Trajectoire de restauration des marais intertidaux : réponse du necton à la dépoldérisation dans l'estuaire de la Gironde

Alain Lechêne

▶ **To cite this version:**

Alain Lechêne. Trajectoire de restauration des marais intertidaux : réponse du necton à la dépoldérisation dans l'estuaire de la Gironde. Ecologie, Environnement. Université de Bordeaux, 2017. Français. NNT : 2017BORD0883 . tel-01717327

HAL Id: tel-01717327
https://theses.hal.science/tel-01717327

Submitted on 26 Feb 2018

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

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE PRÉSENTÉE

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR DE

L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ÉCOLE DOCTORALE Sciences et environnements (n°304)

SPÉCIALITÉ Écologie évolutive, fonctionnelle et des communautés

Par Alain LECHÊNE

TRAJECTOIRE DE RESTAURATION DES MARAIS INTERTIDAUX

Réponse du necton à la dépoldérisation dans l'estuaire de la Gironde

Sous la direction de :
M. Pascal LAFFAILLE, Professeur des Universités à l'INP-ENSAT
M. Jérémy LOBRY, Ingénieur de Recherche à Irstea
M. Philippe BOËT, Directeur de Recherche à Irstea

Soutenue publiquement le 14 décembre 2017

Devant le jury composé de :

M. Richard MICHALET	Université de Bordeaux	Président
M. Jan BREINE	INBO, Belgium	Rapporteur
M. Éric FEUNTEUN	MNHN, CNRS 7208, UPMC, IRD 207, UCN, UA	Rapporteur
Mme Élodie RÉVEILLAC	Agrocampus Ouest	Examinatrice
Mme Valérie DAVID	UMR CNRS 5805 EPOC - OASU	Examinatrice
M. Pascal LAFFAILLE	INP ENSAT - UMR 5245 EcoLab	Directeur de thèse
M. Jérémy LOBRY	Irstea	Directeur de thèse
M. Philippe BOËT	Irstea	Directeur de thèse

Remerciements

Cette thèse a débuté en 2014 mais elle est le prolongement d'un patient travail de suivi biologique engagé depuis 2008 dans le marais de Mortagne, et depuis 2009 sur l'île Nouvelle. Je remercie toutes celles et tous ceux qui ont participé à cette aventure, avec le regret de ne pas tous pouvoir les nommer.

Je remercie tout d'abord Éric Rochard, directeur de l'unité EABX, de m'avoir permis de mener ce travail de doctorat en trois ans au sein de son unité, dans de bonnes conditions matérielles. Je suis également reconnaissant envers Paul Gonthier, chef de feu l'unité ECOSEMA-EPBX. Paul, sans ton sens de l'optimisation financière, les campagnes de pêche à Mortagne et sur l'île Nouvelle n'auraient jamais pu être menées avec une telle ampleur et une telle réactivité. Merci pour la confiance accordée et le pari sur l'avenir.

J'ai eu la chance d'être encadré par trois directeurs de thèse : Philippe Boët, Jérémy Lobry et Pascal Laffaille. Philippe, merci pour ta gentillesse et ta positivité, et d'avoir accepté très en amont de participer à cette aventure. Jérémy, merci pour tes encouragements, tes remarques constructives (qui auront permis d'améliorer le diaporama de la soutenance jusqu'au dernier jour !) et pour la prise en charge des aspects administratifs à des moments critiques. Ton aide a été précieuse lorsque je n'y voyais plus très clair. Pascal, j'ai l'intime conviction que cette thèse n'aurait jamais abouti sans ta direction... Merci pour le cadeau que tu m'as fait en acceptant de diriger ce travail. Tout au long de ces trois années, j'ai eu la chance de pouvoir compter sur ton incroyable réactivité et ton étonnante capacité d'analyse et de synthèse. Tes conseils, et parfois tes électrochocs, auront eu raison de mes résistances et provoqué les réactions indispensables à l'aboutissement de la thèse. Merci plus généralement pour ton attention, ta bienveillance et ta générosité, et les caps successifs que tu m'as indiqués et aidé à tenir.

J'adresse mes sincères remerciements aux membres du jury qui m'ont fait l'honneur d'accepter de lire et juger le manuscrit de la thèse. Pour l'investissement que cela a représenté alors même que les emplois du temps étaient très chargés, je vous exprime toute ma gratitude. Merci à Jan Breine d'avoir fait le trajet depuis la Belgique et de m'avoir permis de m'exprimer en français le jour de la soutenance. Merci à Éric Feunteun d'avoir fait l'aller-retour spécialement depuis Dinard. Merci à Valérie David, Élodie Réveillac et Richard Michalet pour leurs observations critiques et constructives et les échanges le jour de la soutenance.

À l'ensemble du laboratoire EcoLab : merci de m'avoir accueilli à chaque fois comme un membre à part entière de votre (et donc, notre !) collectif, en dépit de la distance.

Au-delà de l'étude scientifique, assister à la renaissance de marais intertidaux a été une chance, un privilège, une émotion. Je remercie tous les coéquipiers des campagnes d'échantillonnage, en particulier Jérémy Don, Flore Rimond, Nicolas Deligne et Rémy Garnier. Que de souvenirs ensemble... Ça aura été pour moi une grande époque ! Malgré les nombreuses déconvenues rencontrées au gré des campagnes de pêche, il y a toujours eu le réconfort d'un moment de convivialité au coin du feu, d'une pizza maison, d'un « I follow rivers » à la radio, d'un jeu de mots improbable (« impeccable de frein », Rémy) ou d'un verre de pineau.

Merci à Romaric le Barh, Débora Héroin, Stéphane Bons et William Bouyssonnie : grâce à votre aide, j'ai enfin pu terminer la collecte des précieuses « écophases » manquantes. Je

suis également reconnaissant envers la Ferme Marine du Douhet (Dimitri Lassalle, Mylène Colleville) pour m'avoir accordé un peu de leur temps et avoir fourni grâcieusement quelques juvéniles de daurade.

Je tiens à remercier les collègues du quotidien à Irstea (Laure Carassou, Nils Teichert, Maud Pierre, Xavier Chevillot, Bérenger Levesque, Florence Mounier, David Jose Nachón-García, Alexis Paumier, Hilaire Drouineau, Quentin Rougier, Mario Lepage...) pour avoir fait régner la bonne humeur autour de la machine à café, et pour avoir subi de bonne grâce ma « bocalisation » des derniers mois de rédaction. Un merci tout particulier à Maria Mateo, dont les bons tuyaux pour apprivoiser Adum, le Shadok numérique, et organiser la soutenance n'ont rien à envier à ceux de Huggy. Merci également à Frédérique Bau (quelle campagne mémorable sur l'île Nouvelle !), Marie-Laure Acolas, Christine Gazeau, Géraldine Lassalle et Séverine Roques pour leur gentillesse. Merci à Christian Rigaud pour son immuable bonhomie, et pour avoir partagé son savoir et sa passion pour les marais et leur faune aquatique.

Merci aux gestionnaires du marais de Mortagne (Thomas Hérault) et de l'île Nouvelle (Sylvain Cardonnel, Sébastien Fourcade et Bruno Augizeau) pour leur aide indispensable. Thomas, ta passion pour les milieux naturels et ton goût pour l'aventure ont été communicatifs et ont fait rayonner le marais de Mortagne dans l'estuaire de la Gironde, et au-delà. Bruno, merci pour ces manœuvres au millimètre qui nous ont épargné bien des difficultés dans la vase.

À titre plus personnel, ma dette s'étend aux irréductibles de la *team* tarot : Géraldine, Thibaud, Sarah et Hélène. Merci à tous pour vos encouragements et votre soutien. Hélène, ton expérience et tes conseils ont été très utiles dans la dernière ligne droite. Merci pour les bouffées de cinéma et les invitations aux dîners en famille dans les phases finales de rédaction. Gégé, un grand merci pour tes relectures efficaces et pragmatiques ; pouvoir compter sur les amis à certains moments critiques est une énorme chance ! Merci à Florence et Jean-Philippe, pour leur amitié et leur gentillesse toute crocodilienne. Et pour avoir ouvert si grand leur porte.

Je remercie ma famille pour son soutien de tous les instants : mes parents, mon frère, mes sœurs, mes adorables nièces, ma grand-mère... la liste est si longue ! Merci à vous qui êtes venus de si loin me faire une surprise inoubliable (Daniel et Véronique, Marmotte et Glouton), qui m'avez accompagné par la pensée le jour de la soutenance (Géraldine, Jean-Philippe, Monique, André, Mamie, Mémé Louise, Canou et François, Stéphane et Camille, Anne-Claire et Andrew, Inès, Sophie, Sabine, les petits losers) et qui m'avez préparé, avec la plus délicate des matières, de puissants porte-bonheurs (le trèfle à quatre feuilles plastifié, il fallait y penser !). Grâce à vous, la chance n'avait, ce jour-là, aucune chance de me faire défaut. Mathieu, je ne sais pas si je dois te comparer à Sam ou à la lumière d'Eärendil ; sans doute parce que tu as été les deux à la fois... Merci d'avoir été Là Là Là. Merci aussi pour tes relectures appliquées et constructives : malgré la pénibilité de la tâche, tu as, comme d'habitude, plus qu'assuré ! Et puis, merci à vous, Papa et Maman, pour votre soutien de toujours. L'aboutissement d'aujourd'hui n'a d'autre racine que l'exemple que vous avez été au quotidien.

Sommaire

Chapitre 1. Introduction générale

1. Les marais intertidaux estuariens : menaces et enjeux de restauration 7
   1.1. Fonctions écologiques et services écosystémiques des marais intertidaux *7*
   1.2. Des habitats soumis à des pressions anthropiques multiples *9*
   1.3. La restauration des marais intertidaux : modalités et enjeux *16*
2. Restauration écologique et développement des communautés 17
   2.1. La théorie des successions écologiques *17*
   2.2. L'assemblage des communautés *18*
   2.3. La restauration comme processus d'assemblage et de succession *20*
3. Structure fonctionnelle des communautés 21
   3.1. Trait fonctionnel et concepts associés *21*
   3.2. Structure fonctionnelle des communautés : identité et diversité *23*
   3.3. Utilisation des traits fonctionnels en écologie *24*
   3.4. Limites des approches basées sur les traits fonctionnels *25*
   3.5. Influence des mécanismes d'assemblages sur la structure fonctionnelle des communautés *26*
4. Sélection des habitats chez les poissons et les décapodes 28
5. Problématiques et objectifs de cette thèse 29

Chapitre 2. Fonctionnement écologique des zones intertidales estuariennes

1. Définitions, répartition géographique et structure de l'habitat 32
   1.1. Définitions et généralités *32*
   1.2. Structure de l'habitat des vasières et marais intertidaux *34*
2. Biocénose des marais intertidaux 36
   2.1. Les producteurs primaires *36*
   2.2. Les décomposeurs : mycètes et bactéries *42*
   2.3. Les invertébrés *43*
   2.4. Les oiseaux *45*
3. Flux de matière et d'énergie dans les marais intertidaux et à leurs interfaces 46
   3.1. Diversité des flux de matières *46*
   3.2. Réseaux trophiques et flux de carbone *47*
   3.3. Le cycle de l'azote dans les zones intertidales *50*
   3.4. Piégeage et transformation du silicium *51*
   3.5. L'hypothèse de l'outwelling *53*
4. Le necton des marais intertidaux européens 54
   4.1. Description générale de la structure des assemblages *55*
   4.2. Facteurs abiotiques structurant les assemblages *58*
   4.3. Fonctions écologiques pour le necton *62*
   4.4. Approche comparative avec d'autres habitats *65*

Chapitre 3. Matériel et méthodes

1. Site d'étude et échantillonnage du necton 69
   1.1. L'estuaire de la Gironde *69*
   1.2. Les marais dépoldérisés *73*
   1.3. Stratégies d'échantillonnage *81*
   1.4. Acquisition des données *85*
2. Description des communautés 86
   2.1. Structure taxonomique du necton (poissons et décapodes) *86*
   2.2. Structure fonctionnelle des assemblages de poissons *87*
   2.3. Approche patrimoniale et socio-économique de la biodiversité *96*
3. Méthodes d'analyse des données 99
   3.1. Corrélations semi-partielles *99*
   3.2. Analyses multivariées *100*
   3.3. Association habitat-espèce *104*
   3.4. Recherche de tendances communes dans les séries temporelles *106*

Chapitre 4. Les marais dépoldérisés, nouvelles composantes de la mosaïque estuarienne pour le necton

1. Résumé de l'article en français 108
   1.1. Introduction *108*
   1.2. Structure des assemblages de necton *109*
   1.3. Les associations espèce-habitat au sein de la mosaïque estuarienne *112*
   1.4. Discussion *114*
2. Article intégral en anglais 116
3. Complément de chapitre : utilisation et intérêt des marais dépoldérisés pour le necton 154
   3.1. Structure en taille des espèces *154*
   3.2. Intérêt patrimonial et socio-économique *160*
   3.3. Conclusion *162*

Chapitre 5. Évolution de la structure fonctionnelle et des règles d'assemblage au cours de la restauration des marais intertidaux

1. Résumé en français 164
   1.1. Introduction *164*
   1.2. Objectifs, matériel et méthodes *165*
   1.3. Changements de structure fonctionnelle au cours de la restauration *167*
   1.4. Interprétation écologique des changements de structure fonctionnelle *169*
   1.5. Changement des règles d'assemblage au cours de la restauration *169*
2. Projet d'article en anglais 171

Chapitre 6. Changements des communautés de necton dans les premiers temps de la dépoldérisation

1. Résumé en français 225
2. Projet d'article en anglais 229

Chapitre 7. Discussion : La restauration écologique en milieu estuarien

1. Choix conceptuels et méthodologiques 274
   1.1. Le necton des zones intertidales et endiguées : difficultés et enjeux des échantillonnages *274*
   1.2. Approche critique de l'utilisation des traits fonctionnels chez les poissons *275*
   1.3. La diversité des traits fonctionnels, facette émergente de la diversité biologique *278*
2. Retour sur les principaux résultats et leurs implications 282
   2.1. Trajectoire taxonomique des marais dépoldérisés *282*
   2.2. Diversité fonctionnelle et trajectoire de restauration *284*
   2.3. Trajectoire temporelle à court terme *286*
3. Recommandations et perspectives 288
   3.1. La diversité fonctionnelle pour suivre la restauration des marais intertidaux : espoirs et limites . *288*
   3.2. Espèces exotiques et restauration des marais endigués *289*
   3.3. Perspectives en matière d'ingénierie écologique *290*
   3.4. Restaurer dans un monde changeant : implications pour la dépoldérisation estuarienne *293*

Annexe A. Changements ontogéniques de régime alimentaire chez les poissons : synthèse bibliographique par espèce

1. La brème commune, *Abramis brama* 305
2. L'ablette, *Alburnus alburnus* 306
3. L'alose vraie, *Alosa alosa* 307
4. L'alose feinte, *Alosa fallax* 307
5. Le poisson-chat, *Ameiurus melas* 308
6. Le lançon équille, *Ammodytes tobianus* 309
7. L'anguille européenne, *Anguilla anguilla* 309
8. Le gobie transparent, *Aphia minuta* 310
9. Le maigre, *Argyrosomus regius* 310
10. Le prêtre, *Atherina presbyter* 311
11. Le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* 312
12. L'orphie, *Belone belone* 312
13. La brème bordelière, *Blicca bjoerkna* 313
14. Le carassin argenté, *Carassius gibelio* 314
15. La motelle à cinq barbillons, *Ciliata mustela* 314
16. Le hareng, *Clupea harengus* 315
17. Le congre, *Conger conger* 315
18. L'amour blanc, *Ctenopharyngodon idella* 316
19. La carpe commune, *Cyprinus carpio* 317
20. Le bar franc, *Dicentrarchus labrax* 318
21. Le bar moucheté, *Dicentrarchus punctatus* 319
22. L'anchois européen, *Engraulis encrasicolus* 320
23. La gambusie, *Gambusia holbrooki* 321
24. L'épinoche, *Gasterosteus aculeatus* 322

25. La grémille, *Gymnocephalus cernuus* 323
26. L'hippocampe à museau court, *Hippocampus hippocampus* 324
27. La perche soleil, *Lepomis gibbosus* 324
28. Les mulets 325
28.1. Le mulet porc, *Liza ramada* *327*
28.2. Le mulet doré, *Liza aurata* *328*
28.3. Le mulet à grosses lèvres ou mulet lippu, *Chelon labrosus* *329*
29. Le merlan, *Merlangius merlangus* 330
30. La perche, *Perca fluviatilis* 331
31. Le flet européen, *Platichthys flesus* 332
32. Le gobie tacheté, *Pomatoschistus microps* 333
33. Le gobie buhotte, *Pomatoschistus minutus* 333
34. Le pseudorasbora, *Pseudorasbora parva* 334
35. La raie bouclée, *Raja clavata* 335
36. Le gardon, *Rutilus rutilus* 336
37. Le saumon atlantique, *Salmo salar* 336
38. Le sandre, *Sander lucioperca* 337
39. Le rotengle, *Scardinius erythrophthalmus* 338
40. Le turbot, *Scophthalmus maximus* 339
41. Le silure glane, *Silurus glanis* 340
42. La sole commune, *Solea solea* 341
43. La sole sénégalaise, *Solea senegalensis* 341
44. La daurade royale, *Sparus aurata* 342
45. Le sprat européen, *Sprattus sprattus* 343
46. Le chevesne, *Squalius cephalus* 343
47. Le syngnathe aiguille, *Syngnathus acus* 344
48. Le syngnathe de Duméril, *Syngnathus rostellatus* 345
49. La tanche, *Tinca Tinca* 345
50. L'ombrine côtière, *Umbrina cirrosa* 346
51. Tableaux de synthèse 348
52. Références bibliographiques 350

Chapitre 1

Introduction générale

1. Les marais intertidaux estuariens : menaces et enjeux de restauration

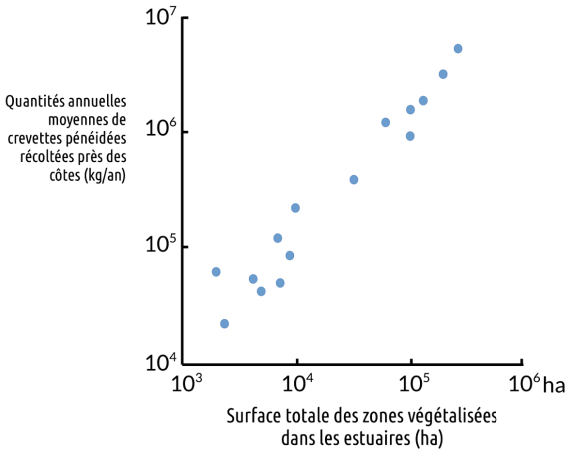
Les marais intertidaux sont les habitats sédimentaires densément végétalisés qui se développent dans la partie haute des zones intertidales, aux moyennes et hautes latitudes. On les rencontre dans différents types d'hydrosystèmes côtiers et de transition : deltas, baies, systèmes lagunaires et estuaires. Les estuaires, en raison de leur position d'interface entre les eaux douces et les eaux marines et du rôle morphogène des marées, représentent des contextes écologiques uniques. Ils offrent une grande variété d'habitats, qualifiée de mosaïque, qui sont utilisés de manière isolée ou complémentaire par différents types d'organismes. Les marais intertidaux sont une composante essentielle de cette mosaïque estuarienne.

1.1. Fonctions écologiques et services écosystémiques des marais intertidaux

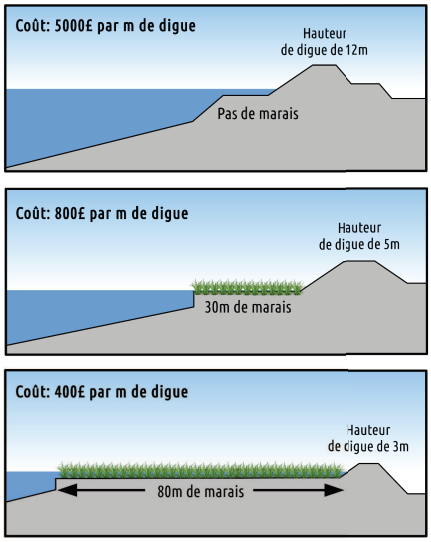
D'un point de vue écologique, les marais intertidaux sont le siège d'une production végétale intense (plantes vasculaires et microalgues des sédiments) qui les placent au rang des écosystèmes ayant la plus forte productivité primaire de la planète, derrière les mangroves (Mitsch et Gosselink, 2015). Cette production végétale représente à la fois un habitat et une ressource trophique – directe ou indirecte – pour une grande variété d'organismes incluant les invertébrés, les poissons et les oiseaux (Teal, 1962 ; Kneib, 1997). Les marais intertidaux estuariens sont associés à de nombreux services écosystémiques dont beaucoup découlent en grande partie de cette forte productivité végétale. En voici quelques exemples caractéristiques :

1) Soutien des stocks halieutiques. Le transfert de la production des marais intertidaux vers les milieux côtiers contribue au soutien de stocks d'espèces de poissons et de macrocrustacés dont certains sont exploités commercialement (Cattrijsse et Hampel, 2006). La relation d'interdépendance qui existe entre la productivité des zones terrestres littorales et celle des écosystèmes côtiers a été mise en évidence par exemple à partir de la corrélation qui existe entre la surface végétalisée des marais intertidaux dans les estuaires au nord du golfe de Mexique et les quantités annuelles moyennes de crevettes pénéidées pêchées sur les côtes avoisinantes (Fig. 1.1a ; Boesch et Turner, 1984). Il est par ailleurs établi que les juvéniles de certaines espèces de poissons marins viennent s'alimenter, durant leur première année de vie, à partir de la faune invertébrée des marais intertidaux. Pêchés en milieu côtier où ils achèvent leur croissance et se reproduisent, ces poissons contribuent au transfert de la production des

marais intertidaux vers les écosystèmes côtiers. C'est le cas par exemple du bar franc (*Dicentrarchus labrax*) dans la baie du Mont Saint-Michel (Lefeuvre et al., 2000 ; Laffaille et al., 2001).



(a) Relation entre la surface des marais intertidaux dans les estuaires et les quantités de crevettes pêchées près des côtes, au nord du Golfe du Mexique (Source : Boesch et Turner, 1984).



(b) Réduction du coût de la protection contre les submersions marines en fonction de l'étendue de la végétation des marais intertidaux en pied de digue (Source : National Rivers Authority, 1992).

Figure 1.1 – Illustration de deux services écosystémiques associés aux marais intertidaux.

2) Protection contre les submersions. Le couvert végétal dense des marais intertidaux joue un rôle d'atténuation de la houle, et donc de protection des digues contre les submersions marines. D'après une étude réalisée par la *National Rivers Authority* en Grande-Bretagne (1992), la hauteur de digue nécessaire pour se protéger de l'effet des vagues en l'absence de schorre [1], et les coûts de construction associés, sont fortement réduits lorsqu'un marais est implanté en pied de digue (Fig. 1.1b). Les marais intertidaux assurent par ailleurs un tamponnement dynamique des phénomènes d'érosion et de sédimentation : ils peuvent jouer, selon les circonstances, le rôle de puits ou de source pour les sédiments. Les marais intertidaux situés à l'amont des fleuves servent de zones d'expansion de crues limitant localement l'élévation du niveau de l'eau lors des événements hydrologiques extrêmes (Temmerman et al., 2013).

3) Rôle de régulation. Les marais ont un rôle déterminant dans la régulation des nutriments qui soutiennent la production secondaire des écosystèmes estuariens, en particulier l'azote (Nixon et al., 1980 ; Childers et al., 2000 ; Rozema et al., 2000) et le silicium (Hackney et al., 2000 ; Struyf et al., 2006 ; Jacobs et al., 2008). Apporté par les marées sous forme minérale dissoute (NO_2, NO_3) ou organique particulaire, l'azote subit dans les marais plusieurs transformations : dénitrifié, enfoui dans les sédiments sous forme de matière organique réfractaire, il est également exporté par les marées sous forme organique dissoute et, dans une moindre mesure, sous forme minérale réduite (NH_4). Ces transformations permettent de limiter l'eutrophisation côtière (blooms algaux) par une réduction des apports de nutriments exploitables

1. Couvert végétal dense formé par les plantes vasculaires halophiles caractéristiques des marais intertidaux salés.

par les producteurs primaires tout en participant à la productivité des écosystèmes receveurs (Teal et Howes, 2000 ; Valiela et al., 2000 ; Dausse, 2006). Les marais intertidaux tamponnent par ailleurs les flux de silice dissoute (Hackney et al., 2000). Cette régulation stimule la production primaire tout en limitant la prolifération des microalgues planctoniques autres que les diatomées, dont certaines espèces peuvent perturber le fonctionnement des écosystèmes estuariens et côtiers (blooms d'algues toxiques ; Struyf et al., 2006).

Les exemples précédents illustrent de manière non exhaustive l'étendue des services écosystémiques rendus par les marais intertidaux. D'après Costanza et al. (1997), les services rendus par les marais intertidaux et les mangroves représentent 5% des services fournis par l'ensemble des biomes terrestres et marins à l'échelle de la planète (Fig. 1.2). Cette contribution est d'autant plus remarquable que les marais intertidaux et les mangroves ne représentent que 0,3% de la surface totale des biomes.

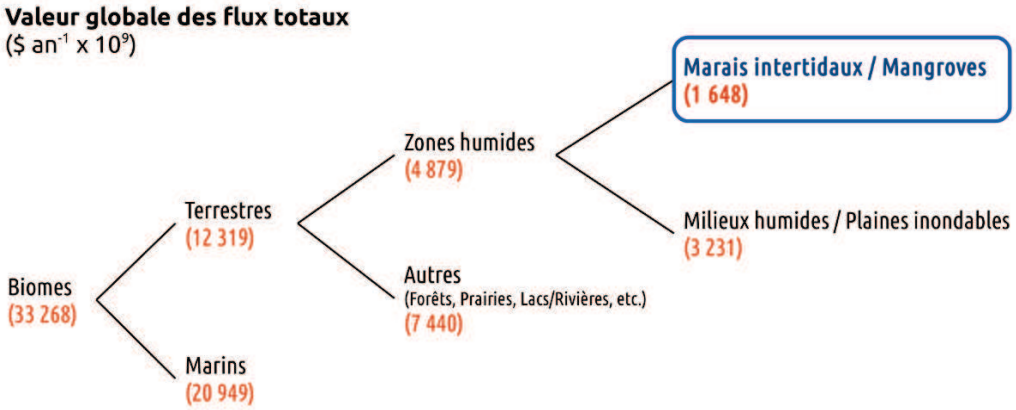


Figure 1.2 – Valeur monétaire globale des services écosystémiques rendus par les marais intertidaux et les mangroves (Source : Costanza et al., 1997). Les chiffres indiqués correspondent aux flux totaux annuels et sont exprimés en milliards de dollars US de l'année 1994.

1.2. Des habitats soumis à des pressions anthropiques multiples

1.2.1. Les pressions s'exerçant à l'échelle des estuaires

Situés à l'interface entre les eaux douces continentales (bassin versant) et le milieu marin, les estuaires cumulent les pressions anthropiques qui s'exercent dans ces deux hydrosystèmes. D'autres pressions ont une origine plus locale et concernent directement les rives et les zones subtidales estuariennes. Les pressions qui s'exercent sur les estuaires (Fig. 1.3) incluent de façon non hiérarchique et souvent en synergie la surexploitation des stocks halieutiques, la perte et la destruction des habitats, les pollutions ponctuelles et diffuses (eutrophisation, rejets d'eaux usées, contaminants chimiques), les aménagements hydrauliques, les extractions de granulats, l'impact thermique des centrales nucléaires et l'introduction de nouvelles espèces (Kennish, 2002 ; Lotze et al., 2006 ; Airoldi et Beck, 2007).

Une érosion particulièrement forte de la biodiversité a été mise en évidence dans les écosystèmes marins et estuariens dont la surexploitation et la destruction des habitats sont les principales causes (Gray, 1997 ; Kennish, 2002 ; Lotze et al., 2006). Bien qu'il soit difficile de quantifier la part de biodiversité perdue attribuable à la destruction d'un type d'habitat ou d'un autre, il fait peu de doute que l'endiguement des zones intertidales estuariennes a contribué

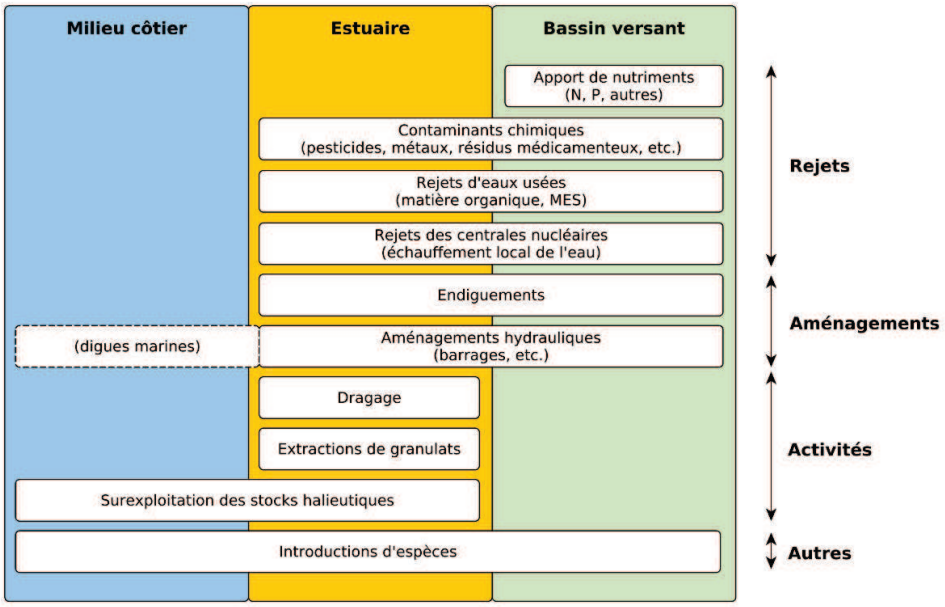


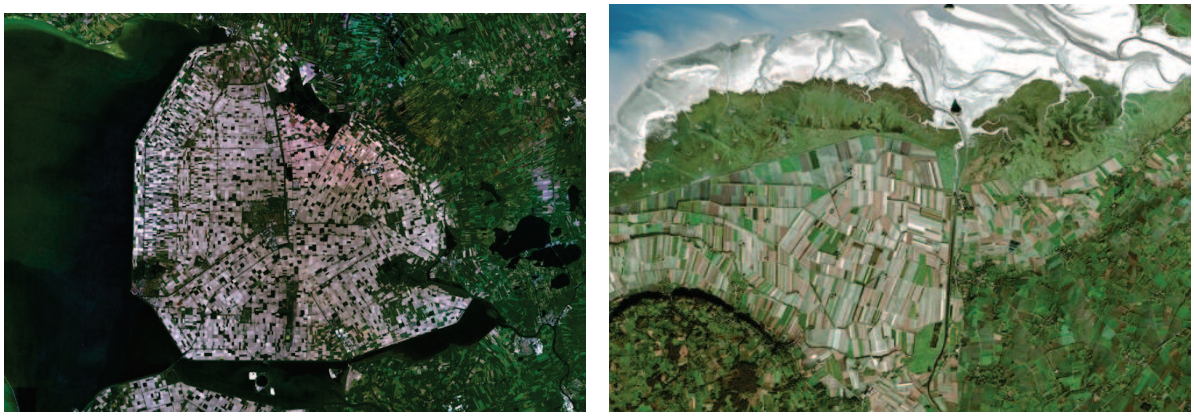
Figure 1.3 – Illustration des rejets, aménagements et activités qui impactent les écosystèmes estuariens, classés selon leur(s) orgine(s) principale(s).

de manière importante à cette dégradation (McLusky et Elliott, 2004). À l'échelle mondiale, les zones humides côtières naturelles ont régressé de près de 63% au cours du XX^{e} siècle (Davidson, 2014). Aux États-Unis, plus de 50% des habitats de marais intertidaux ont été détruits ou transformés par différents types d'activités anthropiques (Watzin et Gosselink, 1992). En Europe, plus de 7 200 km^2 de zones intertidales ont été aménagées par l'homme au cours du seul XX^{e} siècle (Cattrijsse et al., 2002). Sur la même période, 25 km^2 de vasières et de marais intertidaux ont été perdus dans l'estuaire de l'Escaut aux Pays-Bas et en Belgique (Eertman et al., 2002). Bien que la surface totale des zones humides côtières soit stable aux États-Unis depuis plusieurs décennies, et que leur vitesse de disparition ait considérablement diminué en Europe, la cinétique de régression reste élevée en Asie (Davidson, 2014).

