le réseau trophique, composé de cinq guildes, est dominé par des poissons zooplanctoniques, ce qui coïncide avec la période d'abondance maximale des

communautés zooplanctoniques, dans les estomacs des prédateurs comme dans le milieu.

- ✓ Le peuplement ichtyologique automnal (septembre, novembre), qualifié comme le plus complet (= le plus riche ; Lobry, 2004) est caractérisé par six guildes trophiques. Il reflète la présence d'une grande diversité des communautés de proies (planctoniques, épibenthiques, hyperbenthiques et benthiques) déterminant un fort couplage entre le benthos et le pelagos à cette période de l'année.
- ✓ En hiver, le peuplement de poissons est paucispécifique et le nombre de guildes trophiques minimal (quatre guildes). Ces assemblages ne sont soutenus que par un petit nombre de proies essentiellement zooplanctoniques et hyperbenthiques. La capacité trophique et ainsi la capacité d'accueil de l'estuaire semble limitée à cette période de l'année. De plus, la dominance hivernale d'assemblages benthiques qui avait été mise en évidence dans les travaux de Lobry (2004) n'est pas confirmée dans cette étude. Ceci peut s'expliquer par une abondance exceptionnelle du copépode *E. affinis* en hiver 2003-2004 et de faibles abondances de proies benthiques (annélides polychètes et amphipodes fouisseurs) et épibenthiques (crabes), en liaison avec les conditions environnementales exceptionnelles, modifiant ainsi momentanément la structure du réseau trophique.
- ✓ Au printemps, une diversification de la structure trophique est observée avec un plus grand nombre de guildes (six guildes), dominées par celles des « **prédateurs d'invertébrés épibenthiques et hyperbenthiques** ». Ces proies jouent un rôle central en supportant les populations de poissons estuariennes et en formant dans le réseau trophique général le lien principal entre les détritiques et les poissons qui nous intéressent ici. Elles mettent aussi en évidence, comme à l'automne, un fort couplage benthos/pelagos.

Comme nous l'avons souligné, la variabilité saisonnière des assemblages ichtyologiques de l'estuaire de la Gironde semble être conditionnée par la dynamique saisonnière des communautés de proies (planctoniques, hyperbenthiques, épibenthiques et benthiques). Cette dynamique serait peut-être également à l'origine de variabilités inter-annuelles au niveau des assemblages. Un constat similaire a été fait dans d'autres systèmes estuariens (Baldo & Drake, 2002 ; Hajisamae *et al.*, 2003 ; Maes *et al.*, 2003).

Ces dernières observations suggèrent un contrôle du réseau trophique plutôt de type « bottom-up ».

D'après certains auteurs, la plupart des poissons en milieu estuarien sont soit des consommateurs généralistes soit opportunistes (Elliott & Hemingway, 2002; Hostens & Mees, 1999; Little *et al.*, 1998). Notre travail montre des comportements très différents de ces résultats.

En effet, même si certains poissons semblent partager des ressources communes et présenter une certaine flexibilité alimentaire en exploitant les proies les plus abondantes, ces espèces montrent une gamme étroite dans l'adaptation de leurs habitudes alimentaires, axant préférentiellement leur alimentation sur un nombre limité de catégories de proies.

Au-delà de la compréhension de la dynamique trophique, l'analyse de la variabilité temporelle des guildes trophiques fait ressortir plusieurs éléments en terme de fonctionnement :

- ✓ Le maigre, « **prédateur de mysidacés, crustacés et poissons** », semble responsable d'une forte pression de compétition, induisant à certains moments un comportement d'évitement, entraînant une diminution d'abondance voire la disparition d'espèces tels que les bars et la raie bouclée. Cette observation suggère typiquement une régulation « top-down » du réseau trophique, s'opposant à l'effet « bottom-up » mis en évidence précédemment. Seule une étude dynamique des flux de matières, utilisant des données de biomasses liant les différents maillons du réseau, pourrait permettre de le confirmer. L'apparition du maigre dans l'estuaire de la Gironde est estimée à la fin des années 70 (CTGREF, 1979) et son abondance ne cesse de croître. Ce phénomène a été attribué au réchauffement climatique global (cf. Chapitre 3). Les conditions environnementales, particulièrement sèches et chaudes, qui ont régné durant la durée de notre échantillonnage ont sûrement amplifié cette tendance. Dans un contexte de réchauffement global du climat, on peut s'interroger sur l'impact de cette espèce sur le fonctionnement à long terme de l'écosystème estuarien, sachant que les interactions de compétition trophique sont considérées comme un facteur important de la structuration des communautés de poissons (Costa & Elliott, 1991).

- ✓ Les très faibles abondances du flet, « **mangeur de polychètes** », en février et avril (période pendant laquelle il devrait, d'après sa biologie, être particulièrement abondant ; cf. Chapitre 3), ne semblent pas s'expliquer par les conditions environnementales (Cf. Chapitres 3 et 4). Une baisse de l'abondance de la ressource trophique qu'ils exploitent, essentiellement représentée par les annélides polychètes, apparaît comme une des hypothèses les plus probables pour expliquer ce phénomène.

- ✓ Pour l'alose feinte, les très faibles abondances des stades issus du recrutement semblent uniquement s'expliquer par les conditions environnementales, particulièrement en 2003. En effet, les alosons, strictement zooplanctonophages, auraient dû être les stades d'aloses les plus abondants, surtout présents pendant la période estivale. Or, la ressource trophique n'apparaît pas limitante pour cette espèce. Par contre, l'entrée des sub-adultes dans l'estuaire de la Gironde, notamment en hiver, semble étroitement lié au pic d'abondance du copépode *E. affinis*.

- ✓ Dans l'estuaire de la Gironde et en particulier dans les zones amont du système, les grands prédateurs (bars, maigres, merlans) sont majoritairement représentés par des stades juvéniles. Seule une tendance piscivore se dessine ponctuellement (période automnale). Pour beaucoup de poissons carnivores, la vision est le sens le plus important pour détecter les proies et la clarté de l'eau est un des facteurs affectant leur occurrence (Baldo & Drake, 2002). Dans les estuaires clairs, les piscivores forment un groupe majeur puisqu'ils peuvent chasser leurs proies à vue (Blaber *et al.*, 2000). La forte turbidité régnant dans l'estuaire de la Gironde semble limiter l'entrée de tel prédateur. Ceci confirme le rôle de « refuge » pour les juvéniles, et ainsi de nourricerie, attribué aux milieux estuariens (ex. Elliott & Taylor, 1989).

6.5 Proposition de nouvelles guildes trophiques

Notre étude de l'écologie alimentaire des poissons (approche monospécifique) a permis, dans un premier temps, l'attribution à chaque espèce d'une guilde trophique très générale, définie d'après la terminologie utilisée par Elliott & Dewailly (1995). Ce travail a apporté des corrections à celui réalisé précédemment par Lobry (2004), ce dernier s'étant essentiellement basé sur une analyse bibliographique orientée sur ce sujet. Ainsi, le mullet, l'anchois, le gobie buhotte, le merlan, le maigre, le bar franc, l'anguille et le flet ont changé de guildes suite à notre travail. Les espèces étudiées ici se regroupent alors en cinq guildes (Tableau 28). Parmi elles, les carnivores (CS) dominent.

L'analyse de la variabilité de la structure trophique, appréhendée précédemment dans sa dimension temporelle, apparaît comme une étape indispensable à la compréhension du fonctionnement trophique d'un écosystème estuarien. Or, les guildes trophiques définies par

Elliott & Dewailly (1995) apparaissent trop imprécises pour traiter cette variabilité. Elles sont toujours utilisées en association avec d'autres guildes, basées sur différents critères écologiques (la position dans la colonne d'eau, l'écologie, la préférence concernant le substrat, le type de reproduction). Cette démarche permet de caractériser statiquement l'utilisation des estuaires par l'ichtyofaune, pouvant permettre de comparer ces milieux sur la base de leur peuplement ichtyologique (ex. Elliott & Dewailly, 1995; Lobry *et al.*, 2003b; Thiel *et al.*, 2003).

Les autres travaux, qui s'attachent à décrire la structure trophique générale d'un écosystème, font référence soit à un moment donné, donnant une image ponctuelle du fonctionnement (ex. Garrison & Link, 2000a), soit en moyennant l'ensemble des données, gommant ainsi l'importance ponctuelle de certaines catégories de proies (ex. Hajisamae *et al.*, 2003). Le principal avantage des guildes que nous proposons ici réside donc dans la prise en compte de la variabilité temporelle. Dans ces conditions, il apparaît difficile de comparer précisément les structures trophiques que nous proposons avec celles identifiées dans d'autres études plus générales, sans références à la saisonnalité.

La construction des guildes trophiques temporelles, réalisée *via* notre approche multispécifique, ainsi que le calcul des effectifs moyens de chaque catégorie de proies animales révèlent l'importance de sept catégories de proies dans ce système estuarien : le **compartiment détritique** (D), les **micro-algues** (P), le **zooplancton** (Z), les **mysidacés** (M), les **grands crustacés** (C), les **annélides polychètes** (AP) et les **poissons** (F). Les guildes « générales » que nous proposons ont été construites en combinant la prédominance temporelle à la fois en terme d'occurrence et en terme d'abondance de ces catégories de proies dans les contenus stomacaux des poissons (Tableau 28).

Neuf guildes ont été identifiées, contre cinq estimées d'après les définitions d'Elliott & Dewailly (1995), à savoir la guilde des :

- « prédateurs de détritus et de micro-algues »,
- « prédateurs de zooplancton »,
- « prédateurs de zooplancton et de mysidacés »,
- « prédateurs de zooplancton, grands crustacés et poissons »,
- « prédateurs de mysidacés, grands crustacés et poissons »,
- « prédateurs de grands crustacés et de poissons »,
- « prédateurs de grands crustacés »,
- « prédateurs d'annélides polychètes »,
- « prédateurs d'annélides polychètes et de grands crustacés ».

Ces guildes très précises soulignent la dominance des prédateurs « pélagiques » zooplanctoniques (Z - ZM) et des grands prédateurs « démersaux » (MCF - CF). Le compartiment « grands crustacés » (C), englobant l'hyperbenthos et l'épibenthos, est le plus consommé.

La précision de ces guildes trophiques permet d'accéder aux exigences nutritives (types de proies consommées) et ainsi à des niveaux trophiques plus fins dans les milieux estuariens et pourquoi pas dans les systèmes d'interface.

Tableau 28. Récapitulatif des guildes définies par Lobry (2004) et estimées dans l'approche monospécifique, d'après les définitions de (Elliott & Dewailly, 1995). En gras, guildes qui ont été corrigées ou définies par notre travail. Pour la définition des abréviations, voir Tableau 24, p. En rouge, guildes proposées *via* l'approche multispécifique. Mangeurs de - **D** : détritrus - **P** : producteurs primaires - **Z** : zooplancton, **M** : mysidacés - **C** : grands crustacés - **F** : poissons - **AP** : annélides polychètes.

	Guilde définie par Lobry (2004)	Guilde estimée dans le Chapitre 4 d'après (Elliott & Dewailly, 1995)	Guilde proposée Prédateurs de...
Mulet	HC	OV	DP
Sprat	PS	PS	Z
Anchois	PS	CS	ZM
Gobie tacheté	-	PS	Z
Gobie buhotte	IS	CS	ZM
Alose feinte	CS	CS	ZCF
Merlan	IF	CS	MCF
Maigre	IF	CS	MCF
Bar moucheté	IF	IF	MCF
Bar franc	IF	CS	CF
Anguille	CS	IF	CF
Raie bouclée	IS	IS	C
Flet	IF	IS	AP
Sole	IS	IS	APC

6.6 Discussion et conclusion

La composition des espèces de poissons, pouvant différer considérablement entre les estuaires (Thiel *et al.*, 2003), est sous la dépendance des facteurs physico-chimiques (température, salinité, oxygène dissous, turbidité) et des activités anthropiques (pollutions, barrages...). Il est donc impossible d'associer la présence et la proportion d'une espèce de poisson dans un estuaire donné à ses caractéristiques environnementales (Costa *et al.*, 2002;

Thiel *et al.*, 2003). Cependant, la ressource trophique et sa détection par les prédateurs sont des conditions essentielles à la diversité et à l'abondance des milieux estuariens.

Même si les guildes trophiques que nous proposons peuvent paraître très détaillées, elles ont le mérite de permettre l'accès à la connaissance du fonctionnement trophique global de l'écosystème en : - identifiant les compartiments de proies-clés, nécessaires à la présence des poissons dans le système (connaissance indispensable pour la construction d'un modèle trophique expliquant et prédisant les variations d'abondances du système), - identifiant les niveaux trophiques (connaissances indispensables pour comprendre les phénomènes de bioamplification des polluants métalliques et organiques à travers les réseaux trophiques).

Ainsi, ces guildes trophiques mettent en évidence le rôle central des grands crustacés hyperbenthiques et épibenthiques (crevettes, isopodes et amphipodes), mais également du zooplancton (copépodes) et des mysidacés qui supportent la majorité des fractions de populations de poissons présentes dans l'estuaire de la Gironde. Nonobstant la séparation géographique, cette même base trophique est retrouvée dans les autres grands estuaires Nord-Est européens étudiés (Baldo & Drake, 2002; Costa & Elliott, 1991; Elliott & Hemingway, 2002; Henderson *et al.*, 1992; Mees *et al.*, 1995). Notons que les travaux de Baldo & Drake (2002) et de Maes *et al.* (2003) semblent surestimer l'importance des copépodes et mysidacés par rapport aux grands crustacés en raison des petites tailles des poissons échantillonnés.

Ces proies-clés pour le peuplement ichthyologique indiquent de plus l'importance des détritux à la base des chaînes alimentaires, auxquelles appartiennent la majorité des communautés de poissons estuariennes (de Sylva, 1975).

La différence majeure entre la structure trophique des écosystèmes estuariens et celle des écosystèmes côtiers-marins réside dans l'existence, dans ces derniers, de la guildes des « **piscivores stricts** » (Garrison & Link, 2000a, b; Wennhage & Pihl, 2002). Même si une tendance piscivore se dessine en automne dans l'estuaire de la Gironde pour certaines espèces (maigre, merlan, bar moucheté et bar franc), cette guildes n'y a pas été identifiée. La pression de prédation reste donc relativement faible et ponctuelle (période automnale), confirmant le rôle de protection, pour les espèces marines, attribué au milieu estuarien. Notons que certaines études montrent un changement de structure et de fonctionnement dans les milieux marins en liaison avec la pêche (ex. Garrison & Link, 2000b ; Jackson *et al.*, 2001) : les espèces dominantes deviennent plus petites et s'alimentent de niveaux trophiques plus bas, se rapprochant ainsi d'une structure trophique de type estuarienne.

La comparaison des travaux portant sur les structures trophiques des écosystèmes estuariens, marins et fluviaux, fait ressortir une plus grande amplitude de la variabilité saisonnière dans les milieux estuariens. Les études portant sur les réseaux trophiques marins et fluviaux mettent en évidence une forte variabilité structurelle dans l'espace (Little *et al.*, 1998; Wennhage & Pihl, 2002), sachant que dans les systèmes marins, ce sont les facteurs trophiques qui structurent les peuplements (les prédateurs suivent les déplacements de leurs proies) et en milieu fluvial, ce sont, avant tout, les facteurs environnementaux qui sont responsables de cette structuration (Poff & Allan, 1995; Vannote *et al.*, 1980).

L'utilisation des guildes trophiques apparaît comme un outil permettant d'appréhender la compréhension de la structure et du fonctionnement des réseaux trophiques ichthyologiques estuariens.

L'analyse saisonnière montre que la disponibilité des proies semble être un facteur décisif dans la détermination de la structure des guildes trophiques des poissons étudiés. De plus, la coïncidence saisonnière du maximum d'espèces de poissons et de proies-clés suggère que l'abondance de la ressource trophique puisse être un facteur primordial, influençant la fonction de nourricerie et d'alimentation de l'estuaire de la Gironde.

L'identification des guildes trophiques constitue une première étape pour caractériser la dynamique trophique et émettre des hypothèses de fonctionnement. Cette démarche laisse entrevoir de nombreuses perspectives :

- ✓ Comme nous l'avons vu, l'étude de la variabilité permet d'accéder à la dynamique des systèmes. Le nombre limité d'échantillons pour certaines espèces n'a pas permis d'appréhender la variabilité spatiale et d'ordre ontogénique. Quelques études ont pourtant montré l'importance de ces changements en terme d'implications aussi bien sur les dynamiques trophiques que sur la gestion des pêcheries (Garrison & Link, 2000a; Ross, 1986). Il serait donc intéressant d'approfondir ces aspects dans des travaux futurs.
- ✓ Afin d'accéder à une meilleure compréhension du fonctionnement ichthyofaunistique de l'écosystème estuarien girondin, il apparaît indispensable d'affiner les connaissances sur les compartiments ichthyoplanctoniques et sur les compartiments clés « amphipodes », « isopodes » et « annélides polychètes ». Par ailleurs, il serait pertinent d'intégrer d'autres espèces de poissons tels que les syngnathes, les épinoches etc., pouvant jouer

un rôle important dans les réseaux trophiques et aussi de couvrir les manques de notre échantillonnage en zone aval et en grands prédateurs.

- ✓ De part la localisation subtidale et médiane des zones de pêche, cette étude nous donne une vision non exhaustive de l'écosystème. Il serait intéressant de comparer ce fonctionnement trophique avec celui des zones latérales, ayant un rôle de nourricerie important (Elie & Marchand, 1983), et avec celui des zones adjacentes, pouvant expliquer la pénétration d'une espèce dans le milieu estuarien (Prista *et al.*, 2003; Whitfield, 1983).
- ✓ Les conditions climatiques ayant régné en 2003 et 2004 sont qualifiées d'exceptionnelles. Dans un contexte de changement global, il apparaît de plus en plus que la connaissance des systèmes biologiques nécessite d'étudier la variabilité du fonctionnement biologique sur du long terme. Un suivi des cortèges de poissons s'avère indispensable.
- ✓ Dans l'optique d'une politique commune à l'échelle européenne pour la gestion des milieux naturels, une approche comparative des différents estuaires, en utilisant la même démarche et le même niveau de précision, serait intéressante à mener.
- ✓ Ce travail apporte des connaissances nouvelles pour affiner le paramétrage du modèle trophique ECOPATH, développé par Lobry (2004) et pour réaliser un modèle du réseau trophique « saisonnier » de l'estuaire de la Gironde permettant d'accéder au fonctionnement trophique en terme de flux d'énergie.

CHAPITRE 7

CONCLUSION GENERALE

Chapitre 7 - Conclusion générale

7.1 Contexte de l'étude

Les estuaires, zones de transition entre les eaux continentales et les eaux marines, sont des écosystèmes particuliers de par la forte variabilité de leurs paramètres physiques, chimiques et biologiques (Mc Lusky, 1981). Toutefois, ces milieux complexes et fluctuants figurent parmi les écosystèmes les plus productifs et abritent une faune d'intérêt halieutique majeur pour les pêcheries continentales et littorales (Auger & Verrel, 1997; Castelnaud, 1994; Costa *et al.*, 2002; Nikolsky, 1963). Cependant, exutoire des bassins versants et voie de pénétration des terres, les estuaires sont le siège de nombreuses et fortes pressions anthropiques qui menacent l'intégrité du fonctionnement de ce système (Elie *et al.*, 1990).

Les estuaires sont donc des zones d'interface où les conflits d'intérêts potentiels entre les utilisateurs sont multiples et où les relations entre les pressions anthropiques et systèmes biologiques sont exacerbées, agissant sur la répartition et la dynamique des assemblages qui les subissent (Pasquaud *et al.*, in press). La relation structure/fonction sous contraintes environnementales et anthropiques est actuellement au cœur de la recherche en écologie aquatique aux niveaux national (ex. PNEC) et international (ex. DCE). L'ensemble des programmes scientifiques souligne la nécessité d'une meilleure connaissance de la structure et du fonctionnement des écosystèmes estuariens dans la perspective d'un maintien des fonctions importantes jouées par ces milieux d'interface.

Compte-tenu de sa position relativement élevée dans les réseaux trophiques, l'ichtyofaune peut refléter les altérations d'origine naturelle ou anthropique de l'environnement. Par ailleurs, les estuaires remplissent pour cette ichthyofaune, un certain nombre de fonctions vitales pour le bon déroulement de leurs cycles biologiques (zone de nourricerie et/ou de croissance et/ou de préparation physiologique pour les migrations). La composante ichthyofaunistique s'avère donc importante dans le fonctionnement de l'écosystème estuarien et a été utilisée comme clé d'entrée dans ce travail sur l'analyse et la compréhension des relations trophiques entre ce compartiment biologique et les autres.

Les peuplements estuariens sont structurés par l'environnement physico-chimique et biologique. Jusqu'à présent, les nombreux travaux, dont celui de Lobry (2004) sur l'estuaire de

la Gironde, n'ont pas permis d'évaluer les parts respectives des facteurs environnementaux et trophiques, dans la structuration et la dynamique de la composante ichthyofaunistique de l'écosystème estuarien. Ils ont tout de même souligné la pertinence d'une approche trophique pour apporter des éléments de réponse aux fonctionnalités et exigences de ces systèmes et à la mise en évidence d'anomalies de fonctionnement. Cette approche trophique a été appliquée dans le cadre de ce travail à l'estuaire de la Gironde.