1.2.2. L'endiguement des zones intertidales, ou poldérisation, en Europe

Le mouvement de conquête de nouveaux espaces terrestres sur la mer ou les hydrosystèmes soumis à marée est appelé « poldérisation » en Europe. D'origine néerlandaise, le terme « polder » signifie littéralement « terre endiguée ». Au sens strict, un polder est une superficie de terrain entourée de toutes parts par des digues, conquise sur la mer, et située au-dessous du niveau de la mer ou, du moins, au-dessous du niveau de la haute mer (Fig. 1.4). Par extension, les polders peuvent également désigner (1) des territoires simplement coupés de la mer par une digue, sans être isolés des eaux intérieures, et (2) des terrains humides, endigués, situés le long des fleuves. En l'absence d'informations spécifiques aux estuaires, nous présentons ici le mouvement de poldérisation en Europe sans distinguer les terres conquises sur les mers côtières (e.g. la mer des Wadden) ou les estuaires.

La poldérisation a été menée avec deux objectifs principaux en Europe (Verger, 1993 ; Goeldner-Gianella, 2007). L'objectif premier était le gain de nouvelles terres exploitables. Cette exploitation a pris différentes formes au cours du temps, incluant l'agriculture et l'élevage, l'aquaculture (sel, mollusques, poissons, crustacés) et plus récemment les aménagements



(a) Image satellite du Noordoostpolder (595 km^2) aux Pays-Bas (Source : Wikipedia).

(b) Vue aérienne des polders dans la baie du Mont Saint-Michel (Source : IGN).

Figure 1.4 – Vues aériennes de polders.

portuaires et l'urbanisation. Marginal à l'origine, l'objectif de défense contre la mer a pris de l'importance avec le temps, notamment suite à des épisodes de submersion catastrophiques. Par exemple, la grande tempête de 1953 a engendré des inondations dramatiques en Grande Bretagne, en Allemagne, en Belgique et surtout aux Pays-Bas. De nouvelles digues de mer y seront alors construites dans le but de réduire le trait de côte à défendre (Dausse, 2006). La poldérisation a duré près d'un millénaire en Europe, l'aménagement des polders variant selon les époques (Verger, 2003). Les modestes aménagements du XI^e siècle ont laissé place, à partir des XVIII^e et XIX^e siècles, à des endiguements de plus en plus vastes et englobant à la fois les parties végétalisées et les vasières des zones intertidales.

Le mouvement de poldérisation a pris fin à partir du milieu des années 1960 en Europe, notamment suite à l'abandon de grands projets (Verger, 1993). En France, les derniers endiguements ont eu lieu dans la Baie des Veys (Normandie) en 1972 et sur la rive droite de l'estuaire de la Gironde entre 1969 et 1973 (Dausse, 2006). Le projet de fermeture de la baie de l'Aiguillon est abandonné en 1965, et celui d'une partie de la baie du Mont Saint Michel, en 1983. Aux Pays-Bas, le projet d'assèchement du Zuiderzee et du Markeerward, après la construction d'une digue de fermeture (l'Afsluitdijk) longue de 32 km en 1932 [2], a été abandonné de manière définitive en 1991 (Verger, 1993). La poldérisation prend fin pour deux raisons principales. La première raison est la prise de conscience de l'intérêt, et de la raréfaction, des zones humides, notamment comme habitats des oiseaux d'eau. Cette prise de conscience se traduit par l'adoption de la convention de Ramsar en 1971. Ainsi, entre 1976 et 1991, plusieurs sites localisés en Allemagne, aux Pays-Bas, au Danemark et en France sont inscrits sur la liste des zones humides d'importance internationale. La prise de conscience progressive de la surproduction agricole (dans le cadre de la CEE) est l'autre raison majeure de la fin de la poldérisation, avec la mise en œuvre en 1977 d'une politique de diminution des productions et des surfaces cultivées (Verger, 1993).

Goeldner-Gianella (2007) dresse un bilan quantitatif de la poldérisation en Europe occidentale. Bien que les chiffres annoncés soient à considérer avec précaution en raison de l'hétérogénéité des données et des méthodes d'inventaire, il ressort que la surface totale des polders littoraux avoisine 15 000 km^2. Les plus grandes surfaces conquises concernent les Pays-Bas avec 6 000 km^2 (7 500 km^2 d'après l'Encyclopédie Universalis) et l'Allemagne avec une surface

2. Après la construction de la digue de fermeture en 1932, le Zuiderzee est devenu un lac d'eau douce appelé l'Ijsselmeer.

équivalente de 6 000 km^2. En France, la surface totale des polders est proche de 1 400 km^2. Le Royaume-Uni occupe la quatrième rang des pays d'Europe occidentale avec près de 1 000 km^2 de surfaces conquises (890 km^2 d'après Davidson et al., 1991). À l'échelle mondiale, la conversion des terres pour l'agriculture et l'aquaculture a entraîné la destruction de 25% à 50% de la surface totale des zones humides côtières (Kirwan et Megonigal, 2013).

1.2.3. Impacts du changement climatique sur les marais intertidaux

Nous distinguerons ici les effets directs du changement climatique de ceux qui concernent le milieu marin et ceux qui affectent l'hydrologie du bassin versant, via la climatologie régionale.

1) Impact du changement climatique sur les estuaires. La manifestation majeure du changement climatique est une augmentation de la température moyenne à la surface du globe. Ce réchauffement global résulte en grande partie des émissions anthropiques de gaz à effet de serre (i.e. le dioxyde de carbone CO_2, le méthane CH_4, le protoxyde d'azote N_2O et les gaz fluorés) résultant de la combustion des carbones fossiles. L'augmentation des températures entraîne un changement des aires de répartition des espèces – animales et végétales, terrestres et aquatiques – avec un mouvement général vers les pôles, et vers les altitudes plus élevées pour les espèces terrestres et d'eau douce (e.g. Walther et al., 2002). Les biocénoses des milieux estuariens sont affectées par ces changements via l'arrivée de nouvelles espèces et l'extinction locale des espèces les moins thermophiles (e.g. Nicolas et al., 2011 ; Chaalali et al., 2013a ; Chaalali et al., 2013b). L'augmentation des températures modifie par ailleurs la phénologie des espèces, avec des conséquences potentielles sur le fonctionnement des écosystèmes (e.g. Chevillot et al., 2017).

Le changement climatique affecte les écosystèmes marins côtiers à travers trois facteurs principaux : (1) l'élévation du niveau de la mer, (2) le réchauffement des océans, et (3) leur acidification. L'élévation du niveau de la mer est due à la dilatation thermique des océans et à la fonte des glaciers, des calottes glaciaires et des inlandsis. Selon les projections du GIEC/IPCC [3], l'élévation moyenne globale du niveau de la mer (*Global Mean Sea Level Rise*, GMSLR) au cours du XXI^e siècle sera supérieure à celle observée en moyenne sur la période 1971-2010, i.e. 2,0 [1,7−2,3] mm.an^{-1} (Wong et al., 2014). En Europe, l'élévation moyenne du niveau de la mer au cours du XXI^e siècle sera vraisemblablement comprise entre 29 et 82 cm (Fig. 1.5 ; Kovats et al., 2014), l'impact de cette augmentation se manifestant de manière plus critique lors des événements extrêmes. L'affaissement de la surface de la croûte terrestre (subsidence) est un facteur qui accentue localement l'élévation relative du niveau marin, par exemple au sud-est de la Grande-Bretagne. D'après les tendances observées lors des décennies précédentes, les surcotes marines [4] extrêmes correspondent aux tendances du niveau moyen de la mer, sans qu'il y ait d'effet additionnel résultant d'une intensité accrue des tempêtes. L'élévation du niveau de la mer devrait ainsi rester l'effet dominant dans les surcotes marines dans les prochaines décennies (Kovats et al., 2014).

Bien que l'érosion côtière soit influencée par de nombreux facteurs (i.e. le niveau de la mer, les courants, les vents et les vagues), le modèle le plus simple permet d'anticiper un recul du trait de côte vers les terres en réponse à l'élévation du niveau de la mer. Dans les

3. Le GIEC est le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (IPCC en anglais, pour *Intergovernmental Panel on Climate Change*).

4. Dépassement anormal du niveau de la marée haute.

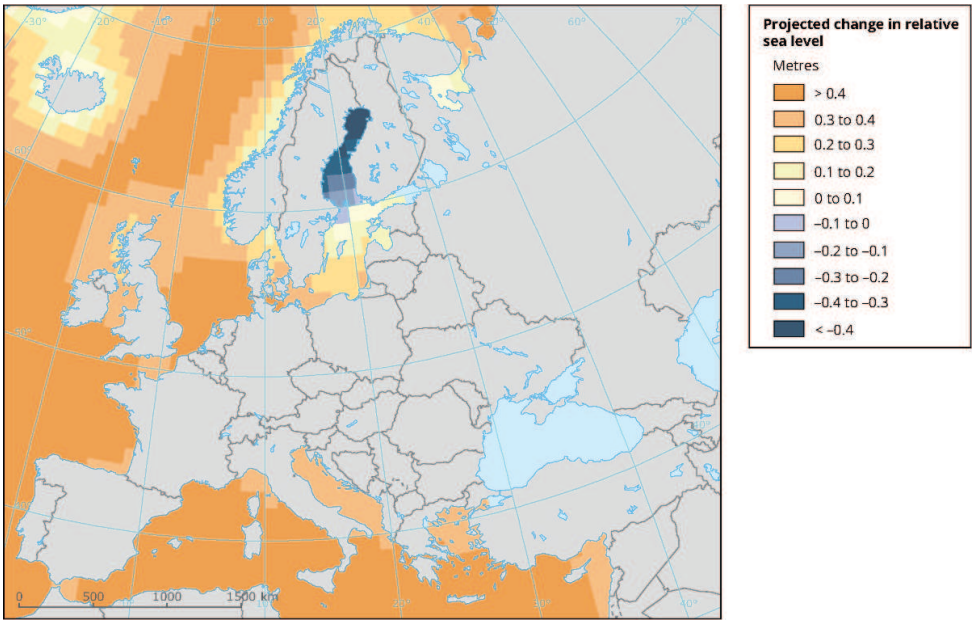


Figure 1.5 – Projection du changement du niveau relatif de la mer en Europe en 2081-2100 par rapport à la période 1986-2005, d'après le scénario RCP4.5 (émissions moyennes à faibles) et un ensemble de modèles climatiques CMIP5. Les projections intègrent les ajustements isostatiques consécutifs à la déglaciation mais ne tiennent pas compte de la subsidence provoquée par les activités humaines (Source : Kovats et al., 2014). Aucune projection n'est disponible pour la Mer Noire.

estuaires, l'élévation du niveau de la mer va par ailleurs entraîner une redistribution des habitats sédimentaires (e.g. déplacement des vasières vers l'amont), accentuer l'intrusion saline, et accroître la hauteur de marnage ainsi que les périodes de submersion (Wong et al., 2014).

Le régime hydrologique des rivières est affecté de manière complexe par le changement climatique. L'IPCC prévoit une augmentation globale des débits moyens annuels au niveau des hautes latitudes et des zones tropicales humides, en réponse au changement du régime des précipitations (Wong, 2014). Plusieurs tendances climatiques sont prévues pour l'Europe d'ici 2100, avec des variations selon les sous-régions (i.e. sous-régions alpine, atlantique, continentale, Europe du Nord et Europe du Sud ; Kovats et al., 2014). Les températures vont augmenter globalement, avec un réchauffement plus intense en été au Sud de l'Europe et plus intense en hiver au Nord. Les signaux concernant les précipitations varient selon les saisons et les sous-régions. Globalement, les précipitations devraient diminuer en été et augmenter en hiver, avec davantage de pluie que de neige dans les régions montagneuses ; on s'attend par ailleurs à une intensification des événements extrêmes (vagues de chaleur, sécheresses, pluies intenses). Ces changements de température et de précipitations vont affecter le régime hydrologique des rivières. Bien que les prévisions varient selon les sous-régions, on s'attend à une augmentation des pics de crues en réponse à l'augmentation des précipitations automnales et hivernales. Les débits d'étiage devraient diminuer, notamment pour les rivières alimentées par les glaciers alpins. Au niveau estuarien, la diminution des débits estivaux va favoriser l'intrusion saline, affecter la stratification thermique et haline des masses d'eau et potentiellement aggraver les crises hypoxiques (Fig 1.6 ; Wong et al., 2014).

2) Impacts spécifiques du changement climatique sur les marais intertidaux. Situés à l'interface terre-mer, les marais intertidaux sont exposés en première ligne aux conséquences

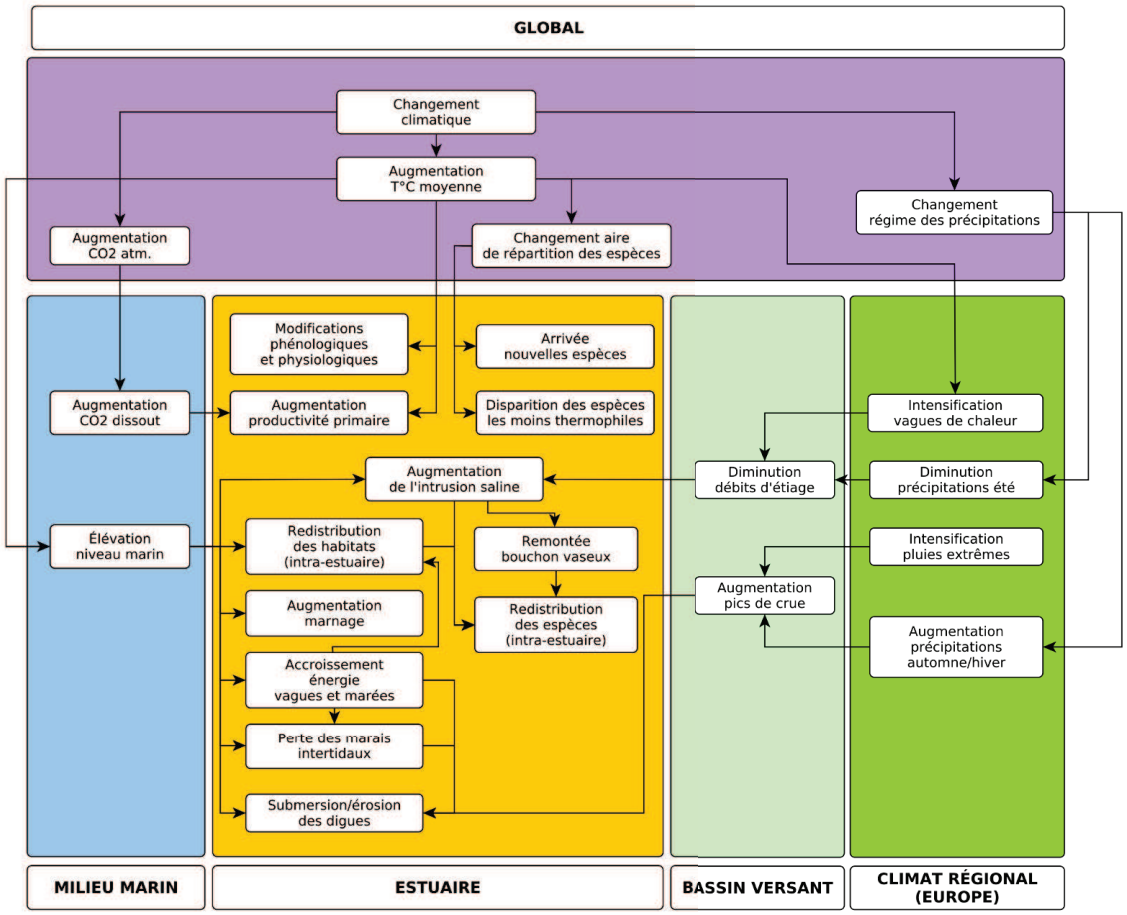


Figure 1.6 – Illustration des impacts du changement climatique sur les estuaires macrotidaux de plaine côtière et les marais intertidaux estuariens en Europe.

du changement climatique (montée du niveau marin, tempêtes, submersions...). Le changement climatique impacte les marais intertidaux à travers deux effets principaux. L'un de ces effets est directement lié au réchauffement global et au « glissement » des aires de répartition des espèces. Les marais intertidaux sont présents sur l'ensemble du globe aux moyennes et hautes latitudes (> 25°) tandis que les mangroves sont les formations dominantes des zones intertidales végétalisées sous les climats tropicaux et subtropicaux, la limite latitudinale de développement étant l'isotherme de 20°C en température moyenne hivernale. Avec le changement climatique, les mangroves devraient s'étendre vers les pôles et remplacer, au moins partiellement, les marais intertidaux. C'est une tendance déjà observée dans le golfe du Mexique et en Nouvelle-Zélande (Wong et al., 2014).

Dans les marais intertidaux, l'étagement vertical de la végétation vasculaire est déterminé par la fréquence et la durée de submersion par les marées. Par conséquent, les marais intertidaux sont directement impactés par l'élévation du niveau marin. À partir de simulations basées sur la topographie actuelle (statique) des côtes, 20% à 60% de la surface mondiale des zones humides côtières seront submergées au cours du prochain siècle en réponse à l'augmentation du niveau marin (Kirwan et al., 2010). Néanmoins, la superficie des marais intertidaux peut se maintenir grâce à deux processus permettant aux ceintures de végétation de suivre l'évolution altitudinale du gradient de submersion : d'une part, l'exhaussement du substrat (lié au dépôt des sédiments et à l'accumulation de matière organique), d'autre part, la migration latérale des

surfaces végétalisées vers les terres (Erwin, 2009). Plusieurs études ont montré que le taux d'accrétion dans les marais intertidaux (Morris et al., 2002 ; Kirwan et al., 2010 ; Schile et al., 2014), et les mangroves (Lovelock et al., 2015), était suffisant pour compenser l'élévation actuelle du niveau marin et celle prédite par les scénarios tendanciels de l'IPCC, à conditions que les apports de sédiments ne soient pas limitants (concentrations supérieures à environ 20 $mg.l^{-1}$). Néanmoins, Kirwan et al. (2010) montrent que l'exhaussement naturel des marais intertidaux ne permet pas de faire face au scénario le plus pessimiste d'élévation du niveau marin. Ainsi, sur zone côtière peu aménagée du Golfe du Mexique, la surface totale des marais intertidaux a enregistré un gain net de 9% (39 km^2) en réponse à l'augmentation de la mer, sur une période de 120 ans ; ce gain correspond à la différence entre la surface de forêt convertie en marais intertidal (82 km^2) et la surface du marais initial convertie en eau libre (43 km^2 ; Raabe et Stumpf, 2016).

Pour les marais intertidaux, le problème majeur associé à l'élévation du niveau marin regroupe l'ensemble des cas où les surfaces végétalisées des marais intertidaux ne peuvent pas migrer latéralement vers les terres pour compenser les pertes dues à l'érosion et la submersion. Les deux configurations qui bloquent cette migration sont (1) la présence d'obstacles aménagés par l'homme (typiquement des digues), ou (2) une forte élévation naturelle du rivage (Fig. 1.7). Dans ces deux cas de figure, la largeur des marais intertidaux diminue en réponse à l'élévation du niveau de la mer. Ce phénomène est appelé « resserrement côtier » ou *coastal squeeze* (Wolters et al., 2005a ; Doody, 2013 ; Pontee, 2013). Pontee (2013) recommande néanmoins de limiter l'usage de ce terme aux situations où la migration des habitats est bloquée par l'anthropisation des rivages. À l'échelle globale, le resserrement côtier entraînera, dans le siècle à venir, des pertes de surfaces de marais intertidaux qui ne seront pas compensées par les cas où le changement climatique a un effet positif (Wong et al., 2014).

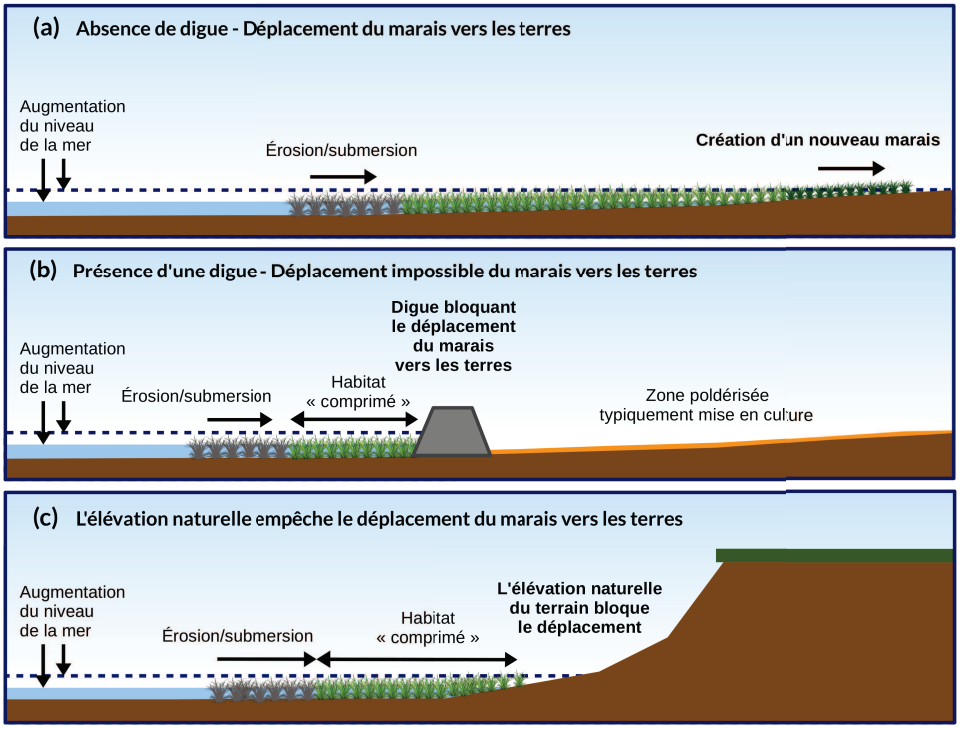


Figure 1.7 – Illustration du phénomène de resserrement côtier ou *coastal squeeze* (Reproduit d'après Pontee, 2013).

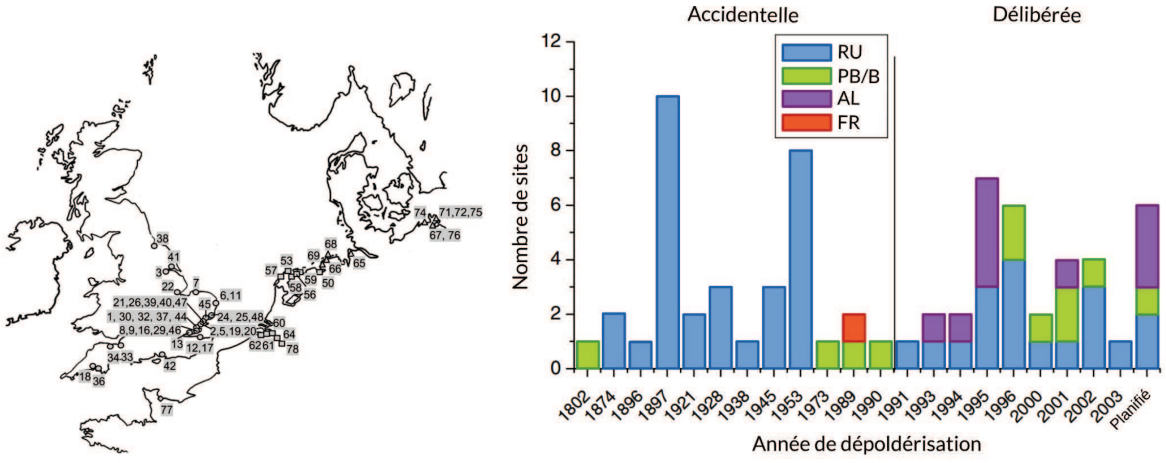
D'après les experts de l'IPCC, si le changement climatique infléchit les forçages environnementaux dans les estuaires, l'impact des activités humaines sur le fonctionnement sédimentaire, biochimique et écologique des estuaires restera localement prépondérant (Wong et al., 2014).

1.3. La restauration des marais intertidaux : modalités et enjeux

La dépoldérisation consiste à rétablir une submersion par les marées sur des zones précédemment poldérisées. Le terme désigne à la fois le mouvement général de rétrocession des terres à la mer et une opération ponctuelle où ce principe est mis en œuvre, qu'elle soit délibérée ou accidentelle.

Les termes employés à l'échelle européenne et mondiale pour désigner la resubmersion des terres conquises sur la mer sont hétérogènes (Goeldner-Gianella, 2007), mettant en avant selon les cas l'abandon des terres conquises par l'homme (dé-poldérisation, *ontpolderen* et *verkwelderen* aux Pays-Bas), la modalité technique de remise en eau (désendiguement), la stratégie défensive, i.e. relocalisation des digues vers l'arrière (*managed realignment*, *managed retreat* ou *setback* en Grande-Bretagne ; *Deichrückverlegung* en Allemagne), ou la restauration des habitats originels (*tidal marsh restoration* aux États-Unis).

En Europe, la dépoldérisation est un phénomène à la fois subi et volontaire. Les retours accidentels de polders à la mer sont provoqués par les tempêtes ; ils sont souvent liés à la déprise agricole et à l'absence d'entretien des digues. La décision consiste alors à ne pas reconstruire les digues dès leur première rupture (e.g. Royant, 2001) ou suite à plusieurs ruptures et réparations consécutives (e.g. Eertman et al., 2002 ; Dausse, 2006). Les premiers retours délibérés de polders à la mer sont observés au début des années 1990 (Fig. 1.8), à l'exemple des sites britanniques de Northey Island (1991) et de Tollesbury (1995 ; Wolters et al., 2005b). D'après un bilan partiel mené en 2003 dans le Nord-Ouest de l'Europe, le principal objectif de la dépoldérisation volontaire est la recréation d'habitats de marais intertidaux, suivie par la défense contre les submersions. Ce bilan montre par ailleurs que les sites de plus 100 ha représentent moins de 20% des cas étudiés (Wolters et al., 2005b).



(a) Localisation des sites dépoldérisés (b) Distribution des sites en fonction de la date de dépoldérisation

Figure 1.8 – Localisation (a) et chronologie (b) de la dépoldérisation en Europe du Nord-Ouest à partir d'un bilan partiel (n=70 sites) réalisé en 2003 (Source : Wolters et al., 2005b). Abréviations : RU, Royaume-Uni ; PB/B : Pays-Bas et Belgique ; AL, Allemagne ; FR : France. Les sites dépoldérisés avant 1991 correspondent tous à des restaurations accidentelles.

1.3.1. Modalités de la dépoldérisation

Plusieurs modalités (Wolters et al., 2005b ; Goeldner-Gianella, 2007 ; ABPmer, 2017) ont été mises en œuvre pour restaurer les submersions : (1) création d'une ou plusieurs brèches dans la digue, (2) suppression totale ou partielle de la digue, (3) abaissement de la digue, et (4) aménagement ou réaffectation d'ouvrages hydrauliques au niveau de la digue (e.g. tuyaux, clapets, vannes, dalots, portes à marées). Des interventions et aménagements complémentaires peuvent par ailleurs être réalisés à l'intérieur des sites : (1) remodelage de la topographie du site (abaissement du terrain ou, à l'inverse, apport de matériaux exogènes), (2) comblement des anciens fossés agricoles, (3) creusement d'un ou plusieurs réseaux de chenaux, et (4) creusement de dépressions formant des retenues plus ou moins permanentes.

Lorsque le flux et le reflux des marées ne sont pas contraints, la dépoldérisation s'accompagne d'un ensemble de transformations hydromorphosédimentaires et écologiques, qui varient selon les sites et s'opèrent à différentes échelles temporelles. Parmi ces transformations, on observe par exemple le recreusement naturel d'un réseau de chenaux de marée, la formation de retenues tidales plus ou moins permanentes, le développement de la végétation vasculaire et la recolonisation du substrat par les invertébrés benthiques (Babtie Group, 2001 ; Eertman et al., 2002 ; French, 2006). La dépoldérisation conduit ainsi, à plus ou moins long terme, à la reformation d'habitats de marais intertidaux et de vasières inter- voire subtidales. Ces transformations peuvent être appréhendées à travers le prisme théorique de l'écologie de la restauration.

2. Restauration écologique et développement des communautés

En écologie, l'évolution temporelle des communautés est essentiellement au cœur de deux théories : la théorie des successions écologiques et la théorie de l'assemblage des communautés (ci-après abrégée en théorie des assemblages). La forte demande sociétale en matière de restauration écologique a stimulé de manière récente le croisement de ces deux théories dans la perspective d'un modèle unifié de développement des communautés applicable à l'écologie de la restauration (e.g. Hobbs et al., 2008 ; Chang et HilleRisLambers, 2016).

2.1. La théorie des successions écologiques

Proposée initialement par Clements (1916), la théorie des successions écologiques a été amendée et enrichie au cours du siècle suivant (e.g. Gleason, 1927 ; Whittaker, 1953 ; Odum, 1969 ; Prach et Walker, 2011). Les versions contemporaines accordent moins d'importance à l'existence d'un climax unique et reconnaissent l'existence d'états stables alternatifs.

D'après la théorie des successions écologiques, les écosystèmes accueillent à différents stades de leur développement des assemblages d'espèces animales et végétales qui sont remplacés de manière séquentielle par de nouveaux assemblages d'espèces (Fig.1.9). Cette succession d'apparitions et de remplacements est ordonnée et assure une transition progressive entre des assemblages instables d'espèces pionnières et des assemblages relativement stables d'espèces spécialisées (Clements, 1916 ; Whittaker, 1953 ; Odum, 1969 ; Prach et Walker, 2011). Plusieurs distinctions sont effectuées concernant la nature des successions : primaires *vs* secondaires et autogènes *vs* allogènes. Les successions primaires commencent dans des espaces vierges de toute végétation préalable. Au contraire, les successions se-

condaires commencent à partir de stades dégradés où les communautés antérieures, même détruites, ont laissé des empreintes. Les successions autogènes résultent d'un processus biotique : ce sont les communautés installées qui, en modifiant par leur présence et leur activité les conditions du milieu, créent les conditions de leur propre remplacement. Inversement, les successions allogènes résultent de l'influence de facteurs extérieurs à l'écosystème, par exemple le mouvement des marées ou les incendies. Les successions s'accompagnent d'un certain nombre de transformations prévisibles concernant la structure des communautés et le fonctionnement de l'écosystème (Table 1.1).

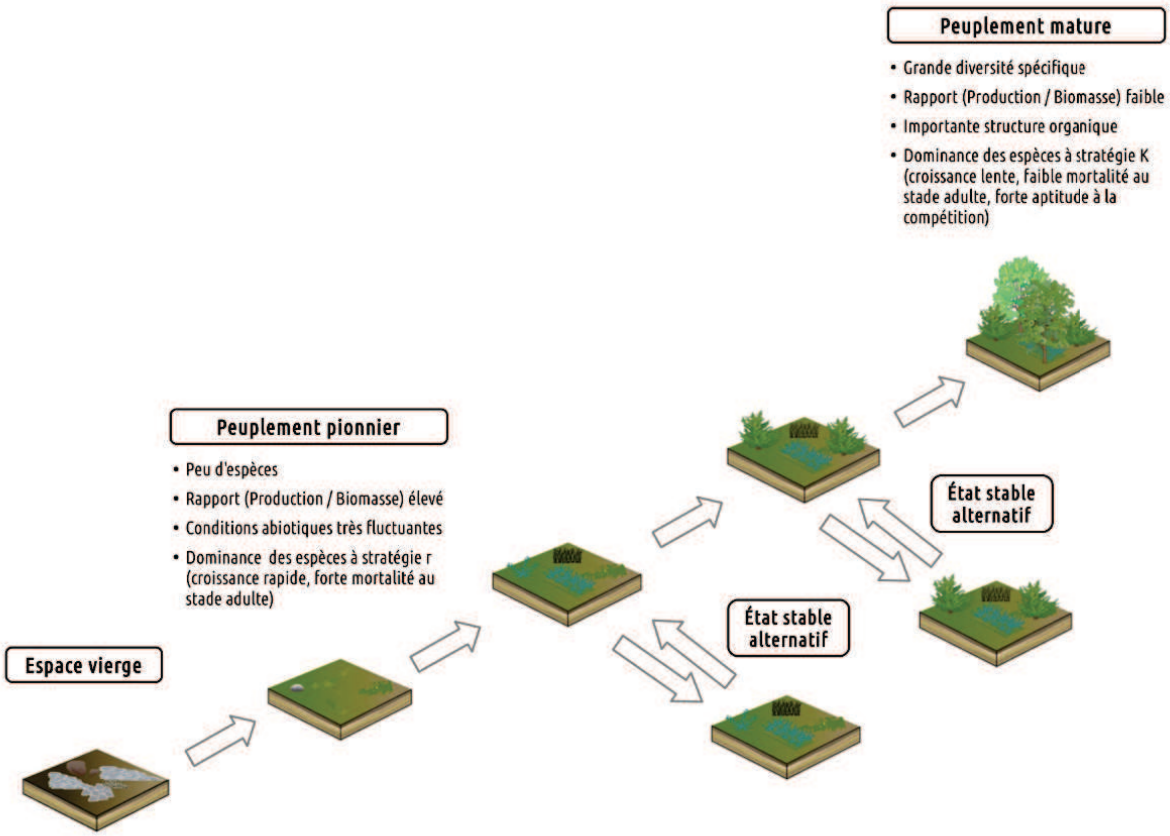


Figure 1.9 – Illustration d'une succession primaire d'après la théorie des successions écologiques.