Nous avons visé par ce travail de thèse, à déterminer **comment et dans quelle mesure les relations trophiques concernant les poissons structuraient les peuplements ichthyologiques en milieu estuarien.**

Les principaux objectifs de notre étude consistaient à : - caractériser les relations trophiques concernant les principales espèces de poisson dans l'estuaire de la Gironde et identifier leurs variabilités (espace, temps et taille des individus), - développer une approche multispécifique afin d'identifier une ou des structure(s) trophique(s), caractériser les espèces (prédateurs et/ou proies) clés, émettre des hypothèses de fonctionnement, mieux définir les guildes trophiques et en proposer de nouvelles, capables de décrire le fonctionnement trophique en milieu estuarien.

7.2 Principaux résultats acquis

7.2.1 Apports d'écologie générale

L'étude des relations trophiques concernant les peuplements de poissons dans l'estuaire de la Gironde nécessite soit de prendre en compte toutes les espèces utilisant à un moment de leur cycle biologique le système estuarien, soit d'identifier au préalable les espèces de poissons que nous considérons comme « représentatives » de ce milieu. Cette seconde solution nous a paru plus judicieuse.

Sur la base des connaissances disponibles concernant la composition ichthyofaunistique dans l'estuaire de la Gironde entre 1979 et 1999, l'écologie générale des principales espèces et leur distribution spatio-temporelle en milieu estuarien, les résultats de nos travaux ont mis en évidence des éléments nouveaux sur les cortèges ichthyofaunistiques de l'estuaire de la Gironde.

Ainsi, nous avons précisé **l'évolution récente des peuplements ichthyologiques représentatifs dans l'estuaire de la Gironde**. En effet, notre travail confirme la tendance à la disparition de l'éperlan amorcée dans les années 90, une diminution des abondances du flet depuis les années 2000 et une augmentation des abondances du maigre et de l'anchois. Ces changements sont, à notre point de vue, révélateurs d'une **modification de la qualité de l'environnement au sens large, y compris du changement climatique global**. En effet, le principal critère discriminant de la répartition de ces espèces selon la latitude est un critère température. L'estuaire de la Gironde est particulièrement sensible à ce critère en raison de sa position géographique particulière par rapport aux aires de répartition de plusieurs espèces : il représente une limite septentrionale pour certaines (exemple du maigre), une limite méridionale pour d'autres (exemple de l'éperlan). Or, ce réchauffement global conduit à un glissement septentrional des aires de présence des espèces.

Ce réchauffement global joue donc un rôle sur la thermique et par suite sur le débit et sur la salinité. Or ces facteurs abiotiques sont responsables dans une certaine mesure, de la structuration de l'ichtyofaune. Ce travail revient donc sur l'effet structurant dans l'espace et dans le temps de ces paramètres salinité, température et débit sur les types écologiques composant le peuplement ichthyologique du milieu estuarien. Toutefois, à notre avis, la disponibilité des proies à la bonne période s'avère aussi un élément important qui conditionne la présence des espèces dans le milieu.

Ce travail a également permis d'apporter des **précisions sur l'écologie des principales espèces** de l'estuaire de la Gironde, notamment sur le gobie tacheté, le bar moucheté et le maigre, assurant une meilleure compréhension de la place et du rôle de ces espèces dans le fonctionnement global de l'écosystème estuarien. Nous avons en particulier décrit leur distribution spatio-temporelle et redéfini le rôle de l'estuaire, notamment pour certaines espèces migratrices amphihalines (aloses feintes, anguilles, mullet et flet).

Cette démarche nous a permis au final de choisir **14 espèces de poisson** et d'étudier leur **écologie alimentaire**, *via* l'analyse des contenus stomacaux. Notons que parmi ces espèces, les régimes alimentaires **de l'anchois, du bar moucheté et de la raie bouclée** n'avaient jamais été décrits auparavant en milieu estuarien.

7.2.2 Ecologie alimentaire

Le recours à la méthode des contenus stomacaux a l'avantage de donner accès à la composition qualitative et quantitative du régime alimentaire des espèces mais également d'en déterminer leurs variabilités en fonction de la taille des consommateurs, de l'espace et dans le temps.

L'analyse du régime alimentaire en fonction de la taille des individus montre une variabilité alimentaire nette chez deux espèces et une tendance de changement chez de nombreuses espèces, lorsqu'elles passent du stade juvénile au stade subadulte et adulte.

En raison de l'absence ou de faibles abondances de quelques espèces dans certaines zones de l'estuaire, l'analyse de la variabilité alimentaire en fonction de l'espace n'a concerné que neuf espèces sur les quatorze étudiées. Pour deux d'entre elles seulement cette dernière s'avère bien marquée.

Ce travail révèle surtout l'existence d'une forte composante temporelle de la variabilité alimentaire, excepté chez le mulot porc. L'examen des différentes relations trophiques interspécifiques suggère des phénomènes de **compétition entre certaines espèces** et/ou de diminution de nourriture dans le milieu. Cette approche monospécifique met en exergue **l'intérêt d'utiliser une approche multispécifique** pour les confirmer et émettre des hypothèses de fonctionnement des réseaux trophiques estuariens.

Cette première approche portant sur l'étude des relations trophiques concernant les poissons fait ressortir une variabilité des **types de comportement alimentaire entre les différentes espèces étudiées** qui sont en partie liés à leurs **caractéristiques morphologiques** propres.

Enfin, notre travail pointe aussi l'importance des débris végétaux dans les contenus stomacaux de certaines espèces. Cet aliment végétal, en raison de son ingestion probablement involontaire et de la méconnaissance de son rôle énergétique, n'est pas pris en compte dans notre approche multi-spécifique.

7.2.3 Guildes trophiques

Afin de mieux caractériser la structure et le fonctionnement trophiques des peuplements ichthyologiques dans l'estuaire de la Gironde, des guildes trophiques ont été construites à partir des résultats des analyses temporelles.

Cette démarche nous a permis de décrire des structures trophiques temporelles et d'émettre des hypothèses de fonctionnement. Nos analyses expliquent, entre autre, le départ de certaines espèces de poissons du système estuarien par des pressions de compétition interspécifique et/ou par une diminution d'abondance de leurs proies. Notre travail met aussi en évidence la forte pression de compétition exercée par le maigre qui a vraisemblablement contribué aux faibles abondances voire au départ des bars et de la raie bouclée du système estuarien ainsi qu'au changement de comportement alimentaire du merlan, à certaines période de l'année. D'autre part, nous avons relié les départs de l'estuaire du sprat, du gobie tacheté et du flet à une diminution de leurs proies préférentielles.

L'analyse des guildes trophiques reflète une très forte dynamique saisonnière des peuplements de poissons avec des fonctionnements trophiques bien distincts selon les cycles des biocénoses :

- en été, ils sont basés essentiellement sur les compartiments zooplanctoniques.
- en automne, quand la structure ichthyologique est très diversifiée, il y a une extension de ceux-ci aux communautés zooplanctoniques, épibenthiques, hyperbenthiques et benthiques. Ce qui souligne un fort couplage entre le benthos et le pelagos.
- en hiver, le fonctionnement est minimal, basé sur des compartiments zooplanctoniques et hyperbenthiques de capacité et donc de production limitée.
- au printemps, la communauté ichthyologique se diversifie. Son fonctionnement est alors dominé par les communautés de proies épibenthiques et hyperbenthiques qui forment le lien entre les détritiques et les poissons. Ceci engendre, comme à l'automne, une forte dépendance entre les compartiments benthiques et pélagiques du système.

Même si le maigre semble réaliser un contrôle de type « top-down », la variabilité des assemblages de poissons est bien structurée par la dynamique saisonnière des communautés de proies, ce qui suggère une dominance du contrôle du réseau trophique plutôt de type « bottom-up ».

Ainsi, le maintien des peuplements ichtyologiques que nous avons décrit dans l'estuaire de la Gironde est dépendant, diversement selon les saisons, des disponibilités des communautés « zooplanctoniques », « épibenthiques », « hyperbenthiques » et « benthiques », qui peuvent être considérées comme des compartiments clés.

L'ensemble de ce travail nous a permis de proposer les nouvelles guildes trophiques suivantes :

- « prédateurs de détritiques et de micro-algues » : mulot
- « prédateurs de zooplancton » : sprat et gobie tacheté
- « prédateurs de zooplancton et de mysidacés » : anchois
- « prédateurs de zooplancton, grands crustacés et poissons » : alose feinte
- « prédateurs de mysidacés, grands crustacés et poissons » : merlan, maigre, bar moucheté
- « prédateurs de grands crustacés et de poissons » : bar franc
- « prédateurs de grands crustacés » : raie bouclée
- « prédateurs d'annélides polychètes » : flet
- « prédateurs d'annélides polychètes et de grands crustacés » : sole commune

Ces guildes détaillées ont été construites en combinant la prédominance temporelle des types de proies à la fois en terme d'occurrence et en terme d'abondance dans les estomacs des poissons. Elles permettent d'accéder aux exigences nutritives des poissons et ainsi à des niveaux trophiques plus fins.

Ces guildes présentent deux intérêts majeurs : d'une part elles constituent un outil adapté pour accéder à la connaissance du fonctionnement des écosystèmes estuariens en particulier dans leur composante spatio-temporelle et pour en déceler des anomalies, d'autre part, elles sont applicables à l'ichtyofaune des milieux estuariens et plus globalement à celle des milieux d'interface.

Dans l'optique d'une politique de gestion commune des milieux naturels, une approche comparative de l'ichtyofaune des différents estuaires serait intéressante à mener, en appliquant ces guildes trophiques. L'une des applications d'actualité serait bien sûr la Directive Cadre Européenne sur l'eau.

7.2.4 Apport de l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote dans les organismes

L'utilisation de la méthode des contenus stomacaux dans le cadre de notre travail s'est avérée très lourde. Ce travail de thèse était l'occasion de tester une méthode actuellement émergente pour l'étude des réseaux trophiques en milieux aquatiques, l'analyse des isotopes stables de l'azote et du carbone, dans les éléments composant le peuplement ichthyologique et les différentes proies.

Théoriquement, l'analyse des teneurs en $\delta^{15}\text{N}$ des poissons, renseigne sur leurs niveaux trophiques. Dans notre travail, cette analyse révèle avant tout, pour une espèce donnée, une importante variabilité inter-individuelle de ces signaux. Ceci s'explique vraisemblablement par la diversité des tailles des individus analysés et/ou par celle des proies consommées par les prédateurs. Toutefois, une tendance à l'enrichissement isotopique en fonction des niveaux trophiques se dessine. Cependant, la position trophique des différentes espèces de poissons ne correspond pas exactement à leur écologie alimentaire, décrite à partir de l'analyse des contenus stomacaux. Cela montre bien la difficulté de traduire les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des différentes espèces de poissons en niveau trophique, sans connaître au préalable leur écologie alimentaire, ainsi que les teneurs en $\delta^{15}\text{N}$ de leurs proies préférentielles.

L'analyse des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ des poissons consommateurs fournit des informations sur les principales sources de matière organique, à la base des réseaux trophiques qui permettraient de compléter l'écologie des diverses espèces. Ce travail fait ressortir la prédominance en septembre 2004 de la matière organique d'origine marine dans l'écosystème estuarien, s'expliquant par l'hydrodynamisme de l'estuaire et la période d'intégration du signal isotopique (période d'étiage estivale). Toutefois, au même moment, certains poissons présentent des signatures en $\delta^{13}\text{C}$ fluvio-estuariennes. Ceci peut s'expliquer par le déplacement des poissons et/ou la présence de différentes sources de matière organique dans la même zone.

L'analyse des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ des poissons en milieu estuarien ne permet pas d'accéder aux processus d'assimilation en raison d'une forte hétérogénéité du système, mais autorise cependant à séparer les poissons en fonction de l'origine de la matière organique assimilée.

Ce travail démontre également que l'approche multi-isotopique, combinant les données de $\delta^{15}\text{N}$ et de $\delta^{13}\text{C}$ et classiquement utilisée pour décrire les réseaux trophiques dans certains types de milieux marins, dulcicoles, ne permet pas, à elle seule, de déterminer avec exactitude les relations trophiques entre un poisson et ses proies en milieu estuarien. L'analyse des compositions isotopiques des poissons dans ce type de milieu ne peut donc pas remplacer les méthodes classiques d'analyses des contenus stomacaux, connaissance indispensables pour accéder à la compréhension du fonctionnement de cet écosystème particulier.

7.3 Perspectives

Des précisions apportées par la littérature font ressortir des comportements alimentaires différents de ceux trouvés dans cette étude pour l'**ichtyoplancton** et pour les **prédateurs de grande taille**. Il serait donc intéressant d'étudier ces écophases dans de futures études afin d'évaluer leurs impacts sur les maillons inférieurs.

La faible variabilité alimentaire en fonction de l'espace mise en évidence résulte probablement en partie des limites de la zone d'étude choisie (estuaire salé). La **zone la plus aval voire la zone côtière adjacente** et l'**estuaire fluvial** (jusqu'à la limite de la marée dynamique) n'ont pu être échantillonnées en raison des moyens techniques mis à notre disposition. Leur étude apparaît pourtant primordiale pour émettre des **hypothèses plus poussées sur le rôle trophique des estuaires pour l'ensemble des espèces euryhalines, qu'elles soient** d'origine marine ou fluviale, autochtones ou migratrices.

Notre stratégie d'échantillonnage s'est attachée à prendre en compte la variabilité longitudinale, en se localisant tout le long de l'estuaire salé dans la partie principale du système. Toutefois, il serait intéressant d'étudier aussi les fractions du peuplement ichthyologique inféodées aux **zones humides annexes** et aux **vasières latérales** qui constituent des zones d'alimentation pour les espèces de petite taille (gobies, épinoche), pour toutes les classes de taille des espèces amphihalines se sédentarisant dans l'estuaire (flet, mullet, anguille) et pour les jeunes des espèces marines euryhalines (soles, bar franc, bar moucheté) (Elie & Marchand, 1983; Laffaille, 2000). Ces espèces sont soit des espèces fourrages, soit des espèces d'intérêt halieutique majeur et la fonction remplie par ces zones particulières du système pourraient avoir une large répercussion sur les stocks de poissons.

L'écologie alimentaire du syngnathe n'a pu être appréhendée dans le cadre de ce travail. Dans l'estuaire de la Gironde, cette espèce peut être très abondante à certain moment et peut parfois y être présente tout le long de l'année. Même si Boigontier & Mounié (1984) se demandent si ce poisson ne constitue pas une impasse trophique, il serait nécessaire de déterminer son rôle dans les réseaux trophiques estuariens.

Notre travail soulève également la question du rôle énergétique des débris végétaux, très fréquemment consommés à certains moments de l'année par l'alose feinte, le gobie buhotte, la sole commune et le flet et ainsi du rôle de ces espèces dans le recyclage de cette matière.

Par ailleurs, une étude de la dynamique saisonnière des flux de matières, comme celle initiées avec le modèle trophique ECOPATH développé par Lobry (2004), couplé à un module ECOSIM, pourrait permettre de confirmer le type de contrôle exercé sur le réseau trophique (bottom-up ?). Cette démarche doit constituer une de nos priorités dans les recherches futures.

Ce travail de thèse apporte donc de nombreuses connaissances relatives à la structure et au fonctionnement des peuplements de poissons en milieu estuarien. A notre connaissance, c'est le seul en Europe qui l'analyse celui-ci sous son aspect trophique, dans la perspective du maintien des fonctions biologiques jouées dans les zones estuariennes, vis-à-vis des espèces qu'elles accueillent. De façon à avoir une vision encore plus complète du réseau trophique et de ses points clés, ce travail devra être relié avec ceux réalisés sur les maillons trophiques planctoniques et benthiques de ce même estuaire (travaux du Laboratoire d'Océanographie Biologique à Arcachon).

De plus, la mise en place d'un modèle de distribution spatio-temporelle des cortèges ichtyologiques et des proies potentielles, modèle expliquant et prédisant les variations de leurs abondances respectives dans le système, se heurtait, avant ce travail, à des connaissances insuffisantes de l'écologie alimentaire des principales espèces de poissons présentes dans le milieu. Les données d'écologie alimentaire fournies vont permettre d'apporter ces connaissances et donc autoriser la construction de ce modèle.

Enfin, nous pensons que la connaissance des réseaux trophiques apporte des informations indispensables pour mieux comprendre les phénomènes de contamination de la biocénose en général et de la bioamplification des polluants (métaux, polluants organiques) tout au long des chaînes alimentaires. Nous avons pu montrer récemment tout l'intérêt de la connaissance fine des réseaux trophiques pour expliquer les différences de niveau de

contamination (PCB) existantes pour une même espèce, l'anguille européenne, dans deux zones du système estuarien.

Comme nous l'avons vu, nous pensons que notre travail laisse entrevoir de nombreuses perspectives et applications futures...

**REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES
ET ANNEXES**

Références bibliographiques

- Aarnio, K. & Bonsdorff, E. (1993) Seasonal variation in abundance and diet of the sand goby *Pomatoschistus minutus* (Pallas) in a northern baltic archipelago. *Ophelia*, **37**, 19-30.
- Able, K.W. (2005) A re-examination of fish estuarine dependence: Evidence for connectivity between estuarine and ocean habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **64**, 5-17.
- Albertini-Berhaut, J. (1973) Biologie des stades juvéniles de Téléostéens Mugilidae *Mugil auratus* Risso, 1810; *Mugil capito* Cuvier, 1829 et *Mugil saliens* Risso, 1810. I - Régime alimentaire. *Aquaculture*, **2**, 251-266.
- 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, Bordeaux.
- Al-Daham, N.K. & Wahab, N.K. (1991) Age, growth and reproduction of the greenback mullet, *Liza subviridis* (Valenciennes), in an estuary in Southern Iraq. *Journal of Fish Biology*, **38**, 81-88.
- Aldebert, Y. & Tournier, H. (1971) La reproduction de la sardine et de l'anchois dans le golfe du Lion. *Revue des Travaux de l'Institut des Peches Maritimes*, **35**, 57-75.
- Allen, G.P. (1972) Etude des processus sédimentaires dans l'estuaire de la Gironde. Thèse Doctorat, Université de Bordeaux I, Bordeaux.
- Allen, G.P., Bonnefille, R., Courtois, G., & Migniot, C. (1974) Processus de sédimentation des vases dans l'estuaire de la Gironde. *La Houille Blanche*, **1/2**, 129-135.
- Almeida, A.J. (1986) Présence des poissons *Syngnathus rostellus* (Syngnathidae), *Clinitrachus aretatus* (Clinidae) et *Sphoeroides spengleri* (Tetradontidae) sur la côte du Portugal. *Ciencia biologica Ecology and Systematics*, **6**, 1-7.
- Almeida, P.R. (2003) Feeding ecology of *Liza ramada* (Risso, 1810) (Pisces, Mugilidae) in a south-western estuary of Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **57**, 313-323.
- Almeida, P.R., Moreira, F., Costa, J.L., Assis, C.A., & Costa, M.J. (1993) The feeding strategies of *Liza Ramada* (Risso, 1826) in fresh and brackish water in the River Tagus, Portugal. *Journal of Fish Biology*, **42**, 95-107.
- Amara, R. (2003) Seasonal ichthyodiversity and growth patterns of juvenile flatfish on a nursery ground in the Southern Bight of the North Sea (France). *Environmental Biology of Fishes*, **67**, 191-201.
- Amara, R., Laffargue, P., Dewarumez, J.M., Maryniak, C., Lagardere, F., & Luczac, C. (2001) Feeding ecology and growth of 0-group flatfish (sole, dab and plaice) on a nursery ground (Southern Bight of the North Sea). *Journal of Fish Biology*, **58**, 788-803.
- Andersen, B.S., Carli, J.D., Gronkjaer, P., & Stottrup, J.G. (2005) Feeding ecology and growth of age 0 year *Platichthys flesus* (L.) in a vegetated and a bare sand habitat in a nutrient rich fjord. *Journal of Fish Biology*, **66**, 531-552.

- Antholz, B., Meyer-Antholz, W., & Dieter Zander, C. (1991) Feeding activities of two euryhaline small-sized fish in a western Baltic brackish fjord. *Helgoländer Meeresunters*, **45**, 287-300.
- Aprahamian, M.W. (1989) The diet of juvenile and adult twaite shad *Alosa fallax fallax* (Lacépède) from the rivers Severn and Wye (Britain). *Hydrobiologia*, **179**, 173-182.
- Aprahamian, M.W. & Aprahamian, C.D. (1990) Status of the genus *Alosa* in the British isles past and present. *Journal of Fish Biology*, **37**, 257-258.
- Aprahamian, M.W., Bagliniere, J.L., Sabatie, M.R., Alexandrino, P., Thiel, R., & Aprahamian, C.D. (2003). Biology, Status, and Conservation of the anadromous Atlantic Twaite shad *Alosa fallax fallax*. In *Biodiversity, status, and conservation of the world's shads* (eds K.E. Limburg & J.R. Waldman). American Fisheries Society, Symposium 35, Bethesda, Maryland.
- Aprahamian, M.W. & Barr, C.D. (1985) The growth, abundance and diet of 0-group sea bass, *Dicentrarchus labrax*, from the Severn Estuary. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **65**, 169-180.
- Arbault, S. & Lacroix-Boutin, N. (1977) Oeufs et larves de clupéidés et eugraulidés dans le golfe de Gascogne (1969-1973), distribution des frayères, relations entre les facteurs du milieu et la reproduction. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **41**, 227-254.
- Arrhenius, F. (1996) Diet composition and food selectivity of 0-group herring (*Clupea harengus* L) and sprat (*Sprattus sprattus* L) in the northern Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, **53**, 701-712.
- Arrhenius, F. & Hansson, S. (1993) Food consumption of larval, young and adult herring and sprat in the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **96**, 125-137.
- Arruda, L.M., Azevedo, J.N., & Neto, A.I. (1993) Abundance, age-structure and growth, end reproduction of Gobies (Pisces: Gobidae) in the Ria de Aveiro Lagoon (Portugal). *Estuarine and Coastal Marine Science*, **37**, 509-523.
- Assis, C.A., Almeida, P.R., Moreira, F., Costa, J.L., & Costa, M.J. (1992) Diet of the Twaite Shad *Alosa fallax* (Lacepede) (Clupeidae) in the River Tagus Estuary, Portugal. *Journal of Fish Biology*, **41**, 1049-1050.
- Attrill, M.J. & Rundle, S.D. (2002) Ecotone or Ecocline: Ecological Boundaries in Estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **55**, 929-936.
- Auger, C. & Verrel, J.L., eds. (1997) *Les estuaires français : évolution naturelle et artificielle*, pp 366. IFREMER, Paris.
- Bachelet, G., Castel, J., Desprez, M., & Marchand, J. (1997). Biocénose des milieux estuariens. In *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantiques, Manche et Mer du Nord : synthèse, menaces et perspectives* (ed J.C. Dauvin), pp. 130-140. Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie - Service du Patrimoine Naturel / IEGB / MNHN, Paris.
- Baglinière, J.L. & Elie, P. (2000) *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.)*. *Ecobiologie et variabilité des populations.*, Cemagref - INRA edn., Paris.

- Baglinière, J.L., Sabatié, M.R., Rochard, E., Alexandrino, P., & Aprahamian, M.W. (2003). The Allis Shad *Alosa alosa* : Biology, Ecology, Range and Status of Populations. In *Biodiversity, status, and conservation of the world's shads* (eds K.E. Limburg & J.R. Waldman), pp. 85-102. American Fisheries Society, Symposium 35, Bethesda, Maryland.
- 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-Biological Sciences*, **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.
- Baldo, F. & Drake, P. (2002) A multivariate approach to the feeding habits of small fishes in the Guadalquivir Estuary. *Journal of Fish Biology*, **61**, 21-32.
- Barak, N.A.E. & Mason, C.F. (1992) Population density, growth and diet of eels, *Anguilla anguilla* L., in two rivers in eastern England. *Aquaculture and Fisheries Management*, **23**, 59-70.
- 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, Brest.
- Barbault, R. (1992) *Ecologie des peuplements, structure, dynamique et évolution* Masson, Paris.
- Bardonnet, A. & Riera, P. (2005) Feeding of glass eels (*Anguilla anguilla*) in the course of their estuarine migration: new insights from stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **63**, 201-209.
- Barnabé, G. (1976) Contribution à la connaissance de la biologie du loup, *Dicentrarchus labrax* (L.). Thèse de Doctorat, Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier.
- Bax, N.J. (1998) The significance and prediction of predation in marine fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, **55**, 997-1030.
- Béguer, M. (2005) Analyse de l'importance relative du régime thermique et des caractéristiques des bassins versants dans la distribution des assemblages de poissons migrateurs amphihalins de l'Europe de l'Ouest. Master 2, Université de Bordeaux I, Bordeaux.
- Belaud, A., Carette, A., Cassou-Leins, F., & Cassou-Leins, J.J. (2001) Choix des sites de fraie par la grande alose (*Alosa alosa*) en moyenne Garonne (F). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 869-880.
- Berg, J. (1979) Discussion of Methods of Investigating the Food of Fishes, with Reference to a Preliminary Study of the Prey of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). *Marine Biology*, **50**, 263-273.
- Berrebi, P., Rodriguez, P., Tomasini, J.A., Cattaneo-Berrebi, G., & Crivelli, A.J. (2005) Differential distribution of the two cryptic species, *Pomatoschistus microps* and *P. marmoratus*, in the lagoons of Southern France, with an emphasis on the genetic organisation of *P. microps*. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **65**, 708-716.

- Bertin, L. (1951) *Les anguilles. Variation, croissance, euryhalinité, toxicité, hermaphrodisme juvénile et sexualité, migrations, métamorphoses*, Bibliothèque scientifique edn. Payot, Paris.
- Bertin, L. (1958). Appareil digestif. In *Traité de zoologie* (ed M.e. Cie), pp. 1967-1983. Grassé, Paris.
- Bessineton, C., Védieu, C., & Simon, S. (1998). Réseaux trophiques du bar (*Dicentrarchus labrax*) et du flet (*Platichthys flesus*), première approche quantitative. Rapport final programme scientifique Seine aval : thèmes édifices biologiques - exercice 1997, France.
- Birch, L.C. (1957) The meanings of competition. *American Naturalist*, **91**, 5-18.
- Blaber, J.S.M. (1977) The feeding ecology and relative abundance of mullet (Mugilidae) in Natal and Pondoland estuaries. *Biological Journal of the Linnean Society*, **9**, 259-275.
- 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.
- Blaber, S.J.M., Cyrus, D.P., Albaret, J.J., Ching, C.V., Day, J.W., Elliott, M., Fonseca, M.S., Hoss, D.E., Orensanz, J., Potter, I.C., & Silvert, W. (2000) Effects of fishing on the structure and functioning of estuarine and nearshore ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, **57**, 590-602.
- Blaber, S.J.M. & Whitfield, A.K. (1977) The feeding ecology of juvenile mullet (Mugilidae) in South-East Africa estuaries. *Biological Journal of the Linnean Society*, **9**, 277-284.
- Bodenheimer, R.S. (1955) *Precis d'écologie animale* Payot, Paris.
- Bodineau, L., Thoumelin, G., Béghin, V., & Wartel, M. (1998) Particule organique matter composition in the Estuarine Turbidity Maxima (ETM) of the Seine River estuary. *Hydrobiologia*, **373/374**, 281-295.
- 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 doctorat 3ième cycle, ENSAT/CEMAGREF, Bordeaux.
- Bonhomme, F., Naciri, M., Bahri-Sfar, L., & Lemaire, C. (2002) Comparative analysis of genetic structure of two closely related sympatric marine fish species *Dicentrarchus labrax* and *Dicentrarchus punctatus*. *Comptes Rendus Biologies*, **325**, 213-220.
- 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. *Archiv fuer Fischereiwissenschaft*, **38**, 191-202.
- Bouchereau, J.-L. & Guelorget, O. (1998) Comparison of three Gobiidae (Teleostei) life history strategies over their geographical range. *Oceanologica Acta*, **21**, 503-517.
- Bouchereau, J.L., Joyeux, J.C., & Quignard, J.P. (1989a) Structure de la population de *Pomatoschistus microps* (Kroyer 1838) Poissons, Gobiidés, lagune de Mauguio (France). *Vie & Milieu*, **39**, 19-28.

- Bouchereau, J.L., Joyeux, J.C., Tomasini, J.A., & Quignard, J.P. (1989b) Cycle sexuel, fécondités et condition de *Pomatoschistus microps* (Kroyer 1838) (Gobiidés) dans la lagune de Mauguio - France. *Bulletin d'Ecologie*, **20**, 193-202.
- Bouchereau, J.L., Quignard, J.P., Joyeux, J.C., & Tomasini, J.A. (1993) Structure du stocks des géniteurs de la population de *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) (Gobiidae), dans la lagune de Mauguio, France. *Cybiurn*, **17**, 3-15.
- Boudou (2002). Approche intégrée de la contamination des réseaux trophiques dans l'estuaire de la Gironde. In *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* (ed P. Castaing), pp. 162-250.
- Boulineau-Coatanea, F. (1969) Régime alimentaire du bar (*Dicentrarchus labrax*, Serranidae) sur la côte atlantique bretonne. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, **41**, 1106-1122.
- Bowen, S.H. (1996). Quantitative Description of the Diet. In *Fisheries Techniques* (eds B.R. Murphy & D.W. Willis), pp. 513-532. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Braber, L. & de Groot, S.J. (1973) The food of five flatfish species (Pleuronectiformes) in the Southern North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, **6**, 163-172.
- Bregeon, L., Chandor, M., & Njock, J.C. (1978) Etude sommaire de l'ichthyoplancton et des nurseries. Etudes écologiques liées au développement du port du Verdon, Tome IV.
- Bromley, P.J., Watson, T., & Hislop, J.R.G. (1997) Diel feeding patterns and the development of food webs in pelagic 0-group cod (*Gadus morhua* L.), haddock (*Melanogrammus aeglefinus* L.), whiting (*Merlangius merlangus* L.), saithe (*Pollachius virens* L.), and Norway pout (*Trisopterus esmarkii* Nilsson) in the northern North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, **54**, 846-853.
- Brooks, J.L. & Dodson, S.I. (1965) Predation, body size and composition of plankton. *Science*, **150**, 28-35.
- 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, Toulouse.
- 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.
- 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 *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* (ed P. Castaing), pp. 245-250.
- Bulgakova, Y.V. (1993) Daily feeding dynamics of the Black Sea anchovy, *Engraulis encrasicolus*. *Journal of Ichthyology*, **33**, 78-88.
- Burdloff, D. (1997) Potentiel nutritif des particules et implications biologiques en milieu estuarien. Doctorat, Université Bordeaux 1.

- C.N.E.X.O. (1977). Etude écologique du Blayais. Rapport final E.D.F., 495p.
- Cabana, G. & Rasmussen, J.B. (1996) Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **93**, 10844-10847.
- Cabral, H.N. (2000) Comparative feeding ecology of sympatric *Solea solea* and *S. senegalensis*, within the nursery areas of the Tagus estuary, Portugal. *Journal of Fish Biology*, **57**, 1550-1562.
- Cabral, H. (2003) Differences in growth rates of juvenile *Solea solea* and *Solea senegalensis* in the Tagus estuary, Portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **83**, 861-868.
- Cabral, H. & Costa, M.J. (2001) Abundance, feeding ecology and growth of 0-group sea bass, *Dicentrarchus labrax*, within the nursery areas of the Tagus estuary. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **81**, 679-682.
- Cabral, H.N., Costa, M.J., & Salgado, J.P. (2001) Does the Tagus estuary fish community reflect environmental changes? *Climate Research*, **18**, 119-126.
- Cabral, H.N. & Ohmert, B. (2001) Diet of juvenile meagre, *Argyrosomus regius*, within the Tagus estuary. *Cahiers de Biologie Marine*, **42**, 289-293.
- Cailliet, G.M. (1977). Several approaches to the feeding ecology of fishes. In *Fish food habits studies: Proceedings of the 1st Pacific Northwest Technical Workshop* (eds C.A. Simenstad & S.J. Lipovsky), pp. 1-13. Washington Sea Grant publication, Seattle.
- Canuel, E.A., Cloern, J.E., Ringelberg, D.B., Guckert, J.B., & Rau, G.H. (1995) Molecular and isotopic tracers used to examine sources of organic matter and its incorporation into the food webs of San Francisco bay. *Limnology and Oceanography*, **40**, 67-81.
- Capape, C. (1975) Contribution à la biologie des Rajidae des côtes tunisiennes. IV. *Raja clavata* Linné, 1758, régime alimentaire. *Annales de l'Institut Michel Pacha*, **8**, 16-32.
- Capitanio, F.L., Pajaro, M., & Esnal, G.B. (2005) Appendicularians: an important food supply for the Argentine anchovy *Engraulis anchoita* in coastal waters. *Journal of Applied Ichthyology*, **21**, 414-419.
- Cardinale, M., Casini, M., Arrhenius, F., & Hakansson, N. (2003) Diel spatial distribution and feeding activity of herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*) in the Baltic Sea. *Aquatic Living Resources*, **16**, 283-292.
- Carman, K.R. & Fry, B. (2002) Small-sample methods for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis of the diets of marsh meiofaunal species using natural-abundance and tracer-addition isotope techniques. *Marine Ecology Progress Series*, **240**, 85-92.
- Casini, M., Cardinale, M., & Arrhenius, F. (2004) Feeding preferences of herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*) in the southern Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, **61**, 1267-1277.
- Cassou-Leins, F. & Cassou-Leins, J.J. (1981) Recherches sur la biologie et l'halieutique des migrateurs de la Garonne et principalement de l'alose *Alosa alosa* L. Thèse de doctorat de 3ème cycle, Institut National Polytechnique de Toulouse.

- Cassou-Leins, J.J., Cassou-Leins, F., Boisneau, P., & Baglinière, J.L. (2000). La reproduction. In *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.) : Ecobiologie et variabilité des populations*. (eds B. J.L. & P. Elie), pp. 79-92. INRA-CEMAGREF, Paris.
- Castaing, P. & Allen, G.P. (1981) Mechanisms controlling seaward escape of suspended sediment from the Gironde: A macrotidal estuary in France. *Marine Geology*, **40**, 101-118.
- Castaing, P., Jouanneau, J.M., Prieur, D., Rangel-Davalos, C., & Romana, L.A. (1984) Variations spatio-temporelles de la granulométrie des suspensions de l'estuaire de la Gironde. *Journal de Recherche Océanographique*, **9**, 115-119.
- Castel, J. (1981) Aspects de l'étude écologique du plancton de l'estuaire de la Gironde. *Oceanis*, **6**, 535-577.
- 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.
- Castelnaud, G. (1994). La pêche commerciale. In *Livre blanc de l'Estuaire de la Gironde* (eds J.L. Mauvais & J.F. Guillaud), pp. 58-67. IFREMER, Agence de l'eau Adour-Garonne, Bordeaux.
- Castelnaud, G., Guerault, D., Desauvay, 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., & Le Gat, Y. (2001) Analyse de la tendance de l'abondance de l'alose *Alosa alosa* en Gironde à partir de l'estimation d'indicateurs halieutiques sur la période 1977-1998. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 989-1015.
- Cemagref (1982). Etude de surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde 1979-1980. Cemagref Div. ALA, EDF, Bordeaux.
- Chakroun, N. & Ktari, M.H. (1981) Régime alimentaire des Sciaenidae (Poissons Téléostéens) du golfe de Tunis. *Bulletin de l'Institut National Scientifique et Technique d'Océanographie et de Pêche de Salammbô*, **8**, 69-80.
- Chanseau, M., Castelnaud, G., Carry, L., Martin-Vandembulcke, D., & Belaud, A. (2004) Evaluation of the population of *Alosa alosa* of the system Gironde-Garonne-Dordogne during the 1987-2001 period and comparison of different abundance indicators. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 1-19.
- Chanseau, M., Castelnaud, G., Carry, L., Martin-Vandembulcke, D., & Belaud, A. (2005) Essai d'évaluation du stock de géniteurs d'alose *Alosa alosa* du bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne sur la période 1987-2001 et comparaison de différents indicateurs d'abondance. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **374**, 1-19.
- Chao, L.N. (1986). Sciaenidae. In *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean* (eds P.J.P. Whitehead, M.-L. Bauchot, J.-C. Hureau, J. Nielson & E. Tortonese), pp. 865-874. Unesco, Paris.
- Chase, J.M. (2000) Are there real differences among aquatic and terrestrial food webs? *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 408-412.

- Chase, J.M., Abrams, P.A., Grover, J.P., Diehl, S., Chesson, P., Holt, R.D., Richards, S.A., Nisbet, R.M., & Case, T.J. (2002) The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters*, **5**, 302-315.
- Chiappa-Carrara, X. & Gallardo-Cabello, M. (1993) Feeding behavior and dietary composition of the Northern anchovy, *Engraulis mordax* Girard (Pisces:Engraulidae) off Baja California, Mexico. *Ciencias Marinas*, **19**, 285-305.
- 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.
- Clark, B.M., Bennett, B.A., & Lamberth, S.J. (1994) A comparison of the ichthyofauna of two estuaries and their adjacent surf zones, with an assessment of the effects of beach-seining on the nursery function of estuaries for fish. *South African Journal of Marine Science*, **14**, 121-131.
- Clarke, K.R. (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, **18**, 117-143.
- Cloern, J.E., Canuel, E.A., & Harris, D. (2002) Stable carbon and nitrogen isotope composition of aquatic and terrestrial plants of the San Francisco Bay estuarine system. *Limnology and Oceanography*, **47**, 713-729.
- Cohen, J.E., Pimm, S.L., Yodzis, P., & Saldaña, J. (1993) Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology*, **62**, 67-78.
- Collins, M.R. (1981) The feeding periodicity of striped mullet, *Mugil cephalus* L., in two Florida habitats. *Journal of Fish Biology*, **19**, 307-315.
- Conway, D.V.P., Coombs, S.H., & Smith, C. (1998) Feeding of anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae in the northwestern Adriatic Sea in response to changing hydrobiological conditions. *Marine Ecology-Progress Series*, **175**, 35-49.
- Cortès, E. (1997) A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**, 726-738.
- Costa, M.J.R. (1982) Contribution à l'étude de l'écologie des poissons de l'estuaire du Tage (Portugal). Université de Paris VII.
- Costa, M.J. (1988) Ecologie alimentaire des poissons de l'estuaire du Tage. *Cybium*, **12**, 301-320.
- Costa, J.L., Assis, C.A., Almeida, P.R., Moreira, F.M., & Costa, M.J. (1992) On the food of the European eel, *Anguilla anguilla* (L.), in the upper zone of the Tagus estuary, Portugal. *Journal of Fish Biology*, **41**, 841-850.
- Costa, M.J., Cabral, H.N., Drake, P., Economou, A.N., Fernandez-Delgado, C., Gordo, L., Marchand, J., & Thiel, R. (2002). Recruitments and production of commercial species in estuaries. In *Fishes in estuary* (eds M. Elliott & K.L. Hemingway), pp. 54-123. Blackwell Science Ltd, London.

- Costa, M.J. & Elliott, M. (1991). Fish usage and feeding in two industrialised estuaries - the Tagus, Portugal, and the Forth, Scotland. In *Estuaries and coasts : spatial and temporal intrecomparisons* (eds M. Elliott & J.P. Ducrotoy), pp. 289-297. Olsen and Olsen, Fredensborg, Denmark.
- 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.
- CTGREF (1979). Etude halieutique de l'estuaire de la Gironde. CTGREF Div ALA Bx/EDF, Bordeaux.
- Currie, B.R. & Johns, R.B. (1988) Lipids as indicators of the origin of organic matter in fine marine particular matter. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **39**, 371-383.
- Currin, C.A., Newell, S.Y., & Paerl, H.W. (1995) The role of standing dead *Spartina alterniflora* and benthic microalgae in salt-marsh food webs: considerations based on multiple stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, **121**, 99-116.
- Dahlberg, M.D. & Odum, E.P. (1970) Annual cycles of species occurrence, abundance, and diversity in Georgia estuarine fish populations. *American Midland Naturalist*, **83**, 382-392.
- Dajoz, R. (1975) *Précis d'écologie* Dunod-Gauthier-Villars, Paris.
- Dallot, S. (1998) Sampling properties of biodiversity indices. *Océanis*, **24**, 89-105.
- Dando, P.R. (1984). Reproduction in estuarine fish. In *Fish reproduction strategies and tactics* (eds G.W. Potts & R.J. Wootton). Academic Press, London.
- Davenport, S.R. & Bax, N.J. (2002) A trophic study of a marine ecosystem off southeastern Australia using stable isotopes of carbon and nitrogen. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **59**, 514-530.
- Daverat, F. (2005) Tactiques individuelles d'utilisation des habitats et dynamique de populations : apport de l'étude des otolithes des anguilles de la zone aval du bassin versant Gironde Garonne Dordogne. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux 1.
- Daverat, F., Elie, P., & Lahaye, M. (2004) Première caractérisation des histoires de vie des anguilles (*Anguilla anguilla*) occupant la zone aval du bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne : Apport d'une méthode de microchimie. *Cybium*, **28**, 83-90.
- David, V. (2001) Réseau trophique zooplanctonique dans l'estuaire de la Gironde: caractérisation et modélisation de la relation mysidacés-copépodes. DEA, Université de Bordeaux I, Bordeaux.
- David, V. (2006) Variabilité spatio-temporelle du zooplancton dans l'estuaire de la Gironde et implications au sein du réseau trophique planctonique. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux 1.
- David, V., Sautour, B., Chardy, P., & Leconte, M. (2005) Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: The Gironde estuary (France). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **64**, 171-184.