La théorie initiale de Clements (1916) décrit une trajectoire déterministe et unidirectionnelle entre les stades pionniers et le climax. La théorie a évolué pour intégrer une part de stochasticité ; l'ordre d'apparition des espèces dans la communauté peut ainsi conduire l'écosystème (les communautés) sur des trajectoires alternatives menant à des états stables alternatifs.

2.2. L'assemblage des communautés

Au sein d'une communauté, la coexistence des espèces, et plus généralement des individus, au niveau local ne résulte pas exclusivement de processus stochastiques ; au contraire, certaines règles, formalisées par la théorie des assemblages, déterminent les possibilités d'association entre individus (Diamond, 1975 ; Keddy, 1992 ; Belyea et Lancaster, 1999 ; HilleRis-Lambers et al., 2012).

Table 1.1 – Transformations prévisibles des écosystèmes et des communautés au cours d'une succession écologique (d'après Odum, 1969). Le signe $(+)$ indique une augmentation ou une intensification du processus au cours de la succession.

Transformations prévisibles des écosystèmes et des communautés d'après la théorie des successions écologiques
(+) Contenu organique total de l'écosystème
(+) Importance des détritus dans les flux trophiques
(+) Recyclage des éléments nutritifs inorganiques
(+) Diversité des espèces
(+) Complexité des chaînes alimentaires
(+) Durée et complexité des cycles de vie
(+) Spécialisation des espèces
(+) Taille des organismes

La théorie des assemblages décrit les mécanismes par lesquels un individu ou une espèce issue d'un pool régional s'établit et se maintient dans une communauté. Ces mécanismes sont répartis en trois niveaux hiérarchiques appelés filtres : le filtre de dispersion, le filtre environnemental *sensu stricto* et le filtre biotique (Belyea et Lancaster, 1999 ; Garnier et Navas, 2013 ; Kraft et al., 2015). Bien qu'elle facilite la compréhension de certains processus inclus dans la théorie des assemblages, la métaphore des filtres ne permet pas d'appréhender correctement l'effet de certains autres mécanismes (Kraft et al., 2015).

Le filtre de dispersion et le filtre environnemental *sensu stricto* regroupent l'ensemble des facteurs externes à la communauté et sont parfois considérés dans un seul et même filtre[5]. Le filtre de dispersion exclut les individus qui sont incapables d'atteindre le site. Au sens strict, le filtre environnemental, également appelé filtre abiotique ou filtre de l'habitat (Garnier et al., 2016), désigne les processus de sélection et d'exclusion des individus basés sur leur tolérance aux conditions abiotiques locales, indépendamment de toute interaction avec les autres membres de la communauté (Kraft et al., 2015). Les interactions biotiques positives et négatives au sein de la communauté – appelées filtre biotique, filtre interne ou dynamique interne de la communauté (Belyea et Lancaster, 1999 ; Garnier et al., 2016) – constituent le troisième niveau de filtre. La principale interaction qui régit la coexistence locale des individus est la compétition ; selon les communautés étudiées, d'autres mécanismes, comme la facilitation et la prédation, peuvent également entrer en jeu. La micro-hétérogénéité environnementale, qui favorise la coexistence des individus, est parfois incluse dans le filtre interne de la communauté (Garnier et Navas, 2012). Au sens strict, les règles d'assemblage (*assembly rules*) désignent limitativement les processus d'interactions entre les organismes vivant dans la même communauté (i.e. le filtre biotique). Avec la reconnaissance de l'impact des facteurs externes sur la structuration des communautés, les règles d'assemblage, *sensu lato*, incluent l'ensemble des mécanismes décrits par la théorie des assemblages.

À la différence de la théorie des successions écologiques, la théorie des assemblages est dépourvue de dimension temporelle explicite. Elle permet toutefois de prédire l'évolution des communautés à partir de l'évolution des facteurs environnementaux voire des interactions biotiques. La théorie des assemblages reconnaît par ailleurs que la dynamique interne de la communauté rétroagit sur les filtres, notamment le filtre de dispersion et le filtre environnemental *sensu stricto* (Bouzillé, 2007).

5. Alors désigné sous le terme générique de filtre environnemental, *sensu lato*, ou « filtre externe ».

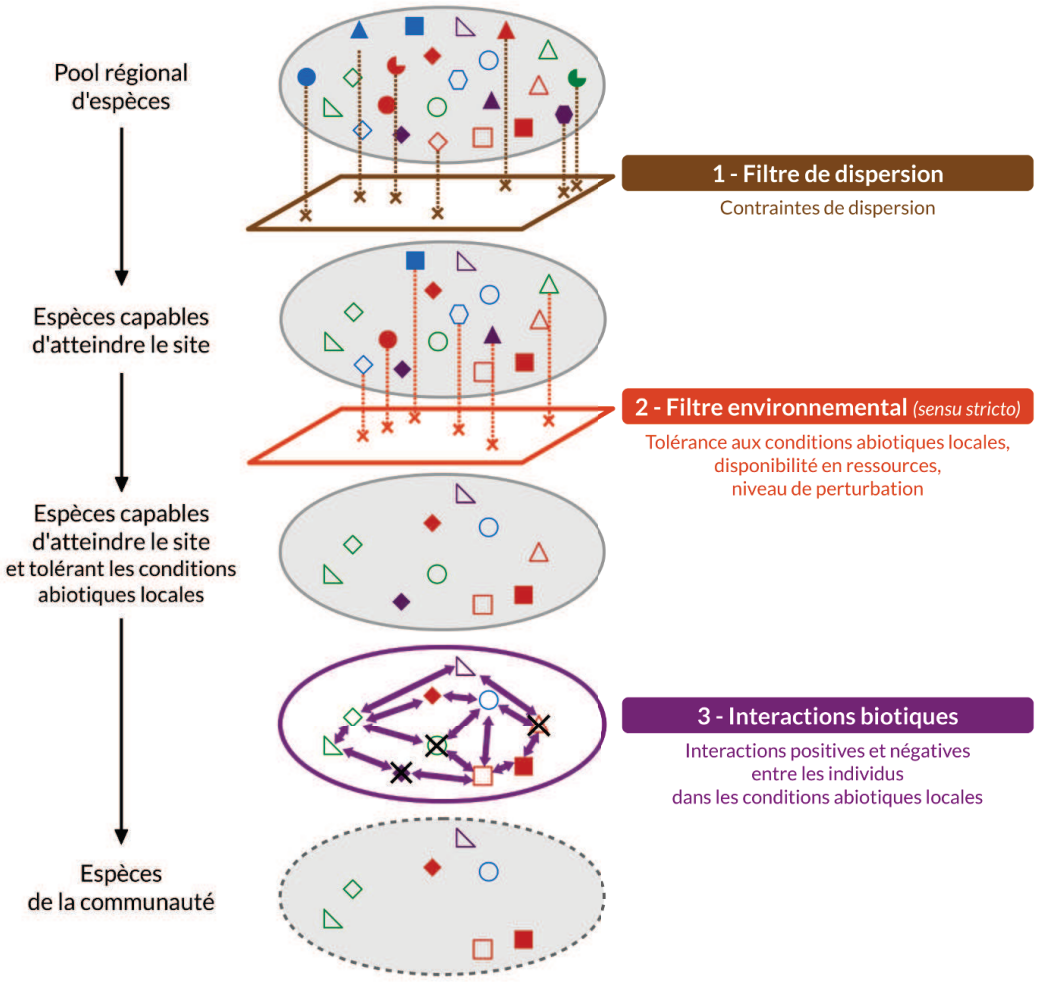


Figure 1.10 – Schéma didactique illustrant la théorie des assemblages d'après Belyea et Lancaster (1999), et Garnier et Navas (2013).

2.3. La restauration comme processus d'assemblage et de succession

Plusieurs propositions ont été faites afin d'unifier la théorie des successions écologiques et la théorie des assemblages (e.g. Fattorini et Halle, 2004 ; Hobbs et al., 2008). Nous nous appuyons ici sur le cadre théorique présenté par Chang et HilleRisLambers (2016). D'après ce cadre conceptuel, l'importance relative des mécanismes d'assemblage des communautés (i.e. l'importance relative des filtres) change de manière prévisible au cours d'une succession écologique. Nous transposons le modèle de Chang et HilleRisLambers (2016) au cas de la restauration écologique, en le simplifiant en vue de son application à la restauration des marais intertidaux (Fig. 1.11). La restauration d'un habitat ou d'un écosystème correspond en effet à une succession secondaire d'après la théorie des successions.

Le filtrage environnemental, *sensu lato*, joue un rôle prépondérant dans les premiers temps de la restauration (phase 1 sur la Fig. 1.11). Chang et HilleRisLambers (2016) distinguent deux temps dans la phase précoce de succession : un premier temps, immédiatement après la perturbation, où les contraintes de dispersion déterminent les types d'organismes capables d'atteindre le site étudié, et un second temps où les facteurs abiotiques sont les principaux facteurs de contrôle (filtre environnemental *sensu stricto*). En raison du regroupement des filtres environnementaux *sensu stricto* et de dispersion dans notre modèle, nous ne distinguons pas

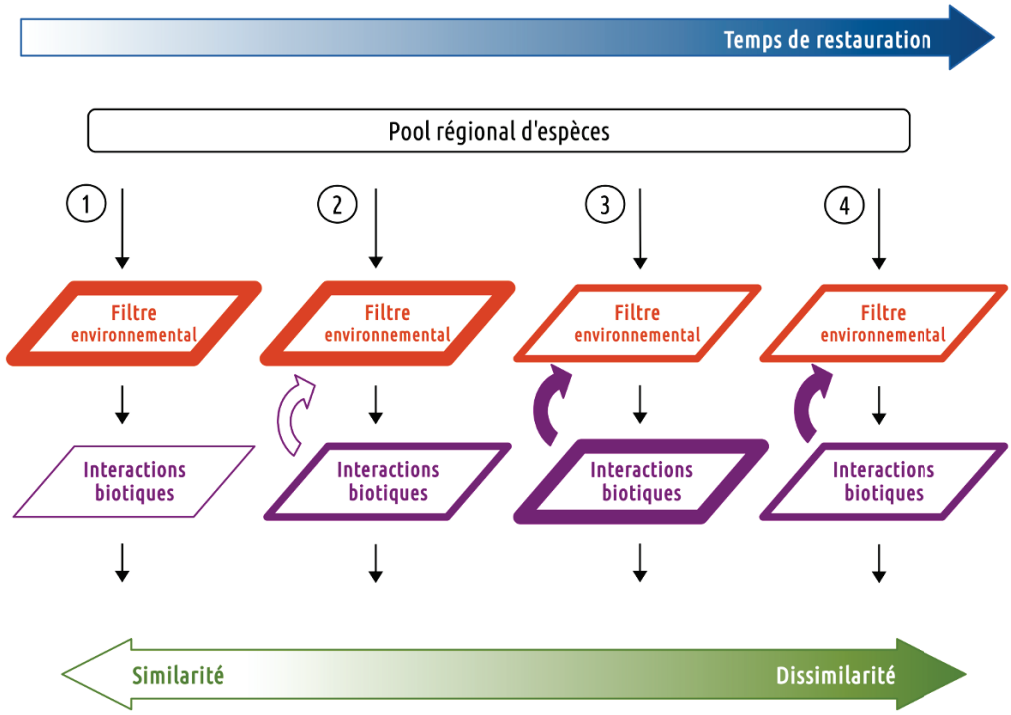


Figure 1.11 – Cadre conceptuel intégrant une évolution des processus d'assemblage des communautés au cours d'une restauration écologique (Adapté de Chang et HilleRisLambers, 2016). Le filtre environnemental est un regroupement du filtre de dispersion et du filtre environnemental *sensu stricto* (Kraft et al., 2015). L'importance relative des filtres est représentée par l'épaisseur des traits de bordure.

ces deux temps et les regroupons dans une phase unique où le filtrage environnemental *sensu lato* est prédominant. L'intensité des interactions biotiques, notamment la compétition et la facilitation, augmente au cours de la restauration (phases 2, 3 et 4 sur la Fig. 1.11) ; inversement, l'importance relative du filtre environnemental tend à diminuer avec le temps, même s'il continue à exercer un effet sélectif sur les organismes qui intègrent la communauté. La communauté, en se développant, contribue de manière croissance aux processus de filtrage environnemental, ce qui limite les possibilités d'installation des nouveaux arrivants. Par exemple, l'ombrage produit pour les espèces d'arbres dans les stades avancés de succession réduit les possibilités d'installation des espèces photophiles (Hedberg et al., 2013). Dans les premiers temps de la restauration, les organismes présentent des caractéristiques écologiques communes (e.g. niche écologique au sens d'Hutchinson, 1957) et une proximité phylogénétique élevée ; avec le temps, la dissimilarité entre les organismes augmente.

3. Structure fonctionnelle des communautés

3.1. Trait fonctionnel et concepts associés

1) Définition. Un trait est une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique et mesurable à l'échelle d'un individu, sans référence au milieu de vie ni à un autre niveau d'organisation du vivant que l'individu (Violle et al., 2007). Un trait est qualifié de fonctionnel lorsqu'il affecte la performance écologique d'un individu et, par conséquent, sa valeur

sélective (Violle et al., 2007 ; Garnier et Navas, 2012). La performance individuelle peut être évaluée à travers trois composantes fondamentales : la croissance, la fécondité et la survie (Geber et Griffen, 2003 *dans* Violle et al., 2007). Adaptées à l'exemple des plantes, ces composantes deviennent respectivement la biomasse végétale – comme résultante de la croissance et des dépenses énergétiques –, le rendement reproductif et la survie (Violle et al., 2007). La tolérance aux conditions environnementales – e.g. salinité, sécheresse, exposition à la lumière – et les préférences d'habitat ne sont pas par définition des traits, bien qu'elles soient nommées comme telles par certains auteurs. D'après Violle et al. (2007), la tolérance et les préférences environnementales intègrent la réponse de plusieurs traits à des facteurs écologiques.

2) Les traits fonctionnels, expressions de compromis écologiques. Bien qu'elle soit rarement explicitée, la notion de compromis est au cœur du concept de trait fonctionnel. Elle joue un rôle essentiel dans la coexistence des espèces (Chesson, 2000). Garland (2014) distingue deux types de compromis en biologie. Le premier type de compromis s'observe lorsque la valeur d'un trait ne peut augmenter sans que la valeur d'un autre trait ne diminue, ou inversement. Le compromis existant entre la masse et le nombre de graines produites par une plante est un exemple connu depuis longtemps (e.g. Shipley et Dion, 1992). Ce compromis est imposé par la quantité d'énergie, non illimitée, investie dans la reproduction. On parle également de compromis lorsqu'une caractéristique qui améliore un type de performance dégrade nécessairement un autre type de performance (Garland, 2014). Ainsi, chez le paon mâle, la taille des plumes de la queue favorise l'accouplement, mais augmente le coût énergétique des déplacements et diminue la capacité d'échappement vis-à-vis des prédateurs (Garland, 2014). Un compromis ne se limite pas toujours à deux traits antagonistes ; il peut en effet impliquer un plus grand nombre de traits et différents niveaux d'organisation biologiques. Garland relève par ailleurs que la nature des "règles" qui régissent les compromis diffère selon le groupe monophylétique considéré. Dans de nombreux cas, le remaniement des règles est lié à l'apparition d'innovations clés, comme les ailes ou la disparition des pattes dans certains groupes de vertébrés (Garland, 2014). Bien que les compromis entre traits fonctionnels diffèrent entre groupes monophylétiques, les contraintes du milieu, en exerçant des pressions sélectives similaires sur différents types d'organismes, ont conduit à « des patrons adaptatifs qui transcendent les barrières taxonomiques » (Garnier et Navas, 2013). Ces patrons adaptatifs sont des réponses coordonnées de traits multiples et sont à la base de la notion de stratégie adaptative (Garnier et Navas, 2013).

3) La niche fonctionnelle, "hypervolume" défini par les traits fonctionnels. D'après Hutchinson (1957), la niche écologique d'un individu ou d'une espèce peut mathématiquement s'apprécier comme un hypervolume à n-dimensions, où chaque dimension de l'espace représente une ressource ou une condition de l'environnement. L'ensemble de ces dimensions représente les conditions environnementales dans lesquelles un organisme ou une espèce peut établir une population viable. D'après cette définition, toutes les espèces autres que celle considérée constituent autant d'axes supplémentaires dans la niche écologique. Par analogie avec la niche écologique d'Hutchinson, la niche fonctionnelle est conceptualisée comme l'espace dont chaque dimension représente une caractéristique fonctionnelle (Rosenfeld, 2002 ; Rosenfeld, 2006). La niche fonctionnelle d'un individu correspond ainsi à sa position dans l'espace fonctionnel à n-dimensions. Dans la pratique, ces dimensions sont renseignées par les

différents traits fonctionnels.

3.2. Structure fonctionnelle des communautés : identité et diversité

La structure fonctionnelle d'une communauté est définie par la distribution des valeurs des traits fonctionnels des espèces au sein de cette communauté. Deux composantes de la structure fonctionnelle sont habituellement distinguées : l'identité et la diversité (Garnier et Navas, 2013).

1) Identité fonctionnelle. L'identité fonctionnelle représente les valeurs moyennes des traits dans la communauté (Mouillot et al., 2011). Cette moyenne est pondérée, selon les hypothèses testées, par le nombre d'individus, les biomasses individuelles, ou d'autres types de quantification. D'un point de vue géométrique, l'identité fonctionnelle d'une communauté est le barycentre des points occupés par chaque individu de la communauté dans l'espace fonctionnel à n-dimensions, pondérés ou non par la masse de chaque individu. Le terme d'identité fonctionnelle s'applique à différents niveaux d'organisation biologiques, i.e. individu, espèce ou communauté, et se réfère dans tous les cas à une position dans l'espace fonctionnel. L'identité fonctionnelle est souvent indicatrice des valeurs des traits les plus communes dans la communauté (Garnier et Navas, 2013).

2) Diversité fonctionnelle. Contrairement à l'identité fonctionnelle, la diversité fonctionnelle regroupe toutes les manières de mesurer la dispersion des valeurs des traits dans la communauté (Mouillot et al., 2011). Mouillot et al. (2011) distinguent sept dimensions associées à la dispersion des traits fonctionnels : richesse, régularité, divergence, entropie, dispersion, originalité et spécialisation (Fig. 1.12). Parmi ces sept dimensions, trois sont reconnues comme orthogonales, i.e indépendantes les unes des autres : la richesse, la régularité (*evenness*) et la divergence (Mason et al., 2005). La richesse fonctionnelle est le volume total occupé par les individus dans l'espace fonctionnel. La régularité fonctionnelle mesure l'homogénéité de la répartition (i.e. la régularité de l'espacement) des individus dans ce volume – plus précisément, l'homogénéité des distances entre voisins dans l'arbre couvrant de poids minimal[6]. La divergence fonctionnelle mesure la tendance des individus à s'agglomérer sur les bords (i.e. la partie externe) du volume fonctionnel, indépendamment de l'importance de l'espace fonctionnel occupé (Mason et al., 2005 ; Villéger et al., 2008). L'entropie (Rao, 1982 ; de Bello et al., 2016) et la dispersion fonctionnelle (Laliberté et Legendre, 2010) sont des concepts voisins basés sur l'espacement moyen entre les individus au sein de la communauté. La spécialisation fonctionnelle renseigne sur la tendance des individus à présenter des valeurs de trait extrêmes en comparaison avec un pool d'espèces plus large que la communauté. L'originalité fonctionnelle mesure le niveau moyen d'isolement des individus par rapport à leur plus proche voisin dans la communauté. La redondance fonctionnelle *sensu* Brandl et al. (2016) est le concept opposé de l'originalité.

3) Les indices associés à l'identité et la diversité fonctionnelles. L'utilisation croissante des traits fonctionnels en écologie a conduit à une multiplication des indices de diversité fonctionnelle au cours de la dernière décennie (Schleuter et al., 2010 ; Mouillot et al., 2011). Le choix

6. Graphe non orienté, connectant tous les individus, ne contenant aucun cycle et minimisant la somme du poids des arêtes (ici, le poids des arêtes est leur longueur dans l'espace fonctionnel à n-dimensions).

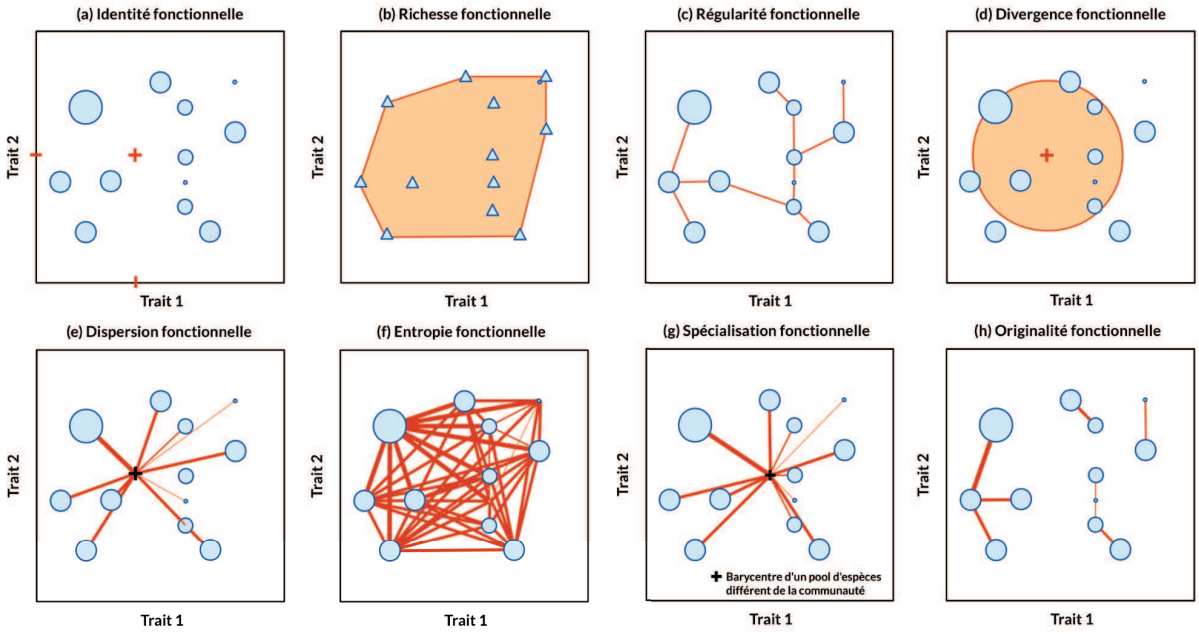


Figure 1.12 – Les huit dimensions de la diversité fonctionnelle (Redessinées à partir de Mouillot et al., 2013).

d'un indice est fortement contraint par deux considérations : (1) le type de variable (i.e. qualitative, ordinale ou quantitative) correspondant aux traits mesurés, et (2) la prise en compte distincte de chaque trait ou, au contraire, d'une combinaison de plusieurs traits. Les performances des différents indices de diversité fonctionnelle sont inégales. Le choix du meilleur indice dépend par ailleurs de la nature des processus étudiés.

3.3. Utilisation des traits fonctionnels en écologie

Les recherches actuelles concernant la diversité des traits fonctionnels sont polarisées autour de deux grands types d'approches qui diffèrent par leur finalité. La première approche s'intéresse à la réponse des traits fonctionnels à différentes pressions de sélection écologique [7] (e.g. Villéger et al., 2010 ; Mouillot et al., 2013). La seconde approche étudie l'effet des traits fonctionnels, et de leur distribution au sein des communautés, sur les propriétés des écosystèmes, par exemple la productivité, la stabilité, la résilience ou encore la résistance aux invasions (e.g. Funk et al., 2008 ; Gagic et al., 2015). Ces deux approches ont conduit à distinguer d'une part les traits de réponse et d'autre part les traits d'effet. Dans la pratique, un même trait fonctionnel peut être utilisé comme trait de réponse ou trait d'effet : c'est la finalité de l'approche qui établit la distinction.

Dans l'approche « pression-réponse », la distribution des traits fonctionnels au sein d'une communauté est appréhendée comme le résultat d'une sélection opérée par le milieu ; cette sélection retient les valeurs de traits permettant une exploitation efficace des ressources du milieu (nourriture, habitat) et exclut les valeurs de traits les moins adaptées. Ainsi, lorsque le milieu exerce une pression sélective sur les traits fonctionnels des organismes, la distribution observée des traits reflète, par contraste avec l'espace fonctionnel occupé par l'ensemble des colonisateurs potentiels du milieu, les valeurs et les combinaisons de traits localement les plus performantes. Ainsi, la structure fonctionnelle des communautés permet d'inférer les res-

7. À distinguer de la sélection évolutive (HilleRisLambers et al., 2012).

sources exploitées dans le milieu, ainsi que leur importance relative. Par ailleurs, la comparaison entre la distribution des traits observée dans une communauté et la distribution obtenue à partir de différents modèles neutres d'assemblage (i.e. annulant l'effet d'un ou plusieurs filtres écologiques) renseigne sur l'importance relative des différents filtres dans l'assemblage des communautés (Mouchet et al., 2010 ; de Bello et al., 2012 ; Spasojevic et Suding, 2012 ; Aiba et al., 2013).

Par contraste, l'approche « trait-effet » s'intéresse à l'influence de la distribution des traits fonctionnels au sein de la biocénose sur les processus écosystémiques et les propriétés de l'écosystème (e.g. Gagic et al., 2015). Il y a deux hypothèses prévalentes concernant la manière dont la diversité fonctionnelle des communautés influence les processus écosystémiques : l'hypothèse de la diversité et l'hypothèse du rapport de masse (Tilman, 1997 ; Grime, 1998 ; Mokany et al., 2008 ; Song et al., 2014). D'après l'hypothèse de la diversité, l'augmentation de la diversité au sein des communautés entraîne une augmentation de la productivité et de l'utilisation des ressources de l'écosystème, lorsque les espèces utilisent les ressources de manière complémentaire (faible recouvrement des niches ; Tilman, 1997 ; Song et al., 2014). D'après l'hypothèse du rapport de masse (*mass ratio hypothesis* ; Grime, 1998), les traits fonctionnels des espèces qui dominent la biomasse des communautés leur permettent d'utiliser une plus grande proportion des ressources ; ces espèces contribuent davantage au fonctionnement et aux propriétés de l'écosystème que les espèces présentes en plus faibles abondances (Grime, 1998 ; Song et al., 2014).

3.4. Limites des approches basées sur les traits fonctionnels

L'utilisation des traits fonctionnels en écologie suppose l'existence d'un lien fort entre l'environnement et la caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique décrite par le trait. Or, plusieurs processus sont de nature à perturber la relation entre les traits fonctionnels et l'environnement, par exemple les effets de masse, les effets de priorité et la contingence historique (Drake, 1990 ; White et Jentsch, 2001 ; Mason et al., 2013). Par analogie avec la dynamique des métapopulations, un effet de masse ou dynamique source-puits se produit lorsqu'une communauté établie dans un milieu écologiquement favorable émet des individus vers un milieu défavorable où ceux-ci ne peuvent pas se maintenir. Ce phénomène s'observe notamment dans des paysages ou des écosystèmes où coexistent des habitats hétérogènes, interconnectés et faiblement espacés [8] (Mason et al., 2013). L'effet de priorité désigne les cas où l'ordre d'arrivée des espèces dans le biotope détermine l'issue de la compétition inter-spécifique et modifie durablement la composition spécifique d'un écosystème (Drake, 1990). En dehors des cas où la compétition et l'ordre d'arrivée des espèces ont un effet structurant sur les communautés, la contingence historique (White et Jentsch, 2001 ; Hobbs et al., 2008) peut altérer la relation entre les traits fonctionnels et l'environnement. L'effet de la contingence historique s'observe lorsque les facteurs qui ont structuré une communauté changent brutalement et que la communauté établie, sans disparaître immédiatement, se retrouve incapable de se renouveler et donc de se maintenir. Des espèces nouvelles investissent le milieu et coexistent temporairement avec les espèces « historiques » (i.e. présentes antérieurement). Les opérations de restauration écologique sont particulièrement exposées à cet effet.

Ainsi, la capacité des indices de diversité fonctionnelle à détecter les facteurs structurant les communautés est affectée par les processus brouillant les liens entre les traits fonctionnels

8. Cette configuration est typiquement rencontrée dans les estuaires.

et l'environnement. La robustesse des indices dépend des processus étudiés (e.g. filtrage environnemental ou compétition entre espèces) et de la nature des mécanismes altérant la relation trait-environnement. Par exemple, en présence d'effets de masse, les indices tenant compte de la distribution des abondances dans l'espace fonctionnel sont plus performants que les indices basés uniquement sur les occurrences (Mason et al., 2013).

3.5. Influence des mécanismes d'assemblages sur la structure fonctionnelle des communautés

Toute inférence concernant l'importance des différents mécanismes d'assemblage (i.e. les trois filtres écologiques) nécessite une bonne connaissance *a priori* de l'effet des mécanismes sur la structure fonctionnelle des communautés. Cette connaissance préalable guide le choix des modèles nuls et des indices fonctionnels les plus adaptés. La distribution pondérée des traits fonctionnels dans une communauté est souvent qualifiée de convergente ou divergente mais ces termes sont utilisés de manière hétérogène dans la littérature. Pour une gamme de valeurs de traits fixée, la distribution des traits est qualifiée de convergente ou sous-dispersée (Garnier et Navas, 2013) que lorsque la variabilité des traits dans la communauté est inférieure à celle attendue selon un modèle neutre. Classiquement, les patrons de convergence-divergence sont détectés au moyen d'un modèle redistribuant aléatoirement les abondances relatives entre les espèces de la communauté étudiée (Bernard-Verdier et al., 2012).

1) Effet du filtre environnemental. L'effet dominant du filtre environnemental *sensu stricto* s'apparente à un mécanisme binaire d'inclusion-exclusion basé sur la tolérance des individus aux conditions du milieu : les individus qui présentent les valeurs de traits appropriées (i.e. situées dans un intervalle déterminé) sont admis dans la communauté tandis que les valeurs de traits extérieures à l'intervalle de tolérance sont exclues (*niche filtering hypothesis* ; Mouillot et al., 2007). Ainsi, le filtre environnemental *sensu stricto* réduit la gamme des traits observés localement dans la communauté, par rapport à l'ensemble des colonisateurs potentiels d'un site (Bernard-Verdier et al., 2012 ; Garnier et Navas, 2013). Ce filtrage concerne uniquement les traits associés à la tolérance physiologique et la capacité (binaire) à exploiter les ressources du milieu. Ainsi, le filtre environnemental contrôle l'occurrence (i.e. la présence ou l'absence) d'une espèce dans une communauté en fonction de la valeur de ses traits fonctionnels (Fig. 1.13).