- Day, J.H., Blaber, S.J.M., & Wallace, J.H. (1981). Estuarine fishes. In *Estuarine ecology with particular reference to Southern Africa* (ed J.H. Day), pp. 197-221, Balkema, Cape Town.
- de Groot, S.J. (1971) On the interrelationships between morphology of the alimentary tract, food and feeding behaviour in flatfishes (Pisces: Pleuronectiformes). *Netherlands Journal of Sea Research*, **5**, 121-196.
- de Jonge, V.N. (1990) Responses of the Dutch Wadden Sea ecosystem to phosphorus discharges from the River Rhine. *Hydrobiologia*, **195**, 49-62.
- De Niro, M.J. & Epstein, S. (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **42**, 495-506.
- De Niro, M.J. & Epstein, S. (1981) Influence of the diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **45**, 341-351.
- de Sylva, D.P. (1975). Nektonic food webs in estuaries. In *Estuarine Research : Chemistry, Biology and the Estuarine system* (ed L.E. Cronin), Vol. 1, pp. 420-447. Academic Press, New York.
- de Sylva, S.S. & Wijeyaratne, M.J.S. (1977) Studies on the biology of young grey mullet, *Mugil cephalus* L. II. Food and feeding. *Aquaculture*, **12**, 157-167.
- Deegan, L.A. & Garritt, R.H. (1997) Evidence for spatial variability in estuarine food webs. *Marine Ecology-Progress Series*, **147**, 31-47.
- Deelder, C.L. (1970) *Synopsis of biological data on the eel Anguilla anguilla (Linnaeus) 1758*, FAO Fish. Synops. edn. FAO Fisheries Synopsis.
- Dekker, W. (2003) Eel stocks dangerously close to collapse. Source internet.
- Deniel, C. (1981) Les poissons plats (téléostéens, pleuronectiformes) en baie de Douarnenez : reproduction, croissance et migration des Bothidae, Scopthalmidae, Pleuronectidae et Soleidae. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Deudero, S., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., Morey, G., & Morales-NIN, B. (2004) Spatial variation and ontogenic shifts in the isotopic composition of Mediterranean littoral fishes. *Marine Biology*, **145**, 971-981.
- Doornbos, G. & Twisk, F. (1984) Density, growth and annual food consumption of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) and flounder (*Platichthys flesus* L.) in Lake Grevelingen, the Netherlands. *Netherlands Journal of Sea Research*, **18**, 434-456.
- Du Buit, M.H. (1974) Contribution à l'étude des populations de raies du Nord-Est Atlantique des Faeroe au Portugal. Thèse Doctorat d'Etat, Paris VI.
- Dufour, E. & Gerdeaux, D. (2001) Apports des isotopes stables ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$, $^{36}\text{S}/^{34}\text{S}$, $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) aux études écologiques sur les poissons. *Cybium*, **25**, 369-382.
- Dufour, S. (1994) Neuroendocrinologie de la reproduction de l'anguille: de la recherche fondamentale aux problèmes appliqués. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **335**, 187-211.

- Durif, C., Dufour, S., & Elie, P. (2005) The silvering process of *Anguilla anguilla* : a new classification from the yellow resident to the silver migrating stage. *Journal of Fish Biology*, **66**, 1025-1043.
- Durrieu, G., Maury-Brachet, R., Girardin, M., Rochard, E., & Boudou, A. (2005) Contamination by heavy metals (Cd, Zn, Cu, and Hg) of eight fish species in the Gironde estuary (France). *Estuaries*, **28**, 581-591.
- Elie, P. (1979) Contribution à l'étude des montées de civelles d'*Anguilla anguilla* L. (poisson téléostéen anguilliforme) dans l'estuaire de la Loire : pêche, écologie, écophysiologie et élevage. Thèse de 3ème cycle, Université de Rennes.
- Elie, P. (1985). Les aloses en France : importance, état des connaissances et proposition d'un cadre pour la gestion de ces ressources. Rapport, 18p.
- Elie, P. (1997). Restauration de l'esturgeon européen *Acipenser sturio*. Contrat Life rapport final du programme d'exécution, Rep. No. 24. Cemagref de Bordeaux, Bordeaux.
- Elie, P. (1998) *Vie d'anguille*.
- Elie, P., Feunteun, E., & Rigaud, C. (1990) The inshore brakish water domain of the French atlantic coast : ecological functions for the exploited species-impact of physical development. *Bull Ecol*, **21**, 33-38.
- Elie, P. & Marchand, J. (1983) *Contribution à l'étude des ressources benthodémersales de l'estuaire de la Loire : biologie et écologie des principales espèces* CSEEL/Ministère de l'Environnement/Ministère de la Mer, Nantes.
- 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.
- Elliott, M. & Dewailly, F. (1995) The structure and components of European estuarine fish assemblages. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, **29**, 397-417.
- Elliott, M. & Ducrotoy, J.-P., eds. (1991) *Estuaries and coasts : spatial and temporal intercomparisons*, pp 391. Olsen and Olsen, Fredensborg, Denmark.
- Elliott, M., Griffiths, A.H., & Taylor, J.C.L. (1988) The role of fish studies in estuarine pollution assessment. *Journal of Fish Biology*, **33**, 51-61.
- Elliott, M. & Hemingway, K., eds. (2002) *Fishes in Estuaries*. Blackwells, London.
- 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. & Taylor, C.J.L. (1989). The structure and functioning of an estuarine/marine fish community in the Forth estuary, Scotland. In *Proceedings of the 21st European Marine Biology Symposium* (eds R.Z. Klekowski, E. Styczynska & L. Falkowski), pp. 227-240. Polish Academy of Sciences, Gdansk.
- Etcheber, H. (1983) Biogéochimie de la matière organique en milieu estuarien : comportement, bilan, propriétés. Cas de la Gironde. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux 1.

- 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*.
- Fage, L. (1920) Recherches sur la biologie de l'anchois (*E. encrasicolus* L.) races, âge, migrations. *Annales de L'Institut Océanographique*, **2**, 1-41.
- Fairbridge, R. (1980). The estuary : its definition and geodynamic cycle. In *Chemistry and biogeochemistry of estuaries* (eds E. Olausson & I. Cato), pp. 1-35. Wiley, New York.
- FAO (1997). Fishery statistics catches and landings, FAO Fisheries Series 48,80.
- Faouzi, H. (1938) Quelques aspects de la biologie des muges en Egypte. *Rapports de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée*, **11**, 63-68.
- Féral, A. (1994). Le port de Bordeaux, acteur de l'aménagement de l'estuaire et de l'économie régionale. In *Livre blanc de l'Estuaire de la Gironde* (eds IFREMER & Agence de l'eau Adour-Garonne), pp. 96-111. IFREMER, Agence de l'eau Adour-Garonne, Bordeaux.
- Feunteun, E. & Laffaille, P. (1997) Les peuplements ichthyologiques de la baie du Mont Saint-Michel. *Penn Ar Bed*, **164**, 50-56.
- Fichez, R., Dennis, P., Fontaine, M.F., & Jickells, T.D. (1993) Isotopic and diochemical composition of particulate organic matter in a shallow-water estuary (Great Ouse, North-sea, England). *Estuarine Organic Process*, **43**, 263-276.
- Finlay, J.C. (2001) Stable-carbon-isotope ratios of river biota: Implications for energy flow in lotic food webs. *Ecology*, **82**, 1052-1064.
- Fonds, M. (1973) Sand gobies in the Dutch Wadden Sea (*Pomatoschistus*, Gobiidae, Pisces). *Journal of Sea Research*, **6**, 417-478.
- Fonds, M. (1979) Laboratory observations on the influence of temperature and salinity on development of the eggs and growth of the larvae of *Solea solea*. *Marine Ecology Progress Series*, **1**, 91-99.
- Fowler, A.J., Jensen, A.C., Collins, K.J., & Smith, I.P. (1999) Age structure and diel activity of pouting on the Poole Bay artificial reef. *Journal of Fish Biology*, **54**, 944-954.
- Franca, S., Vinagre, C., Costa, M.J., & Cabral, H.N. (2004) Use of the coastal areas adjacent to the Douro estuary as a nursery area for pouting, *Trisopterus luscus* Linnaeus, 1758. *Journal of Applied Ichthyology*, **20**, 99-104.
- France, R.L. (1994) Nitrogen isotopic composition of marine and freshwater invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, **115**, 205-207.
- 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.
- Frontier, S. (1983). L'échantillonnage de la diversité spécifique. In *Stratégies d'échantillonnage en écologie*, pp. 416-436. Masson - Les presses de l'université de Laval, Québec.
- Fry, B. (1988) Food web structure on George bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography*, **33**, 1182-1190.

- Fry, B. & Sherr, E.B. (1984) $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science*, **27**, 13-47.
- Garrison, L.P. & Link, J.S. (2000a) Dietary guild structure of the fish community in the Northeast United States continental shelf ecosystem. *Marine Ecology-Progress Series*, **202**, 231-240.
- Garrison, L.P. & Link, J.S. (2000b) Fishing effects on spatial distribution and trophic guild structure of the fish community in the Georges Bank region. *ICES Journal of Marine Science*, **57**, 723-730.
- Gascuel, D. (1985) Contribution à l'étude écologique des estuaires du littoral atlantique français : la faune accompagnatrice de la civelle. Thèse de Doctorat, Université de Rennes I, Rennes.
- Gascuel, D. & Menard, F. (1997) Assessment of a multispecies fishery in Senegal, using production models and diversity indices. *Aquatic Living Resources*, **10**, 281-288.
- Gibson, R.N. (1993). Tidally-synchronized behaviour in marine fishes. In *Rhythms in fishes*, NATO-ASI series (ed M.A. Alin), pp. 67-86. Plenum Press, New York.
- Gili, J.M. (2002) Towards a transitory or ephemeral key habitat concept. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 453.
- Gilliers, C., Amara, R., Bergeron, J.P., & Le Pape, O. (2004) Comparison of growth and condition indices of juvenile flatfish in different coastal nursery grounds. *Environmental Biology of Fishes*, **71**, 189-198.
- 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. Cemagref Groupement de Bordeaux, Université de Bordeaux et Laboratoire d'Océanographie Biologique pour le port autonome de Bordeaux, Bordeaux.
- Girardin, M., Castelnaud, G., & Beaulaton, L. (2004). Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde - Suivi des captures 2000 - Etude de la faune circulante 2001, Rep. No. 74. Cemagref, Bordeaux.
- Girardin, M., Castelnaud, G., & Beaulaton, L. (2005). Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde - Suivi des captures 2000 - Etude de la faune circulante 2001, Rep. No. 74. Cemagref, Bordeaux.
- Gokoglu, M., Bodur, T., & Kaya, Y. (2004) First records of *Hippocampus fuscus* and *Syngnathus rostellatus* (Osteichthyes : Syngnathidae) from the Anatolian coast (Mediterranean Sea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **84**, 1093-1094.
- Greenstreet, S.P.R., McMillan, J.A., & Armstrong, E. (1998) Seasonal variation in the importance of pelagic fish in the diet of piscivorous fish in the Moray Firth, NE Scotland: a response to variation in prey abundance? *ICES Journal of Marine Science*, **55**, 121-133.
- Griffiths, M.H. (1997) Influence of prey availability on the distribution of dusky kob *Argyrosomus japonicus* (Sciaenidae) in the Great Fish River estuary, with notes on the diet of early juveniles from three other estuarine systems. *South African Journal of Marine Science-Suid-Afrikaanse Tydskrif Vir Seewetenskap*, **18**, 137-145.

- Grimm, V. (1999) Ten years of individual-based modelling in ecology : what have learned and what could we learned in the future ? *Ecological Modelling*, **115**, 129-148.
- 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.
- Haedrich, R.L. (1983). Estuarine Fishes. In *Estuaries and Enclosed Seas* (ed B.H. Ketchum), Vol. 26, pp. 183-207. Elsevier Scientific, New York.
- Hairston, N.G., Smith, F.E., & Slobodkin, L.B. (1960) Community structure, population control and competition. *American Naturalist*, **94**, 421-425.
- Hajisamae, S., Chou, L.M., & Ibrahim, S. (2003) Feeding habits and trophic organization of the fish community in shallow waters of an impacted tropical habitat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **58**, 89-98.
- Hamerlynck, O. & Cattrijse, A. (1994) The food of *Pomatoschistus minutus* (Pisces, Gobiidae) in Belgian coastal waters, and a comparison with the food of its potential competitor *P. lozanoi*. *Journal of Fish Biology*, **44**, 753-771.
- Hamerlynck, O. & Hostens, K. (1993) Growth, feeding and consumption in 0-group bib (*Trisopterus luscus*, L. 1758) and the whiting (*Merlangius merlangus*, L. 1758) in the shallow coastal area of the south-west Netherlands. *ICES Journal of Marine Science*, **50**, 81-91.
- 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.
- Hampel, H. & Cattrijse, A. (2004) Temporal variation in feeding rhythms in a tidal marsh population of the common goby *Pomatoschistus microps* (Kroyer, 1838). *Aquatic Sciences*, **66**, 315-326.
- Hampel, H., Cattrijse, A., & Elliott, M. (2005) Feeding habits of young predatory fishes in marsh creeks situated along the salinity gradient of the Schelde estuary, Belgium and The Netherlands. *Helgoland Marine Research*, **59**, 151-162.
- Hansson, S. (1998) Methods of studying fish feeding: a comment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**, 2706-2707.
- Hartman, K.J., Howell, J., & Sweka, J.A. (2004) Diet and daily ration of bay anchovy in the Hudson River, New York. *Transactions of the American Fisheries Society*, **133**, 762-771.
- Healey, M.C. (1972) On the population ecology of the common goby in the Ythan estuary. *Journal of Natural History*, **6**, 133-145.
- Hellawell, J.M. & Abel, R. (1971) A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology*, **3**, 29-37.
- Henderson, P.A. (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.
- Henderson, P.A. & Corps, M. (1997) The role of temperature and cannibalism in interannual recruitment variation of bass in British waters. *Journal of Fish Biology*, **50**, 280-295.

- Henderson, P.A., James, D., & Holmes, R.H.A. (1992) Trophic Structure within the Bristol Channel - Seasonality and Stability in Bridgwater Bay. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **72**, 675-690.
- Henderson, P.A. & R.M.H., S. (1994) On the factors influencing juvenile flatfish abundance in the lower Severn estuary, England. *Netherlands Journal of Sea Research*, **32**, 321-330.
- Henderson, P.A. & Seaby, R.M. (2005) The role of climate in determining the temporal variation in abundance, recruitment and growth of sole *Solea solea* in the Bristol Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **85**, 197-204.
- Hesslein, R.H., Capel, M.J., Fox, D.E., & Hallard, K.A. (1991) Stable isotopes of sulfur, carbon, and nitrogen as indicators of trophic level and fish migration in the lower Mackenzie river basin, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **48**, 1991-2001.
- Hesslein, R.H., Hallard, K.A., & Ramlal, P. (1993) Replacement of Sulfur, carbon and nitrogen in tissue of Growing broad Whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **50**, 2071-2076.
- Hesthagen, I.H. (1977) Migration, breeding and growth in *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Pisces, Gobiidae) in Oslofjorden, Norway. *Sarsia*, **63**, 17-26.
- Hislop, J.R.G., Robb, A.P., Bell, M.A., & Armstrong, D.W. (1991) The Diet and Food-Consumption of Whiting (*Merlangius merlangus*) in the North-Sea. *ICES Journal of Marine Science*, **48**, 139-156.
- Holden, M.J. & Tucker, R.N. (1974) The food of *Raja clavata*, *Raja montagui*, *Raja naevus* and *Raja brachyura* in British waters. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **35**, 189-193.
- Horn, M.H. & Allen, L.G. (1985). Fish community ecology in southern California bays and estuaries. In *Fish Community ecology in Estuaries an Coastal Lagoons : Towards an Ecosystem Integration* (ed Yanez-Arancibia), pp. 169-190, México.
- Hostens, K. & Mees, J. (1999) The mysid-feeding guild of demersal fishes in the brackish zone of the Westerschelde estuary. *Journal of Fish Biology*, **55**, 704-719.
- Hrbacek, J., Dvorakova, M., Korinek, V., & Prochazkova, L. (1961) Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton assemblage. *Verhandlungen. Internationale Vereinigung fur Theoretische und Angewandte Limnologie*, **14**, 192-195.
- Hunter, M.D. & Price, P.W. (1992) Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relatives roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, **73**, 724-732.
- Hureau, J.-C. (1970) Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). *Bulletin de l'Institut océanographique de Monaco*, **68**, 139-164.
- Hurlbert, S.T. (1978) The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, **59**, 67-77.
- Hynes, H.B.N. (1950) The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes. *Journal of Animal Ecology*, **19**, 36-58.

- Hyslop, E.J. (1980) Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, **17**, 411-429.
- Irigoien, X. & Castel, J. (1995) Feeding Rates and Productivity of the Copepod *Acartia bifilosa* in a Highly Turbid Estuary - the Gironde (Sw France). *Hydrobiologia*, **311**, 115-125.
- Jackson, D.A., Pedro R. Peres-Neto, & Olden, J.D. (2001) What controls who is where in freshwater fish communities — the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 157–170.
- James, A.G. (1987). Feeding ecology, diet and field-based studies on the feeding selectivity of the Cape anchovy, *Engraulis capensis* Gilchrist. In *The Benguela and Comparable Ecosystems* (eds A.I.L. Payne, J.A. Gulland & K.H. Brink), Vol. 5, pp. 673-692. South African Journal of Marine Science.
- Jassby, A.D. & Cloern, J.E. (2000) Organic matter sources and rehabilitation of the Sacramento-San Joaquin Delta (California, USA). *Aquatic conservation - Marine and Freshwater Ecosystems*, **10**, 323-352.
- Jassby, A.D., Cloern, J.E., & Pawell, T.M. (1993) Organic-carbon sources and sinks in San-Fransco Bay - variability induced by river flow. *Marine Ecology-Progress Series*, **95**, 39-54.
- Jaureguizar, A.J., Menni, R., Guerrero, R., & Lasta, C. (2004) Environmental factors structuring fish communities of the Rio de la Plata estuary. *Fisheries Research*, **66**, 195-211.
- Jeanet, C. (2005). Les isotopes stables : moyen de visualisation rapide du spectre trophique des poissons en milieu estuarien ? Application à quelques espèces du peuplement de l'estuaire de la Gironde. Rapport Master 2. 25pp.
- Jennings, S. & Pawson, M.G. (1992) The Origin and Recruitment of Bass, *Dicentrarchus Labrax*, Larvae to Nursery Areas. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **72**, 199-212.
- Jones, D. & Miller, P.J. (1966) Seasonal migration of the common goby, *Pomatoschistus microps* (Krøyer), in Morecambe Bay. *Hydrobiologia*, **27**, 515-528.
- Jones, N.S. (1962) The bottom fauna and the food of flatfish of the Cumberland Coast. *Journal of Animal Ecology*, **21**, 182-205.
- Joyeux, J.-C. (1991) Biologie des populations de *Gobius niger* (Linné, 1758), *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) et *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) (Teleostei, Gobiidae) dans une lagune Nord-Méditerranéenne, la lagune de Mauguio (France). Thèse de Doctorat, Montpellier II.
- Joyeux, J.-C., Tomasini, J.-A., & Bouchereau, J.-L. (1991) Le régime alimentaire de *Gobius niger* Linné, 1758 (Teleostei, Gobiidae) dans la lagune de Mauguio - France. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, **12**, 57-69.
- Kagata, H. & Ohgushi, T. (2006) Bottom-up trophic cascades and material transfer in terrestrial food webs. *Ecological Research*, **21**, 26-34.
- Kara, H. & Derbal, F. (1996) Régime alimentaire du loup *Dicentrarchus labrax* (poisson morinidé) du Golfe d'Annaba, Algérie. *Annales de L'Institut Océanographique*, **72**, 185-194.

- Keith, P. & Allardi, J. (2001) *Atlas des poissons d'eau douce de France*.
- Keith, P., Allardi, J., & Moutou, B. (1992) *Livre rouge : des espèces menacées de poissons d'eau douce de France et bilan des introductions*, Paris.
- Kelley, D.F. (1988) The importance of estuaries for sea-bass, *Dicentrarchus labrax* (L.). *Journal of Fish Biology*, **33**, 25-33.
- Kennedy, M. & Fitzmaurice, P. (1972) The biology of the bass, *Dicentrarchus labrax*, in Irish waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **52**, 557-597.
- Kennish, M.J. (1990) *Ecology of Estuaries. Vol. II. Biological Aspects*. CRC Press, Boca Raton, USA.
- Ketchum, B. (1951) The exchanges of fresh and salt waters in tidal estuaries. *Journal of Marine Research*, **10**, 18-38.
- Kharlamenko, V.I., Zhukova, N.V., Khotimchenko, S.V., Svetashev, V.I., & Kamenev, G.M. (1995) Fatty acids as makers of food sources in a shallow-water hydrothermal ecosystem (Kraternaya Bight, Yankich Island, Kurile Islands). *Marine Ecology Progress Series*, **120**, 231-241.
- King, D.P.F. & Macleod, P.R. (1976) Comparison of the food and filtering mechanism of the pilchard *Sardinops ocellata* and anchovy *Engraulis capensis* off South West Africa, 1971-1972.. *International Report, Sea Fisheries Branch, South African*, **111**, 1-29.
- Kling, G.W., Fry, B., & O'Brien, W.J. (1992) Stable isotopes and planktonic structure in Arctic lakes. *Ecology*, **73**, 561-566.
- Konchina, Y.V. (1991) Trophic status of the Peruvian anchovy and sardine. *Journal of Ichthyology*, **31**, 59-72.
- 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.
- Kruuk, H. (1963) Diurnal periodicity in the activity of common sole, *Solea vulgaris* Quensel. *Netherlands Journal of Sea Research*, **2**, 1-28.
- Kwak, T. & Zedler, J.B. (1997) Food web analysis of southern California coastal wetlands using multiple stable isotopes. *Oecologia*, **110**, 262-277.
- Labourg, P.J. & Stequert, B. (1973) Régime alimentaire du bar *Dicentrarchus labrax* L. des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. *Bulletin d'Ecologie*, **4**, 187-194.
- Laffaille, P. (2000) Relations entre l'ichtyofaune et les marais salés macrotidaux : l'exemple de la baie du Mont Saint-Michel. Thèse de Doctorat, Université de Rennes 1.
- Laffaille, P., Brosse, S., Feunteun, E., Baisez, A., & Lefevre, J.C. (1998) Role of fish communities in particulate organic matter fluxes between salt marshes and coastal marine waters in the Mont Saint-Michel Bay. *Hydrobiologia*, **374**, 121-133.
- Laffaille, P., Feunteun, E., Lefebvre, C., Radureau, A., Sagan, G., & Lefevre, J.-C. (2002) Can Thin-lipped Mullet Directly Exploit the Primary and Detritic Production of European Macrotidal Salt Marshes? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **54**, 729-736.

- Laffaille, P., Feunteun, E., & Lefeuvre, J.-C. (1999). Compétition alimentaire entre deux espèces de gobies, *Pomatoschistus lozanoi* (de Buen) et *P. minutus* (Pallas), dans un marais salé macrotidal. In *Sciences de la vie* (ed Elsevier), Vol. 322, pp. 897-906. C. R. Acad. Sci. Paris.
- Laffaille, P., Lefeuvre, J.-C., Schricke, M.-T., & Feunteun, E. (2001) Feeding ecology of 0-group sea bass, *Dicentrarchus labrax*, in salt marshes of Mont Saint Michel Bay (France). *Estuaries*, **24**, 116-125.
- Lagardère, F., Amara, R., & Joassard, L. (1999) Vertical distribution and feeding activity of metamorphosing sole, *Solea solea*, before immigration to the Bay of Vilaine nursery (northern Bay of Biscay, France). *Environmental Biology of Fishes*, **56**, 213-228.
- Lagardère, J.P. (1987) Feeding ecology and daily food consumption of common sole, *Solea vulgaris* Quensel, juveniles of the French Atlantic coast. *Journal of Fish Biology*, **30**, 91-104.
- Lahaye, J. (1972) Cycles sexuels de quelques poissons plats des côtes bretonnes. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **36**, 191-207.
- Lamaison, G. (2005) Variabilité de la croissance de l'Anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.1758) au sein du bassin Gironde-Garonne-Dordogne. Diplôme d'Etudes Spécialisées, Université de Bordeaux 1, Bordeaux.
- Lambert, P. (2005) Exploration multiscalaire des paradigmes de la dynamique de la population d'anguilles européennes à l'aide d'outils de simulation. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1.
- Lambert, P., Martin-Vandembulcke, D., Rochard, E., Bellariva, J.L., & Castelnaud, G. (2001) Age à la migration de reproduction des géniteurs de trois cohortes de grandes aloses (*Alosa alosa*) dans le bassin versant de la Garonne (France) la (France). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 973-987.
- 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*). Rep. No. 28. EDF/Cemagref, Bordeaux.
- 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.
- 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, Brest.
- Latouche, C. & Jouanneau, J.M. (1994). Etude de la dynamique de l'eau et des sédiments. In *Livre blanc de l'Estuaire de la Gironde* (eds J.L. Mauvais & J.F. Guillaud), pp. 8-21. IFREMER, Agence de l'eau Adour-Garonne, Bordeaux.
- Le Corre, M., Alexandrino, P.J., Baglinière, J.L., & Sabatié, M.R. (1998). Caractérisation taxinomique et suivi biologique de la population d'aloses du Rhône. Rapport, 13p.

- Le Dantec, J. (1955) Quelques observations sur la biologie des muges des réservoirs de Certes à Audenge. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **19**, 93-112.
- Le Pape, O., Holley, J., Guerault, D., & Desaunay, Y. (2003) Quality of coastal and estuarine essential fish habitats: estimations based on the size of juvenile common sole (*Solea solea* L.). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **58**, 793-803.
- Lébour, M.V. (1919) The young of the Goobiidae from the neighbourhood of Plymouth. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **12**, 48-80.
- Lecomte-Finiger, R. (1983) Contribution à la connaissance de l'écobiologie de l'anguille, *Anguilla anguilla* L. 1758, des milieux lagunaires méditerranéens du Golfe du Lion : Narbonnais et Roussillon. Thèse de Doctorat d'Etat Es-Sciences Naturelles, Université de Perpignan.
- Lecomte-Finiger, R. (1990) Métamorphose de l'anguille jaune en anguille argentée *Anguilla anguilla* L. et sa migration catadrome. *Annales Biologiques, Conseil International de l'Exploration de la Mer*, **29**, 183-194.
- Leitao, R., Martinho, E., Neto, J.M., Cabral, H., Marques, J.C., & Pardal, M.A. (2006) Feeding ecology, population structure and distribution of *Pomatoschistus microps* (Kroyer, 1838) and *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) in a temperate estuary, Portugal. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **66**, 231-239.
- Lesage, V., Hammill, M.O., & Kovacs, K.M. (2001) Marine mammals and the community structure of the estuary and Gulf of St Lawrence, Canada : Evidence from stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, **210**, 203-221.
- Letourneur, Y., Darnaude, A., Salen-Picard, C., & Harmelin-Vivien, M. (2001) Spatial and temporal variations of fish assemblages in a shallow Mediterranean soft-bottom area (Gulf of Fos, France). *Oceanologica Acta*, **24**, 273-285.
- Lewis, W.M., Hamilton, S.K., Rodriguez, M.A., Saunders, J.F., & Lasi, M.A. (2001) Food web analysis of the Orinoco floodplain based on production estimates and stable isotope data. *Journal of the North American Benthological Society*, **20**, 241-254.
- Lindeman, R.L. (1942) The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, **23**, 399-418.
- Little, A.S., Tonn, W.M., Tallman, R.F., & Reist, J.D. (1998) Seasonal variation in diet and trophic relationships within the fish communities of the lower Slave River, Northwest Territories, Canada. *Environmental Biology of Fishes*, **53**, 429-445.
- Livingston, R.J. (1976) Diurnal and seasonal fluctuations of organisms in a North Florida estuary. *Estuarine and Coastal Marine Science*, **4**, 373-400.
- Livingston, R.J. (2002) *Trophic organization in coastal systems* CRC Press.
- Lobry, J. (2004) "Quel référentiel de fonctionnement pour les écosystèmes estuariens ? " - Le cas des cortèges de poissons fréquentant l'estuaire de la Gironde. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux I, Bordeaux.
- Lobry, J., Gonthier, P., Elie, P., & Rochard, E. (2003a). Contribution à la caractérisation de l'état écologique de masses d'eaux de transition de type " estuaire " à partir du cas de la Gironde - Structure des assemblages ichtyologiques dans les milieux de type estuarien,

Rep. No. n°82. Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable (Direction de l'eau)
- Cemagref, Bordeaux.

- 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 *River Basin Management - From Experience to Implementation* (ed EWA), pp. 63-77.
- 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.
- Lochet, A. (2006) Dévalaison des juvéniles et tactiques gagnantes chez la grande alose *Alosa alosa* et l'alose feinte *Alosa fallax* : apports de la microchimie et de la microstructure des otolithes. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux 1.
- Loizeau, V., Abarnou, A., Cugier, P., Jaouen-Madoulet, A., Le Guellec, A.M., & Menesguen, A. (2001a) A model of PCB bioaccumulation in the sea bass food web from the Seine estuary (Eastern English channel). *Marine Pollution Bulletin*, **43**, 242-255.
- Loizeau, V., Abarnou, A., & Menesguen, A. (2001b) A steady-state model of PCB bioaccumulation in the sea bass (*Dicentrarchus labrax*) food web from the Seine estuary, France. *Estuaries*, **24**, 1074-1087.
- Longhurst, A.R. (1971) The Clupeoid Resources of Tropical Seas. *Oceanography and Marine Biology*, **9**, 349-385.
- Loukashkin, A.S. (1970) On the diet and feeding behavior of the Northern anchovy, *Engraulis mordax* (Girard). *Proceedings of the California Academy of Sciences, fourth series*, **37**, 419-458.
- Lucio, P. & Uriarte, A. (1990) Aspects of the reproductive biology of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L. 1758) during 1987 and 1988 in the Bay of Biscay. *International Council for the Exploration of the Sea*, 39p.
- Maberly, S.C., Raven, J.A., & Johnston, A.M. (1992) Discrimination between ^{12}C and ^{13}C by marine plants. *Oecologia*, **91**, 481-492.
- Macdonald, J.S. & Green, R.H. (1983) Redundancy of variables used to describe importance of prey species in fish diets. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **40**, 635-637.
- Maes, J. (2000) The structure of the fish community of the Zeeschelde estuary. Thèse de Doctorat, Katholieke Universiteit, Leuven.
- Maes, J., de Brabandere, L., Ollevier, F., & Mees, J. (2003) The diet and consumption of dominant fish species in the upper Scheldt estuary, Belgium. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **83**, 603-612.
- Maes, J. & Ollevier, F. (2002) Size structure and feeding dynamics in estuarine clupeoid fish schools: field evidence for the school trap hypothesis. *Aquatic Living Resources*, **15**, 211-216.

- Maes, J., Tackx, M., & Soetaert, K. (2005) The predation impact of juvenile herring *Clupea harengus* and sprat *Sprattus sprattus* on estuarine zooplankton. *Hydrobiologia*, **540**, 225-235.
- Maes, J., Taillieu, A., Van Damme, P.A., Cottenie, K., & Ollevier, F. (1998a) 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., van Damme, P.A., Taillieu, A., & Ollevier, F. (1998b) Fish communities along an oxygen-poor salinity gradient (Zeeschelde Estuary, Belgium). *Journal of Fish Biology*, **52**, 534-546.
- Maitland, P. (1990) Conservation of sparring and other fish in Scotland. *Journal of the Edinburgh Natural History Society*, 1990,16-18.
- Mancinelli, G., Costantini, M.L., & Rossi, L. (2002) Cascading effects of predatory fish exclusion on the detritus-based food web of a lake littoral zone (Lake Vico, central Italy). *Oecologia*, **133**, 402-411.
- Marchand, J. (1977). Etude écologique de la Basse Loire de Nantes à Saint Nazaire (invertébré - vertébrés). Rapport du Laboratoire de Biologie Marine, Université de Nantes, 205p.
- Marchand, J., Codling, I., Drake, P., Elliott, M., Pihl, L., & Rebelo, J. (2002). Environmental quality of estuaries. In *Fishes in estuary* (eds M. Elliott & K.L. Hemingway), pp. 322-409. Blackwell Science Ltd, London.
- Marchand, J. & Elie, P. (1983). Contribution à l'étude des ressources benthodémersales de l'estuaire de la Loire : biologie et écologie des principales espèces, Rep. No. 3. CSEEL.
- Marshall, S. (1995) The structure and the functioning of the fish assemblage of the Humber estuary, UK. Thèse de Doctorat, University of Hull, UK.
- Marshall, S. & Elliot, M. (1997) A comparison of univariate and multivariate numerical and graphical techniques for determining inter- and intraspecific feeding relationships in estuarine fish. *Journal of Fish Biology*, **51**, 526-545.
- Marshall, S. & Elliott, M. (1996) The structure of the fish assemblage in the Humber estuary, United Kingdom. *Publicaciones Especiales Instituto Espanol de Oceanografia*, **21**, 231-242.
- 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, Toulouse.
- Martinez, N.D. (1995). Unifying ecological subdisciplines with ecosystem food webs. In *Linking species & ecosystems* (eds C.G. Jones & J.H. Lawton). Chapman & Hall, New York.
- 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, Université de Bretagne Occidentale, Brest.

- Maury-Brachet, R., Rochard, E., Durrieu, G., & Boudou, A. (2006) The "storm of the century" (December 1999) and the incidental escape of Siberian sturgeons (*Acipenser baerii*) in the Gironde estuary (SW France): an original bioindicator for metal contamination. *Environmental Sciences and Pollution Research*.
- Mauvais, J.L. & Guillaud, J.F. (1994) *Etat des connaissances sur l'estuaire de la Gironde* Agence de l'eau Adour-Garonne, Toulouse.
- Mc Cuthan, J.H., Lewis, W.M., Kendall, C., & Mc Grath, C.C. (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, **102**, 378-390.
- Mc Dowall, R.M. (1988) *Diadromy in fishes, migrations between freshwater and marine environments* Croom Helm Publ., London.
- Mc Lusky, D.S. (1981) *The estuarine ecosystem* Wiley, New York.
- Mc Lusky, D.S. (1993) Marine and estuarine gradients - an overview. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, **27**, 489-493.
- Mc Lusky, D.S. & Elliott, M. (2004) *The Estuarine Ecosystem: ecology, threats and management* Oxford University Press, Oxford.
- Mees, J. & Fockedey, N. (1993) First record of *Synidotea laevidorsalis* (Miers, 1881) (Crustacea : Isopoda) in Europe (Gironde estuary, France). *Hydrobiologia*, **264**, 61-63.
- Mees, J., Fockedey, N., & Hamerlynck, O. (1995) Comparative study of the hyperbenthos of three European estuaries. *Hydrobiologia*, **311**, 153-174.
- Mehner, T. & Heerkloss, R. (1994) Direct Estimation of Food-Consumption of Juvenile Fish in a Shallow Inlet of the Southern Baltic. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie*, **79**, 295-304.
- Menge, B.A. (2000) Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **250**, 257-289.
- Menesson-Boisneau, C., Postic, A., & Boisneau, P. (1999). Abondance de la grande alose (*Alosa alosa*, L. 1758) dans la Loire : Analyse de la variabilité de 1984 à 1998; Etude des caractéristiques des géniteurs de 1994 à 1998; Mise au point d'un modèle de recrutement. Rapport, 47p.
- Merayo, C.R. (1996) Reproduccion y fecundidad de la faneca *Trisopterus luscus* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Gadidae) en la region central del mar Cantabrico. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, **12**, 17-29.
- Meziane, T., Bodineau, L., Retere, C., & Thoumelin, G. (1997) The use of lipid markers to define sources of organic matter in sediment and food web of the intertidal salt-marsh-flat ecosystem of Mont-Saint-Michel Bay, France. *Journal of Sea Research*, **38**, 47-58.
- Michener, R.H. & Schell, D.M. (1994). Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. In *Stable isotopes in ecology and environmental science* (eds K. Lajtha & R.H. Michener), pp. 138-157. Blackwell.

- Mikman, A.S. & Tomanovich, L.V. (1977) The feeding of the Azov anchovy, *Engraulis encrasicolus maeoticus*. *Journal of Ichthyology*, **17**, 240-244.
- Miller, P.J. (1973). Gobiids. In *Check-list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean* (eds J.C. Hureau & T. Monod), pp. 483-515. UNESCO.
- Miller, P.J. (1975) Age-structure and life-span in the common goby, *Pomatoschistus microps*. *Journal of Zoology of London*, **177**, 425-448.
- Miller, P.J. (1984). The tokology gobioid fishes. In *Fish reproduction: Strategies and tactics* (eds G.W. Potts & J.R. Wootton), pp. 256. Academic Press, London.
- Minagawa, M. & Wada, E. (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **48**, 1135-1140.
- Molinero, A. & Flos, R. (1991) Influence of age and sex on the feeding habits of the common sole, *Solea solea*. *Journal of Fish Biology*, **111**, 493-501.
- Mollmann, C., Kornilovs, G., Fetter, M., & Koster, F.W. (2004) Feeding ecology of central Baltic Sea herring and sprat. *Journal of Fish Biology*, **65**, 1563-1581.
- Mollmann, C. & Koster, F.W. (1999) Food consumption by clupeids in the Central Baltic: evidence for top-down control? *ICES Journal of Marine Science*, **56**, 100-113.
- Moore, J.M. & Moore, I.A. (1976a) The basis of food selection in flounders, *Platichthys flesus* (L.), in the Severn estuary. *Journal of Fish Biology*, **9**, 139-156.
- Moore, J.W. & Moore, I.A. (1976b) The basis of food selection in some estuarine fishes. Eels, *Anguilla anguilla* (L.), whiting, *Merlangius merlangus* (L.), sprat, *Sprattus sprattus* (L.) and stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (L.). *Journal of Fish Biology*, **9**, 375-390.
- Moravski, M.S. (1978) Winter feeding of the sand goby (*Pomatoschistus minutus* Pallas) in relation to the depth in Gdansk Bay. *Kieler Meeresforschungen*, **4**, 122-129.
- Moriarty, C. (1979) Biological studies of yellow eels in Ireland. *Rapport des Procès Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **174**, 16-21.
- Motos, L., Uriarte, A., & Valencia, V. (1996) The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60**, 117-140.
- 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, Paris.
- 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, Toulouse.
- Muss, B.J. & Dahlstrom, P. (1968) *Guide des poissons de mer et pêche*, Neuchatel eds. Delachaux et Niestle.
- Nagabhushanam, A.K. (1964) On the biology of the whiting, *Gadus merlangus*, in Manx waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **44**, 177-202.

- Napolitano, G.E., Pollero, R.J., Gayoso, A.M., MacDonald, B.A., & Thompson, R.J. (1997) Fatty acids as trophic markers of phytoplankton blooms in the Bahia Blanca estuary (Buenos Aires, Argentina) and in Trinity Bay (Newfoundland, Canada). *Biochemical Systematics and Ecology*, **25**, 739-755.
- Nelson, J.S. (1994) *Fishes of the World*, John Wiley & Sons edn., New York.
- Neveu, A. (1981) Variations saisonnières et journalières de l'alimentation de l'anguille dans des conditions naturelles. *Acta Oecologica*, **2**, 99-116.
- Nichols, P.D., Johns, R.B., & Klump, D.W. (1982) Study of food chains in seagrass communities, 1. Lipid components of the seagrasses *Posidonia australis* and *Heterozostera tasmanica* as indicators of carbon source. *Phytochemistry*, **21**, 1613-1621.
- Nijssen, H. & De groot, S.J. (1987) De vissen van Nederland. *Hoogwoudt: KNNV-uitgeverij*.
- Nikolsky, G.V. (1963) *The ecology of fishes* Academic Press, London & New York.
- Odum, E.P. (1953) *Fundamentals of ecology* W.B. Saunders Company, Philadelphia, PA.
- Odum, W.E. (1970). Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the stripped mullet *Mugil cephalus*. In *Marine food chains* (ed J.H. Steele), pp. 222-240. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Oesmann, R. & Thiel, R. (2001) Feeding of juvenile twaite shad (*Alosa fallax* Lacépède, 1803) in the Elbe estuary. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 785-800.
- Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R., & Kitchell, J.F. (1999) Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 483-488.
- Paine, R.T. (1980) Food webs: linkage, interaction strength, and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, **49**, 667-685.
- Palomera, I. (1992) Spawning of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Northwestern Mediterranean relative to hydrographic features in the region. *Marine Ecology Progress Series*, **79**, 215-223.
- Palomera, I. & Sabatés, A. (1990) Co-occurrence of *Engraulis encrasicolus* and *Sardinella aurita* eggs and larvae in the north-western Mediterranean. *Scientia Marina*, **54**, 61-67.
- Pampoulie, C. (2001) Demographic structure and life history traits of the common goby *Pomatoschistus microps* (Teleostei, Gobiidae) in a Mediterranean coastal lagoon (Rhône River Delta, France). *Acta Oecologica*, **22**, 253-257.
- Pampoulie, C. & Bouchereau, J.-L. (1996) Eléments de systématique et de biologie de deux gobiidés (Poissons, Téléostéens) *Chromogobius quadrivittatus* (Steindachner, 1863) et *Chromogobius zebratus* (Kolombatovic, 1891), des Bouches de Bonifacio (Corse, France). *Ichthyophyophysiological Acta*, **19**, 153-178.
- Pampoulie, C., Chauvelon, P., Rosecchi, E., Bouchereau, J.L., & Crivelli, A.J. (2001) Environmental factors influencing the gobiid assemblage of a Mediterranean Lagoon : Empirical evidence from a long-term study. *Hydrobiologia*, **445**, 175-181.

- Pasquaud, S. (2002). Régime alimentaire de la crevette blanche, *Palaemon longirostris*, et des gobies, *Pomatoschistus* sp., espèces autochtones de l'estuaire de la Gironde. DEA, Université de Bordeaux I.
- Pasquaud, S., Girardin, M., & Elie, P. (2004) Etude du régime alimentaire des gobies du genre *Pomatoschistus* (*P. microps* et *P. minutus*) dans l'estuaire de la Gironde (France). *Cybium*, **28**, 99-106.
- Pasquaud, S., Lobry, J., & Elie, P. (in press) Facing the necessity of describing estuarine ecosystems: a review of food web ecology study techniques. *Hydrobiologia*.
- Paterson, A.W. & Whitfield, A.K. (1997) A stable carbon isotope study of the food-web in a freshwater-deprived South African estuary, with particular emphasis on the ichthyofauna. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **45**, 705-715.
- Perga, M.E. (2004) Origines et flux de carbone dans les réseaux trophiques lacustres : Etude par analyse de la composition en isotopes stables du carbone et de l'azote du zooplancton et des poissons. Thèse de Doctorat, Université de Savoie.
- Perissinotto, R., Nozais, C., Kibirige, I., & Anandraj, A. (2003) Planktonic food webs and benthic-pelagic coupling in three South African temporarily-open estuaries. *Acta Oecologica*, **24**, S307-S316.
- Persic, A., Roche, H., & Ramade, F. (2004) Stable carbon and nitrogen isotope quantitative structural assessment of dominant species from the Vaccares Lagoon trophic web (Camargue Biosphere Reserve, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **60**, 261-272.
- Peterson, B.J. & Fry, B. (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 293-320.
- Pielou, E.C. (1984) *The Interpretation of Ecological Data: a Primer on Classification and Ordination*, John Wiley and Sons edn., New York.
- Pihl, L. (1982) Food intake of young cod and flounder in a shallow bay on the Swedish West coast. *Netherlands Journal of Sea Research*, **15**, 419-432.
- 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 *Fishes in estuary* (eds M. Elliott & K.L. Hemingway), pp. 10-53. Blackwell Science Ltd, London.
- Pihl, L. (1985) Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. *Marine Ecology Progress Series*, **22**, 169-179.
- Pillay, T.V.R. (1952) A critique of the methods of study of food of fishes. *Journal of the Zoological Society of India*, **4**, 185-200.
- Pinkas, L., Oliphant, M.S., & Iverson, I.L.K. (1971) Food habits of albacore, blue fin tuna, and bonito in California waters. *Fish Bulletin of California*, **152**, 1-105.
- Pinnegar, J.K., Trenkel, V.M., Tidd, A.N., Dawson, W.A., & Du Buit, M.H. (2003) Does diet in Celtic Sea fishes reflect prey availability? *Journal of Fish Biology*, **63**, 197-212.
- Platt, T. & Denman, K. (1978) The structure of pelagic marine ecosystems. *Rapport des Procès Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **173**, 60-65.