2) Effet des interactions biotiques. Par contraste avec le mécanisme binaire d'inclusion-exclusion associé au filtre environnemental, l'issue des interactions biotiques, dans un environnement abiotique donné, repose davantage sur les différences de performance écologique entre les individus (Fig. 1.13). La compétition est souvent le mécanisme dominant dans les interactions entre les organismes, mais d'autres interactions sont possibles, par exemple la facilitation et la prédation. D'après les principes de limitation de la similarité et d'exclusion compétitive, les espèces d'une communauté sont en compétition les unes avec les autres et l'intensité de cette compétition est d'autant plus forte que les espèces sont similaires d'un point de vue écologique. Dans un environnement stable, les espèces qui coexistent de manière durable sont celles qui diffèrent le plus d'un point de vue écologique, et qui exploitent des ressources complémentaires (MacArthur et Levins, 1967 ; Mouillot et al., 2007). Le principe de limitation de la similarité conduit ainsi à une distribution divergente des traits fonctionnels. Par exemple, la distribution des traits fonctionnels relatifs à la capacité natatoire et à l'acquisition de nourriture

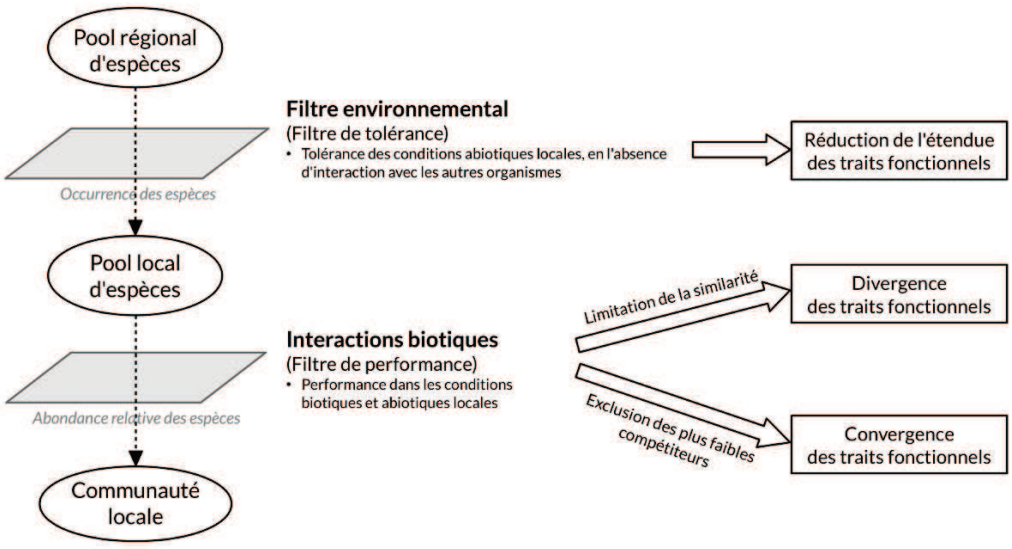


Figure 1.13 – Principaux effets des mécanismes d'assemblage sur la structure fonctionnelle des communautés, d'après Bernard-Verdier et al. (2012), HilleRisLambers et al. (2012) et Kraft et al. (2015).

est divergente dans les communautés de poissons des écosystèmes lacustres, révélant des processus de limitation de similarité (Mason et al., 2008a). Néanmoins, les processus d'exclusion compétitive n'aboutissent pas toujours à une distribution divergente des traits ; ils peuvent même conduire à une distribution convergente en présence de mécanismes qui « égalisent les performances » (*fitness equalizing mechanisms* ; Chesson, 2000). En effet, la compétition peut augmenter la similarité entre espèces en excluant les espèces dont les traits sont associés à une faible compétitivité (*weaker competitor exclusion* ; Chesson, 2000 ; Grime, 2006 ; Mayfield et Levine, 2010). Chang et HilleRisLambers (2016) relèvent que la compétition dans les environnements riches en ressources est associée à une distribution divergente des traits (limitation de la similarité) ; inversement dans les milieux pauvres, les traits convergent vers les valeurs qui optimisent l'acquisition des ressources (élimination des plus faibles compétiteurs). Plus généralement, les différences d'aptitude dans l'acquisition d'une ressource commune limitante ou la tolérance d'un ennemi commun (généraliste) entraînent des différences de performance entre espèces, qui conduisent à une distribution convergente des traits fonctionnels impliqués (Kraft et al., 2015). La convergence s'observe en particulier lorsque des valeurs de traits bien délimitées sont associées à une performance plus élevée que celle de l'ensemble des autres valeurs (Bernard-Verdier et al., 2012 ; Kraft et al., 2015).

3) Action combinée des filtres écologiques. La structure fonctionnelle des traits dans une communauté dépend de l'action combinée du filtre environnemental, *sensu stricto*, et des interactions biotiques. L'influence des facteurs environnementaux est supposée prépondérante dans les milieux contraignants ; à l'inverse, dans les milieux peu contraignants, la dispersion des traits fonctionnels est davantage régie par les facteurs biotiques (Garnier et Navas, 2013). La sélection de certaines valeurs de trait par le filtre environnemental n'est pas incompatible avec les mécanismes d'interaction qui produisent une distribution divergente des traits entre les organismes qui coexistent localement (e.g. Bernard-Verdier et al., 2012).

De manière pragmatique, les modèles nuls d'assemblage des communautés permettent de

détecter assez simplement la réduction de l'étendue des valeurs des traits et, pour une gamme de traits donnée, la convergence ou la divergence de la distribution des traits. La définition des pools d'espèces est cruciale : elle détermine en grande partie l'interprétation écologique des patrons mis en évidence (Chalmandrier et al., 2013).

4. Sélection des habitats chez les poissons et les décapodes

La sélection des habitats est l'un des processus à l'origine de la répartition des organismes dans l'environnement ; les autres processus incluent notamment la reproduction, la mortalité et le transport passif (Craig et Crowder, 2000). La sélection des habitats peut être définie comme l'utilisation non-aléatoire de l'espace résultant du déplacement volontaire des organismes (Kramer et al., 1997). Les poissons et les crustacés décapodes peuvent utiliser une large gamme de signaux physiques et biologiques pour s'orienter et choisir un habitat (Drake et Arias, 1991a) ; l'importance relative de ces différents signaux change en fonction de la distance des habitats de destination (Kingsford et al., 2002). L'orientation et le déplacement actif vers les habitats peuvent s'opérer à petite (de quelques centimètres à plusieurs mètres) et à large échelle (d'une dizaine de mètres à plusieurs kilomètres ; Kingsford et al., 2002). À une échelle de plusieurs centaines de mètres, des facteurs comme les facteurs abiotiques, la disponibilité des ressources alimentaires, les aspects énergétiques, la compétition inter- et intraspécifique et les risques de prédation interviennent dans la sélection des habitats, l'importance relative de ces facteurs changeant au cours de l'ontogenèse (Craig et Crowder, 2000).

Les poissons sont capables d'intégrer des compromis entre les bénéfices trophiques et le risque de prédation (Werner et al., 1983 *dans* Boesch et Turner, 1984 ; Craig et Crowder, 2000 ; Deegan et al., 2000), par exemple dans le cas où les habitats les plus riches en ressources sont aussi ceux qui comptent le plus de prédateurs potentiels. Certaines espèces de poissons utilisent des habitats suboptimaux de la zone littorale afin d'éviter la compétition avec des espèces sympatriques (Rozas et Odum, 1988 ; Cattrijsse et Hampel, 2006). Ainsi, l'intégration des informations relatives à l'environnement biotique et abiotique permettrait aux organismes de choisir l'habitat qui maximise leur performance écologique (*fitness* ; Craig et Crowder, 2000). Néanmoins, cette hypothèse est rarement validée dans la pratique, car elle nécessite des expérimentations en laboratoire ou des mesures de *fitness* dans différents types d'habitats (Rosenfeld, 2003).

Dans un contexte environnemental donné, la sélection des habitats par les espèces peut être utilisée en première approche pour évaluer et comparer la qualité et l'attractivité des habitats disponibles. Par exemple, Bond et Lake (2003) utilisent la force des associations entre différentes espèces de poissons et les habitats des rivières pour orienter des mesures de restauration. Dans des systèmes où différents types d'habitats sont accessibles par les espèces, la restauration d'un habitat peut être évaluée à travers le rétablissement d'une fréquentation minimale par des espèces cibles, caractéristiques des milieux naturels de référence ; de même, l'extinction locale d'espèces caractéristiques des milieux dégradés peut constituer un objectif de la restauration. Ce mode d'évaluation de la restauration écologique des habitats nécessite de prendre en compte un sous-ensemble représentatif des habitats pouvant être choisis de manière alternative par les organismes étudiés.

De manière générale, Hobbs et Norton (1996) et Vivian-Smith (2001) soulignent les avantages apportés par un élargissement des échelles d'observation, lorsqu'il s'agit d'évaluer l'effi-

cacité des opérations de restauration écologique. Ainsi, élargir la fenêtre d'observation permet d'aborder les communautés des milieux restaurés au regard des gradients spatiaux et environnementaux étendus, ce qui renseigne sur la variabilité naturelle des sites de référence et augmente la probabilité de détecter d'éventuelles singularités au sein des milieux restaurés.

5. Problématiques et objectifs de cette thèse

Malmenés par plusieurs siècles d'endiguement et menacés par les effets du changement climatique, les marais intertidaux européens font aujourd'hui l'objet, comme nous l'avons vu, d'un nombre croissant de restaurations volontaires par rétablissement plus ou moins contrôlé des submersions tidales (Wolters et al., 2005b). La trajectoire d'évolution des marais dépoldérisés reste peu documentée en Europe. S'agissant du necton, les principaux travaux ont porté sur la description des communautés (e.g. Hampel et al., 2003 ; Colclough et al., 2005) et sur la fonction d'alimentation (e.g. Fonseca et al., 2011 ; Van Liefferinge et al., 2012), dans les sites restaurés et dans un ou plusieurs sites naturels de référence proches.

De nombreuses « lois » et concepts écologiques (e.g. le concept d'écotone ou de succession écologique) sont mis à mal par les spécificités des milieux estuariens, naturellement stressés par de fortes contraintes abiotiques (paradoxe de la qualité estuarienne ; Elliott et Quintino, 2007). Dans le même temps, les domaines de l'écologie de la restauration et de l'écologie estuarienne ont rencontré peu d'occasions de s'enrichir mutuellement (voir néanmoins Borja et al., 2010). La restauration des marais intertidaux représente, pour ces deux domaines, une opportunité de « fertilisation croisée ».

L'objectif général de cette thèse est de décrire la trajectoire de restauration des marais dépoldérisés à partir des communautés de necton.

L'originalité de ce travail est d'aborder la restauration à des échelles spatiales et temporelles inédites, ou peu explorées, et d'appliquer des modèles théoriques issus de la théorie des successions et de la théorie des assemblages à la restauration d'habitats estuariens. Dans l'estuaire de la Gironde, deux sites d'importance (> 100 ha) se prêtent à l'étude de la dépoldérisation sous l'angle de la restauration écologique : le marais de Mortagne (dépoldérisé accidentellement en 1999) et la partie nord de l'île Nouvelle (dépoldérisation accidentelle en 2010). Les assemblages de poissons et de décapodes ont été échantillonnés sur ces deux sites, ainsi que sur une dizaine de sites associés (vasières, chenaux de marée, marais endigués), dans les premiers temps (île Nouvelle) ou plusieurs années (marais de Mortagne) après le rétablissement des submersions tidales.

Notre contribution à l'étude de la trajectoire de restauration des marais dépoldérisés s'organise autour de trois axes principaux faisant chacun l'objet d'un chapitre spécifique de cette thèse (Chapitres 4 à 6 ; Fig. 1.14).

1. **Description de la trajectoire taxonomique des communautés de necton dans les marais dépoldérisés, à partir d'une approche synchronique au sein de la mosaïque des habitats estuariens** (Chapitre 4).

L'approche synchronique à large échelle (estuaire de la Gironde) permet d'évaluer l'attractivité de différents types d'habitats – dont les marais dépoldérisés – pour les espèces du necton. Par ailleurs, la mosaïque des habitats estuariens est caractérisée par des conditions environnementales variées qui permettent de tester l'importance des facteurs abiotiques dans la

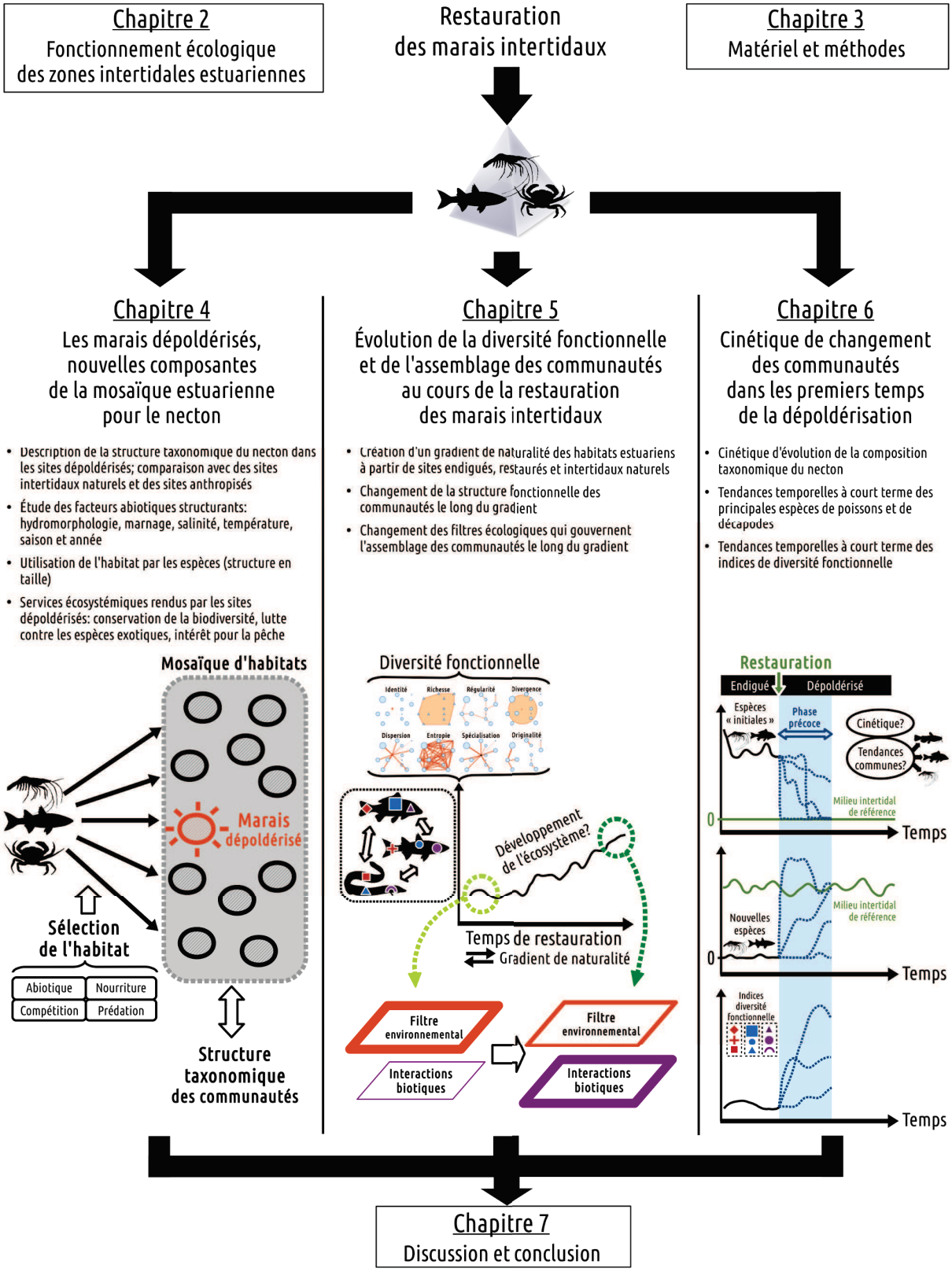


Figure 1.14 – Organisation du manuscrit.

structuration des communautés du necton, et d'identifier les éventuelles spécificités des marais dépoldérisés.

En complément de l'approche taxonomique classique, la structure de taille des espèces renseigne sur les fonctions écologiques assurées par les habitats : accueil de juvéniles, alimentation (juvéniles et adultes), reproduction, ou autre. Les espèces du necton peuvent être

associées à des nuisances (espèces exotiques invasives, e.g., poisson-chat, écrevisse de Louisiane) ou au contraire à des services rendus aux sociétés humaines (e.g. la pêche récréative et commerciale). En utilisant des indices synthétiques de biodiversité, trois services écosystémiques (i.e. la conservation de la biodiversité, la lutte contre les espèces invasives et l'intérêt pour la pêche) ont été évalués et comparés entre les marais dépoldérisés et les autres habitats estuariens (chenaux de marée, vasières intertidales, marais endigués).

2. **Approche corrélative entre la structure fonctionnelle des communautés de poissons et le degré de naturalité des habitats de la mosaïque estuarienne** (Chapitre 5).

En utilisant la naturalité des habitats comme un proxy du temps de restauration et en caractérisant les écophases de poissons à partir d'une sélection de traits fonctionnels, la trajectoire de la structure fonctionnelle des communautés peut être décrite. L'importance relative des filtres écologiques dans l'assemblage des communautés peut être évaluée le long du gradient de naturalité en recourant à des modèles nuls. En s'inscrivant dans un cadre théorique combinant les successions écologiques et l'assemblage des communautés (Chang et HilleRisLambers, 2016), il est possible d'examiner les changements d'importance relative des filtres au regard des évolutions attendues le long d'une trajectoire successionnelle.

3. **Approche diachronique portant sur l'abondance des principales espèces et la structure fonctionnelle des communautés, dans les premiers temps de la dépoldérisation de l'île Nouvelle** (Chapitre 6).

Cette approche consiste à mettre en évidence la cinétique de changement des communautés de necton dans les premiers temps de la dépoldérisation, à travers la composition spécifique du necton (toutes espèces confondues dans un premier temps, puis séparément pour chaque espèce) et la structure fonctionnelle des communautés de poissons.

De plus, les marais intertidaux sont des milieux complexes caractérisés par l'extrême variabilité de leur environnement abiotique et de leurs communautés biologiques. Ainsi, un chapitre entier (Chapitre 2) est consacré à leur fonctionnement écologique et à leur biocénose. Dans ce dernier, les connaissances relatives au necton des marais européens font l'objet d'une attention particulière. Le contexte écologique et humain dans lequel s'inscrivent nos travaux – estuaire de la Gironde et marais dépoldérisés notamment – est présenté dans le Chapitre 3, de même que les données d'échantillonnage et les méthodes d'analyse mobilisées.

Chapitre 2

Fonctionnement écologique des zones intertidales estuariennes

> it is difficult to imagine a more dynamic system than a tidal marsh
>
> Kneib (1997)

1. Définitions, répartition géographique et structure de l'habitat

1.1. Définitions et généralités

Les vasières sont des étendues constituées de particules sédimentaires fines et qui ne sont pas densément couvertes par des plantes vasculaires (Fig. 2.1). Ces étendues sont majoritairement nues mais elles peuvent également être occupées par des plantes éparses, dans la partie supérieure de la zone intertidale (Lefeuvre, 2002). Le terme « wadden » est plus générique et englobe toutes les étendues intertidales constituées de sédiments fins, à l'exception des zones densément colonisées par la végétation (Verger et Ghirardi, 2009). Les marais intertidaux sont par définition les zones situées dans la partie supérieure de la zone intertidale et qui sont recouvertes par une végétation vasculaire dominée par des plantes herbacées ou des sous-arbrisseaux (Dijkema, 1984 ; Lefeuvre, 2002). Cette définition des marais intertidaux les différencie de deux autres types d'habitats densément végétalisés et fréquemment rencontrés dans les eaux côtières et de transition soumises à marée : d'une part, les herbiers de plantes aquatiques comme les zostères, qui se situent dans la partie inférieure de la zone intertidale ; d'autre part, les mangroves, dont la végétation est à dominante arborée.

À l'échelle du globe, les marais intertidaux sont présents sur l'ensemble du globe aux moyennes et hautes latitudes (Fig. 2.2). Ils se forment dans les zones abritées ou d'énergie relativement faible : baies, deltas, estuaires et systèmes lagunaires en particulier (Davy, 2000). Les marais intertidaux sont remplacés par les mangroves sous les climats tropicaux et subtropicaux (latitudes comprises entre 25°S et 25°N). Plus précisément, les marais intertidaux peuvent être associés aux mangroves mais leur importance est alors secondaire (Wolanski et Elliott, 2015). En incluant les réseaux de chenaux qui les dissèquent, les marais intertidaux et les mangroves occupent une surface de 20 millions d'hectares à travers le monde (Pendleton et al., 2012). Dans les grands estuaires des moyennes et hautes latitudes, les vasières et les marais sont les formations majoritaires des zones intertidales.

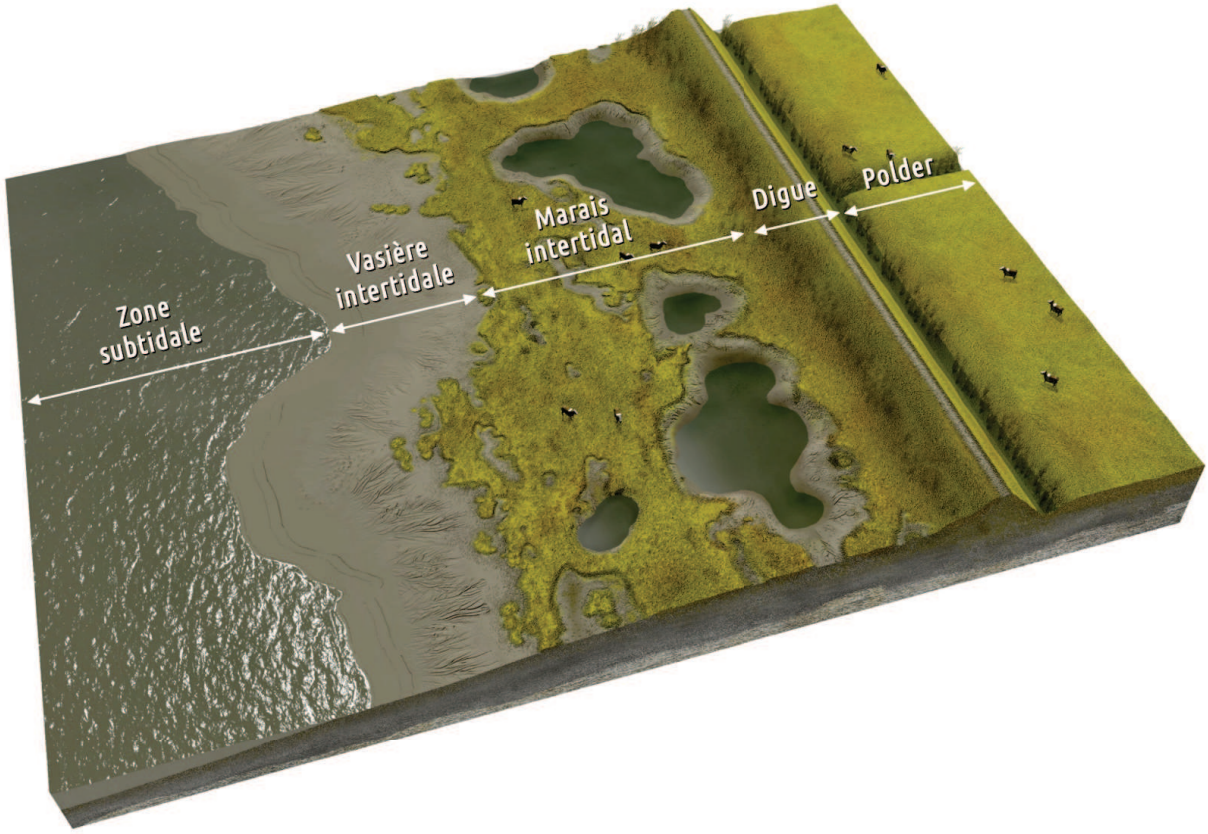


Figure 2.1 – Bloc-diagramme schématique montrant la disposition des vasières et marais intertidaux sur les rives des estuaires macrotidaux (Source : Royal Society for the Protection of Birds, RSPB).

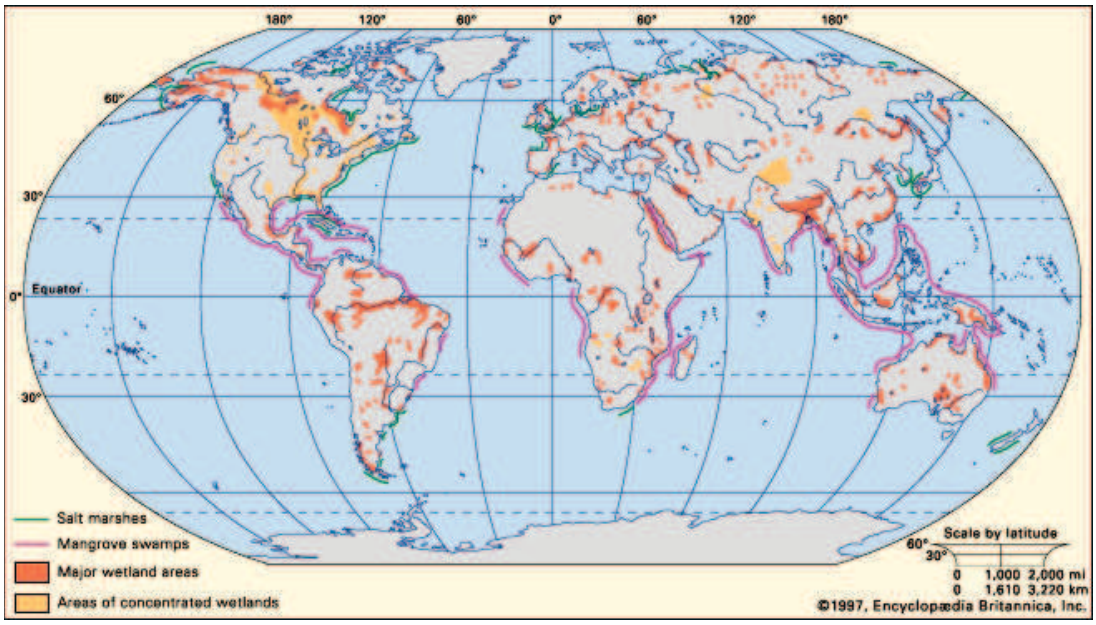


Figure 2.2 – Localisation des principaux types de zones humides à l'échelle mondiale (Source : Encyclopædia Britannica).

Dans les estuaires, les vasières et les marais intertidaux sont des habitats de transition à double titre : d'une part, entre le milieu terrestre et le milieu aquatique, d'autre part, entre les eaux marines et les eaux douces continentales. Les vasières et marais intertidaux se situent

donc sur un double écocline : un gradient de durée de submersion et un gradient de salinité de l'eau (halocline). Il en résulte des conditions abiotiques particulièrement fluctuantes et contraignantes qu'un nombre limité d'espèces végétales et animales peuvent supporter (Teal, 1962 ; Frid et James, 1989 ; Yozzo et Smith, 1997 ; Davy, 2000 ; Salgado et al., 2007). Ces espèces ont en retour peu de compétiteurs et de prédateurs dans les milieux intertidaux (Teal, 1962). C'est pourquoi les communautés végétales et animales des marais intertidaux sont pauvres en diversité spécifique et riches en biomasse (Drake et Arias, 1991b ; Kreeger et Newell, 2000 ; Salgado et al., 2007).

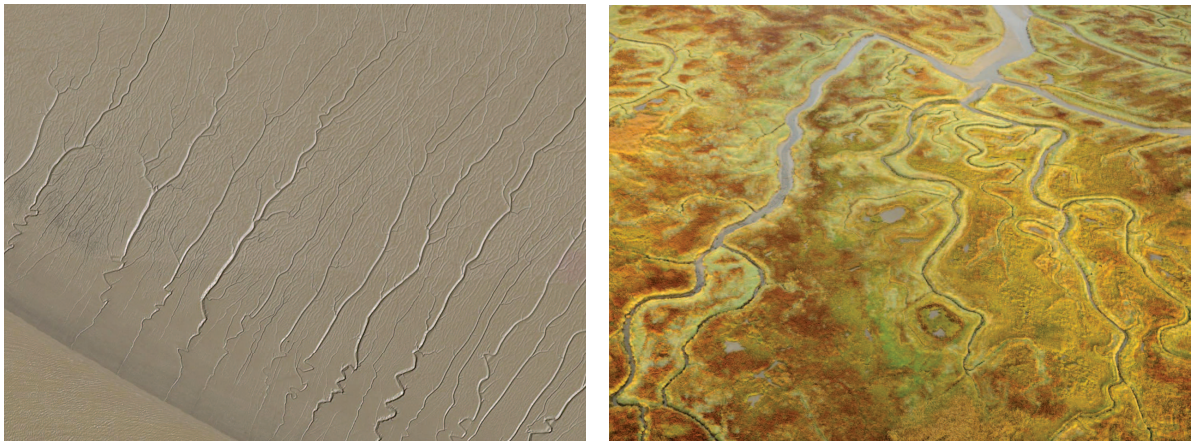
À l'échelle mondiale, la majorité des connaissances concernant le fonctionnement écologique des marais intertidaux sont issues d'études réalisées sur le continent américain. Ces études portent notamment sur les flux biogéochimiques (e.g. Teal, 1962 ; Nixon, 1980 ; Childers et al., 2000), les réseaux trophiques (e.g. Kwak et Zedler, 1997) et les liens existant entre la structure de l'habitat et son utilisation par le necton (e.g. Kneib, 1997). Le fonctionnement des zones intertidales en Europe est souvent supposé comparable, malgré des différences concernant le niveau d'implantation de la végétation, la densité des plantes vasculaires et le caractère monospécifique ou plurispécifique du schorre. En particulier, les similarités dans le mode d'utilisation des marais intertidaux par le necton entre l'Europe et les côtes atlantique et pacifique des États-Unis ont été soulignées à plusieurs reprises (Cattrijsse et Hampel, 2006).

L'objectif de cette partie est de décrire la structure et le fonctionnement de ces milieux et plus particulièrement de mettre en évidence leur intérêt écologique pour le necton – poissons et macrocrustacés. Les vasières et les marais intertidaux ont de nombreuses caractéristiques écologiques en commun mais aussi des spécificités qui seront soulignées.

1.2. Structure de l'habitat des vasières et marais intertidaux

Le flux et reflux des marées, l'alternance des phases d'immersion et d'émersion qu'elles génèrent, et la dynamique sédimentaire associée, sont les principaux facteurs qui façonnent la morphologie des vasières et des marais intertidaux (Bayliss-Smith et al., 1979 ; Eertman et al., 2002 ; Maris et al., 2007). Les vasières et les marais intertidaux reposent sur des étendues sédimentaires traversées par des réseaux de chenaux plus ou moins ramifiés (Fig. 2.3). Les chenaux de marée, larges et profonds dans les parties basse et intermédiaire de la zone intertidale, se ramifient dans la partie supérieure et constituent des réseaux souvent complexes. Les réseaux de chenaux sont une caractéristique structurale importante des marais intertidaux (Verger, 2005).

Vasières et marais se caractérisent par un étagement vertical de la végétation vasculaire (Dijkema, 1984 ; Wolters, 2006). Cet étagement est déterminé en premier lieu par la fréquence et la durée de submersion par les marées, bien que d'autres facteurs soient potentiellement impliqués (e.g. salinité du substrat, ressources nutritives, compétition entre espèces ; Bertness et Pennings, 2000). La distribution de la végétation conduit à distinguer, de bas en haut de la zone intertidale, une zone pionnière puis des zones de bas, moyen et haut marais, chacune caractérisée par des associations végétales distinctes (Fig. 2.4). En Europe, la limite inférieure de colonisation des plantes vasculaires correspond approximativement au niveau moyen de la pleine mer en période de mortes-eaux (Beeftink, 1977), soit le niveau maximum atteint par une marée de coefficient 45 environ. Ce niveau d'élévation marque le début de zone pionnière, où la végétation reste éparse. Des espèces comme *Salicornia europaea* et *Spartina anglica* sont caractéristiques de cet étage. Le couvert dense de végétation caractéristique des marais



(a) Baie de Chant Dorat, Gironde
(© IGN, Soluris)

(b) Marais intertidaux
(Source : sigmaplan.be)

Figure 2.3 – Vue aérienne des chenaux de marée qui traversent les vasières et marais intertidaux.

intertidaux n'apparaît qu'à partir du niveau moyen de la pleine mer, ce qui correspond à une marée haute de coefficient 70-75 (Lefeuvre, 2002). Les marais intertidaux ne sont donc entièrement submergés que lors des pleines mers de vives eaux. La limite terrestre supérieure des marais intertidaux est le niveau des grandes marées exceptionnelles. Sur la côte atlantique américaine, les marais intertidaux sont implantés bien plus bas dans la zone intertidale : la limite inférieure de colonisation des halophytes est le niveau moyen de la marée (Reimold, 1977 *dans* Cattrijsse et Hampel, 2006). Par conséquent, la végétation vasculaire des marais intertidaux de la côte atlantique des États-Unis est submergée à chaque marée ou presque, tandis que la végétation des marais européens n'est submergée que lors des pleines mers de vives-eaux. Il en résulte une accessibilité bien plus limitée des marais intertidaux européens pour le necton (Cattrijsse et Hampel, 2006). Sur la côte atlantique des États-Unis et du golfe du Mexique, *Spartina alterniflora* domine la végétation des marais intertidaux, jusqu'à former par endroit des étendues monospécifiques (Mendelssohn et Morris, 2000).

Les chenaux de marée et l'étagement de la végétation expliquent, avec d'autres facteurs (e.g. nature du substrat, charge sédimentaire des eaux charriées par les marées), l'existence de plusieurs types de sous-habitats dans les marais intertidaux (Fig. 2.6). Les chenaux de marée intertidaux accélèrent le drainage des zones submergées du marais lors du jusant, ce qui diminue la durée de submersion et favorise l'implantation de la végétation vasculaire. Ils constituent par ailleurs des corridors qui optimisent l'accès du necton à l'ensemble de la surface du marais et assurent le transfert de la production (production primaire, détritus, consommateurs) entre les parties intertidales végétalisées et les zones subtidales (Kneib, 1997). Par définition, les chenaux de marée subtidaux restent en eau même à marée basse. Plus larges et plus profonds que les chenaux intertidaux, ils constituent des zones de repli pour certains organismes aquatiques fréquentant les marais (Kneib, 1997). Les retenues intertidales, ou bassins intertidaux, présentent une grande disparité de surfaces, formes, profondeurs, salinités et localisations dans le gradient d'élévation intertidale. Ils sont souvent localisés dans la partie haute de la zone intertidale, auquel cas la connexion et le renouvellement de l'eau ne sont assurés que lors des pleines mers de vives-eaux. Les retenues intertidales peuvent subir de fortes fluctuations de salinité liées aux effets antagonistes de l'évaporation et des précipitations (Frid, 1988). Elles connaissent des conditions abiotiques – température, salinité – plus extrêmes que

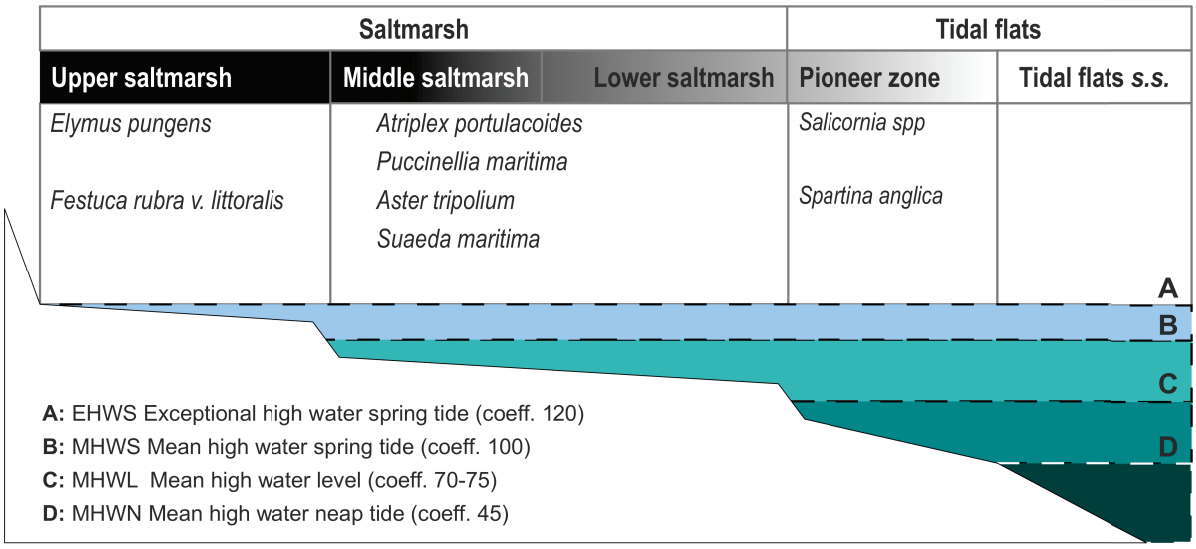


Figure 2.4 – Zonation verticale de la végétation vasculaire dans les marais intertidaux européens, à partir de l'exemple de la baie du Mont Saint-Michel (Redessinée à partir de Lefeuvre, 2002).

(a) (b) (c) (d) (e) (f)

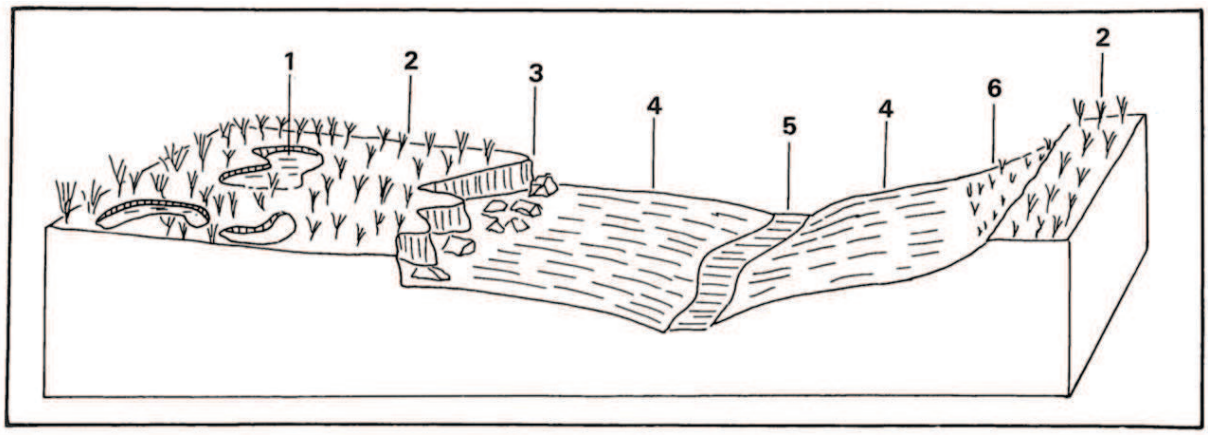
Figure 2.5 – Quelques espèces de plantes vasculaires caractéristiques des zones intertidales en Europe. (a) La salicorne, *Salicornia* spp ; (b) La spartine, *Spartina maritima* (Source : Wikipedia) ; (c) L'obione faux-pourpier, *Halimione portulacoides* (Source : Wikipedia) ; (d) L'aster maritime, *Aster tripolium* (© Irstea) ; (e) La soude maritime, *Suaeda maritima* (Source : Wikipedia) ; (f) La puccinelle, *Puccinellia maritima* (Source : Wikipedia).

celles régnant dans les chenaux de marée (Frid, 1988 ; Hampel et al., 2004). La zone densément recouverte par les végétaux vasculaires est appelée « schorre » quand les plantes sont des halophytes (zones intertidales salées et saumâtres). Il n'existe pas de terme spécifique pour les plantes non halophiles des zones intertidales d'eau douce. En Europe occidentale, la densité de la végétation dans les marais est élevée ; seules quelques espèces du necton la colonisent à marée haute.

2. Biocénose des marais intertidaux

2.1. Les producteurs primaires

Les deux principales catégories de producteurs primaires des zones intertidales estuariennes sont (1) les plantes vasculaires, et (2) les algues benthiques microscopiques, ou microphytobenthos (Miller et al., 1996 ; MacIntyre et al., 1996 ; Bouchard et Lefeuvre, 2000). D'autres



Légende : 1, Retenue intertidale ; 2, Couvert dense de plantes vasculaires (appelé schorre lorsque les plantes sont des halophytes) ; 3, Microfalaise ; 4, Sédiments nus (slikke) ; 5, Chenal de marée ; 6, Zone pionnière (plantes éparses).

Figure 2.6 – Sous-habitats des marais intertidaux (source : Paskoff, 1994).

compartiments végétaux – les algues épiphytiques, les algues macroscopiques, le phytoplancton – contribuent à la production primaire, mais de manière plus accessoire (Kreeger et Newell, 2000).

Les plantes vasculaires constituent la partie la plus visible des producteurs primaires. Dans les parties salées et saumâtres des estuaires, ce sont majoritairement des plantes halophiles (halophytes), représentées par un faible nombre d'espèces. Elles caractérisent la zone pionnière des vasières et la majeure partie de la surface des marais intertidaux. Les plantes vasculaires représentent, en stock, l'essentiel de la biomasse végétale des marais intertidaux. Sur la côte atlantique nord-américaine, la production aérienne par les plantes vasculaires varie entre 200 et 4 000 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ (Turner, 1976 ; Good et al., 1982 ; Day et al., 1989 *dans* Ibáñez et al., 2000). Sur la côte atlantique sud-américaine, la production aérienne par les plantes vasculaires [1] varie, selon les espèces dominantes et la position dans le marais, entre 585 et 1 665 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ (Gallagher et al., 1980). En Amérique du Nord, la production primaire de *Spartina alterniflora* varie de façon importante selon la latitude, avec des valeurs de moins de 60 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ au nord du Canada et en Alaska et de 812 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ sur la côte nord du Golfe du Mexique (Mendelssohn et Morris, 2000). La production primaire des marais intertidaux européens a été moins étudiée. Dans les marais intertidaux de la Baie du Mont Saint-Michel, la même production aérienne nette par les plantes vasculaires varie entre 490 et 890 g $C.m^{-2}.an^{-1}$, avec des valeurs croissantes entre le bas et le haut marais (Table 2.1). Un gradient altitudinal de production primaire a également été mis en évidence dans les marais intertidaux du golfe de Cadix (Neves et al., 2007). La production primaire de la zone pionnière des zones intertidales est nettement inférieure à celle des bas, moyens et haut marais, avec des valeurs estimées entre 90 et 225 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ (Lefeuvre et al., 2000).

Le microphytobenthos se développe dans et à la surface des sédiments, que ceux-ci soient nus ou recouverts par des plantes vasculaires. Il est principalement constitué de diatomées,

1. Les valeurs de 1 300 et 3 700 g biomasse sèche.$m^{-2}.an^{-1}$ indiquées par les auteurs sont converties en g $C.m^{-2}.an^{-1}$ en considérant que la teneur en carbone des plantes vasculaires correspond à 45% de la biomasse sèche (Schlesinger, 1991).

Table 2.1 – Estimation de la production primaire aérienne nette (PPAN) des plantes vasculaires dans les marais intertidaux de la Baie du Mont Saint-Michel, dans les haut, moyen et bas marais (Bouchard et Lefeuvre, 2000).

Niveau dans le marais	Espèce	PPAN en masse sèche ($g.m^{-2}.an^{-1}$)	PPAN en carbone ($g.m^{-2}.an^{-1}$)	PPAN en azote ($g.m^{-2}.an^{-1}$)
Bas marais	*Puccinellia maritima*	480	210	8.0
	Suaeda maritima	440	210	9,0
	Aster tripolium	130	60	2,0
	Salicornia spp.	30	10	$< 1,0$
	Total	1 080	490	19,0
Moyen marais	*Atriplex portulacoides*	1 800	770	29,0
	Total	1 910	840	29,0
Haut marais	*Elytrigia aetherica*	1 720	770	26,0
	Festuca rubra	240	110	4,0
	Puccinellia maritima	30	10	$< 1,0$
	Total	1 990	890	30,0

mais aussi de cyanobactéries et d'algues vertes. La photosynthèse est limitée à la couche supérieure de sédiment, jusqu'à 3 mm de profondeur (Sullivan et Currin, 2000). Les microalgues benthiques (diatomées) migrent verticalement dans les sédiments en réponse à différents stimuli, en particulier à l'éclairement (Sullivan et Currin, 2000). Comme des algues microscopiques se déposent régulièrement sur toute la surface des marais grâce l'effet dispersif des marées, leur absence à certains endroits reflète des conditions de vie inappropriées (Williams, 1962 *dans* Sullivan et Currin, 2000). D'après des études menées sur les côtes américaines, la production microalgale benthique varie de 28 à 341 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ (Sullivan et Currin, 2000). À une échelle plus globale, cette même production est souvent comprise entre 50 et 200 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ (Blanchard et Cariou-Le Gall, 1994 ; Brotas et Catarino, 1995 ; Sullivan et Currin, 2000). Ces valeurs homogènes peuvent s'expliquer par les mécanismes qui régulent en permanence la biomasse des algues microscopiques à la surface des sédiments et leur activité photosynthétique : remise en suspension permanente des cellules avec les courants, faible épaisseur de la zone photique à la surface des sédiments (toutes les microalgues ne peuvent pas contribuer de manière optimale à la production primaire) et limites de diffusion du CO_2 et des nutriments à travers le biofilm (De Jonge et Colijn, 1994). La production microphytobenthique représente de moins de 10% à 140% – plus fréquemment, de 25% à 75% – de la production aérienne nette par les plantes vasculaires (Kreeger et Newell, 2000 ; Sullivan et Currin, 2000). Les déterminants de la production microphytobenthique restent mal connus, sans doute en raison d'interactions entre de multiples facteurs. La production microphytobenthique n'est pas corrélée, ou peu corrélée, à la température et à l'irradiance – dès lors qu'un seuil minimum est dépassé (Sullivan et Currin, 2000). Le phénomène de photo-inhibition n'est généralement pas observé à la surface des sédiments (Blanchard et Cariou-Le Gall, 1994 ; Montani et al., 2003). Il semble que le meilleur estimateur de la production soit la biomasse algale à la surface des sédiments, mesurée par la concentration en chlorophylle a (De Jonge et Colijn, 1994 ; Sullivan et Currin, 2000). Étudiée à l'échelle d'un cycle de marée, la production microphytobenthique semble corrélée à l'humidité des sédiments : elle augmente à mesure que l'eau des sédiments est évacuée (Sullivan et Currin, 2000). Dans le cas des vasières, la production microphytobenthique est étroitement liée à l'élévation dans la zone intertidale (De Jonge et Colijn, 1994). La consommation du microphytobenthos par les invertébrés benthiques peut en réduire la biomasse ; c'est le cas par exemple dans la baie de Marennes-Oléron, en pé-

riode estivale (Cariou-Le Gall et Blanchard, 1995). De manière générale, le microphytobenthos a une importance dominante dans la production primaire des zones intertidales dépourvues de plantes vasculaires (Montagna et al., 1995). Dans les estuaires turbides, la production microphytobenthique reste limitée aux périodes d'émersion des sédiments, en raison d'un manque de lumière lors des périodes de submersion (Barranguet et al., 1998).

Le phytoplancton contribue peu, en moyenne, à la production primaire des zones intertidales mais son importance augmente avec l'influence des eaux marines, dont il provient en grande partie. Par exemple, sur l'île de Sapelo (États-Unis), la matière produite *in situ* par le phytoplancton représente environ 12% de la production primaire des plantes vasculaires (Pomeroy et al., 1981 *dans* Kreeger et Newell, 2000). Néanmoins, la distinction entre les microalgues benthiques et planctoniques est artificielle dans les zones intertidales et peu profondes en raison de la fréquence de dépôt et de remise en suspension de ces organismes (MacIntyre et al., 1996).

Les algues macroscopiques des zones intertidales sont représentées par des genres tels que *Ulva*, *Vaucheria* et *Chrysomeris*. Leur présence et leur importance parmi les producteurs primaires des marais intertidaux sont hétérogènes à l'échelle du globe (Vernberg, 1993). Les macroalgues ont généralement une importance secondaire dans la production primaire des marais intertidaux et des vasières (voir néanmoins Roman et al., 1990 ; Vernberg, 1993).

Toutes contributions considérées, les marais intertidaux font partie des écosystèmes ayant la plus forte productivité primaire de la planète. La production aérienne et souterraine nette des plantes vasculaires[2] (200 à 400 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ dans la zone pionnière ; 2 000 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ dans le bas marais ; 4 000 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ dans les moyens et hauts marais) et celle du microphytobenthos (50 à 200 g $C.m^{-2}.an^{-1}$) donnent des valeurs cumulées comprises entre 250 et 4 200 g $C.m^{-2}.an^{-1}$, qui dépendent en grande partie de la position verticale dans la zone intertidale. À titre de comparaison, la production primaire par le phytoplancton dans les eaux côtières est de l'ordre de 200 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ (Mann, 1988).

2.1.1. Saisonnalité de la production primaire

Les informations concernant la saisonnalité de la production microphytobenthique dans les zones intertidales ne sont concordantes ni à l'échelle mondiale (Sullivan et Currin, 2000 ; Montani et al., 2003), ni à l'échelle européenne (Cariou-Le Gall et Blanchard, 1995 ; Troccaz et al., 1995 *dans* Créach et al., 1997). Les divergences portent d'une part sur l'existence même d'un patron saisonnier (Varela et Penas, 1985) et d'autre part sur les périodes de production minimale et maximale. Dans certains contextes, les productions sont plus importantes au printemps et en été qu'en automne et en hiver (Cariou-Le Gall et Blanchard, 1995 ; Troccaz et al., 1995 ; Montani et al., 2003), avec des pics printaniers et estivaux dont l'occurrence varie fortement selon les années (Montani et al., 2003). Sur les côtes atlantiques et pacifiques, les travaux de Sullivan et Currin (2000) montrent que la production microphytobenthique des marais intertidaux est maximale au mois de novembre, lorsque les plantes vasculaires sont en dormance. Le pic de production est observé à la même période sur les vases dépourvues de plantes vasculaires et dans les bassins des marais intertidaux. Malgré des fluctuations saisonnières de biomasse et de production, le microphytobenthos représente une ressource disponible tout au long de l'année pour les maillons trophiques supérieurs (Teal, 1962 ; Sullivan et Currin, 2000).

2. On considère ici que la production souterraine nette équivaut à la production aérienne (PPAN) des plantes vasculaires.

La production primaire des plantes vasculaires est maximale en fin de printemps et en été, et minimale en hiver. En automne, les plantes entrent en sénescence. Pour les plantes pérennes comme la spartine, les tiges mortes restent sur place toute l'année. Inversement, la surface couverte par des plantes annuelles comme la salicorne redevient de la vase nue après l'automne (Frid, 1988). Il existe un décalage temporel entre la production maximale des détritus, en automne, et leur incorporation dans les réseaux trophiques, au printemps-été (Wainright et al., 2000). En effet, la baisse des températures hivernales retarde la décomposition des végétaux. Au printemps, la matière détritique produite l'année précédente a relargué ses composés les plus labiles et contient davantage de composés réfractaires. Les détritus les plus nutritifs sont donc produits en été, lorsque les feuilles des jeunes plantes tombent et se décomposent au niveau des sédiments (Wainright et al., 2000). Il est difficile de généraliser sur le schéma saisonnier de production, de sénescence et de décomposition des plantes vasculaires tant les variations dépendent des communautés végétales considérées (Simenstad et al., 2000).

2.1.2. Devenir de la production primaire des marais intertidaux

Le devenir de la production primaire des marais intertidaux suscite un vif intérêt de la part des écologues depuis le début des années 1960, à la suite les travaux pionniers de Teal (1962). Le transfert de la production primaire des marais vers les estuaires et le milieu côtier, et sa possible contribution au soutien des stocks de poissons et macrocrustacés, sont aujourd'hui encore des sujets de recherche. La matière végétale produite par les plantes vasculaires et les algues dans les marais intertidaux suit trois voies principales (Fig. 2.7) : (1) l'émission de matière organique dissoute (MOD) par les plantes vivantes ou mortes (dans les premiers stades de décomposition), (2) la consommation directe par des organismes herbivores ou omnivores, et (3) la production de détritus, à la mort des végétaux (Mann, 1988). Les détritus peuvent être décomposés sur place ou transportés vers d'autres sites à l'intérieur ou à l'extérieur des marais (Lefeuvre et al., 2000).

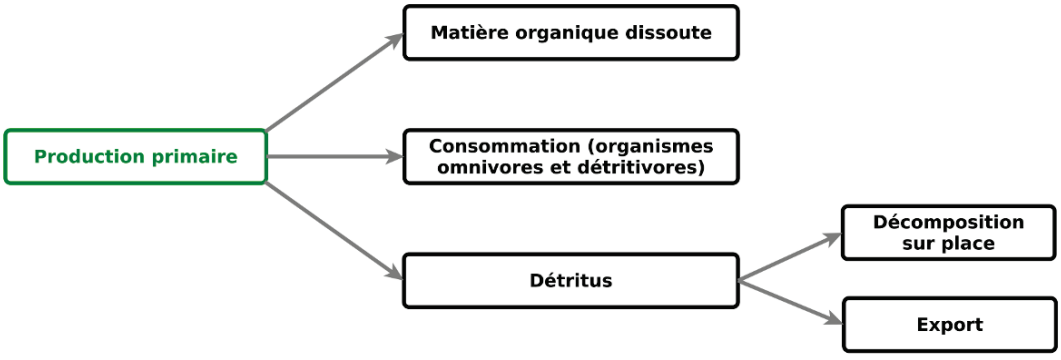


Figure 2.7 – Le devenir de la production primaire dans les marais intertidaux.

Même si les plantes vasculaires ont un rôle dominant dans la production primaire des marais, elles ne sont généralement pas consommées de manière directe par la faune de ces habitats (Table 2.2 ; Mann, 1988 ; Kneib, 1997). Différentes études indiquent que la consommation directe ne représente que 5% à 10% de la production aérienne nette (Teal, 1962 ; Mann, 1972, Heard, 1982 *dans* Kreeger et Newell, 2000). Cette faible consommation directe des plantes vasculaires s'explique par leur teneur élevée en composés peu digestes – lignine et cellulose – et leur faible teneur en protéines, et donc en azote (Mann, 1988 ; Odum et al., 1979 *dans*

Kneib, 1997). À titre d'exemple, 70% à 80% de la biomasse vivante de *Spartina alterniflora* est composée de lignocellulose (Kreeger et Newell, 2000 ; Newell et Porter, 2000). Les principaux herbivores qui consomment les plantes des marais sont des insectes diptères, des mollusques gastéropodes et des crabes (Teal, 1962 ; Kneib, 1997 ; Kreeger et Newell, 2000). Si les insectes (essentiellement les diptères, les hémiptères et les orthoptères) se nourrissent de la sève et les tissus des plantes, les gastéropodes consomment préférentiellement les algues épiphytiques et microbenthiques ainsi que les mycètes qui colonisent les plantes sénescentes, et non directement les tissus des plantes vivantes (Jackson et al., 1985 ; Kneib, 1997 ; Kreeger et Newell, 2000).

Table 2.2 – Potentiel nutritif des producteurs primaires des marais (traduit de Kreeger et Newell, 2000).

Ressource		Potentiel nutritif				
Catégorie	Type	Disponibilité	Accessibilité	Valeur nutritive	Digestibilité	Valeur nutritive relative
Producteurs primaires	Plantes vasculaires	Forte	Forte	Faible	Faible	Relativement faible
	Algues associées aux surfaces	Moyenne	Forte	Forte	Forte	Forte
	Phytoplancton	Faible	Faible[1]	Forte	Forte	Faible[1]
Complexe détritique	Plantes vasculaires mortes	Forte	Forte	Faible	Faible	Relativement faible
	Bactéries associées aux surfaces	Moyenne	Forte	Moyenne	Moyenne	Moyenne
	Bactéries libres en suspension	Faible	Faible[1]	Moyenne	Moyenne	Faible[1]
	Protistes hétérotrophes	Relativement faible	Faible[1]	Relativement forte	Forte	Faible[1]
	Mycètes	Moyenne	Relativement forte	Inconnue	Inconnue	Relativement faible

[1] Sauf pour les consommateurs suspensivores, qui exploitent davantage cette ressource.

En Europe, à la différence de la côte atlantique des États-Unis, la matière organique détritique produite par les plantes vasculaires est majoritairement décomposée et minéralisée sur place (Lefeuvre et al., 2000 ; Cattrijsse et Hampel, 2006). Par exemple, dans la baie du Mont Saint-Michel, moins de 1% des macro-détritus produits par les plantes vasculaires sont exportés des marais intertidaux – incluant les bas, moyens et hauts marais – vers les eaux côtières. La fraction de macro-détritus décomposés sur place diffère entre, d'une part, le bas marais et, d'autre part, les moyen et haut marais. Dans le bas marais, environ 70% des macro-détritus sont exportés vers le haut marais par le mouvement des marées, où ils s'accumulent sous forme de laisses de hautes eaux (*drift lines*). Dans les moyen et haut marais, seuls 20% et 12% des macrodétritus sont exportés vers ces mêmes laisses (Lefeuvre et al., 2000).

Les plantes vasculaires, lorsqu'elles sont vivantes ou dans leurs premiers stades de décomposition, émettent de la matière organique dissoute (MOD). Cette matière organique précipite

à la surface des plantes et des sédiments – entre autres surfaces – et forme des particules amorphes caractérisées par une faible teneur en composés réfractaires et donc hautement nutritives pour les animaux. Ces particules sont facilement digestibles sans l'aide des microorganismes décomposeurs (Mann, 1988). D'après Mann (1988), l'importance écologique de la MOD émise par les plantes dans les marais intertidaux a sans doute été sous-estimée, par rapport à la matière organique détritique particulaire. Trois phases se succèdent lors de la décomposition des plantes vasculaires mortes (Valiela et al., 1984). La première phase, qui dure moins d'un mois, se caractérise par l'émission de substances solubles dans l'environnement, entraînant une perte de 5% à 40% de la biomasse totale. Lors de la seconde phase, qui peut durer jusqu'à un an, les composés végétaux les moins réfractaires (cellule, hémicellulose) sont décomposés par les microorganismes. Les molécules hydrolysées sont en partie émises sous forme dissoute. Cette phase dite de décomposition occasionne une perte additionnelle de 40% à 70% de la biomasse. Durant la troisième et dernière phase, qui dure une année supplémentaire, la matière organique la plus réfractaire est lentement décomposée (Valiela et al., 1984).

Contrairement aux plantes vasculaires, les algues – notamment le microphytobenthos – contiennent peu de fibres indigestes et ont une teneur élevée en azote (Mann, 1988). Elles sont directement consommées par des organismes comme les invertébrés benthiques – amphipodes, gastéropodes, polychètes, méoifaune notamment –, les crevettes et certaines espèces de poissons, en particulier les mulets (Créach et al., 1997 ; Kwak et Zedler, 1997 ; Sullivan et Currin, 2000). La production microphytobenthique est également assimilée par les bactéries (Middelburg et al., 2000). Comme les plantes vasculaires, les microalgues benthiques émettent de la matière organique dissoute qui se retrouve ensuite dans des agrégats amorphes. Dans les marais intertidaux du golfe du Mexique, ces particules représentent plus de 98% de la matière détritique exportée vers les eaux estuariennes et côtières (Ribelin et Collier, 1979).

2.2. Les décomposeurs : mycètes et bactéries

La matière détritique (non dissoute) produite par les plantes vasculaires est décomposée par les mycètes (ascomycètes) et les bactéries. Ces organismes peuvent digérer la cellulose ainsi que d'autres composés réfractaires (Mann, 1988 ; Newell et Porter, 2000). À partir des travaux menés sur la décomposition des spartines et de *Juncus roemerianus* (Newell et Porter, 2000), il apparaît que les mycètes sont les principaux décomposeurs des plantes mortes qui restent sur pied. Les mycètes altèrent la matrice lignocellulosique des plantes et contribuent ainsi à la fragmentation des tissus. Les fragments végétaux (notamment des particules dégradables de lignocellulose) tombent à la surface des sédiments où les processus bactériens poursuivent la décomposition. Des particules de plus en plus en fines sont produites, ce qui augmente la surface colonisable par les microorganismes (e.g. bactéries). Il existe ainsi une forme de mutualisme entre les ascomycètes des parties aériennes mortes des plantes et les assemblages bactériens des sédiments (Mann, 1988 ; Newell et Porter, 2000). L'activité de déchiquetage de certains invertébrés contribue également à la fragmentation des tissus végétaux colonisés par les mycètes (Newell et Porter, 2000).

L'azote libéré par la décomposition des tissus morts des plantes vasculaires est en grande partie capté par les mycètes. En comparaison, son utilisation par les bactéries est négligeable (Newell et Porter, 2000). Pour satisfaire leurs besoins, les bactéries prélèvent l'azote dans l'environnement, et non dans les particules détritiques. Ce faisant, les bactéries enrichissent en azote le complexe qu'elles forment avec les particules détritiques et augmentent sa valeur nu-

tritive pour les consommateurs (Mann, 1988). La masse fongique vivante peut représenter 10% à 20% de la masse des tissus morts et des microorganismes associés. La production secondaire par les mycètes a été estimée à environ 734 g masse organique.m^{-2}, soit environ 50% à 60% de la production primaire aérienne nette des plantes vasculaires (Newell et Porter, 2000). La production secondaire par les mycètes est dix fois plus élevée en hiver qu'en été (Newell et Porter, 2000).

Les bactéries des marais intertidaux se répartissent entre le substrat et la colonne d'eau, lors des périodes d'immersion. La biomasse bactérienne des sédiments reste modérée. Une partie des bactéries sont mises en suspension lors des phases d'immersion et contribuent à la forte productivité du bactérioplancton (Newell et Porter, 2000). En été, la production secondaire par les bactéries est deux fois plus élevée que celle des mycètes. En hiver, au contraire, la production bactérienne ne représente que 0,07 fois la production fongique (Newell et Porter, 2000).

2.3. Les invertébrés

Nous considérons ici trois groupes d'invertébrés : (1) les invertébrés terrestres, (2) les invertébrés endo- et épibenthiques, et (3) les invertébrés hyperbenthiques (nectoniques). Les organismes du necton – crustacés et poissons – seront décrits de manière détaillée dans la Section 4..

2.3.1. Les invertébrés terrestres

Les invertébrés terrestres les plus fréquents dans les marais intertidaux sont les insectes, les mites, les collemboles et les arachnides (e.g. Teal, 1962 ; Jackson et al., 1985). Les insectes sont présents à la fois aux stades adulte et larvaire. Les larves d'insectes peuvent représenter une part importante de la macrofaune benthique des zones densément couvertes par les plantes vasculaires (Salgado et al., 2007).

2.3.2. Les invertébrés endo- et épibenthiques

Les principales espèces de macroinvertébrés vivant à la surface ou dans les sédiments des marais intertidaux européens appartiennent aux groupes des polychètes (e.g. *Hediste diversicolor*, *Nephtys hombergii*, *Streblospio shrubsolii*), des oligochètes (e.g. *Tubifex spp*), des bivalves (e.g. *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*), des gastéropodes (e.g. *Hydrobia ulvae*, *Littorina littorea*), des amphipodes (e.g. *Orchestia gammarellus*, *Corophium volutator*), des isopodes, des décapodes (*Carcinus maenas*) et des insectes (Jackson et al., 1985 ; Frid et James, 1989 ; Salgado et al., 2007). Ces espèces sont bien souvent les mêmes que dans les vasières intertidales adjacentes (Frid et James, 1989), même si certains taxons sont particulièrement associés aux parties densément végétalisées des marais, comme par exemple les insectes (Salgado et al., 2007). La méiofaune benthique [3] a été moins étudiée. Elle se compose de protistes (foraminifères), de vers plats (turbellariés), de vers ronds (nématodes), de gastrotriches, de crustacés (copépodes harpacticoïdes, ostracodes) et des juvéniles des principales espèces de la macrofaune (Newell et Porter, 2000). Les taxons qui dominent les effectifs et la biomasse de la macrofaune benthique diffèrent selon les marais étudiés (Jackson et al., 1985 ; Frid et

3. Selon les cas, la faune méiobenthique regroupe les métazoaires qui passent à travers un tamis de maille de 500 à 1 000 microns et qui sont retenus par un tamis de maille de 20 à 42 microns (Somerfield et al., 2005).

James, 1989 ; Salgado et al., 2007). Dans l'estuaire de la Stour (Grande-Bretagne), *Hediste diversicolor* représente 33% des densités et 74% de la biomasse du macrozoobenthos. Les oligochètes complètent les effectifs à hauteur de 40% (Jackson et al., 1985). Dans le Nord du Norfolk, gastéropodes, oligochètes et polychètes dominent les assemblages – respectivement 47%, 30% et 13% des effectifs (Frid et James, 1989). Enfin, dans l'estuaire du Tage (Portugal), *Scrobicularia plana* représente 69% à 90% de la biomasse totale des assemblages, tandis que les effectifs se répartissent essentiellement entre les oligochètes, les ostracodes, les polychètes, les gastéropodes, les bivalves et les isopodes (Salgado et al., 2007).

Une grande partie des macroinvertébrés benthiques des zones intertidales sont omnivores et adaptent leurs prises alimentaires à la disponibilité des ressources dans le milieu (Newell et Porter, 2000). Le mode d'alimentation dominant est la dépositivorie – sélective ou non sélective – mais certains organismes sont suspensivores, et d'autres encore, prédateurs (Frid, 1988 ; Salgado et al., 2007). Ces trois modes d'alimentation (dépositivorie, suspensivorie et carnivorie) ne sont pas strictement disjoints ; par ailleurs, plusieurs espèces ont la capacité de changer de mode d'alimentation pour s'adapter aux conditions du milieu (Newell et Porter, 2000). Dans les marais intertidaux, la suspensivorie est facultative pour de nombreux organismes dépositivores, comme par exemple certaines espèces de bivalves, de polychètes et d'amphipodes (Créach et al., 1997 ; Dame et al., 2000).