- Plounevez, S. & Champalbert, G. (1999) Feeding behaviour and trophic environment of *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Bay of Biscay. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **49**, 177-191.
- Plounevez, S. & Champalbert, G. (2000) Diet, feeding behaviour and trophic activity of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Gulf of Lions (Mediterranean Sea). *Oceanologica Acta*, **23**, 175-192.
- Poff, N.L. & Allan, J.D. (1995) Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology*, **76**, 606-627.
- Polis, G.A. (1999) Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos*, **86**, 3-15.
- Polis, G.A., Sears, A.L.W., Huxel, G.R., Strong, D.R., & Maron, J. (2000) When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 473-475.
- Polis, G.A. & Strong, D.R. (1996) Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, **147**, 813-846.
- 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 *Estuaries and coasts : spatial and temporal intrecomparisons* (eds M. Elliott & J.P. Ducrotoy), pp. 277-284. Olsen and Olsen, Fredensborg, Denmark.
- Poore, C.B. (1996) Species differentiation in *Synidotea* (Isopoda: Idoteidae) and recognition of introduced marine species: a reply to Chapman and Carlton. *Crustacean Biology*, **16**, 384-394.
- Post, D.M. (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, **83**, 703-718.
- Potter, I.C., Claridge, P.N., & Warwick, R.M. (1986) Consistency of seasonal changes in an estuarine fish assemblage. *Marine Ecology Progress Series*, **32**, 217-228.
- Potter, I.C., Gardner, D.C., & Claridge, P.N. (1988) Age composition, growth, movements and parasites of the whiting, *Merlangius merlangus*, in the Severn estuary and Bristol channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **68**, 295-313.
- Potts, G.W. & Reay, P.J. (1987). Fish. In *Biological Surveys of Coasts and estuaries* (eds J. Baker & W. Wolff), pp. 342-373. Cambridge University Press, Cambridge.
- Power, M. & Attrill, M.J. (2003) Long-term trends in the estuarine abundance of Nilsson's pipefish (*Syngnathus rostellatus* Nilsson). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **57**, 325-333.
- Power, M., Attrill, M.J., & Thomas, R.M. (2000) Temporal abundance patterns and growth of juvenile herring and sprat from the Thames estuary 1977-1992. *Journal of Fish Biology*, **56**, 1408-1426.
- Prista, N., Vasconcelos, R.P., Costa, M.J., & Cabral, H. (2003) The demersal fish assemblage of the coastal area adjacent to the Tagus estuary (Portugal): relationships with environmental conditions. *Oceanologica Acta*, **26**, 525-536.

- Pritchard, D.W. (1967). What is an Estuary : physical viewpoint. In *Estuaries*, Vol. 83, pp. 3-5. American association for Advancement of Science, Washington.
- 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.
- Puente, E. (1988) Edad y crecimiento de la Faneca, *Trisopterus luscus* (L. 1758) (Pisces, Gadidae) en la costa atlantica francesa. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, **5**, 37-56.
- Quéro, J.-C. (1984) *Les poissons de mer des pêches françaises* Maquette, D. Lemonnier, P., Paris.
- Quéro, J.-C. & Vayne, J.-J. (1987) Le maigre, *Argyrosomus regius* (Asso, 1801) (Pisces, Perciformes, Sciaenidae) du Golfe de Gascogne et des eaux plus septentrionales. *Revue des travaux de l'Institut de Pêches Maritimes*, **49**, 35-66.
- Quiniou, L. (1978) Les Poissons Démersaux de la Baie de Douarnenez : Alimentation et écologie. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale.
- Rajendran, N., Suwa, Y., & Urushigawa, Y. (1993) Distribution of phospholipid ester-linked fatty acid biomarkers for bacteria in the sediment of Ise Bay, Japan. *Marine Chemistry*, **42**, 39-56.
- Ray, G.C. (2005) Connectivities of estuarine fishes to the coastal realm. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **64**, 18-32.
- Ré, P. (1979) The eggs and planktonic stages of portuguese marine fishes. II - Ichthyoplankton of Tejo estuary. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*, **19**, 49-63.
- Reys, J.P. (1961) Etude de la nourriture de quelques poissons démersaux du Golfe du Lion. *Recherche et travaux de la Station Maritime d'Endoume*, **33**, 65-97.
- Riera, P. & Richard, P. (1996) Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine bay of Marennes-Oleron. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **42**, 347-360.
- Riera, P., Stal, L.J., & Nieuwenhuize, J. (2000) Heavy $\delta^{15}\text{N}$ in intertidal benthic algae and invertebrates in the Scheldt estuary (The Netherlands): Effect of river nitrogen inputs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **51**, 365-372.
- Riera, P., Stal, L.J., Nieuwenhuize, J., Richard, P., Blanchard, G., & Gentil, F. (1999) Determination of food sources for benthic invertebrates in a salt marsh (Aiguillon Bay, France) by carbon and nitrogen stable isotopes: importance of locally produced sources. *Marine Ecology-Progress Series*, **187**, 301-307.
- Rince, Y. (1983). Hydrologie - Planctonologie, Rep. No. tome II. Minist. Env./Minist. Mer/ C.S.E.E.L.
- Rindorf, A. (2003) Diel feeding pattern of whiting in the North Sea. *Marine Ecology-Progress Series*, **249**, 265-276.

- Robin, J.P. (1992) Effets de la pêche et des prises d'eau de la centrale de Cordemais sur les juvéniles de flet (*Platichthys flesus* L.) et d'éperlan (*Osmerus eperlanus* L.) dans l'estuaire de la Loire. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- 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 écobioécologique de l'esturgeon, *Acipenser sturio*. Thèse de Doctorat, Université de Rennes I, Rennes.
- Rochard, E. (2001). Fonctionnement des populations de poissons migrateurs amphihalins : de la caractérisation des migrations à leur quantification. HDR. Université Paul Sabatier, Toulouse III, Toulouse.
- Rochard, E., Castelnaud, G., & Lepage, M. (1990) Sturgeons (Pisces: Acipenseridae); threats and prospects. *Journal of Fish Biology*, **37**, 123-132.
- Rochard, E. & Elie, P. (1994). La macrofaune aquatique de l'estuaire de la Gironde. In *Livre blanc de l'estuaire de la Gironde* (ed IFREMER), pp. 46-57. Agence de l'eau Adour Garonne.
- 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.
- Rogers, S.I. (1988) Reproductive effort and efficiency in the female common goby, *Pomatoschistus microps* (Krøyer) (Teleostei: Gobiidae). *Journal of Fish Biology*, **33**, 109-119.
- Romaña, A. & Guillaud, J.F. (1994). La qualité des eaux de l'estuaire. In *Livre blanc de l'Estuaire de la Gironde* (eds J.L. Mauvais & J.F. Guillaud), pp. 32-45. IFREMER, Agence de l'eau Adour-Garonne, Bordeaux.
- Romaña, L.A. (1994) Les grands estuaires français. **Equinoxe*, **47-48**.
- Root, R.B. (1967) The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, **37**, 317-350.
- Ross, S.T. (1986) Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*, **1986**, 252-368.
- Ross, S.T., McMichael, J.R.H., & Ruple, D.L. (1987) Seasonal and diel variation in the standing crop of fishes and macroinvertebrates from a Gulf of Mexico surf zone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **25**, 391-412.
- Rudstam, L.G., Aneer, G., & Hildén, M. (1994) Top-down control in the pelagic Baltic ecosystems. *Dana*, **10**, 105-129.
- Rudstam, L.G., Hansson, S., Johansson, S., & Larsson, U. (1992) Dynamics of planktivory in a coastal area of the northern Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **80**, 159-173.
- Ruesink, J., Roegner, G.C., Dumbauld, B.R., Newton, J.A., & Armstrong, D.A. (2003) Contributions of coastal and watershed energy sources to secondary production in a Northeastern Pacific estuary. *Estuaries*, **26**, 1079-1093.
- Sabatié, R. (1993) Recherches sur l'écologie et la biologie des aloses au Maroc (*Alosa alosa* Linné, 1758 et *Alosa fallax* Lacépède, 1803) : exploitation et taxonomie des populations

- atlantiques, bioécologie des aloses de l'Ouest Sebou. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Safran, P. (1990) Spatio-temporal variability in the structure of a necto-benthic fish nursery: a descriptive study. *Oceanologica Acta*, **13**, 97-106.
- Salgado, J.P., Cabral, H.N., & Costa, M.J. (2004) Feeding ecology of the gobies *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) and *Pomatoschistus microps* (Kroyer, 1838) in the upper Tagus estuary, Portugal. *Scientia Marina*, **68**, 425-434.
- Saliot, A., Marty, J.C., Scribe, P., Sicre, M.A., Viets, T.C., Deleeuw, J.W., Schenck, P.A., & Boon, J.J. (1991) Characterization of particulate organic matter in mediterranean sea-surface films and underlying water by flash pyrolysis and gas-chromatographic analyses. *Organic Geochemistry*, **17**, 329-340.
- 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.
- Sanz, A. & Uriarte, A. (1989) Reproductive cycle and batch fecundity of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in 1987. *CalCOFI Report*, **30**, 127-135.
- Sardou, J. (1970). Périodes de ponte de quelques téléostéens dans la région de Villefranche-sur-mer. In *Journées d'études planctonologiques* (ed J.Y. Cousteau), pp. 141-145. Conseil International pour l'Exploration Scientifique de la Méditerranée, Monaco.
- Sargent, J.H. & Whittle, K.J. (1981). Lipids and hydrocarbons in the marine food web. In *Analysis of Marine Ecosystems* (ed A. Longhurst), pp. 491-533. Academic Press, New York.
- Sargent, J.R. (1976). The structure, metabolism and function of lipids in marine organisms. In *Biochemical and Biophysical Perspectives in Marine Biology* (eds D. Malins & J.R. Sargent), Vol. 3, pp. 149-212. Academic Press, New York.
- Sauvage, H.E. (1982) La nourriture de quelques poissons de mer. *Annales de la Station Aquicole de Boulogne-sur-Mer*, **1**, 39-51.
- Schmidt, J. (1922) The breeding places of the eel. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, **211**, 179-208.
- Sherwood, G.D. & Rose, G.A. (2005) Stable isotope analysis of some representative fish and invertebrates of the Newfoundland and Labrador continental shelf food web. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **63** (4), 537-549.
- Shi, W., Sun, M.Y., Molina, M., & Hodson, R.E. (2001) Variability in the distribution of lipid biomarkers and their molecular isotopic composition in Altamaha estuarine sediments: implications for the relative contribution of organic matter from various sources. *Organic Geochemistry*, **32**, 453-467.
- 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, Paris.

- Singh-Renton, S. & Bromley, P.J. (1999) Feeding of small whiting (*Merlangius merlangus*) in the central and southern North Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **79**, 957-960.
- Sinha, V.R.P. & Jones, J.W. (1967) On the age and growth of the freshwater eel (*Anguilla anguilla*). *Journal of Zoology*, **153**, 99-117.
- Sissenwine, M.P. (1984). Why do fish populations vary ? In *Exploitation of marine communities* (ed R.M. May), pp. 59-94. Springer-Verlag, Berlin.
- Sorbe, J.-C. (1972) Ecologie et éthologie alimentaire de l'ichtyofaune chalutable du plateau continental sud gascogne. Thèse de 3^{ème} cycle, Université d'Aix - Marseille.
- Sorbe, J.-C. (1981) La macrofaune vagile de l'estuaire de la Gironde : distribution et migration des espèces, modes de reproduction et régimes alimentaires. *Océanis*, **6**, 579-562.
- Sorbe, J.-C. (1979). Systématique et écologie des amphipodes gammaridés de l'estuaire de la Gironde. *Cahiers de Biologie Marine*, **20**, 43-58.
- Sorbe, J.-C. (1983) Les décapodes natantia de l'estuaire de la Gironde (France). Contribution à l'étude morphologique et biologique de *Palaemon longirostris*. H. Milne Edwards, 1837. *Crustaceana*, **44**, 251-270.
- Sottolichio, A. (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.
- Speirs, D.C. & Gurney, W.S.C. (2001) Population persistence in rivers and estuaries. *Ecology*, **82**, 1219-1237.
- Stéquert, B. (1972) Contribution à l'étude de la biologie du bar (*Dicentrarchus labrax* L.) des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Bordeaux 1.
- Stevens, M., Maes, J., & Ollevier, F. (2006) A bioenergetics model for juvenile flounder *Platichthys flesus*. *Journal of Applied Ichthyology*, **22**, 79-84.
- Strong, D.R. (1992) Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology*, **73**, 747-754.
- Summers, R.W. (1980) The diet and feeding behaviour of the flounder *Platichthys flesus* (L.) in the Ythan estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Estuarine and Coastal Marine Science*, **11**, 217-232.
- Svetidov, A.N. (1996). Gadidae. In *Fishes of the North-Eastern Atlantic and the mediterranean* (eds P.J.P. Whitehead, M.L. Bauchot, J.C. Hureau, J. Nielson & E. Tortonese), Vol. III, pp. 680-710. Unesco, Paris.
- Swedmark, M. (1957) Variation de la croissance et de la taille dans différentes populations du téléostéen *Gobius minutus*. *Annales Biologiques, Conseil International de l'Exploration de la Mer*, **33**, 163-170.
- Swynnerton, G.H. & Worthington, E.B. (1940) Note on the food of fish in Haweswater (Westmorland). *Journal of Animal Ecology*, **9**, 183-188.

- Szypula, J. (1985) Comparative studies on herring and sprat feeding in the southern Baltic within 1978-1982. *Acta Ichthyologica Et Piscatoria*, **15**, 75-89.
- 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 1.
- Taverny, C. & Elie, P. (2001) Régime alimentaire de la grande alose *Alosa alosa* (Linné, 1766) et de l'alose feinte *Alosa fallax* (Lacépède, 1803) dans le golfe de Gascogne. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362-363**, 837-852.
- Tesch, F.W. (1979) *The Eel: Biology and management of anguillid eels* Chapman and Hall, London.
- Tesch, F.-W. (2003) *The eel*, Thorpe, J. E. edn. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Tesson-Gillet, M. (1980) Etude hydrologique saisonnière de la Gironde à Braud et Saint Louis. *Bulletin de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine*, **27**, 35-60.
- 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.
- Thiel, R., Mehner, T., Kopcke, B., & Kafemann, R. (1996) Diet niche relationships among early life stages of fish in German estuaries. *Marine and Freshwater Research*, **47**, 123-136.
- 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., 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.
- Thomson, J.M. (1954) The organs of feeding and the food of some Australian mullet. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **5**, 469-485.
- Thoumelin, G., Bodineau, L., & Wartel, M. (1997) Origin and transport of organic matter across the Seine estuary: fatty acids and sterol variations. *Marine Chemistry*, **58**, 59-71.
- Ticina, V., Vidjak, O., & Kacic, I. (2000) Feeding of adult sprat, *Sprattus sprattus*, during spawning season in the Adriatic Sea. *Italian Journal of Zoology*, **67**, 307-311.
- Tudela, S. & Palomera, I. (1997) Trophic ecology of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Catalan Sea (northwest Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, **160**, 121-134.
- Tudela, S., Palomera, I., & Quilez, G. (2002) Feeding of anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae in the north-west Mediterranean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **82**, 349-350.
- Ulanowicz, R.E. & Wulff, F. (1991). Comparing Ecosystem Structures : The Chesapeake Bay and the Baltic Sea. In *Comparatives Analyses of Ecosystem. Patterns, Mechanisms, and Theories*. (eds J. Cole, G. Lovett & S. Findlay), pp. 140-166. Springer-Verlag, New York.

- van den Broek, W.L.F. (1979) A seasonal survey of fish populations in the lower Medway Estuary, Kent, based on power station screen samples. *Estuarine and Coastal Marine Science*, **9**, 1-15.
- van den Broek, W.L.F. (1980) Aspects of the biology of estuarine fish populations sampled from power station trash screens. *International Journal of Environmental Studies*, **15**, 203-216.
- van Khanh, N., Drycimski, I., & Chojnacki, J. (1974) Feeding and food composition of sprat from Bornholm depth. *Acta Ichthyologica Et Piscatoria*, **2**, 55-66.
- Vander Zanden, M.J. & Rasmussen, J.B. (1999) Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*, **80**, 1395-1404.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R., & Cushing, C.E. (1980) The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 130-137.
- Veiga, J. (1983) Le zooplancton de l'estuaire de la Gironde. Conséquences de l'hydrologie sur la répartition des espèces et la locomotion du copépode *Eurytemora hirundoides* (Nordquist, 1888). Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1.
- Vinagre, C., Franca, S., Costa, M.J., & Cabral, H.N. (2005) Niche overlap between juvenile flatfishes, *Platichthys flesus* and *Solea solea*, in a southern European estuary and adjacent coastal waters. *Journal of Applied Ichthyology*, **21**, 114-120.
- Volkman, J.K., Johns, R.B., Gillan, F.T., & Perry, G.J. (1980) Microbial lipids of an intertidal sediment, I. Fatty acids and hydrocarbons. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **44**, 1133-1143.
- Vollestad, L.A. (1992) Geographic variation in age and length at metamorphosis of maturing European eel - Environmental effects and phenotypic plasticity. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 41-48.
- Wada, E., Mizutani, H., & Minagawa, M. (1991) The use of stable isotopes for food web analysis. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, **30**, 361-371.
- Wada, E., Terazaki, M., Kabaya, Y., & Nemoto, T. (1987) ^{15}N and ^{13}C abundances in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep Sea Research*, **34**, 829-841.
- Wallace, H. & Ramsay, J.S. (1983) Reliability in measuring diet overlap. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **40**, 347-351.
- Weinstein, M.P. (1982) Commentary : a need for more experimental work in estuarine fisheries ecology. *Northeast Gulf Science*, **5**, 59-64.
- Wennhage, H. & Pihl, L. (2002) Fish feeding guilds in shallow rocky and soft bottom areas on the Swedish west coast. *Journal of Fish Biology*, **61**, 207-228.
- West, J.M., Williams, G.D., Madon, S.P., & Zedler, J.B. (2003) Integrating spatial and temporal variability into the analysis of fish food web linkages in Tijuana Estuary. *Environmental Biology of Fishes*, **67**, 297-309.
- Wheeler, A. (1969) *The fishes of the British Isles and orthwest Europe* Macmillan Press, London.

- Wheeler, A. (1978) *Key to the fishes of Northern Europe*, Worne edn.
- Whipple, S.J., Link, J.S., Garrison, L.P., & Fogarty, M.J. (2000) Models of predation and fishing mortality in aquatic ecosystems. *Fish and Fisheries*, **1**, 22-40.
- White, T.R.C. (1978) The importance of relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia*, **33**, 233-242.
- 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.
- Whithead, M.L., Bauchot, M.L., Hureau, J.C., Nielson, J., & Tortonese, E., eds. (1986) *Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean*. Unesco, Paris.
- Wilson, J.P. & Sheaves, M. (2001) Short-term temporal variations in taxonomic composition and trophic structure of a tropical estuarine fish assemblage. *Marine Biology*, **139**, 787-796.
- Windell, J. & Bowen, S. (1968). Methods for study of fish diets based on analysis of stomach contents. In *Methods for assessment of fish production in fresh waters* (ed W.E. Ricker), pp. 219-226. Blackwell, Oxford.
- 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.
- Woodward, G. & Hildrew, A.G. (2002) Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 1063-1074.
- Wootton, R.J. (1990) *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman & Hall, London.
- Wright, J.M. (1988) Seasonal and spatial differences in the fish assemblage of the non-estuarine Sulaibikhat bay, Kuwait. *Marine Biology*, **100**, 13-20.
- Yamashita, Y., Tanaka, M., & Miller, J.M. (2001) Ecophysiology of juvenile flatfish in nursery grounds. *Journal of Sea Research*, **45**, 205-218.
- Zander, C.D. (1982) Feeding ecology of littoral Gobiid and Blennioid fishes of the Banyuls area (Mediterranean sea) -I- Main food and trophic dimension of niche and ecotope. *Vie et Milieu*, **32**, 1-10.
- Zismann, L., Berdugo, V., & Kimor, B. (1975) The food and the feeding habits of early stage of grey mullets in the Haifa Bay region. *Aquaculture*, **6**, 59-75.

Annexe 1

Tableau A1. Caractéristiques des pêches réalisées

Année	Mois	Jour	Coefficients de marée	Moment de la marée	Nombre de traits de pêche		
					Zone Aval	Zone Médiane	Zone Amont
2003	Juillet	29	78	Flot		2	2
		30	84	Flot Jusant	3 1	1	
2003	Septembre	22	40	Flot Jusant		2 1	2
		23	65	Flot Jusant	2 1		
		24	73	Flot	2		
2003	Novembre	19	49	Flot		2	2
		20	64	Flot	3		
2004	Février	11	78	Flot Jusant		2	2
		12	68	Flot Jusant	3 1	1	
2004	Avril	14	44	Flot Jusant		2 1	2
		15	55	Flot Jusant	3 1		
2004	Juin	29	66	Flot Jusant		2 1	2
		30	71	Flot	3		

Annexe 2

Figure A2. Classifications Ascendantes Hiérarchiques réalisées à partir des fréquences d'occurrence des différentes catégories de proies présentes dans les estomacs des poissons, déterminant les guildes trophiques.