Dans les marais intertidaux européens, la macrofaune benthique est fortement structurée par au moins trois facteurs : la teneur en matière organique des sédiments, l'élévation dans la zone intertidale et le type de sous-habitat (Frid et James, 1989 ; Salgado et al., 2007). Les teneurs élevées en matière organique dans les sédiments ont un effet positif sur les densités d'organismes dépositivores (Salgado et al., 2007). L'élévation croissante dans la zone intertidale a un effet dépresseur sur la densité totale de la macrofaune benthique. La fréquence et la durée des submersions sont plus courtes dans les parties plus élevées des zones intertidales, ce qui représente un stress physiologique pour les organismes d'origine marine et augmente la compacité des sédiments. La forte densité des plantes vasculaires, associée à la compaction des sédiments, nuisent à l'enfouissement et au développement de l'endofaune, notamment les individus de plus grande taille. Ainsi, dans les parties élevées des zones intertidales, les abondances de polychètes et d'oligochètes (endofaune) sont plus faibles, et les abondances de larves d'insectes [4] et de crustacés épibenthiques – à l'exemple des amphipodes (*Orchestia*) – sont proportionnellement plus élevées (Salgado et al., 2007).

Les invertébrés endo- et épibenthiques sont sensibles à la structure de l'habitat : les communautés diffèrent entre les zones de vase nue, le fond et le bord des chenaux de marée, la zone pionnière, la zone densément colonisée par la végétation (bas, moyen et haut marais) et les bassins tidaux (Frid, 1988 ; Salgado et al., 2007). Les zones de vase nue présentent les plus fortes biomasses de macroinvertébrés benthiques. Dans l'estuaire du Tage, les espèces dominantes appartiennent aux groupes des polychètes (*Hediste diversicolor*), des isopodes (*Cyathura carinata*), des gastéropodes (*Hydrobia ulvae*) et des bivalves (*Scrobicularia plana*). Dans les bas, moyen et haut marais, les densités et la biomasse d'invertébrés benthiques sont comparativement plus faibles et les assemblages sont dominés par un plus petit nombre d'espèces. Les oligochètes y représentent une plus grande proportion de l'endofaune par rapport aux zones intertidales nues. Les densités et la biomasse sont plus fortes dans le bas marais ; dans l'estuaire du Tage, le bivalve *Scrobicularia plana* y représente plus de 90% de la bio-

4. Diptères, notamment.

masse. Plus haut, dans les moyen et haut marais, les assemblages sont caractérisés par une plus forte abondance relative de larves d'insectes et de crustacés épibenthiques et, parfois, par une quasi-absence de l'endofaune (Frid, 1988 ; Salgado et al., 2007). Dans les chenaux de marée, les densités et les biomasses sont également inférieures à celles des vasières intertidales, en particulier pour les organismes de plus grande taille (e.g. *Hediste diversicolor*, *Scrobicularia plana*, *Hydrobia ulvae* et *Cyathura carinata*). Ces faibles abondances peuvent s'expliquer par l'instabilité de la couche de sédiments dans les chenaux ou par une concentration accrue des prédateurs nectoniques (Salgado et al., 2007). Enfin, la macrofaune benthique des bassins tidaux se caractérise par un nombre d'espèces relativement élevé, grâce à la persistance de l'eau à marée basse. *Hydrobia ulvae* y est moins abondant que sur les graviers et la vase colonisée par la végétation mais les polychètes (*Arenicola marina*, *Nereis diversicolor*, *Nephtys hombergii*) y atteignent de fortes densités (Frid et James, 1989).

Des facteurs biotiques internes ou externes à la communauté peuvent par ailleurs affecter la distribution des abondances de la macrofaune benthique. Frid et James (1989) ont par exemple trouvé une corrélation négative entre les abondances des polychètes et des oligochètes, qui s'expliquerait par la pression de prédation exercée par les premiers sur les seconds. De plus, les faibles abondances de certaines espèces dans les chenaux intertidaux seraient liées à la prédation exercée par certains organismes du necton (e.g. poissons, crabes, crevettes ; Salgado et al., 2007).

Les fluctuations saisonnières de la macrofaune benthique sont complexes et très variables selon les sites. Les biomasses sont souvent maximales au printemps ou en été (Jackson et al., 1985 ; Salgado et al., 2007). Dans l'estuaire du Tage, les densités sont maximales en été et correspondent à un pic d'abondance des ostracodes – ils représentent à cette saison plus de 75% des effectifs (Salgado et al., 2007). Dans le nord du Norfolk, les invertébrés benthiques connaissent deux pics d'abondance : le premier au printemps et le second à la fin de l'été (août-septembre), après une diminution en juin-juillet. Ce schéma saisonnier est fortement influencé par les densités d'oligochètes et de polychètes (Frid et James, 1989).

2.3.3. Les invertébrés hyperbenthiques et planctoniques

Les invertébrés planctoniques les plus importants dans les marais intertidaux appartiennent aux groupes des mysidacés et des copépodes. Les mysidacés empruntent les chenaux des marais intertidaux pour se nourrir de détritus ; ils ont une importance majeure dans les chaînes trophiques détritiques des eaux côtières marines et estuariennes (Cattrijsse et al., 1994 ; Laffaille, 2000).

2.4. Les oiseaux

Les zones intertidales et arrière-littorales des estuaires représentent collectivement des zones d'hivernage, de reproduction et de halte migratoire pour une grande variété d'espèces d'oiseaux d'eau et inféodés aux marais. Ainsi, les marais intertidaux, et les zones humides associées, sont fréquentés par neuf grands groupes d'oiseaux d'eau (Carassou et Boët, en préparation) : (1) les cormorans, (2) les grèbes, (3) les ardéidés, famille d'échassiers incluant les hérons, les aigrettes et les butors, (4) les anatidés (e.g. oies, canards, cygnes, tadornes, sarcelles, etc.), (5) les rallidés (e.g. râles, foulques, poules d'eau), (6) les Haematopodidés (huîtriers), groupe d'oiseaux appartenant aux limicoles, (7) les charadriidés, famille de limicoles

incluant les pluviers, les vanneaux et les gravelots, (8) les laridés (e.g. mouettes, goëlands et sternes), et (9) les passereaux paludicoles (e.g. phragmites, rousserolles et gorgebleues). Ces oiseaux appartiennent à des groupes trophiques variés, incluant les herbivores (foulque, oie cendrée), les détritivores (goëland leucophée), les limnivores (tadornes), les piscivores (cormorans, ardéidés), les granivores (Rémiz penduline), les insectivores (rousserolles, phragmites) et les polyphages (Carassou et Boët, en préparation).

À une échelle journalière, certaines espèces d'oiseaux (e.g. limicoles, anatidés) utilisent de manière complémentaire plusieurs types d'habitats intertidaux (vasières, étendues sableuses, marais) et arrière-littoraux – parfois distants entre eux de plusieurs km ou dizaines de km – pour réaliser l'ensemble de leurs fonctions vitales, c'est-à-dire l'alimentation, le repos et les activités de confort (e.g. la toilette et la nage). Ainsi, il existe plusieurs patrons journaliers d'utilisation des zones humides estuariennes impliquant les marais intertidaux. Les limicoles côtiers utilisent typiquement à marée haute les zones végétalisées des marais intertidaux et les espaces arrière-littoraux (e.g. espaces agricoles poldérisés) comme des zones de repos, où ils peuvent également réaliser des activités de confort ; à basse mer, les limicoles s'alimentent sur les vasières intertidales. Pour ces espèces, la périodicité et le niveau de fréquentation des habitats sont déterminés en premier lieu par les horaires et l'amplitude de la marée, mais les facteurs météorologiques ont également une influence (Burger et al., 1977 ; Fleischer, 1983 ; Granadeiro et al., 2006). Les canards de surface mènent leurs activités de repos et de confort sur les étendues vaseuses et sablo-vaseuses dépourvues de végétation et s'alimentent sur les vasières ou dans les zones végétalisées (marais intertidaux, prairies humides arrière-littorales, mattes ; Hartman, 1963 ; Vermeer et Levings, 1977). Parmi les passereaux paludicoles, le Phragmite aquatique (*Acrocephalus paludicola*) utilise des marais intertidaux situés sur la grande voie de migration ouest-européenne (*East Atlantic Flyway* ; Carassou et Boët, en préparation) pour effectuer des haltes de six à sept jours en moyenne lors de sa migration post-nuptiale. Lors de ces haltes, le Phragmite aquatique utilise la végétation basse des marais intertidaux pour se nourrir d'arthropodes – essentiellement des insectes et des araignées (Musseau et al., 2014). La Gorgebleue à miroir de Nantes (*Cyanecula svecica namnetum*) est un passereau migrateur qui utilise en particulier les roselières des marais intertidaux européens pour se reproduire. Juste après la reproduction, les adultes effectuent une mue complète qui implique d'importantes dépenses énergétiques ; ces dépenses sont couvertes grâce aux proies capturées dans les marais intertidaux, composées à 90% d'arthropodes et à 25% de crustacés amphipodes (Musseau et al., 2017).

3. Flux de matière et d'énergie dans les marais intertidaux et à leurs interfaces

3.1. Diversité des flux de matières

Les zones intertidales estuariennes échangent de la matière avec plusieurs compartiments écologiques : l'atmosphère, les zones terrestres adjacentes, les eaux souterraines et l'estuaire (e.g. Childers et al., 2000 ; Rozema et al., 2000). L'estuaire est lui-même en échange permanent avec, d'une part, le bassin versant qui l'alimente et la mer d'autre part. Les moteurs de ces échanges sont le mouvement des marées, les écoulements de subsurface, les eaux souterraines, l'atmosphère et le déplacement des organismes. Les matières sont échangées sous

forme dissoute, particulaire ou gazeuse ; elles sont de nature minérale et organique. Les flux de carbone impliquent la matière organique détritique (sous forme dissoute et particulaire), les organismes vivants (phytoplancton, zooplancton, phases dispersives du zoobenthos, necton, vertébrés et invertébrés terrestres, oiseaux) et le carbone atmosphérique. Les organismes des zones intertidales utilisent, directement ou indirectement, deux sources d'énergie exogènes : l'énergie solaire, utilisée *in situ* par les producteurs primaires (plantes vasculaires et microphytobenthos, essentiellement), et l'énergie contenue dans la matière organique d'origine exogène, vivante ou morte, apportée par les marées.

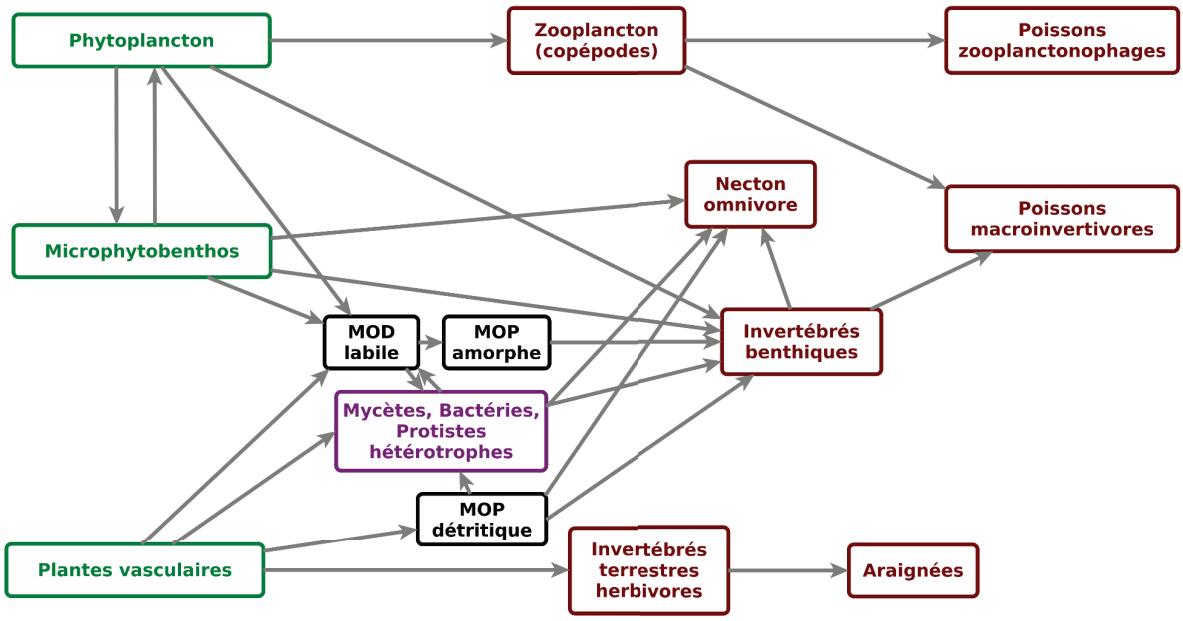
3.2. Réseaux trophiques et flux de carbone

Les travaux pionniers de Teal (1962) sur l'île de Sapelo ont conduit au paradigme selon lequel (1) la forte production primaire des marais intertidaux soutient une production secondaire tout aussi remarquable, et (2) le transfert de l'une à l'autre s'effectue principalement à travers la décomposition des plantes vasculaires. Cette représentation d'un réseau trophique qui repose sur la matière détritique, en particulier les détritus produits par les plantes vasculaires, a été remis en question quelques décennies plus tard (Haines, 1976, 1977 *dans* Odum, 2000 ; Boesch et Turner, 1984 ; Kwak et Zedler, 1997 ; Kreeger et Newell, 2000). Il est aujourd'hui admis que les réseaux trophiques des marais intertidaux sont alimentés de manière plus complexe que le simple modèle basé sur la production et la décomposition des détritus, et sur la consommation des organismes détritivores (Boesch et Turner, 1984).

Dans les marais intertidaux, les sources d'énergie à la base des réseaux trophiques sont les producteurs primaires (photosynthèse autochtone) et, potentiellement, la matière organique détritique d'origine terrestre apportée par les marées (photosynthèse allochtone ; Odum, 1988). Parmi les producteurs primaires, la contribution des plantes vasculaires et du microphytobenthos dépasse nettement, en règle générale, celle des macroalgues et du phytoplancton (Kreeger et Newell, 2000 ; Sullivan et Currin, 2000 ; Wainright et al., 2000). Nous avons recensé très peu d'informations concernant l'importance de la matière organique allochtone dans les réseaux trophiques des marais intertidaux, en comparaison avec celle de la production primaire locale.

Le transfert des ressources énergétiques de base vers les organismes du necton (poissons en particulier) s'effectue en grande partie par l'intermédiaire des invertébrés benthiques (Deegan et al., 2000). Les voies de ces transferts sont multiples et complexes (Mann, 1988 ; Fig. 2.8).

Le transfert de la matière détritique produite par les plantes vasculaires vers les consommateurs est relativement long et peu efficace, par rapport à la consommation directe des algues (Mann, 1988). Les microorganismes décomposeurs augmentent la valeur nutritive de cette matière détritique en la colonisant. La production secondaire des mycètes, issue de la décomposition des plantes vasculaires, contribue de manière substantielle à l'alimentation de quelques groupes d'invertébrés comme les gastéropodes et les amphipodes (Kreeger et Newell, 2000). De même, la production secondaire bactérienne remplit un rôle alimentaire potentiellement important pour les invertébrés, mais les informations sur le transfert de cette production sont rares. Enfin, s'agissant de la valeur nutritive intrinsèque des macrodétritus, plusieurs expériences en mésocosmes ont montré qu'elle ne suffisait pas pour soutenir la croissance de plusieurs catégories d'invertébrés benthiques. En consommant les détritus, les invertébrés accélèrent la décomposition de la matière organique (Frid, 1988 ; Lefeuvre et al., 2000). En particulier, le



Code couleur : Vert, Producteurs primaires ; Noir, Matière organique non vivante ; Violet, Décomposeurs ; Marron, Consommateurs. Abréviations : MOD, Matière organique dissoute ; MOP, Matière organique particulaire.

Figure 2.8 – Principaux flux de carbone au sein des marais intertidaux. Le necton est divisé en trois sous-groupes (necton omnivore, poissons zooplanctonophages et poissons macroinvertivores) en fonction des comportements trophiques dominants dans les marais intertidaux (Green et al., 2009). Les oiseaux ne sont pas représentés sur le schéma mais consomment, selon les espèces, des végétaux, des invertébrés et/ou des poissons.

passage des détritus dans l'appareil digestif des annélides a un effet physique de fragmentation et facilite la colonisation des particules excrétées par les microorganismes décomposeurs (Frid, 1988).

L'importance respective des plantes vasculaires et du microphytobenthos dans la production secondaire des marais intertidaux apparaît très variable selon les sites, sans que les facteurs expliquant cette variabilité n'aient été identifiés (Quan et al., 2007). Dans certains cas, les plantes vasculaires représentent plus de 50% du carbone assimilé par les invertébrés et les poissons (Quan et al., 2007) ; dans d'autres cas, le microphybenthos est la source principale du carbone (Sullivan et Currin, 2000). De manière triviale, la source majoritaire de carbone dépend du régime alimentaire des consommateurs étudiés mais celle-ci reste, dans les faits, difficile à prédire. En effet, les consommateurs des marais intertidaux ont souvent un comportement alimentaire opportuniste, qui change en fonction des saisons et de la disponibilité des ressources. Par ailleurs, les consommateurs dépositivores ingèrent souvent les particules de manière non sélective, ne distinguant pas, par exemple, les microalgues des particules détritiques. Ces mêmes particules détritiques peuvent avoir une origine autochtone ou allochtone. Dans l'estuaire du Tijuana, sur la côte Est des États-Unis, la spartine est la source principale de matière organique pour les poissons, les microalgues ayant une importance secondaire. Pour les invertébrés et le râle gris (*Rallus longirostris levipes*), les principales sources sont les macroalgues et, dans une moindre mesure, les microalgues ; le lien avec la spartine est faible ou inexistant pour ces groupes taxonomiques. Dans la lagune intertidale de San Dieguito (États-Unis), où la spartine est absente mais d'autres espèces de plantes vasculaires présentes, les

micro- et les macroalgues sont les sources principales de carbone pour les poissons (Kwak et Zedler, 1997). Dans l'estuaire du Yangtze, en Chine, plus de 50% du carbone organique [5] d'une espèce de mulet (*Chelon haematocheilus*) et de gobie (*Synechogobius ommaturus*) provient de *Spartina alterniflora*. Les autres plantes vasculaires des marais contribuent à hauteur de 12%. La contribution probable des microalgues benthiques se situe aux alentours de 20% (Quan et al., 2007). Pour d'autres espèces comme le bar *Lateolabrax maculatus* et la crevette *Palaemon carinicauda*, les sources de carbone, sans doute diversifiées, n'ont pas pu être correctement estimées (Quan et al., 2007). D'après plusieurs références citées par Mann (1988), le carbone incorporé dans les tissus des invertébrés provient davantage des différentes catégories d'algues – benthiques, périphytiques et planctoniques – que des plantes vasculaires, même dans les zones densément couvertes par la végétation (Haines, 1976 ; Haines et Montague, 1979 ; Hughes et Sherr, 1983 *dans* Mann, 1988). Selon les espèces, 10% à 40% du carbone assimilé par les poissons dans les marais intertidaux proviendrait de la spartine. La spartine représenterait environ 25% des apports de carbone pour différentes catégories d'invertébrés comme les crabes, les crevettes et les polychètes (Hughes et Sherr, 1983 *dans* Mann, 1988). Dans la baie de l'Aiguillon (France), les halophytes contribuent peu aux besoins en carbone et en azote des bivalves *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana* et *Mytilus edulis*, qui se nourrissent plutôt de microalgues benthiques et planctoniques. Les nématodes et *Carcinus maenas* ont quant à eux un régime alimentaire complexe difficilement traçable (Riera et al., 1999). Sur la côte Est des États-Unis, une grande partie du carbone assimilé par *Fundulus heteroclitus* provient des plantes vasculaires. Cette source représente 39% des apports totaux dans les marais dominés par *Spartina alterniflora*, et jusqu'à 73% dans les marais dominés par *Phragmites australis*. Le microphytobenthos apporte également une contribution significative, tandis que le phytoplancton a une importance marginale (Wainright et al., 2000). Une étude précédente portant sur *Fundulus heteroclitus* avait néanmoins établi que la majeure partie du carbone incorporé par cette espèce provenait du microphytobenthos, les plantes vasculaires ayant une importance secondaire (Sullivan et Moncreiff, 1990 *dans* Wainright et al., 2000).

La structure de base des réseaux trophiques ne change pas avec la position des marais intertidaux dans le continuum fluvio-maritime (Odum, 1988). Dans les marais intertidaux d'eau douce, les sédiments ont majoritairement une origine terrestre et proviennent de l'amont des fleuves. Dans les marais intertidaux salés, les sédiments proviennent du milieu marin.

3.2.1. Théorie du relais trophique

D'après la théorie du relais trophique, les organismes du necton transfèrent horizontalement la production des marais intertidaux vers les zones subtidales de l'estuaire, à travers une succession d'interactions prédateurs-proies entre des organismes exploitant des zones partiellement disjointes (Kneib, 1997). D'après ce modèle, les organismes du necton qui s'aventurent et s'alimentent sur les parties les plus terrestres des marais – c'est-à-dire les moins fréquemment submergées – sont consommés, lorsqu'ils regagnent des zones plus profondes, par des organismes moins mobiles latéralement. Ce schéma, en se répétant, assure le transfert latéral de la productivité des marais entre différents types de sous-habitats, i.e., les zones végétalisées, les retenues tidales, les chenaux de marée intertidaux et subtidaux.

5. Valeurs probables comprises entre 65% et 70%.

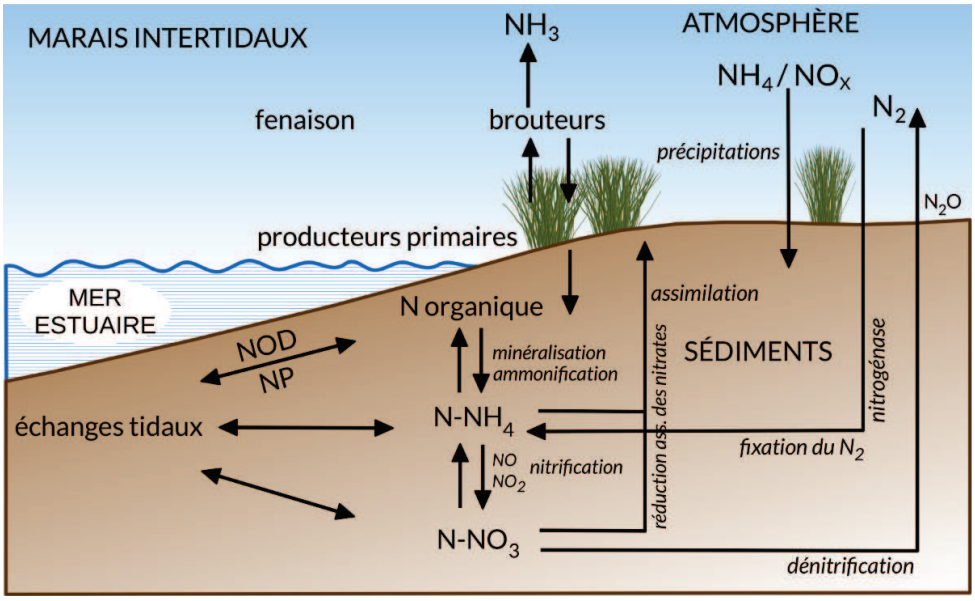
3.2.2. Particularités des vasières intertidales

Sur les vasières intertidales, en l'absence de plantes vasculaires, la production microphytobenthique représente l'essentiel de la production primaire (Montagna et al., 1995). La production microphytobenthique est transférée dans le réseau trophique par l'intermédiaire essentiel des bactéries, de la macrofaune – les gastéropodes notamment – et de la méiofaune (Montagna et al., 1995 ; Middleburg et al., 2000).

3.3. Le cycle de l'azote dans les zones intertidales

L'azote est importé et exporté des zones intertidales sous forme dissoute, particulaire et gazeuse (Fig. 2.9). D'autres nutriments que l'azote sont échangés (e.g. le phosphore et le soufre) mais l'azote est souvent le principal élément nutritif limitant la production primaire des marais intertidaux, et plus généralement des zones côtières (Teal et Howes, 2000). Les principaux apports (flux nets) dans les marais intertidaux ont trois origines principales : 1) les apports par les eaux estuariennes lors des submersions tidales, sous forme de nitrates (NO_3) et d'azote organique dissout (NOD) et particulaire (NOP) ; 2) la fixation du diazote atmosphérique par les cyanobactéries et les bactéries diazotrophes) ; 3) les dépôts atmosphériques, en particulier sous forme ammoniacale (NH_4). Les principaux exports d'azote depuis les marais (flux nets) correspondent aux cinq processus suivants : 1) la dénitrification, principalement à partir des nitrates ; 2) l'enfouissement dans les sédiments sous forme de matière organique réfractaire (NOP) ; 3) l'entraînement (lessivage) de composés réduits dissouts (NH_4, NOD) par les eaux tidales ; 4) l'entraînement de débris végétaux (NOP) ; 5) le déplacement, sous forme de matière assimilée ou de métabolites, des organismes du necton qui ont utilisé la production primaire ou secondaire des marais. Les quatre principaux processus de transformation de l'azote au sein des marais sont : 1) l'assimilation de l'azote par les végétaux, préférentiellement sous forme de nitrates pour les plantes et sous forme ammoniacale pour les algues ; 2) la minéralisation de l'azote organique, dans les sédiments (ammonification) ; 3) l'oxydation de l'ammonium en nitrate en conditions aérobies (nitrification), près de la surface, au-dessus des sédiments ou au niveau de la rhizosphère ; 4) la réduction des nitrates en ammonium en conditions anoxiques (dissimilation). L'azote enfoui dans les sédiments des marais intertidaux sous forme de matière organique réfractaire ne constitue pas une forme d'export définitive, mais il devient indisponible pour les systèmes biologiquement actifs (Merrill et Cornwell, 2000).

Malgré d'importantes disparités entre les sites étudiés, les bilans annuels effectués sur les flux d'azote entrants et sortants – via les marées – des marais intertidaux en Europe et aux États-Unis montrent les tendances générales suivantes (Table 2.3) : un import de nitrates (3 à 40 kg $N.ha^{-1}.y^{-1}$), un export d'azote ammoniacal (2 à 61 kg $N.ha^{-1}.y^{-1}$), un export d'azote organique dissout (16 à 87 kg $N.ha^{-1}.y^{-1}$) et un import d'azote particulaire (9 à 241 kg $N.ha^{-1}.y^{-1}$; références multiples *dans* Rozema et al., 2000). Dans la Mer des Waddens, les marais intertidaux tendent à importer de l'azote, les flux entrants de nitrates et d'azote particulaire excédant les flux sortants d'azote ammoniacal, d'azote organique dissout et d'azote particulaire (Rozema et al., 2000). Les bilans annuels masquent néanmoins d'importantes disparités saisonnières ; par exemple, le bilan des flux d'azote peut s'inverser en automne et montrer une tendance nette à l'export lors de la sénescence des plantes vasculaires (Teal et Howes, 2000).



Abréviations : NOD, Azote organique dissout ; PN, Azote particulaire ; Réduction ass. des nitrates, Réduction assimilatrice des nitrates.

Figure 2.9 – Cycle de l'azote dans les marais intertidaux (Redessiné à partir de Rozema et al., 2000).

3.4. Piégeage et transformation du silicium

Plus rarement considéré que le carbone, l'azote et le phosphore, le silicium a un rôle déterminant dans la production primaire (microalgale) des rivières, des estuaires et des eaux côtières (Struyf et al., 2006). Les diatomées utilisent en effet la silice dissoute pour édifier leur enveloppe siliceuse (test). La silice se retrouve par ailleurs dans les tissus épidermiques des feuilles des plantes vasculaires, sous forme d'incrustations microscopiques rigides appelées phytolithes (Bartoli et Souchier, 1978). Ainsi, la silice d'origine biogène (i.e. fabriquée par des organismes vivants) comprend l'enveloppe des diatomées (test) et les incrustations épidermiques des feuilles des plantes vasculaires.

La silice dissoute est souvent l'élément limitant qui contrôle la production primaire des diatomées dans les hydrosystèmes continentaux et côtiers (Hackney et al., 2000 ; Jacobs et al., 2008). Une diminution de la disponibilité en silicium par rapport aux autres éléments nutritifs (azote, phosphore) modifie la composition du phytoplancton. Ce changement s'effectue au détriment des diatomées et au profit d'autres espèces du phytoplancton comme les cyanobactéries et les dinoflagellés toxiques. Ces dernières espèces soutiennent moins efficacement les maillons trophiques supérieurs des écosystèmes estuariens et côtiers (Struyf et al., 2006 ; Jacobs et al., 2008).

Les sédiments des marais intertidaux renferment d'importantes réserves de silice amorphe, alimentées par la sédimentation des tests de diatomées et l'incorporation de la silice des plantes vasculaires. Une partie de la silice amorphe des sédiments et de la litière se dissout dans les eaux interstitielles des marais, avant d'être exportée par transport advectif de l'eau. Avec le temps, la concentration en silice dissoute dans les marais augmente car les eaux interstitielles ne sont pas totalement évacuées à chaque cycle de marée, lors du jusant (Hackney et al., 2000).

À l'échelle annuelle, les marais intertidaux importent la silice sous forme particulaire et l'ex-

Table 2.3 – Estimation des flux d'azote entrant et sortant des marais intertidaux (d'après Rozema et al., 2000).

Bilan	Processus d'import/export	Forme	Valeur des flux ($kg\ N.ha^{-1}.an^{-1}$)	Commentaires
Import	Apports d'azote par les marées	NO_3	3−40	Divers marais intertidaux en Europe et aux États-Unis.
		NOP	9−241	Divers marais intertidaux en Europe et aux États-Unis.
			28−735	Marais intertidaux de la Mer des Waddens, avec une différence entre les îles (28−195 $kg\ N.ha^{-1}.an^{-1}$) et le continent (285−735 $kg\ N.ha^{-1}.an^{-1}$). Le flux net est la résultante entre le flux entrant de particules qui sédimentent (43−750 $kg\ N.ha^{-1}.an^{-1}$) et le flux sortant des macrodétritus produits par les plantes (5−15 $kg\ N.ha^{-1}.an^{-1}$).
	Fixation de l'azote atmosphérique (cyanobactéries et bactéries diazotrophes)	N_2	6	Marais intertidaux de la Mer des Waddens.
			6−171	Marais intertidaux au Royaume-Uni et aux États-Unis.
	Dépôts atmosphériques (en particulier NH_4)	NH_4, NOx	30	Valeur pour l'Europe où 80% aux émissions de NH_3 proviennent des déjections animales (élevage). Les dépôts atmosphériques aux États-Unis ont été évalués à 8 $kg\ N.ha^{-1}.an^{-1}$.
Export	Exports d'azote par les marées (flux nets)	NH_4	2−61	Divers marais intertidaux en Europe et aux États-Unis.
		NOD	16−87	Divers marais intertidaux en Europe et aux États-Unis.
	Dénitrification	N_2	8	Valeur mesurée à Colne Point (Royaume-Uni). Pas d'autre référence en Europe. Aux États-Unis : 70−140 $kg\ N.ha^{-1}.an^{-1}$. Des valeurs atteignant 3 500 $kg\ N.ha^{-1}.an^{-1}$ ont été mesurées dans les marais d'eau douce.
	(Fenaison)	N-Org	16−131	Valeur estimée aux Pays-Bas. Aux Pays-Bas, la fenaison n'est pas une pratique commune dans les marais intertidaux.
	(Pâturage)	N-Org	faible	La plupart de l'azote consommé est restituée au marais.

portent sous forme dissoute. L'export continu de silice dissoute vers les estuaires, notamment à des périodes de faible concentration en silice dissoute dans les eaux estuariennes, soutient la production des diatomées planctoniques et benthiques. Par ailleurs, les exports de silice dissoute ont lieu lorsque les concentrations sont les plus faibles dans les milieux estuariens et côtiers ; par exemple en été dans la baie des Veys et dans l'estuaire de l'Escaut. Inversement, les exports sont plus faibles en hiver lorsque les concentrations des eaux fluviales et estuariennes sont plus élevées (Struyf et al., 2006 ; Jacobs et al., 2008). Plusieurs auteurs (Hackney et al., 2000 ; Struyf et al., 2006 ; Jacobs et al., 2008) proposent ainsi un nouveau paradigme dans lequel le silicium serait le lien essentiel entre la production primaire des marais intertidaux et la production des écosystèmes estuariens et côtiers.

3.5. L'hypothèse de l'outwelling

3.5.1. Les vecteurs abiotiques

L'hypothèse de l'*outwelling* des marais intertidaux, selon laquelle ces milieux exportent de la matière organique, des nutriments et des organismes vers les eaux estuariennes et côtières, a fait l'objet d'un débat de plusieurs décennies dans la communauté scientifique (Nixon, 1980 ; Childers et al., 2000). Les tentatives de généralisation concernant les flux nets de matière en provenance ou en direction des marais intertidaux se heurtent à la grande variabilité des résultats obtenus dans des contextes et selon des méthodologies différents (Childers et al., 2000). Au lieu de porter un intérêt disproportionné au bilan des flux entrants et sortants, Rozema et al. (2000) proposent de focaliser sur les deux catégories de processus qui interviennent sur ces bilans : d'une part, les processus de rétention-relargage (fonctionnement de type « puits-source ») et, d'autre part, les processus de transformation de la matière (fonctionnement de type « réacteur »).

En règle générale, les marais intertidaux importent des matières oxydées dissoutes (NO_3) et exportent des matières réduites dissoutes contenant de l'énergie (NH_4, NOD, COD). Les matières particulaires (COP, NOP) sont davantage importées qu'exportées (Valiela et al., 2000). Plusieurs facteurs influencent le bilan entrée-sortie des marais intertidaux, dont le plus important semble être la maturité des marais. Lors de leurs premiers stades de développement, les marais tendent à importer toutes les matières, dissoutes et particulaires, ce qui leur permet de produire et d'accumuler de la matière organique. En approchant de la maturité, les flux entrants et sortants s'équilibrent et les marais ont même tendance à exporter particules et substances dissoutes (Dame et al., 1992 *dans* Dame et al., 2000 ; Childers et al., 1994 *dans* Childers et al., 2000 ; Valiela et al., 2000). À un niveau intermédiaire de développement, les marais importent les matières particulaires et exportent les matières dissoutes (Dame et al., 1992 *dans* Dame et al., 2000). Différents critères ont été utilisés pour évaluer le degré de maturité des marais intertidaux, par exemple le ratio entre la surface végétalisée et la surface en eau libre (Valiela et al., 2000). Trois autres facteurs influencent les flux nets de carbone organique dissout (COD) et de matières en suspension (MES) : le marnage, la superficie du complexe de marais et la distance à la mer (Childers et al., 2000). Odum (2000) souligne sur le caractère fondamentalement pulsatile de l'*outwelling* : l'export de matière organique et de nutriments des marais intertidaux vers les eaux côtières ne se produit pas à chaque marée mais essentiellement lors des périodes de vives-eaux et de fortes pluies.

Si les marais intertidaux exportent des matières riches en énergie vers les eaux estuariennes et côtières, se pose la question du devenir des matières exportées et de leur contribution à la production autochtone des écosystèmes receveurs (Valiela et al., 2000). Cette contribution ne dépend pas uniquement de la valeur des flux de matière exportée par les marais ; d'autres paramètres, comme la labilité des composés et leur biodisponibilité, entrent en compte. Par exemple, la matière organique détritique réfractaire est exportée en plus grande quantité que l'ammonium vers les eaux estuariennes et côtières mais elle a probablement moins d'importance que l'ammonium, immédiatement utilisable par les algues. Les vecteurs abiotiques ne sont pas les seuls impliqués dans les échanges entre les marais intertidaux et les systèmes adjacents : les ressources énergétiques des marais sont également exportées par les organismes qui viennent s'y alimenter et qui en repartent ensuite (Kneib et Wagner, 1994 ; Teal et Howes, 2000).

3.5.2. Les vecteurs biotiques

Les organismes du necton sont aujourd'hui considérés comme une forme majeure d'export de la production primaire et secondaire des marais intertidaux (Deegan et al., 2000 ; Laffaille, 2000 ; Odum, 2000). En se nourrissant de détritus, de microorganismes décomposeurs, d'algues microscopiques et d'invertébrés benthiques, les organismes du necton exploitent la production des marais et l'exportent sous forme de contenus stomacaux, d'excrétats et de matière assimilée (Odum, 2000). Le transfert de production s'effectue soit de manière directe par l'aller-retour des organismes lors des marées, soit de manière indirecte via les déplacements horizontaux et latéraux successifs décrits par la théorie du relais trophique (Kneib, 1997 ; Deegan et al., 2000). Dans la baie du Mont Saint-Michel, les flux mensuels de matière organique particulaire transférée par les poissons depuis les marais intertidaux vers les eaux côtières sont compris entre 0 et 26 kg matière sèche.ha^{-1}. En moyenne, cette exportation est assurée à hauteur de 93% par les mulets, 5% par les gobies et 2% par les bars (Laffaille, 2000). En hiver, les gobies représentent 70% de la matière organique particulaire (MOP) exportée par l'ichtyofaune (Laffaille, 2000). Au total, les poissons représenteraient, selon les marées, entre 1% et 10% des flux de carbone et d'azote exportés par les marais intertidaux vers la baie (Laffaille, 2000). D'autres organismes sont susceptibles d'exporter la production des zones intertidales, notamment les oiseaux qui viennent s'alimenter sur les vasières à marée basse.

4. Le necton des marais intertidaux européens

En Europe, les connaissances sur les assemblages de poissons et de décapodes des marais intertidaux sont relativement récentes, les premières études remontant au milieu des années 1980 (Labourg et al., 1985). À ce jour, les publications portant sur l'ichtyocarcinofaune des marais européens restent peu nombreuses (Cattrijsse et Hampel, 2006 ; Green et al., 2009). Les études existantes sont difficilement comparables entre elles, en raison de différences dans les techniques d'échantillonnage – type d'engin de pêche et taille de maille – et les groupes biologiques considérés – les poissons avec ou sans les crustacés décapodes, voire d'autres groupes taxonomiques. Par ailleurs, les assemblages des marais intertidaux européens ont parfois été décrits à partir d'échantillonnages réalisés dans des zones subtidales adjacentes, qu'il s'agisse de chenaux subtidaux (Drake et Arias, 1991a ; Veiga et al., 2006) ou même du chenal principal de l'estuaire (Costa et al., 1994). Or les chenaux subtidaux et les vasières intertidales et subtidales sont des habitats distincts des marais intertidaux.

Dans cette partie, la structure taxonomique des assemblages de necton est décrite à partir d'une sélection de travaux menés en Europe (Table 2.4), en se limitant aux études quantitatives (exclusion de Frid, 1988 et Frid et James, 1989), menées à l'échelle des communautés (exclusion de Labourg et al., 1985), et concernant strictement les marais intertidaux et leurs sous-habitats (exclusion de Drake et Arias, 1991a, Costa et al., 1994, Costa et al., 2001 et Veiga et al., 2006). La présente synthèse est nécessairement biaisée par l'hétérogénéité méthodologique des travaux de référence. Contrairement aux aspects taxonomiques, les aspects fonctionnels de l'utilisation des marais intertidaux par le necton sont décrits en mobilisant des références produites à l'échelle mondiale, plus particulièrement les nombreux travaux réalisés sur les côtes atlantique et pacifique des États-Unis.

Table 2.4 – Résumé des études réalisées en Europe sur le necton des marais intertidaux.

Source(s)	Localisation	Précision	Maille (mm)	Comm.	Esp. (P)	Esp. (D)	Espèces dominantes		
							Effectif	Biomasse	Fréquence
Drake et Arias (1991b) **(1)**	Baie de Cadix	Chenal intertidal	0.5	P	39	–	PomMic, AthBoy, LizRam, LizAur	–	FO>50% : PomMic, AthBoy, AngAng, SolSen, SarPil, LizAur, EngEnc, LizRam, LizSal, SynTyp
Cattrijsse et al. (1994) **(2)**	Estuaire de l'Escaut occidental	Marais de Saefthinge	1	P,D,A	13	4	–	–	FO>50% : CraCra, PalVar, CarMae, PomMic, DicLab, PlePla, SynRos
Laffaille (2000), Laffaille et al. (2000)	Baie du Mont Saint-Michel	–	4	P	31	–	PomMin, PomLoz, DicLab	LizRam (87% M)	FO>50% : LizRam, LizAur, DicLab, SprSpr, PomMin, PomLoz, GasAcu, SynRos
Hampel et al. (2003)	Estuaire de l'Escaut occidental	Marais de Saefthinge	1	P,D,A	11	3	–	–	–
Salgado et al. (2004a)	Estuaire du Tage	Deux marais	3	P,D,A	14	5	PalVar, PomMic	LizRam (87.7% M), PalVar (11.3% M)	FO≈100% : LizRam, PomMic, PalVar
Hampel et al. (2004)	Estuaire de l'Escaut occidental	Marais G (chenaux, fossés)	15 & 5	P,D	3	2	–	–	–
		Marais S (chenaux, fossés)	15 & 5	P,D	5	2	DicLab, PomMic, PlaFle, CarMae, PalVar	–	–
		Marais W (chenaux, fossés, bassins)	15 & 5	P,D	6	3	DicLab, PomMic, PlaFle, CarMae, PalVar	–	–
		Marais Z (chenaux, fossés, bassins)	15 & 5	P,D	8	2	DicLab, PomMic, PlaFle, CarMae, PalVar	–	–
		Marais Zw (chenaux, fossés, bassins)	15 & 5	P,D	4	2	DicLab, PomMic, PlaFle, CarMae, PalVar	–	–
Koutsogiannopoulos et Wilson (2007)	North Bull Island	Deux chenaux intertidaux	10	P	10	–	PomMic, GasAcu, CheLab, PlaFle	–	FO>50% : 4 espèces dont PomMic
Green et al. (2009)	Trois estuaires dans l'Essex (R-U)	Cinq marais	2	P	14	–	PomMic, CluHar, DicLab	–	–

Abréviations : Comm., Communauté étudiée ; Esp., Nombre d'espèces recensées ; P, Poissons ; D, Décapodes ; A, Autres ; FO, Fréquence d'occurrence ; M : Masse. **Espèces :** AngAng, *Anguilla anguilla* ; AthBoy, *Atherina boyeri* ; CarMae, *Carcinus maenas* ; CraCra, *Crangon crangon* ; CheLab, *Chelon labrosus* ; CluHar, *Clupea harengus* ; EngEnc, *Engraulis encrasicolus* ; GasAcu, *Gasterosteus aculeatus* ; LizAur, *Liza aurata* ; LizRam, *Liza ramada* ; LizSal, *Liza saliens* ; PalVar, *Palaemonetes varians* ; PlaFle, *Platichthys flesus* ; PlePla, *Pleuronectes platessa* ; PomMic, *Pomatoschistus microps* ; PomMin, *Pomatoschistus minutus* ; PomLoz, *Pomatoschistus lozanoi* ; SarPil, *Sardina pilchardus* ; SolSen, *Solea senegalensis* ; SprSpr, *Sprattus sprattus* ; SynTyp, *Syngnathus typhle* ; SynRos, *Syngnathus rostellatus*. **(1)** Étude sur 5 cycles annuels ; 28 à 34 espèces de poissons recensées selon les années. **(2)** Les mulets ont été sous-estimés par la méthode d'échantillonnage.

4.1. Description générale de la structure des assemblages

Les assemblages de poissons des marais intertidaux peuvent être considérés comme un sous-ensemble des communautés présentes en estuaire, et plus spécifiquement des communautés présentes dans les zones subtidales adjacentes (Frid et James, 1989 ; Kneib, 1987 et Sogard et Able, 1991 *dans* Cattrijsse et al., 1994 ; Kneib, 2000 ; Cattrijsse et Hampel, 2006 ; França et al., 2008). Dans la baie du Mont Saint Michel, Laffaille (2000) identifie les vasières intertidales et les estuaires adjacents comme milieux sources pour les marais intertidaux de la baie.

4.1.1. Des assemblages paucispécifiques

Par rapport aux autres habitats estuariens inter- et subtidaux, les assemblages des marais intertidaux se caractérisent par un faible nombre d'espèces, qu'il s'agisse des poissons ou des crustacés décapodes (Table 2.5). En Europe, les assemblages de poissons comptent généralement de 6 à 14 espèces, rarement plus de 30. Le nombre élevé d'espèces (31) recensées par Laffaille et al. (2000) dans la baie du Mont Saint-Michel s'explique par son caractère maritime et la forte représentation des espèces marines dans les peuplements. Drake et Arias (1991b) ont échantillonné dans la baie de Cadix le plus grand nombre d'espèces de poissons (39) observé à ce jour dans les marais intertidaux européens. Ce nombre élevé est lié, comme pour la baie du Mont Saint-Michel, à la forte salinité et à la proximité du milieu marin, mais aussi à une capture efficace des individus de petite taille (stades postlarvaires). Inversement, le nombre minimal d'espèces (3) a été recensé dans les marais intertidaux de l'estuaire de l'Escaut situés en amont de l'intrusion saline (Hampel et al., 2004). Le nombre d'espèces de poissons pouvant être considérées comme fréquentes, c'est-à-dire ayant une fréquence d'occurrence mensuelle supérieure à 50%, est généralement compris entre 4 et 10 (Drake et Arias, 1991b ; Cattrijsse et al., 1994 ; Laffaille, 2000 ; Koutsogiannopoulou et Wilson, 2007). Seules deux à cinq espèces de décapodes – crevettes et crabes – sont recensées dans les marais intertidaux européens (Cattrijsse et al., 1994 ; Hampel et al., 2003 ; Hampel et al., 2004 ; Salgado et al., 2004a ; Koutsogiannopoulou et Wilson, 2007 ; Green et al., 2009).

4.1.2. Dominance d'un petit nombre d'espèces très abondantes

Les assemblages de poissons des marais intertidaux sont typiquement dominés par un petit nombre d'espèces qui peuvent atteindre des densités très élevées par rapport aux autres habitats estuariens inter- et subtidaux. Les poissons présents sont en majorité des juvéniles ou des individus de petite taille (Cattrijsse et al., 1994 ; Laffaille, 2000 ; Salgado et al., 2004a ; Koutsogiannopoulou et Wilson, 2007). En Europe, de manière générale, *Pomatoschistus microps* domine numériquement les assemblages de poissons. D'autres espèces de la famille des Gobiidés remplacent parfois *Pomatoschistus microps*, par exemple *Pomatoschistus minutus* et *Pomatoschistus lozanoi* dans les marais intertidaux de la baie du Mont Saint-Michel (Laffaille, 2000). À titre de comparaison, dans les marais intertidaux des États-Unis, les assemblages sont numériquement dominés par l'espèce *Fundulus heteroclitus*. *Fundulus heteroclitus* occuperait une niche équivalente à celle occupée par *Pomatoschistus microps* dans les marais européens (Kneib, 1986 *dans* Veiga et al., 2006). En complément des gobies (*Pomatoschistus microps*, *Pomatoschistus minutus* et *Pomatoschistus lozanoi*), les espèces pouvant représenter localement plus de 5% des effectifs totaux de poissons sont *Liza ramada*, *Chelon labrosus*, *Dicentrarchus labrax*, *Gasterosteus aculeatus*, *Platichthys flesus*, *Atherina boyeri* et *Clupea harengus*.

Si l'on considère non plus les densités mais la biomasse, *Liza ramada* est l'espèce prépondérante des assemblages de poissons (Laffaille, 2000 ; Salgado et al., 2004a). D'autres espèces de Mugilidés – *Liza aurata* et/ou *Chelon labrosus* – peuvent accompagner voire remplacer *Liza ramada* aux premiers rangs des biomasses ou des effectifs (Koutsogiannopoulou et Wilson, 2007 ; Green et al., 2009). Les mulets fréquentent les marais intertidaux jusqu'à l'âge de 2-3 ans et donc jusqu'à une taille relativement grande, d'où leur forte représentation dans la biomasse des assemblages (Veiga et al., 2006). L'abondance des mulets dans les marais inter-

tidaux est souvent sous-estimée en raison d'une capture inefficace avec les engins de pêche utilisés (e.g. Cattrijsse et Hampel, 1994 ; Veiga et al., 2006).

Il existe très peu de références bibliographiques permettant d'apprécier la dominance des espèces de décapodes au sein du necton. Lorsque les poissons et les macrocrustacés sont considérés simultanément, *Palaemonetes varians* est l'espèce la plus abondante des marais intertidaux de l'estuaire du Tage, avec près de 77% des effectifs totaux capturés (Salgado et al., 2004a).

4.1.3. Composition spécifique

Sans prétendre à l'exhaustivité, les espèces fréquemment capturées au niveau local[6] appartiennent aux ordres des Perciformes (*Pomatoschistus* spp, *Dicentrarchus labrax*), des Mugiliformes (*Liza* spp, *Chelon labrosus*), des Pleuronectiformes (*Platichthys flesus*, *Pleuronectes platessa*), des Clupéiformes (*Sprattus sprattus*, *Clupea harengus*, *Sardina pilchardus*, *Engraulis encrasicolus*), des Syngnathiformes (*Syngnathus rostellatus*, *Syngnathus typhle*) et des Athériniformes (*Atherina presbyter*, *Atherina boyeri*), des Anguilliformes (*Anguilla anguilla*) et des Gastérostéiformes (*Gasterosteus aculeatus*). Les espèces de poissons les plus ubiquistes à l'échelle européenne sont *Pomatoschistus microps*, *Dicentrarchus labrax* et *Anguilla anguilla* (chacune recensée dans 11 études de cas sur 12 ; Table 2.4) suivies par *Sprattus sprattus* (5 à 8 cas sur 12), *Platichthys flesus* et *Gasterosteus aculeatus* (6 cas sur 12). *Liza ramada* n'est échantillonné que dans 4 à 5 cas sur 12 mais, comme indiqué précédemment, les techniques d'échantillonnage employées sous-estiment souvent cette espèce.

Parmi les crustacés décapodes, les trois espèces les plus communes sont le crabe vert *Carcinus maenas*, la crevette grise *Crangon crangon* et la crevette des marais *Palaemonetes varians*. Moins ubiquistes, plusieurs crevettes du genre *Palaemon* – *Palaemon longirostris*, *Palaemon serratus*, *Palaemon elegans* – fréquentent également les marais (Cattrijsse et al., 1994 ; Salgado et al., 2004a ; Green et al., 2009). Les crabes *Eriocheir sinensis* et *Liocarcinus navigator* sont recensés de manière ponctuelle (Hampel et al., 2004 ; Koutsogiannopoulou et Wilson, 2007).

4.1.4. Importance des poissons résidents estuariens et des juvéniles de poissons marins

Plusieurs tendances générales peuvent être identifiées lorsque les espèces de poissons sont classées selon cinq guildes écologiques adaptées de Franco et al. (2008) : espèces marines sténohalines, espèces marines euryhalines, espèces estuariennes résidentes, espèces amphihalines et espèces d'eau douce. À l'instar de *Pomatoschistus microps*, les espèces estuariennes résidentes dominent en effectif des assemblages de poissons dans les marais intertidaux, où ils sont présents à la fois aux stades juvénile et adulte. Si les poissons estuariens résidents dominent numériquement, les poissons marins euryhalins sont les plus représentés en nombre d'espèces. Ils représentent une proportion assez stable de 40% du nombre total d'espèces recensées. Parmi les 12 cas d'étude considérés (Table 2.4), la seule exception concerne le marais intertidal d'eau douce de Grembergen, dans l'estuaire de l'Escaut, où aucune espèce marine euryhaline n'a été échantillonnée (Hampel et al., 2004). Les poissons marins sténohalins sont généralement absents des marais intertidaux européens ; ils sont

6. On se base ici sur une fréquence mensuelle supérieure ou égale à 50%

échantillonnés presque exclusivement dans les zones euhalines des eaux de transition, et en milieu côtier. Lorsqu'ils sont présents, les poissons marins sténohalins restent peu abondants et peu fréquents. Il peuvent néanmoins représenter 10% à 25% des espèces totales recensées (Laffaille et al., 2000 ; Green et al., 2009). Deux à trois espèces de poissons migrateurs amphihalins sont généralement répertoriées dans les marais intertidaux, soit 15% à 35% de la richesse spécifique totale. Il s'agit souvent de *Liza ramada*, *Anguilla anguilla* et *Platichthys flesus*. Les espèces d'eau douce sont rares dans les marais intertidaux, à l'exception des zones estuariennes situées en amont de l'intrusion saline (Hampel et al., 2004).

4.2. Facteurs abiotiques structurant les assemblages

Les fortes contraintes abiotiques qui règnent dans les marais intertidaux – variations de salinité, de température, de vitesse et d'orientation du courant, de hauteur d'eau – filtrent les espèces capables de fréquenter ces milieux.

4.2.1. Position dans le continuum fluvio-maritime

La position des marais intertidaux dans le continuum fluvio-maritime a un rôle structurant sur la composition du necton. La position dans ce continuum est en réalité une variable intégrative qui cumule les effets de la salinité de l'eau et de la distance à la mer, entre autres. En Europe, la composition du necton dans les marais varie entre les zones côtières, les zones saumâtres estuariennes et les zones situées en amont de l'intrusion saline (Laffaille, 2000 ; Mathieson et al., 2000 ; Hampel et al., 2004). Les marais intertidaux côtiers et situés dans la zone euhaline des estuaires se distinguent par la présence d'espèces marines sténohalines, absentes des marais saumâtres. Grâce à leur occurrence, les marais côtiers et euhalins sont les plus riches en espèces (Laffaille, 2000 ; Mathieson et al., 2000). À l'inverse, les marais intertidaux d'eau douce sont les plus paucispécifiques : la présence d'espèces dulçaquicoles supplémentaires ne compense pas l'absence des espèces marines euryhalines, qui représentent couramment 40% du nombre total d'espèces. De plus, les abondances globales sont plus faibles que dans les zones saumâtres. Les poissons migrateurs amphihalins comme *Anguilla anguilla*, *Liza ramada* et *Platichthys flesus* sont une composante importante de l'ichtyofaune (Costa et al., 1994 ; Hampel et al., 2004 ; Hampel et al., 2005). De même qu'aux États-Unis, les études portant sur les marais intertidaux d'eau douce restent rares en Europe (Merril et Cornwell, 2000). Dans la partie dulçaquicole de l'estuaire de la Chickahominy (États-Unis), Rozas et Odum (1987) ont recensé jusqu'à 16 espèces de poissons d'eau douce, sur un total de 28 espèces, malgré la dominance numérique des poissons estuariens.

Dans les zones saumâtres estuariennes, le gradient de salinité a un effet relativement peu structurant : les mêmes espèces de poissons peuplent les marais intertidaux des zones poly-, méso- voire oligohalines (Hampel et al., 2004). De même, en zone subtidale estuarienne, les principaux changements de composition de l'ichtyofaune s'observent au niveau de la zone où la salinité est comprise entre 0 et 2 : les poissons marins et les poissons estuariens résidents ont en effet une meilleure capacité à exploiter les zones de salinité réduite que les poissons d'eau douce à tolérer les eaux saumâtres (Odum, 1988). En Virginie, les mêmes espèces de poissons et de crevettes – respectivement *Fundulus heteroclitus* et *Palaemonetes pugio* – dominent les assemblages du necton des marais intertidaux d'eau douce et saumâtres (Yozzo et Smith, 1997).

4.2.2. Saison

Les assemblages de poissons présents dans les marais intertidaux ont un caractère saisonnier très prononcé, en lien avec (1) les périodes de recrutement des juvéniles de poissons marins dans les systèmes estuariens (bars, certaines espèces de mulets), (2) le cycle biologique des espèces résidentes estuariennes (gobies), et (3) les périodes de migration des poissons migrateurs amphihalins (flets, certaines espèces de mulets). À partir des travaux menés sur la façade atlantique européenne (Table 2.5), plusieurs généralités peuvent être dégagées concernant le patron saisonnier du necton dans les marais intertidaux. Malgré une saisonnalité très prononcée, les assemblages de poissons et de macrocrustacés observés sur un cycle annuel ne se regroupent pas de manière évidente, avec des délimitations nettes entre saisons (Drake et Arias, 1991b). Ce phénomène s'explique par l'existence de vagues successives de colonisation des marais par les postlarves et les juvéniles de plusieurs espèces (Salgado et al., 2004a).

En général, trois saisons sont distinguées (Table 2.5) : le printemps (de mars-avril à juin-juillet), l'été-automne (de juillet-août à octobre-novembre) et l'hiver (de novembre-décembre à février-mars ; Drake et Arias, 1991b ; Cattrijsse et al., 1994 ; Laffaille et al., 2000 ; Green et al., 2009). Ce schéma saisonnier varie selon la latitude (Salgado et al., 2004a) et l'influence relative des eaux marines et continentales (Laffaille et al., 2000), entre autres facteurs. Au printemps, le nombre d'espèces est maximal (Laffaille et al., 2000 ; Green et al., 2009). Les postlarves et juvéniles de poissons marins euryhalins colonisent les marais intertidaux par vagues successives, à l'exemple de *Dicentrarchus labrax*, *Atherina boyeri*, *Sardina pilchardus* et de plusieurs espèces de la famille des clupéidés (Drake et Arias, 1991b ; Laffaille et al., 2000 ; Salgado et al., 2004a). Le printemps se caractérise par des effectifs de gobie relativement faibles, en particulier de *Pomatoschistus microps* dont la reproduction s'effectue sur d'autres habitats (Laffaille et al., 2000). Les postlarves de *Platichthys flesus* et les jeunes mulets de l'année – notamment *Liza ramada* – arrivent dans les marais intertidaux à cette saison où leur abondance est maximale. En été et en automne, la biomasse du necton atteint souvent sa valeur maximale. Le nombre d'espèces est, en règle générale, moins élevé qu'au printemps. Les poissons plats sont peu représentés ou absents, ayant quitté les marais au plus tard en juin. Les espèces les plus abondantes à cette saison sont *Pomatoschistus microps*, *Dicentrarchus labrax*, *Liza ramada*, *Carcinus maenas* et/ou *Atherina boyeri*. L'abondance maximale des gobies s'explique par un recrutement massif de juvéniles consécutif à la reproduction (Laffaille et al., 2000). Arrivés au printemps, les juvéniles de *Dicentrarchus labrax* continuent à fréquenter les marais intertidaux – et à y grandir – jusqu'en automne. La période été-automne correspond aux abondances maximales de *Liza ramada*, qui représente souvent l'essentiel de la biomasse du necton (e.g. Laffaille et al., 2000). En hiver, la densité et la biomasse du necton sont minimales. Le nombre d'espèces est également minimal (Drake et Arias, 1991b ; Laffaille et al., 2000 ; Koutsogiannopoulou et Wilson, 2007 ; Green et al., 2009). Calculés sur les assemblages de poissons [7], les indices de diversité (Shannon, Piélou) atteignent leur valeur la plus élevée en hiver (Drake et Arias, 1991b). Seules quelques espèces sont fréquentes à cette période, à l'exemple de *Gasterosteus aculeatus*, *Pomatoschistus microps*, des mulets (*Liza ramada*, *Liza aurata*), *Sprattus sprattus*, *Syngnathus typhle*, *Palaemon longirostris* ou *Palaemon serratus*,

7. Les macrocrustacés étant exclus.

Table 2.5 – Résumé des études traitant de la saisonnalité des assemblages dans les marais intertidaux en Europe.

Source	Localisation	Précision	Comm.	Nb saisons	Saison	Caractéristiques	Commentaires
Drake et Arias (1991b)	Baie de Cadix	Chenal intertidal	P	3	Novembre−février (fin automne−hiver)	Fortes valeurs des indices de diversité H' et J'. Faible densité de poissons.	Les espèces ne se séparent pas nettement en groupes compacts.
					Mars−Juillet (printemps−début été)	Forte densité de poissons et nombre élevé d'espèces. Faible valeur des indices de diversité H' et J'. PomMic et AthBoy : pics de densité fin printemps-début été.	
					Juin−Novembre (été−début automne)	Densité de poissons et valeurs des indices de diversité (H' et J') modérées. PomMic et AthBoy : souvent, un second pic de densité en automne.	
Cattrijsse et al. (1994)	Estuaire de l'Escaut occidental	Marais de Saef-thinge	P,D,A	3	Printemps	PlaFle (pl)	Pas de patron clair en hiver.
					Été−Automne	Densité élevée de PomMic (j) et CarMae (j). Abondances maximales de DicLab, PomMic et CarMae à la fin de l'été.	
					Hiver	Absence (ou faible densité) de CraCra (pl)	
Laffaille (2000) ; Laffaille et al. (2000)	Baie du Mont Saint-Michel	–	P	3	Printemps (mars-avril à juin)	Faible densité de poissons et nombre d'espèces maximal. Recrutement des juvéniles de poissons marins euryhalins, notamment PlePla, DicLab et Clupéidés. Abondances maximales de PlaFle (0+). Colonisation par les mulets (0+). Faibles effectifs et biomasses des poissons estuariens résidents (gobies notamment).	
					Été−automne (juillet à octobre)	Densité et nombre d'espèces maximums, avec des pics d'abondance et d'espèces en septembre-octobre. Les densités de poissons marins euryhalins sont maximales. Disparition des poissons plats à partir de juin. Abondance maximale des gobies (recrutement post-reproduction). Forte densité de LizRam.	
					Hiver (novembre à février-mars)	Valeurs minimales du nombre d'espèces et des biomasses. Seuls les gobies, les épinoches et les jeunes mulets sont fréquents. Colonisation par les civelles. Absence des poissons marins euryhalins.	
Salgado, et al. (2004a), Salgado, et al. (2004b)	Estuaire du Tage	Deux marais (Hortas et Ponta da Erva)	P,D,A	2	Printemps−Été	Pic d'abondance du necton. La plupart des espèces ont leur pic d'abondance au printemps et en été. AthBoy, SarPil, DicLab abondants. PomMic : abondance maximale au printemps, en diminution à la fin de l'été. SarPil : abondance maximale au printemps avec l'arrivée de juvéniles de petite taille ; diminution des abondances en été.	Forte saisonnalité. Existence de vagues successives de colonisation des chenaux des marais par les stades de vie précoces de plusieurs espèces.
					Automne−Hiver	EngEnc, LizAur, GamHol, PalLon, PalSer abondants. PomMic : à la fin de l'automne et au début de l'hiver, légère augmentation de l'abondance due à l'arrivée d'adultes. LizRam : diminution progressive des abundances ; principalement présents au stade adulte à cette période.	
Koutsogiannopoulou et Wilson (2007)	North Bull Island	Deux chenaux interti-daux	P,D	2(*)	Fin printemps−Début automne	Recrutement de PlaFle (pl). Forte densité de PomMic, qui augmente en été et au début de l'automne.	Existence d'un patron saisonnier mais pas de délimitation nette entre les saisons.
					Fin automne−Début printemps	Densité de poissons et nombre d'espèces faibles. Faible abondance de PomMic. Absence de PlaFle (a) en raison de la migration de reproduction en mer.	
Green et al. (2009)	Trois estuaires dans l'Essex (R-U)	Cinq marais	P	3	Avril−Juin (printemps)	Nombre élevé d'espèces de poissons en raison d'un pic printanier de larves de poissons.	Pas de données pour le mois de juillet (absence d'échantillonnage).
					Août−décembre (été−automne)	Nombre limité d'espèces de poissons. PomMic et DicLab sont les seules espèces communes.	
					Décembre−mars (hiver)	Faible nombre d'espèces. Abondances plus faibles de PomMic et DicLab. Abondance prépondérante de SprSpr et SynTyp.	

Abréviations : Comm., Communauté étudiée ; P, Poissons ; D, Décapodes ; A : Autres ; pl, Postlarves ; j, Juvéniles ; a, Adultes ; H', Indice de diversité de Shannon ; J', Indice d'équitabilité de Piélou. **Espèces :** AthBoy, *Atherina boyeri* ; CarMae, *Carcinus maenas* ; CraCra, *Crangon crangon* ; DicLab, *Dicentrarchus labrax* ; EngEnc, *Engraulis encrasicolus* ; GamHol, *Gambusia holbrooki* ; LizAur, *Liza aurata* ; LizRam, *Liza ramada* ; PalLon, *Palaemon longirostris* ; PalSer, *Palaemon serratus* ; PlaFle, *Platichthys flesus* ; PlePla, *Pleuronectes platessa* ; PomMic, *Pomatoschistus microps* ; SarPil, *Sardina pilchardus* ; SprSpr, *Sprattus sprattus* ; *SynTyp, Syngnathus typhle.* **(*)** La subdivision en deux saisons n'est pas faite explicitement par les auteurs.

selon les systèmes étudiés (Laffaille et al., 2000 ; Salgado et al., 2004a ; Green et al., 2009). Bien que fréquent, *Pomatoschistus microps* n'est présent qu'en faible densité. Les poissons marins euryhalins sont absents ou faiblement représentés (Laffaille et al., 2000), de même que les postlarves de *Crangon crangon* (Cattrijsse et al., 1994). L'hiver est également la période à laquelle les civelles colonisent les estuaires et les marais intertidaux (Laffaille et al., 2000).