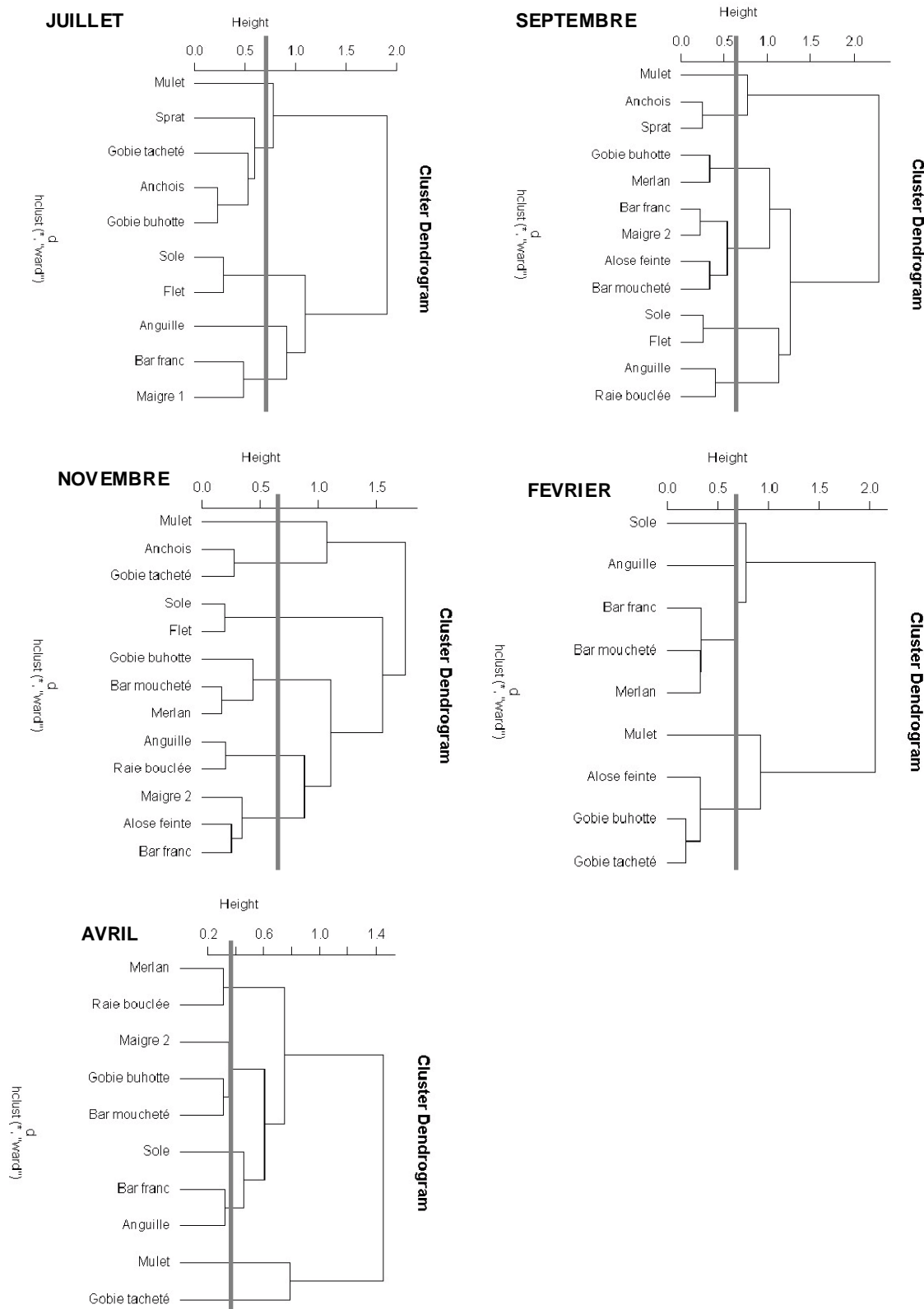


Table des matières

Chapitre 1	Introduction générale	3
1.1	Les relations trophiques	3
1.2	Particularités des écosystèmes estuariens	4
1.3	Les estuaires et les poissons	7
1.4	Contexte girondin	10
1.5	Problématiques et objectifs de l'étude	12
Chapitre 2	L'estuaire de la Gironde	17
2.1	Rappel	17
2.2	L'estuaire de la Gironde : présentation du milieu	18
2.2.1	Situation géographique	18
2.2.2	Le contexte anthropique	20
2.2.3	Géomorphologie	21
2.2.4	Hydrodynamisme	22
2.2.4.1	Climatologie	22
2.2.4.2	Hydrologie fluviale	23
2.2.4.3	Le phénomène de la marée dans l'estuaire de la Gironde	26
2.2.5	Paramètres physico-chimiques	27
2.2.5.1	La salinité	27
2.2.5.2	La température des eaux estuariennes	29
2.2.5.3	Matière en suspension	29
2.2.5.4	Oxygène dissous	30
Chapitre 3	- Les cortèges ichthyologiques dans l'estuaire de la Gironde	31
3.1	Introduction	33
3.2	Composition ichthyofaunistique dans l'estuaire de la Gironde	34
3.3	Ecologie générale et dynamique des espèces choisies	39
3.3.1	Les espèces autochtones de l'ichtyofaune estuarienne	39
3.3.1.1	Le gobie buhotte, <i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas, 1770)	39
3.3.1.2	Le gobie tacheté, <i>Pomatoschistus microps</i> (Krøyer, 1838)	40
3.3.2	Les espèces migratrices amphihalines	42
3.3.2.1	Les aloses	42
3.3.2.2	L'anguille européenne, <i>Anguilla anguilla</i> (Linné, 1758)	45
3.3.2.3	Le mullet porc, <i>Liza ramada</i> (Risso, 1826)	46
3.3.2.4	L'éperlan, <i>Osmerus eperlanus</i> (Linné, 1758)	46
3.3.2.5	Le flet, <i>Platichthys flesus</i> (Linné, 1758)	48
3.3.3	Les espèces euryhalines d'origine marine	49
3.3.3.1	Le maigre, <i>Argyrosomus regius</i> (Asso, 1801)	49
3.3.3.2	Les bars : <i>Dicentrarchus</i> spp.	50
3.3.3.3	L'anchois commun, <i>Engraulis encrasicolus</i> (Linné, 1758)	52

3.3.3.4	Le merlan, <i>Merlangius merlangus</i> (Linné, 1758)	53
3.3.3.5	La raie bouclée, <i>Raja clavata</i> (Linné, 1758)	54
3.3.3.6	La sole commune, <i>Solea solea</i> (Linné, 1758)	54
3.3.3.7	Le sprat, <i>Sprattus sprattus</i> (Linné, 1758)	55
3.3.3.8	Le syngnathe, <i>Syngnathus rostellatus</i> (Nilsson, 1855)	56
3.3.3.9	Le tacaud, <i>Trisopterus luscus</i> (Linné, 1758)	57
3.3.4	Espèces euryhalines d'origine fluviale	57
3.3.5	Conclusion	58
3.4	Les peuplements ichthyologiques échantillonnés	60
3.4.1	Matériels et méthodes	60
3.4.1.1	Stations de prélèvement	60
3.4.1.2	Fréquence d'échantillonnage	61
3.4.1.3	Méthode de capture des poissons	62
3.4.1.4	Analyse de la composition et de la variabilité de l'ichtyofaune	63
3.4.1.5	Les paramètres environnementaux	64
3.4.2	Résultats	64
3.4.2.1	Caractéristiques du milieu pendant la période d'étude	64
3.4.2.2	Variabilité du peuplement de poissons	67
3.4.2.3	Classes d'âge et/ou stades biologiques des espèces choisies	71
3.4.3	Discussion	78
3.4.3.1	Evolution des communautés ichthyologiques dans l'estuaire de la Gironde	78
3.4.3.2	Dynamique spatio-temporelle du peuplement ichthyologique : relation avec les paramètres environnementaux	80
3.4.3.3	Précisions sur l'écologie des espèces choisies et caractérisation du rôle de l'estuaire pour ces espèces	82
3.4.3.4	Représentativité du peuplement choisi	86
3.5	Conclusion	86

Chapitre 4	Ecologie alimentaire : analyses des contenus stomacaux des différentes espèces de poissons	91
4.1	Introduction	91
4.2	Techniques d'analyse des relations trophiques	91
4.2.1	L'analyse des contenus stomacaux	91
4.2.2	Les analyses isotopiques	94
4.2.3	Les marqueurs biochimiques : acides gras et stérols	96
4.2.4	Conclusion	97
4.3	Matériel et méthodes	99
4.3.1	Echantillonnage	99
4.3.2	Analyse des contenus stomacaux	101
4.3.3	Particularité de l'analyse des contenus stomacaux des mullets	101
4.3.4	Calcul d'indices alimentaires et analyses statistiques	102
4.4	Ecologie alimentaire des poissons : approche monospécifique	105
4.4.1	Le mullet porc, <i>Liza ramada</i>	105
4.4.1.1	Résultats	105
4.4.1.2	Discussion	113
4.4.2	Le sprat, <i>Sprattus sprattus</i>	115
4.4.2.1	Résultats	115

4.4.2.2	Discussion	122
4.4.3	L'anchois commun, <i>Engraulis encrasicolus</i>	124
4.4.3.1	Résultats	124
	Discussion	131
4.4.4	Le gobie tacheté, <i>Pomatoschistus microps</i>	133
4.4.4.1	Résultats	133
4.4.4.2	Discussion	141
4.4.5	Le gobie buhotte, <i>Pomatoschistus minutus</i>	143
4.4.5.1	Résultats	143
4.4.5.2	Discussion	152
4.4.6	L'alose feinte, <i>Alosa fallax</i>	154
4.4.6.1	Résultats	154
4.4.6.2	Discussion	161
4.4.7	Le maigre	163
4.4.7.1	Résultats	163
4.4.7.2	Discussion	173
4.4.8	Le bar franc, <i>Dicentrarchus labrax</i>	175
4.4.8.1	Résultats	175
4.4.8.2	Discussion	183
4.4.9	Le bar moucheté, <i>Dicentrarchus punctatus</i>	187
4.4.9.1	Résultats	187
4.4.9.2	Discussion	194
4.4.10	Le merlan, <i>Merlangius merlangus</i>	196
4.4.10.1	Résultats	196
4.4.10.2	Discussion	203
4.4.11	L'anguille, <i>Anguilla anguilla</i>	205
4.4.11.1	Résultats	205
4.4.11.2	Discussion	212
4.4.12	La raie bouclée, <i>Raja clavata</i>	214
4.4.12.1	Résultats	214
4.4.13	Discussion	220
4.4.14	Le flet, <i>Platichthys flesus</i>	221
4.4.14.1	Résultats	221
4.4.14.2	Discussion	228
4.4.15	La sole commune, <i>Solea solea</i>	231
4.4.15.1	Résultats	231
4.4.15.2	Discussion	239
4.5	Conclusion	241

Chapitre 5	- Apport de l'analyse des isotopes stables dans l'étude des réseaux trophiques estuariens	249
5.1	Introduction	249
5.2	Matériels et méthodes	250
5.2.1	Techniques d'échantillonnage de la faune	250
5.2.2	Traitements préalables des échantillons pour l'analyse isotopique	253
5.2.3	Analyse des abondances isotopiques chez les organismes	253
5.2.4	Traitements statistiques	254
5.3	Résultats	254

5.3.1	Caractérisation des niveaux trophiques des poissons par le $\delta^{15}\text{N}$ _____	254
5.3.2	Caractérisation des sources de matière organique assimilées par les différentes espèces de poissons <i>via</i> l'analyse du $\delta^{13}\text{C}$ _____	257
5.3.3	Caractérisation du spectre trophique des poissons par l'approche multi-isotopes _____	260
5.4	Discussion _____	262
5.4.1	Niveaux trophiques des différentes espèces de poissons du système estuarien _____	262
5.4.2	Sources de matière organique assimilées par les poissons _____	264
5.4.3	Spectre trophique des poissons _____	265
5.5	Conclusion _____	267
Chapitre 6 Construction des guildes trophiques – leurs apports dans la compréhension du fonctionnement estuarien _____		271
6.1	Introduction _____	271
6.2	Méthodologie _____	272
6.3	Résultats _____	272
6.3.1	Variabilité temporelle des guildes trophiques _____	272
6.3.2	Variabilité temporelle de l'importance numérique des principales catégories de proies trouvées dans les contenus stomacaux _____	276
6.4	Analyse de la variabilité temporelle de la composition des guildes trophiques _____	279
6.4.1	Guilde trophique « mangeurs de micro-algues et détritus » sur l'ensemble de l'année _____	279
6.4.2	Composition des guildes trophiques en juillet _____	280
6.4.3	Composition des guildes trophiques en septembre _____	281
6.4.4	Composition des guildes trophiques en novembre _____	282
6.4.5	Composition des guildes trophiques en février _____	283
6.4.6	Composition des guildes trophiques en avril _____	284
6.4.7	Evolution des guildes trophiques de poissons en fonction des saisons _____	285
6.5	Proposition de nouvelles guildes trophiques _____	288
6.6	Discussion et conclusion _____	290
Chapitre 7 - Conclusion générale _____		297
7.1	Contexte de l'étude _____	297
7.2	Principaux résultats acquis _____	298
7.2.1	Apports d'écologie générale _____	298
7.2.2	Écologie alimentaire _____	300
7.2.3	Guildes trophiques _____	301
7.2.4	Apport de l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote dans les organismes _____	303
7.3	Perspectives _____	304

Table des illustrations

Figures

- Figure 1. Schéma de la structure et du fonctionnement d'un écosystème estuarien. Les rectangles représentent les compartiments structurels, les flèches/doubles flèches représentent les actions/interactions fonctionnelles des différents compartiments. Le cercle représente l'objectif des gestionnaires..... 6*
- Figure 2. Schéma conceptuel de l'étude. En vert la problématique, en gris les objectifs, en jaune la méthodologie, en rose le travail bibliographique préalable nécessaire..... 13*
- Figure 3. Présentation de l'estuaire de la Gironde 19*
- Figure 4. Débits moyens annuels et semestriels cumulés de la Garonne et de la Dordogne, de 1960 à 2004 (en pointillé leur moyenne globale, ou module, sur toute la période), calculés d'après les valeurs journalières du Port Autonome de Bordeaux par Girardin et al. (2005)..... 23*
- Figure 5. Débits journaliers de la Garonne et de la Dordogne (d'après les données journalières du PAB, aux stations de Pessac et de La Réole) en 2003 et 2004, avec les moyennes annuelles et semestrielles du débit fluvial global. Les modules pluriannuels (1960-2004) par année et par semestre (pointillés) y figurent également. 25*
- Figure 6. Limites moyennes des trois secteurs de l'estuaire marin communément évoqués. N.B. La zone polyhaline ne s'arrête pas à la limite transversale de la mer qui représente une limite administrative..... 28*
- Figure 7. Localisation des zones d'échantillonnages STURAT (A) et TRANSECT (B) dans l'estuaire de la Gironde 35*
- Figure 8. Localisation des stations de prélèvement dans l'estuaire de la Gironde..... 61*
- Figure 9. Description du chalut à panneaux utilisés lors des campagnes d'échantillonnage..... 62*
- Figure 10. Distribution des tailles des gobies, *Pomatoschistus minutus* et *P. microps* dans les différentes zones de l'estuaire et pour chaque mois échantillonné. En rouge : nombre d'individus pêchés est ≥ 5 ; en jaune : nombre d'individus pêchés est compris entre 1 et 4. 1+ : individus âgés d'un an ; 2+ : individus âgés de 2 ans..... 72*
- Figure 11. Distribution des tailles des espèces migratrices amphihalines dans les différentes zones de l'estuaire et pour chaque mois échantillonné. En rouge : nombre d'individus pêchés est ≥ 5 ; en jaune : nombre d'individus pêchés est compris entre 1 et 4. 0+ : individus issus de la reproduction de l'année ; 1+ : individus âgés d'un an ; 2+ : individus âgés de 2 ans ; 3+ : individus âgés de 3 ans ; 0-3 : individus âgés de 0 à 3 ans ; 4-6 : individus âgés de 4 à 6 ans ; +4 : individus d'âge \geq à 4ans ; +7 : individus d'âge \geq à 7 ans. 73*
- Figure 12. Distribution des tailles des espèces euryhalines d'origine marine dans les différentes zones de l'estuaire et pour chaque mois échantillonné. En rouge : nombre d'individus pêchés est*

≥ 5 ; en jaune : nombre d'individus pêchés compris entre 1 et 4. 0 + : individus âgés de moins d'un an ; 1+ : individus âgés de 1 an ; 2+ : individus âgés de 2 ans ; A : stade adulte. 76

Figure 13. Distribution des tailles des espèces euryhalines d'origine marine dans les différentes zones de l'estuaire et pour chaque mois échantillonné. En rouge : nombre d'individus pêchés est ≥ 5 ; en jaune : nombre d'individus pêchés compris entre 1 et 4. 0 + : individus âgés de moins d'un an ; 1+ : individus âgés de 1 an ; 2+ individus âgés de 2 ans ; J : stade juvénile ; A : stade adulte. 77

Figure 14. Fréquences d'occurrence (FO) en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire du mullet, *Liza ramada*. 106

Figure 15. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant différents mois et zones de l'estuaire (en bleu), pour les items identifiés (en rouge) dans le bol alimentaire du mullet, *Liza ramada*. A gauche les items ont été regroupés en catégories (A.), à droite les différents taxons préférentiels et secondaires identifiés ont été représentés (B.). 108

Figure 16. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire du mullet, *Liza ramada*, par zone étudiée pour les différents mois, basée sur l'indice d'occurrence. 108

Figure 17. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du mullet, *Liza ramada*, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. n = nombre d'estomacs pleins examinés. 109

Figure 18. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le mullet, *Liza ramada*, dans l'estuaire de la Gironde. 111

Figure 19. Fréquences d'occurrence (FO) en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire du sprat, *Sprattus sprattus*. 116

Figure 20. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant deux mois (juillet et septembre 2003 en bleu) pour les zones aval et médiane (« milieu ») de l'estuaire, pour les items identifiés (en rouge) dans le bol alimentaire du sprat, *Sprattus sprattus*. A gauche les items ont été regroupés en catégories, à droite les différents taxons préférentiels et secondaires identifiés ont été représentés. 117

Figure 21. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire du sprat, *Sprattus sprattus*, par zone étudiée pour les différents mois, basée sur l'indice d'occurrence. 118

Figure 22. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du sprat, *Sprattus sprattus*, en juillet et en septembre par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. $40\text{mm} \leq T1 < 60\text{mm}$; $60\text{mm} \leq T2 < 80\text{mm}$; $80\text{mm} \leq T3 < 100\text{mm}$; $100\text{mm} \leq T4 < 130\text{mm}$; n = nombre d'estomacs pleins examinés. 119

Figure 23. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le sprat, *Sprattus sprattus*, dans l'estuaire de la Gironde. 120

<i>Figure 24. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire de l'anchois, <i>Engraulis encrasicolus</i>.</i>	125
<i>Figure 25. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant trois mois (juillet, septembre et novembre 2003 en bleu) pour les zones aval, médiane (« milieu ») et amont de l'estuaire, pour les items identifiés (en rouge) dans le bol alimentaire de l'anchois, <i>Engraulis encrasicolus</i>. A gauche les items ont été regroupés en catégories, à droite les différents taxons identifiés ont été représentés.</i>	127
<i>Figure 26. Importance relative de chaque catégorie de proie (a.) et chaque taxon identifié (b.) dans le bol alimentaire de l'anchois, <i>Engraulis encrasicolus</i>, par zone étudiée pour les différents mois, basée sur l'indice d'occurrence.</i>	127
<i>Figure 27. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture de l'anchois, <i>Engraulis encrasicolus</i>, par classe de taille pour chaque mois considéré, basée sur l'indice d'occurrence. $40\text{mm} \leq T1 < 60\text{mm}$; $60\text{mm} \leq T2 < 80\text{mm}$; $100\text{mm} \leq T4 < 130\text{mm}$; n = nombre d'estomacs pleins examinés.</i>	128
<i>Figure 28. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez l'anchois, <i>Engraulis encrasicolus</i>, dans l'estuaire de la Gironde.</i>	129
<i>Figure 29. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire du gobie tacheté, <i>Pomatoschistus microps</i>.</i>	134
<i>Figure 30. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les gobies tachetés, <i>Pomatoschistus microps</i>, récoltés à différents mois (juillet, novembre, février et avril) et zones de l'estuaire (zone amont et au milieu) représentés en bleu pour les items identifiés, représentés en rouge, dans le bol alimentaire du gobie tacheté. A gauche les items ont été regroupés en catégories (A.), à droite les différents taxons identifiés ont été représentés (B.).</i>	136
<i>Figure 31. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire du gobie tacheté, <i>Pomatoschistus microps</i>, par zone étudiée pour les différents mois, basée sur l'indice d'occurrence.</i>	136
<i>Figure 32. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du gobie tacheté, <i>Pomatoschistus microps</i>, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. n = nombre d'estomacs pleins examinés.</i>	137
<i>Figure 33. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le gobie tacheté, <i>Pomatoschistus microps</i>, dans l'estuaire de la Gironde</i>	139
<i>Figure 34. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire du gobie buhotte, <i>Pomatoschistus minutus</i>.</i>	144
<i>Figure 35. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les gobies buhottes, <i>Pomatoschistus minutus</i>, récoltés de juillet 2003 à juin 2004, dans différentes zones de l'estuaire (représentés en bleu) et pour les items identifiés dans leur bol alimentaire (représentés en rouge). A gauche (A.) les items ont été regroupés en catégories, à droite les taxons caractérisant le régime alimentaire ($FO > 10\%$) ont été représentés (B.).</i>	146

<i>Figure 36. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire du gobie buhotte, Pomatoschistus minutus, par zone étudiée pour les différents mois, basée sur l'indice d'occurrence.</i>	<i>147</i>
<i>Figure 37. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du gobie buhotte, Pomatoschistus minutus, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. n = nombre d'estomacs pleins examinés.</i>	<i>148</i>
<i>Figure 38. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le gobie buhotte, Pomatoschistus minutus, dans l'estuaire de la Gironde</i>	<i>150</i>
<i>Figure 39. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire de l'alose feinte, Alosa fallax.</i>	<i>155</i>
<i>Figure 40. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les aloses feintes, Alosa fallax, récoltés de septembre 2003 à février 2004, dans différentes zones de l'estuaire (représentés en bleu) et pour les items identifiés dans leur bol alimentaire (représentés en rouge). A gauche les items ont été regroupés en catégories (A.), à droite les taxons caractérisant le régime alimentaire (FO>10%) ont été représentés (B.).</i>	<i>157</i>
<i>Figure 41. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire de l'alose feinte, Alosa fallax, par zone étudiée pour les différents mois de présence, basée sur l'indice d'occurrence.</i>	<i>157</i>
<i>Figure 42. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture de l'alose feinte, Alosa fallax, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. n = nombre d'estomacs pleins examinés.</i>	<i>158</i>
<i>Figure 43. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez l'alose feinte, Alosa fallax, dans l'estuaire de la Gironde</i>	<i>159</i>
<i>Figure 44. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire de Argyrosomus regius.</i>	<i>164</i>
<i>Figure 45. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les maigres, Argyrosomus regius, récoltés à différents mois, dans différentes zones de l'estuaire (représentés en bleu) et pour les items identifiés dans leur bol alimentaire (représentés en rouge). En haut les items ont été regroupés en catégories (A.), en bas par taxons (FO>10%) (B.). Les cercles noirs représentent les groupes formés dans le plan des l'AFC.</i>	<i>167</i>
<i>Figure 46. Importance relative des catégories de proie (A.) et taxons identifiés (B.) dans le bol alimentaire du maigre, Argyrosomus regius, par zone et mois, basée sur l'indice d'occurrence.</i>	<i>168</i>
<i>Figure 47. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du maigre, Argyrosomus regius, par classe de taille (en mm), basée sur l'indice d'occurrence. n = nombre d'estomacs pleins examinés.</i>	<i>169</i>
<i>Figure 48. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le maigre, Argyrosomus regius, dans l'estuaire de la Gironde</i>	<i>171</i>

<i>Figure 49. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire du bar franc, Dicentrarchus labrax.</i>	<i>176</i>
<i>Figure 50. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les mois de juillet, septembre, novembre, février et avril (en bleu) pour les items identifiés (en rouge) dans le bol alimentaire du bar franc, Dicentrarchus labrax. A gauche les items ont été regroupés en catégories, à droite en taxons préférentiels et secondaires (les items accessoires n'étant pas représentatifs du régime alimentaire).</i>	<i>179</i>
<i>Figure 51. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire du bar franc, Dicentrarchus labrax, pour les différents mois de présence, basée sur l'indice d'occurrence.</i>	<i>179</i>
<i>Figure 52. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du bar franc, Dicentrarchus labrax, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. n = nombre d'estomacs pleins examinés.</i>	<i>180</i>
<i>Figure 53. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le bar franc, Dicentrarchus labrax, dans l'estuaire de la Gironde.</i>	<i>181</i>
<i>Figure 54. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire du bar moucheté, Dicentrarchus punctatus.</i>	<i>188</i>
<i>Figure 55. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les mois de septembre, novembre, février et avril (en bleu) pour les items identifiés (en rouge) dans le bol alimentaire du bar moucheté, Dicentrarchus punctatus. A gauche les items ont été regroupés en catégories (A.), à droite les taxons préférentiels et secondaires (les items accessoires n'étant pas représentatifs du régime alimentaire ; B.).</i>	<i>190</i>
<i>Figure 56. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire du bar moucheté, Dicentrarchus punctatus, par zone étudiée pour les différents mois de présence, basée sur l'indice d'occurrence.</i>	<i>190</i>
<i>Figure 57. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du bar moucheté, Dicentrarchus punctatus, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. n = nombre d'estomacs pleins examinés.</i>	<i>191</i>
<i>Figure 58. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le bar moucheté, Dicentrarchus punctatus, dans l'estuaire de la Gironde.</i>	<i>192</i>
<i>Figure 59. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire du merlan, Merlangius merlangus.</i>	<i>197</i>
<i>Figure 60. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les mois de septembre, novembre, février et avril, pour les zones aval et médiane de l'estuaire (en bleu) pour les items identifiés (en rouge) dans le bol alimentaire du merlan, Merlangius merlangus. A. les items regroupés en catégories ; B. les taxons préférentiels et secondaires (les items accessoires n'étant pas représentatifs du régime alimentaire).</i>	<i>199</i>

<i>Figure 61. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire du merlan, Merlangius merlangus, par zone étudiée pour les différents mois, basée sur l'indice d'occurrence.....</i>	<i>199</i>
<i>Figure 62. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du merlan, Merlangius merlangus, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. n = nombre d'estomacs pleins examinés.</i>	<i>200</i>
<i>Figure 63. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le merlan, Merlangius merlangus, dans l'estuaire de la Gironde</i>	<i>201</i>
<i>Figure 64. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire de l'anguille, Anguilla anguilla.</i>	<i>206</i>
<i>Figure 65. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les différents mois (juillet, septembre, novembre, février, avril et juin ; en bleu) pour les items identifiés (en rouge) dans le bol alimentaire de l'anguille, Anguilla anguilla. A. les items regroupés en catégories, B. les taxons préférentiels et secondaires (les items accessoires n'étant pas représentatifs du régime alimentaire).</i>	<i>208</i>
<i>Figure 66. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire de l'anguille, Anguilla anguilla, pour les différents mois, basée sur l'indice d'occurrence.</i>	<i>208</i>
<i>Figure 67. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture de l'anguille, Anguilla anguilla, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. n = nombre d'estomacs pleins examinés.</i>	<i>209</i>
<i>Figure 68. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez l'anguille européenne, Anguilla anguilla, dans l'estuaire de la Gironde</i>	<i>210</i>
<i>Figure 69. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire de la raie bouclée, Raja clavata.....</i>	<i>215</i>
<i>Figure 70. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant trois mois (en bleu) pour les items identifiés (en rouge) dans le bol alimentaire de la raie bouclée, Raja clavata. A. les items regroupés en catégories, B. les taxons préférentiels et secondaires (les items accessoires n'étant pas représentatifs du régime alimentaire).</i>	<i>216</i>
<i>Figure 71. Importance relative de chaque catégorie de proie (A.) et chaque taxon identifié (B.) dans le bol alimentaire de la raie bouclée, Raja clavata, pour les différents mois, basée sur l'indice d'occurrence.</i>	<i>216</i>
<i>Figure 72. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez la raie bouclée, Raja clavata, dans l'estuaire de la Gironde</i>	<i>218</i>
<i>Figure 73. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire du flet, Platichthys flesus.</i>	<i>222</i>

- Figure 74. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les flets, *Platichthys flesus*, récoltés à différents mois dans la zone « milieu » de l'estuaire, représentés en bleu, pour les items identifiés, représentés en rouge, dans le bol alimentaire. A gauche les items ont été regroupés en catégories, à droite les différents taxons identifiés ont été représentés. 224
- Figure 75. Importance relative de chaque catégorie de proie (a.) et chaque taxon identifié (b.) dans le bol alimentaire du flet, *Platichthys flesus*, pour les différents mois (zone médiane), basée sur l'indice d'occurrence. 224
- Figure 76. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture du flet, *Platichthys flesus*, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence..... 225
- Figure 77. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez le flet, *Platichthys flesus*, dans l'estuaire de la Gironde 226
- Figure 78. Fréquences d'occurrence en % des différents items (a. catégories – b. taxons) constituant le régime alimentaire de la sole commune, *Solea solea*..... 232
- Figure 79. Analyses Factorielles des Correspondances sur la matrice de données concernant les soles communes, *Solea solea*, récoltées à différents mois et zones de l'estuaire (zone aval et au milieu) représentés en bleu, pour les items identifiés, représentés en rouge, dans le bol alimentaire de la sole. A. les items regroupés en catégories, B. taxons identifiés..... 234
- Figure 80. Importance relative de chaque catégorie de proie identifiée dans le bol alimentaire de la sole, *Solea solea*, pour les différents mois et zones retenus, basée sur l'indice d'occurrence. 234
- Figure 81. Importance relative de chaque taxon identifié dans le bol alimentaire de la sole, *Solea solea*, pour les différents mois et zones retenues, basée sur l'indice d'occurrence..... 235
- Figure 82. Importance relative de chaque catégorie de proie dans la nourriture de la sole, *Solea solea*, par classe de taille, basée sur l'indice d'occurrence. 235
- Figure 83. Variabilité alimentaire spatio-temporelle chez la sole commune, *Solea solea*, dans l'estuaire de la Gironde 237
- Figure 84. Localisation des stations d'échantillonnage de la campagne 'isotope'. Etoiles bleues : stations subtidales ; étoiles vertes : stations intertidales. En pointillé rouge, délimitation des zones..... 252
- Figure 85. Valeurs moyennes en $\delta^{15}N$ et écarts types des différentes espèces de poissons présentes en septembre 2004 dans l'estuaire de la Gironde. 255
- Figure 86. Niveaux trophiques des différentes espèces de poissons quantifiées via l'analyse des teneurs moyennes en $\delta^{15}N$ et estimés via l'analyse des contenus stomacaux sur des gammes de taille similaires. N.B. * Le niveau trophique des aloses feintes, mesurant entre 58 et 100 mm dans cette étude, est issu de la littérature mais concerne aussi l'estuaire de la Gironde (CTGREF, 1979). Les carrés regroupent les espèces appartenant au même niveau trophique. 256

Figure 87. Teneurs moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ et écarts types **a.** de la faune échantillonnée (invertébrés et poissons), **b.** des poissons et **c.** des invertébrés, pour les trois zones de l'estuaire de la Gironde considérées. 257

Figure 88. Teneurs moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ et écarts types (‰) de chaque poisson analysé en fonction de sa zone de pêche (zone amont, médiane ou aval) dans l'estuaire de la Gironde. A droite sont indiquées les valeurs des signaux isotopiques du seston marin et estuarien, des macro-algues marines et micro-algues benthiques issues de la littérature (Riera & Richard, 1996). 259

Figure 89. Approche multi-isotopes avec les signatures et les écarts types du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de quelques groupes définis dans le Tableau 26. Le trait en pointillé délimite la gamme des signatures enregistrées dans cette étude. Les icônes noirs représentent les groupes de poissons pour lesquels le spectre trophique a été estimé. Les rectangles représentent leur spectre trophique théorique calculé en retranchant à leurs signatures isotopiques les valeurs d'enrichissement trophique, soit 1‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et 3,4‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$ 261

Figure 90. Guildes trophiques des espèces de poissons étudiées dans l'estuaire de la Gironde pour les différents mois échantillonnées, déterminées à partir d'une Classification Ascendante Hiérarchique (Annexe 2) Les flèches épaisses représentent les relations trophiques majeures et les flèches fines les relations trophiques secondaires. Ellipses : proies, Carrés : consommateurs ; en jaune : guildes ; en gris : proies les plus consommées. 274

Tableaux

Tableau 1. Guildes écologiques, fréquences (IF) dans les échantillons STURAT (de 1995 à 1999) et TRANSECT (de 1979 à 1999) et abondances (Ab) dans les échantillons STURAT (1995-1999) des différentes espèces de poissons recensées dans l'estuaire de la Gironde. Les fréquences et abondances ont été calculées par Lobry (2004). Pour les fréquences - : IF = 0 ; + : IF ≤ 12,5% ; ++ :]12,5 ; 50] ; +++ :]50 ; 75] ; +++ IF > 75 %. Pour les abondances : - : Ab = 0 ; + : abondance faible ; ++ : abondance moyenne ; +++ : forte abondance ; ++++ : très forte abondance. L'appartenance de chaque espèce à une guilda écologique a été définie par Elliott & Dawailly (1995) voire modifiée pour certaines espèces par Lobry (2004) 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. En gras, espèces les plus fréquentes (IF > 12,5) et les plus abondantes. 36

Tableau 2. Type d'écologie, position dans la colonne d'eau, écophases rencontrées, secteur halin et période de présence dans l'estuaire de la Gironde pour les différentes espèces de poissons choisies. ? : points encore soumis à interrogations. _____ 59

Tableau 3. Valeurs de salinité (PSU) et de température (°C) relevées à marée haute, un mètre au-dessous de la surface de l'eau à différentes stations (zone aval : PK 86 ; zone médiane, PK 52 ; zone amont, PK 30) et aux mois échantillonnés. _____ 66

Tableau 4. Evolution de la richesse spécifique (nombre d'espèces) et de la composition en terme de types écologiques (en %) pendant la période d'échantillonnage. _____ 67

Tableau 5. Evolution de la richesse spécifique (nombre d'espèces) et de la composition en terme de types écologiques (en %) dans les différentes zones d'étude. _____ 68

Tableau 6. IF de chacune des espèces capturées dans le cadre de cette étude en fonction du mois et de la zone échantillonnée. En rouge, IF ≥ 75% ; en orange IF compris entre 50% et 75% ; en jaune IF compris entre 12,5% et 50% ; en bleu, espèces non répertoriées dans la liste faunistique de l'estuaire de la Gironde (cf. Tableau 1) ; en gras, espèces étudiées dans la suite de ce travail ; en vert, espèces choisies au départ et non considérées dans la suite de ce travail. _____ 69

Tableau 7. Avantages et désavantages des méthodes utilisées pour caractériser les relations trophiques, d'après (Pasquaud et al., in press). _____ 98

Tableau 8. Caractéristiques des pêches dans l'espace et dans le temps : ligne blanche : nombre total de poissons échantillonnés, ligne grisée : nombre d'estomacs analysés. AV : zone aval, MED : zone médiane, AM : zone amont. NE : nombre total d'estomacs examinés par espèces 100

Tableau 9. Evolution temporelle (en gras) et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des mullets, *Liza ramada* récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. ___ 107

Tableau 10. Evolution temporelle (en gras) et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des sprats, *Sprattus sprattus*, récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés :

nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. _____ 116

Tableau 11. Evolution temporelle (en gras) et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes en mm des anchois, *Engraulis engrasicolus*, récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. _____ 126

Tableau 12. Evolution temporelle (en gras) et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes en mm des gobies tachetés, *Pomatoschistus microps*, récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. En rouge, échantillons non retenus pour l'étude de la variabilité spatio-temporelle. _____ 135

Tableau 13. Evolution temporelle (en gras) et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes en mm des gobies buhottes, *Pomatoschistus minutus*, récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. _____ 145

Tableau 14. Evolution temporelle (en gras) et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des aloses feintes, *Alosa fallax*, récoltées. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. En rouge, échantillons non retenus pour l'étude de la variabilité spatio-temporelle. _____ 156

Tableau 15. Evolution spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des maigres, *Argyrosomus regius*, récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. En rouge, échantillons non retenus pour l'étude de la variabilité spatio-temporelle. _____ 165

Tableau 16. Evolution temporelle et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des bars francs récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. Les échantillons ne pouvant être considérés pour l'analyse spatio-temporelle sont indiqués en rouge. _____ 177

Tableau 17. Evolution temporelle et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des bars mouchetés, *Dicentrarchus punctatus*, récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. _____ 189

Tableau 18. Evolution temporelle des classes de taille et tailles moyennes des merlans, *Merlangius merlangus*, récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. _____ 198

Tableau 19. Evolution temporelle et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des anguilles, *Anguilla anguilla*, récoltées. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. ___ 207

Tableau 20. Evolution spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des raies bouclées, *Raja clavata*, récoltées. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. _____ 215

Tableau 21. Evolution temporelle et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes en mm des flets, *Platichthys flesus*, récoltés. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. En rouge, échantillons non retenus _____ 223

Tableau 22. Evolution temporelle et spatio-temporelle des classes de taille et tailles moyennes des soles communes, *Solea solea*, récoltées. Caractéristiques des estomacs analysés : nombre, pourcentage de vacuité, nombre de catégories et de taxons constituant le bol alimentaire. ___ 233

Tableau 23. Ecologie et variabilités alimentaires des 14 espèces de poissons étudiées dans ce travail _____ 242

Tableau 24. Guildes trophiques d'après la terminologie utilisée par Elliott & Dewailly (1995) _____ 246

Tableau 25. Taxons/espèces, tailles, tailles moyennes (en mm) et nombre d'individus échantillonnés pour les analyses isotopiques en septembre 2004 dans l'estuaire de la Gironde. Les tailles correspondent aux longueurs totales du corps, exceptées pour les crabes où la longueur de la carapace a été retenue. _____ 251

Tableau 26. Signatures isotopiques et écarts types (ET en ‰) du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ des principaux invertébrés et groupes de poissons échantillonnés en septembre 2004 dans l'estuaire de la Gironde. Les groupes ont été obtenus par une classification de Ward. Les tailles correspondent à des longueurs totales du corps, exceptées pour les tailles des crabes qui correspondent à des longueurs de carapaces. _____ 260

Tableau 27. Variabilité temporelle des effectifs moyens (E_m) des principales catégories de proies retrouvées dans les contenus stomacaux des espèces de poissons étudiées. _____ 277

Tableau 28. Récapitulatif des guildes définies par Lobry (2004) et estimées dans l'approche monospécifique, d'après les définitions de (Elliott & Dewailly, 1995). En gras, guildes qui ont été corrigées ou définies par notre travail. Pour la définition des abréviations, voir Tableau 24, p. En rouge, guildes proposées via l'approche multispécifique. Mangeurs de - **D** : détritus - **P** : producteurs primaires - **Z** : zooplancton, **M** : mysidacés - **C** : grands crustacés - **F** : poissons - **AP** : annélides polychètes. _____ 290

Résumé

Cette étude vise à évaluer le rôle des relations trophiques dans la structuration des peuplements ichthyologiques en milieu estuarien. Ainsi, les relations trophiques des 14 principales espèces de poissons de l'estuaire de la Gironde ont été décrites ainsi que leurs variabilités (espace, temps, taille des individus) *via* l'analyse des contenus stomacaux. Cette approche fait ressortir une grande diversité des types des comportements alimentaires spécifiques et une dominance de la composante temporelle dans la variabilité alimentaire, excepté pour le mullet. La méthode des analyses isotopiques du carbone et de l'azote a été utilisée ponctuellement pour évaluer les apports de cette nouvelle technique sur la connaissance de la structure et du fonctionnement des réseaux trophiques en milieu estuarien. Ce travail démontre l'impossibilité pour cet outil, de déterminer à lui seul avec exactitude les niveaux trophiques et les relations trophiques entre un poisson et ses proies, dans ce type de milieu. Il ne peut donc pas remplacer la méthode classique d'analyse des contenus stomacaux. Enfin, des guildes trophiques ont été construites à partir des résultats des analyses temporelles. Cette démarche a permis de décrire des structures trophiques saisonnières, d'émettre des hypothèses de fonctionnement et d'identifier des compartiments de proies clés. La variabilité des assemblages de poissons semble bien structurée par la dynamique saisonnière des communautés de proies, ce qui suggère un contrôle du réseau trophique plutôt de type « bottom-up ». L'ensemble de ce travail a permis de proposer de nouvelles guildes trophiques plus précises, applicables à l'ichtyofaune de tous les milieux d'interface.

Mots clés : Analyses des contenus stomacaux – Relations trophiques – Variabilités alimentaires – Isotopes stables – Guildes trophiques – Structure - Fonctionnement – Compartiments clés – Ecosystème estuarien - Estuaire de la Gironde

Abstract

This work evaluates the role of the trophic relationships in fish assemblages as a structuring factor in an estuarine ecosystem. Thus, the trophic relationships of the 14 main fish species of the Gironde estuary are described in relation with space, time, size class, *via* the stomach content analysis. This approach highlighted the high diversity of specific feeding behaviours and, excepted for the mullet, a predominance of the temporal component in feeding variability. Stable isotopic analysis (carbon and nitrogen) was used to evaluate their investigative contributions to the understanding of the structure and the functioning of the estuarine trophic relationships. This work shows that this tool is not able to determine precisely the trophic levels and the relationships between a fish and its preys in such ecosystems. Thus, it can not replace the traditional method of stomach content analysis. In addition, in order to describe trophic seasonal structures, to suggest hypothesis and to identify component keys of preys, the trophic guilds were built from the temporal analysis. The variability of the fish assemblages is well structured by the seasonal dynamics of the prey communities. This observation suggests a "bottom-up" control of the trophic web. We finally propose a new tool enabling the description of the fish structure and the functioning of the trophic webs through accurate trophic guilds. These trophic guilds should be utilised in other transitional water ecosystems.

Keywords : Stomach content analysis – Trophic relationships – Food variability – Stable isotopes – Trophic guilds – Structure – Functioning – Component keys – Estuarine ecosystem - Gironde estuary.