4.2.3. Type de sous-habitat

Les chenaux de marée sont les sous-habitats les plus accessibles des marais intertidaux. Ils concentrent l'essentiel du necton lors des pleines mers de vives-eaux (Laffaille, 2000). Les petits et les grands chenaux intertidaux sont indifféremment fréquentés par les mêmes espèces (Hampel et Cattrijsse, 2004). Le même constat a été établi aux États-Unis, où l'importance relative des espèces dominantes varie néanmoins selon l'ordre et les dimensions des chenaux (Rozas et Odum, 1987). Pour une même espèce, une ségrégation spatiale peut s'opérer entre les individus de petite taille, qui privilégient les petits chenaux, et les plus grands individus, plus abondants dans les chenaux de plus grandes dimensions (Madon, 2007). Les autres sous-habitats des marais intertidaux, comme les retenues intertidales et les zones densément couvertes par la végétation, présentent des conditions d'accès et de résidence nettement plus contraignantes. En Europe, la densité du couvert des plantes vasculaires est telle que les poissons ne peuvent s'y aventurer, même lors des périodes de submersion. Seuls quelques individus appartenant aux familles des Gobiidés, des Mugilidés et des Athérinidés y ont été observés (Laffaille, 2000). S'agissant des crustacés décapodes, *Carcinus maenas* peut représenter une part importante de la biomasse des invertébrés associés aux sédiments colonisés par les plantes vasculaires (Frid et James, 1989). Aux États-Unis, les surfaces recouvertes par les plantes vasculaires sont submergées plus fréquemment qu'en Europe : elles représentent un habitat régulièrement accessible où poissons et décapodes s'alimentent et s'abritent des prédateurs (Rozas et Odum, 1988). Les retenues intertidales accueillent, de manière temporaire ou permanente, les espèces de poissons et de décapodes les plus euryhalines et les plus eurythermes (Laffaille, 2000). Moins diversifiée que dans les chenaux, l'ichtyocarcinofaune des retenues intertidales se limite, dans l'estuaire de l'Escaut, à deux espèces principales, i.e. *Pomatoschistus microps* et *Palaemonetes varians* (Hampel et al., 2004). Les juvéniles de *Crangon crangon* peuvent également atteindre de fortes densités dans les retenues intertidales à marée basse (Cattrijsse et al., 1997 *dans* Cattrijsse et Hampel, 2006).

4.2.4. Influence des autres facteurs abiotiques

Parmi les différents facteurs abiotiques testés par Laffaille (2000), la vitesse du courant est celui qui a l'effet le plus structurant sur les assemblages de poissons : 7 espèces sur les 13 étudiées montrent une réponse significative à ce facteur. Les résultats divergent concernant l'effet structurant de la force des marées sur le necton. Pour Laffaille (2000) et Koutsogiannopoulou et Wilson (2007), l'étendue du marnage affecte peu les assemblages et la densité des espèces. Inversement, Salgado et al. (2004a) mettent en évidence des variations d'abondance du necton lors du cycle des marées : certaines espèces sont plus abondantes lors des vives-eaux (*Liza ramada*) et d'autres, au contraire, lors des mortes-eaux (*Pomatoschistus microps*, *Palaemonetes varians*). Une troisième catégorie d'espèces, rassemblant *Dicentrarchus labrax*, *Anguilla anguilla* et *Solea solea*, est échantillonnée uniquement lors des périodes de vives-eaux. Dans

le cas de *Liza ramada*, les plus fortes abondances observées lors des mortes-eaux auraient une explication trophique ; en effet, la production microphytobenthique serait plus élevée lors des mortes-eaux et la force modérée des courants limiterait la remise en suspension du biofilm, augmentant sa disponibilité pour *Liza ramada*. La fréquentation des marais intertidaux par plusieurs espèces du necton serait par ailleurs contrôlée par la température de l'eau (Laffaille, 2000).

4.3. Fonctions écologiques pour le necton

En Europe, aucune espèce du necton n'accomplit l'intégralité de son cycle biologique dans les marais intertidaux, à l'exception de la crevette *Palaemonetes varians*. La fréquentation des marais est le plus souvent limitée aux pleines mers de vives-eaux. Certaines espèces peuvent néanmoins résider de manière temporaire dans les retenues intertidales, e.g., *Pomatoschistus microps* et *Crangon crangon*. *P. varians* est la seule espèce du necton qui peut croître et se reproduire dans les retenues des marais, sans migrer vers les zones subtidales de l'estuaire. En Europe, aucune espèce de poisson ne se reproduit, et donc ne réalise l'ensemble de son cycle de vie, dans les marais intertidaux (Cattrijsse et Hampel, 2006) ; en d'autres termes, les marais européens n'abritent pas d'espèces résidentes *sensu stricto* (Laffaille, 2000 ; Salgado et al., 2004a). En particulier, les gobies ne se reproduisent pas dans les marais intertidaux, mais plus certainement sur les vasières ou dans d'autres habitats subtidaux des estuaires (Laffaille, 2000). L'absence d'espèces résidentes *sensu stricto* constitue une différence majeure par rapport aux marais de la côte atlantique des États-Unis, où certaines espèces de poissons – à l'exemple du genre *Fundulus* – accomplissent l'intégralité de leur cycle biologique, y compris la reproduction (Kneib, 2000).

La fréquentation massive des marais intertidaux par plusieurs espèces du necton s'explique par trois facteurs principaux : l'accès à d'abondantes ressources alimentaires, l'évitement de la prédation, et la limitation de la compétition interspécifique (Craig et Crowder, 2000 ; Cattrijsse et Hampel, 2006).

4.3.1. La fonction d'alimentation

La fonction d'alimentation des marais intertidaux peut être traitée à travers trois questions principales. (1) Quelles sont les ressources alimentaires exploitées par le necton dans les marais intertidaux ? (2) Ces ressources alimentaires sont-elles limitantes et affectées par leurs consommateurs ? (3) Dans quelles proportions les marais intertidaux contribuent-ils à l'alimentation (et à la croissance) des poissons et macrocrustacés estuariens et côtiers qui les fréquentent ?

Deux méthodes ont été employées pour répondre à la première question. La première consiste à comparer le taux de remplissage et le contenu des estomacs des individus qui arrivent avec le flot à celui des individus qui repartent lors du jusant, lorsque les marais s'exondent. En Europe, cette méthode a été appliquée à des espèces comme *Dicentrarchus labrax* (Laffaille, 2000), *Pomatoschistus microps* (Hampel et Cattrijsse, 2004), *Pomatoschistus minutus* (Laffaille, 2000) et *Liza ramada* (Laffaille et al., 2002). La seconde méthode repose sur l'utilisation des rapports entre isotopes stables du carbone, de l'azote voire du soufre pour identifier les sources de nourriture des consommateurs fréquentant les marais (e.g. Green et al., 2012).

La majorité des espèces de poissons n'exploitent qu'indirectement la production primaire

et détritique des marais : les invertébrés benthiques (microfaune, méiofaune, annélides, amphipodes, isopodes), nectoniques et planctoniques (mysidacés, copépodes) sont les maillons intermédiaires qui transfèrent la production primaire et détritique des marais vers les maillons supérieurs. Trois principaux groupes trophiques ont été identifiés chez les poissons (Green et al., 2009) : les macroinvertivores se nourrissant de proies benthiques (e.g. *P. microps*, *D. labrax*), les zooplanctonophages (e.g. *C. harengus*, *A. presbyter*) et les omnivores (e.g. *Chelon labrosus*, *G. aculeatus*). Le groupe des macroinvertivores compte en général le plus grand nombre d'espèces, suivi par les zooplanctonophages ; les espèces omnivores sont les moins nombreuses (Salgado et al., 2004b ; Green et al., 2009). Par comparaison avec les vasières intertidales, les abondances de certaines espèces macroinvertivores comme les soles sont moindres dans les chenaux intertidaux, ce qui pourrait s'expliquer par des densités de proies plus faibles (Salgado et al., 2004b). À l'inverse, le groupe des poissons zooplanctonophages est plus abondant dans les chenaux intertidaux, car ces chenaux concentrent les proies zooplanctoniques – notamment les mysidacés – lors du flot (Laffaille, 2000 ; Salgado et al., 2004b). Le groupe des zooplanctonophages comprend les stades larvaires d'espèces qui se nourrissent de macroinvertébrés à des stades ultérieurs (Green et al., 2012). Parmi les omnivores, les mulets sont les seules espèces de poissons capables d'exploiter directement la production primaire (microphytobenthos) et détritique des marais (Odum, 1970 ; Laffaille et al., 2002 ; Carpentier et al., 2014). Le classement des poissons en trois groupes trophiques décrit des comportements dominants qui ne couvrent pas tous les types d'interactions prédateurs-proies observés dans les marais. Certaines espèces du groupe des macroinvertivores (e.g. *D. labrax*) se nourrissent par exemple de larves de poissons (Green et al., 2012).

Les ressources alimentaires disponibles dans les marais intertidaux européens ne sont pas limitantes pour les poissons, et la prédation ne semble pas affecter les abondances des proies macrobenthiques (Hampel et al., 2005).

Le niveau de dépendance trophique entre les marais intertidaux et les espèces du necton qui les fréquentent a rarement été évalué. Néanmoins, selon Laffaille (2000), les marais intertidaux assurent 37% à 59% de la croissance pondérale des jeunes de l'année de *D. labrax*. Dans la baie du Mont Saint-Michel, les taux de croissance observés pour cette espèce sont très proches des valeurs maximales atteintes dans les exploitations aquacoles (Laffaille, 2000).

4.3.2. La fonction de refuge

En Europe, la fonction de refuge, i.e., d'évitement de la prédation, souvent attribuée aux marais intertidaux n'est pas liée à une complexité structurale plus élevée par rapport aux vasières intertidales et subtidales adjacentes. En effet, les poissons sont la plupart du temps confinés dans les chenaux intertidaux : qui ne sont pas végétalisés et n'offrent pas de conditions d'abri plus avantageuses que les vasières adjacentes. De plus, la densité des plantes vasculaires est plus élevée dans les marais européens par rapport au continent américain, ce qui empêche les poissons, même juvéniles, de s'y aventurer (Laffaille, 2000).

Nous avons recensé dans la littérature quatre hypothèses pour expliquer le potentiel rôle de refuge des marais intertidaux pour certaines espèces de poissons. (1) Les poissons prédateurs de poissons et de macrocrustacés (crabes, crevettes) fréquentent moins les chenaux des marais intertidaux que les zones subtidales estuariennes (Mathieson et al., 2000 ; Salgado, Costa et al., 2004b). La plupart de ces poissons prédateurs sont des adultes de taille relativement grande et leur affinité négative pour les marais intertidaux s'explique, d'une part, par le risque

d'échouage et, d'autre part, par leur plus faible tolérance aux fluctuations des conditions abiotiques. Celles-ci sont généralement mieux supportées par les juvéniles (Deegan et al., 2000). (2) Les poissons de petite taille résident dans les zones peu profondes des marais, inaccessibles aux poissons de plus grande taille, à l'exemple du fond des chenaux intertidaux lorsque la marée s'est retirée (Deegan et al., 2000). Il peut s'opérer une ségrégation spatiale à l'intérieur-même des marais intertidaux, par exemple en fonction de la hauteur d'eau résiduelle à marée basse. (3) La turbidité serait particulièrement forte dans les chenaux intertidaux et limiterait le contact visuel entre proies et prédateurs (Deegan et al., 2000). (4) La très grande disponibilité des ressources alimentaires, notamment des invertébrés benthiques et planctoniques, allégerait considérablement la pression de prédation sur les juvéniles de poissons (e.g. *Dicentrarchus labrax* et *Platichthys flesus*) et de macrocrustacés (e.g. *Crangon crangon* et *Carcinus maenas*) fréquentant les marais (Hampel et al., 2005).

D'après Cattrijsse et al. (1994), le rôle d'évitement de la prédation expliquerait la présence et l'abondance des postlarves de flet, alors que celles-ci ne sont pas encore en âge de s'alimenter, dans les marais de l'estuaire de l'Escaut occidental.

4.3.3. Des espaces où la compétition entre espèces est réduite

Par rapport aux espèces de necton présentes dans les zones adjacentes, les marais intertidaux sont fréquentés par un nombre limité d'espèces capables de tolérer leurs fortes contraintes abiotiques. En retour, ces espèces bénéficient d'espaces où la compétition interspécifique est réduite. Par exemple, *P. microps* et *P. minutus* sont deux espèces sympatriques de gobies exploitant des ressources comparables. Or, *P. minutus* occupe davantage les habitats subtidaux et *P. microps* est plus abondant sur les vasières et dans les marais intertidaux. Cette ségrégation spatiale permettrait de limiter la compétition, l'espèce la moins compétitive (i.e. *P. microps*) exploitant les habitats suboptimaux (Drake et Arias, 1991b ; Cattrijsse et al., 1994 ; Veiga et al., 2006). Néanmoins, des expériences en laboratoire n'ont pas permis de reproduire cette ségrégation (Magnhagen et Wiederholm, 1982).

4.3.4. La fonction de nourricerie, un concept polymorphe

Le terme de nourricerie est utilisé avec des acceptions différentes selon les contextes. Il est couramment appliqué à des écosystèmes entiers (e.g. les estuaires) ou à des habitats spécifiques (e. g. les habitats intertidaux), à des espèces individuelles ou à des communautés entières. Dans tous les cas, la notion de nourricerie implique l'existence d'une ségrégation temporelle ou spatiale entre les juvéniles et les adultes. Une nourricerie est définie, selon les contextes, comme une zone où les juvéniles d'une espèce (1) sont présents en plus forte densité, (2) évitent plus efficacement la prédation, ou (3) grandissent plus rapidement, par rapport à d'autres habitats accessibles par les juvéniles. Ces trois critères ont été utilisés de manière indépendante ou combinée pour définir, de manière implicite ou explicite, la fonction de nourricerie (e.g. Cattrijsse et Hampel, 2006). D'après cette définition, les marais intertidaux estuariens sont des zones de nourricerie pour plusieurs espèces de poissons et de macrocrustacés (crevettes), dont certaines ont un intérêt halieutique. C'est le cas, en Europe, du bar franc (*D. labrax*), de la sardine européenne (*Sardina pilchardus*), du mulet porc (*Liza ramada*) et de la crevette grise (*Crangon crangon* ; Cattrijsse et Hampel, 2006).

Beck et al. (2001) ont apporté une définition plus normée du concept de nourricerie. Selon

ces auteurs, une nourricerie est un habitat qui, proportionnellement à sa surface, contribue plus fortement que la moyenne des habitats fréquentés par les juvéniles d'une espèce au recrutement des adultes, en tenant compte de l'action combinée de quatre facteurs : (1) concentration, (2) survie et (3) croissance des juvéniles, et (4) capacité de déplacement vers les habitats adultes (Fig. 2.10). Cette clarification du concept de nourricerie a néanmoins eu pour conséquence de le rendre inopérationnel. En effet, la démonstration de l'ensemble des conditions requises *sensu stricto* est une tâche complexe qui n'a, à ce jour, pas été menée à son terme.

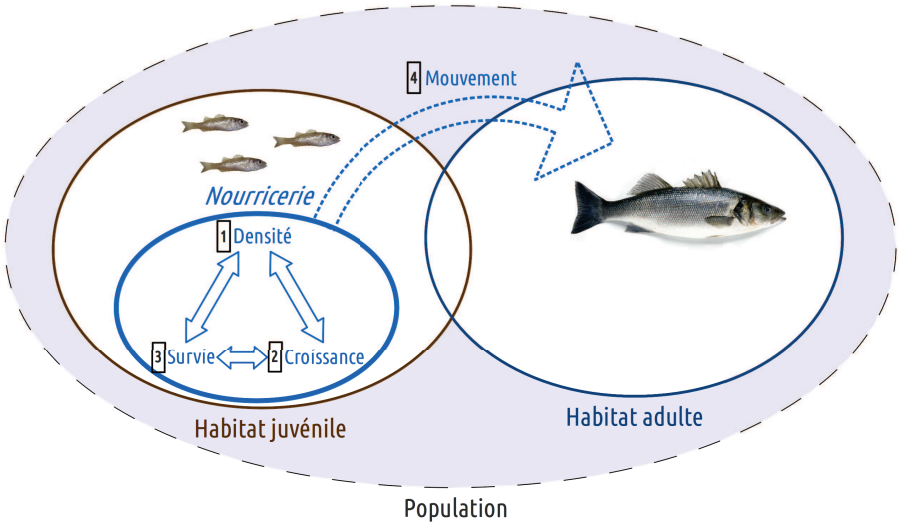


Figure 2.10 – Illustration du concept de nourricerie, d'après Beck et al. (2001).

En raison de ses définitions soit trop vagues soit trop restrictives, nous préférons limiter les références au concept de nourricerie en nous focalisant sur les aspects élémentaires du concept – par exemple les fonctions d'alimentation et d'évitement de la prédation – tout en reconnaissant l'importance fondamentale d'un compromis entre les différents facteurs.

La sélection des habitats chez les poissons (Fig. 2.11), et possiblement chez les crustacés décapodes, tient compte des conditions biotiques et abiotiques du milieu et intègre un compromis entre les coûts et les bénéfices (Craig et Crowder, 2000).

4.4. Approche comparative avec d'autres habitats

4.4.1. Le necton des vasières intertidales

1) Approche taxonomique. Les études portant sur le necton les vasières intertidales sont moins nombreuses que celles menées dans les marais intertidaux (França et al., 2008). À notre connaissance, seule une de ces études inclut les crustacés décapodes (França et al., 2008), les autres travaux se limitant aux poissons. Nous présentons donc dans un premier temps les assemblages de poissons des vasières puis le necton de manière générale.

Comme les marais intertidaux, les assemblages de poissons des vasières intertidales sont dominés par un petit nombre d'espèces. Numériquement, *P. microps* est l'espèce dominante (Salgado et al., 2004b ; França et al., 2008). Les espèces qui contribuent le plus à la biomasse sont, selon les secteurs géographiques, *L. ramada*, *S. solea*, *S. senegalensis*, *P. microps* (Salgado et al., 2004b ; França et al., 2008). Sur les vasières intertidales euhalines de la baie du Mont Saint-Michel, les espèces qui dominent la biomasse sont les clupéidés (hareng et sprat, 24% de la biomasse), les petites roussettes (22%), le bar franc (15%) et les maquereaux (12% ;

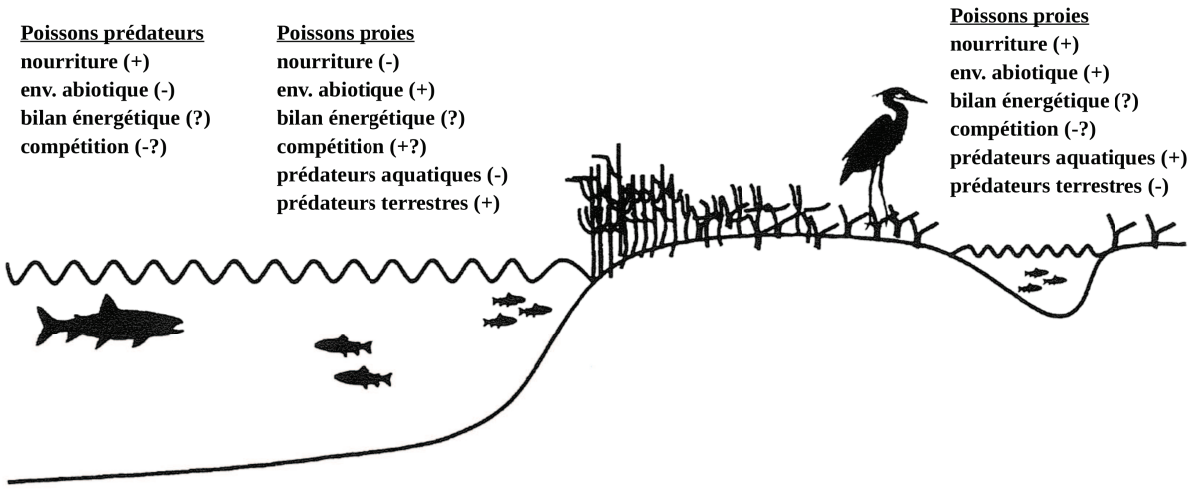


Figure 2.11 – Facteurs biotiques et abiotiques qui influencent la sélection des habitats de marais intertidaux par les poissons sur la côte Atlantique des États-Unis (Source : Craig et Crowder, 2000). (+) et (-) indiquent les effets positifs et négatifs potentiels d'un facteur par rapport à l'utilisation d'habitats alternatifs (subtidaux *vs* surface des marais pour les poissons proies ; chenaux intertidaux *vs* chenal estuarien pour les poissons prédateurs). Les effets indiqués correspondent à la période de basse mer, et sont inversés lors de la pleine mer. Abréviation : env., environnement.

Laffaille, 2000). Les vasières intertidales sont fréquentées par un plus grand nombre d'espèces que les marais intertidaux (Labourg et al., 1985 ; Laffaille, 2000 ; Salgado et al., 2004b). Par exemple, dans la baie du Mont Saint-Michel, 49 espèces de poissons sont recensées sur les vasières intertidales contre 31 seulement dans les marais intertidaux (Laffaille, 2000). Dans l'estuaire du Tage, 27 espèces ont été recensées sur les vasières et seulement 14 dans les chenaux des marais ; seule une espèce présente dans les marais intertidaux (i.e. *Gambusia holbrooki*) était absente des vasières intertidales adjacentes (Salgado et al., 2004b). En considérant à la fois les poissons et les crustacés décapodes, le necton des vasières intertidales de l'estuaire du Tage est dominé, en effectif et en biomasse, par *C. crangon*, *P. microps* et *P. longirostris*. *Carcinus maenas* peut contribuer fortement à la biomasse, de même que *L. ramada*, dans une moindre mesure (França et al., 2008).

2) Aspects fonctionnels. Les fonctions écologiques attribuées aux marais intertidaux (i.e. alimentation, refuge) sont également remplies par les vasières intertidales. Les ressources alimentaires (microphytobenthos, macroinvertébrés benthiques) y sont abondantes. La fonction de refuge est liée à la faible profondeur ; en effet, les individus de plus grande taille ne s'aventurent pas ou peu sur les vasières intertidales et restent dans les zones subtidales adjacentes (França et al., 2008). Les vasières intertidales sont exploitées sur toute leur largeur par le necton et un gradient décroissant d'abondance est observé pour les espèces les moins mobiles de la zone subtidale vers la rive (Morrisson et al., 2002). Comme dans les marais intertidaux, la fréquentation des vasières intertidales est la résultante d'un compromis coût-bénéfice intégrant les conditions abiotiques contraignantes et le risque d'échouage. Néanmoins, les températures hivernales (novembre à février) y sont moins extrêmes que dans les chenaux des marais intertidaux (Salgado et al., 2004b).

Chez certaines espèces de poissons, une ségrégation spatiale entre cohortes a été ob-

servée au sein des zones intertidales. Alors que les jeunes de l'année (groupe 0+) dominent les assemblages des chenaux des marées intertidaux, les vasières intertidales et les zones subtidales adjacentes accueillent une plus grande proportion d'individus d'un ou deux ans (groupes 1+ et 2+) ; c'est notamment le cas chez les mulets, les bars, les daurades et les soles communes (Labourg et al., 1985 ; Laffaille et al., 2000). Par ailleurs, dans l'Escaut occidental, le pic d'abondance des jeunes bars est atteint plus tardivement (i.e. de quelques mois) sur les vasières intertidales par rapport aux marais intertidaux (Cattrijsse et Hampel, 2006).

4.4.2. Le necton des marais endigués

L'anthropisation des marais intertidaux présente plusieurs modalités incluant la construction de digues et l'installation d'ouvrages contrôlant les échanges hydrauliques. Ces marais sont désignés sous le terme de « zones à marée réduite » (*tidally restricted marshes*) dans la littérature anglophone (e.g. Portnoy et Giblin, 1997 ; Raposa et Roman, 2003). Certains auteurs (Moreno-Valcárcel et al., 2013) distinguent, d'une part, les marais dont les chenaux et les retenues intertidales n'ont pas été remodelés et, d'autre part, les marais dont les chenaux intertidaux ont été comblés et où ont été aménagés des fossés servant au drainage et à l'irrigation des terres ou des bassins à vocation aquacole.

La réduction des marées dans les marais intertidaux affecte sensiblement la structure des assemblages de poissons et de macrocrustacés (composition spécifique, abondance et biomasses globales) et les fonctions écologiques assurées par le milieu. Dans ces zones à marée réduite, la salinité devient l'un des principaux facteurs structurant les assemblages (Moreno-Valcárcel et al., 2013). Le nombre d'espèces dulçaquicoles augmente, alors que ces espèces sont naturellement peu présentes dans les marais intertidaux. Au-dessus d'un seuil minimal de salinité, les espèces marines peuvent néanmoins représenter une proportion importante du nombre total d'espèces. Dans les marais totalement endigués où la salinité décroît rapidement avec la distance par rapport aux ouvrages hydrauliques, de nombreuses espèces marines restent confinées dans les zones profondes à proximité des ouvrages (Feunteun et al., 1999). La biomasse et les effectifs des assemblages sont dominés par des espèces d'eau douce, en particulier des espèces non natives (Moreno-Valcárcel et al., 2013 ; Moreno-Valcárcel et al., 2016). Ainsi, *Cyprinus carpio*, *Gambusia holbrooki* et *Ameiurus melas* dominent l'ichtyofaune de nombreux marais endigués, d'autant plus que la salinité y reste modérée. Les espèces estuariennes comme *Pomatoschistus microps*, *Atherina Boyeri*, *Gasterosteus aculeatus* peuvent constituer une part importante des assemblages, notamment si la salinité reste proche de celle des milieux sources et trop élevée pour certaines espèces d'eau douce euryhalines (Feunteun et al., 1999 ; Moreno-Valcárcel et al., 2013). L'anguille est l'une des rares espèces migratrices amphihalines à s'établir durablement dans les marais à marée réduite et à représenter une part importante de la biomasse totale des poissons (Feunteun et al., 1992 ; Feunteun et al., 1999 ; Moreno-Valcárcel et al., 2013).

La plupart des poissons marins euryhalins présents dans les marais endigués arrivent au printemps aux stades postlarvaires ou juvéniles. Plus de quinze espèces marines ont par exemple été recensées dans d'anciennes zones salicoles et dans des polders récents au nord du Marais Breton-Vendéen (Feunteun et al., 1999). Néanmoins, les espèces marines représentent une proportion minime de l'abondance et de la biomasse globales des assemblages (Feunteun et al., 1999 ; Moreno-Valcárcel et al., 2013). De plus, le bénéfice associé à la fréquentation des marais endigués, en comparaison avec des habitats intertidaux de référence,

n’a pas été établi.

Pour Moreno-Valcárcel et al. (2016), la réduction des marées dans les marais endigués s’accompagne d’une homogénéisation non seulement taxonomique mais également fonctionnelle des assemblages de poissons. Ainsi, les poissons omnivores dominent les assemblages alors que l’ichtyofaune des habitats intertidaux présente des régimes plus diversifiés.

Chapitre 3

Matériel et méthodes

1. Site d'étude et échantillonnage du necton

1.1. L'estuaire de la Gironde

L'estuaire de la Gironde est un estuaire macrotidal de plaine maritime caractérisé par une forte turbidité (David et al., 2005 ; Ducrotoy, 2010). Avec une superficie d'environ 635 km^2 à marée haute, il est le plus vaste estuaire d'Europe occidentale (Lobry et al., 2003). L'estuaire de la Gironde est issu de la confluence entre la Garonne et la Dordogne ; il draine un bassin versant d'une superficie totale de 81 000 km^2. Le bec d'Ambès, point de jonction de la Garonne et de la Dordogne, est habituellement présenté comme la limite amont de l'intrusion saline (Fig. 3.1). La ligne virtuelle reliant la Pointe de Suzac (rive droite) et la Pointe de Grave (rive gauche) constitue la limite aval de l'estuaire. L'estuaire « salé » est long de 76 km mais l'influence de la marée dynamique se faisant ressentir jusqu'à Casseuil sur la Garonne [1], la longueur de l'estuaire « dynamique » atteint 150 km (Fig. 3.2a).

L'estuaire de la Gironde est un estuaire typique de plaine côtière : peu profond (8 m en moyenne), il présente une structuration latérale marquée, composée de chenaux, de vasières et de marais intertidaux (Béguer, 2009). Le faciès sédimentaire est majoritairement vaseux. La morphologie de la Gironde est caractérisée par deux chenaux séparés par une succession d'îles et de hauts fonds (Fig 3.2b). Le chenal de navigation de l'estuaire longe la rive gauche, avec une profondeur moyenne variant de 7 à 35 m au-dessous du zéro hydrographique ; le chenal de Saintonge longe la rive droite, avec une profondeur moyenne comprise entre 4 et 35 m (Samedy, 2013). La morphologie des deux rives est contrastée. La rive Saintonge (à droite) est caractérisée par des reliefs marqués, avec la présence de coteaux en Haute Gironde et de falaises en Haute Saintonge. La rive Médoc (à gauche) est une plaine dont la faible altitude (moins de 5 m) limite les écoulements et conduit à la formation de nombreuses retenues.

L'estuaire est bordé de zones de dépôts alluvionnaires plus ou moins larges. Des marais ont été aménagés par endiguement sur les zones de moins de 3 m NGF [2]. La surface totale des marais endigués associés à la Gironde avoisine 400 km^2 (SMIDDEST, 2007) ; elle recoupe en grande partie la délimitation des zones humides adoptée dans le cadre du Schéma d'aménagement et de gestion des eaux (SAGE) de l'estuaire (Fig. 3.2c).

1. L'influence de la marée dynamique est aussi ressentie jusqu'à Castillon-la-Bataille sur la Dordogne et Laubardemont sur l'Isle.

2. Le nivellement général de la France (NGF) est un réseau de repères altimétriques disséminés sur le territoire français métropolitain et en Corse. Le niveau zéro du réseau NGF−IGN69 (France métropolitaine) est déterminé par le marégraphe de Marseille (Source : Wikipedia).

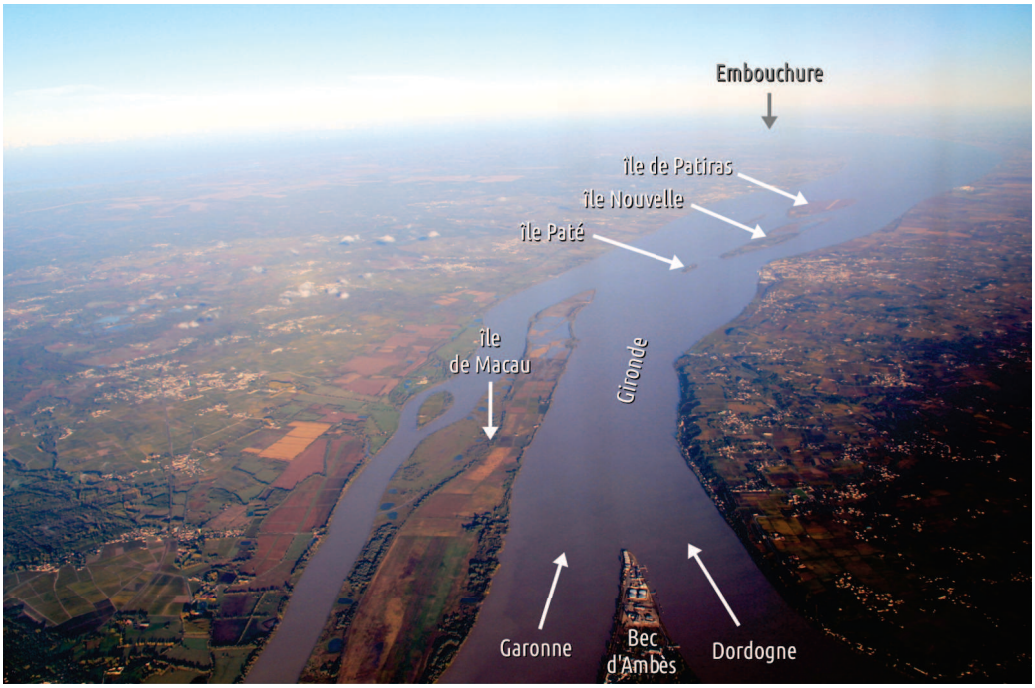


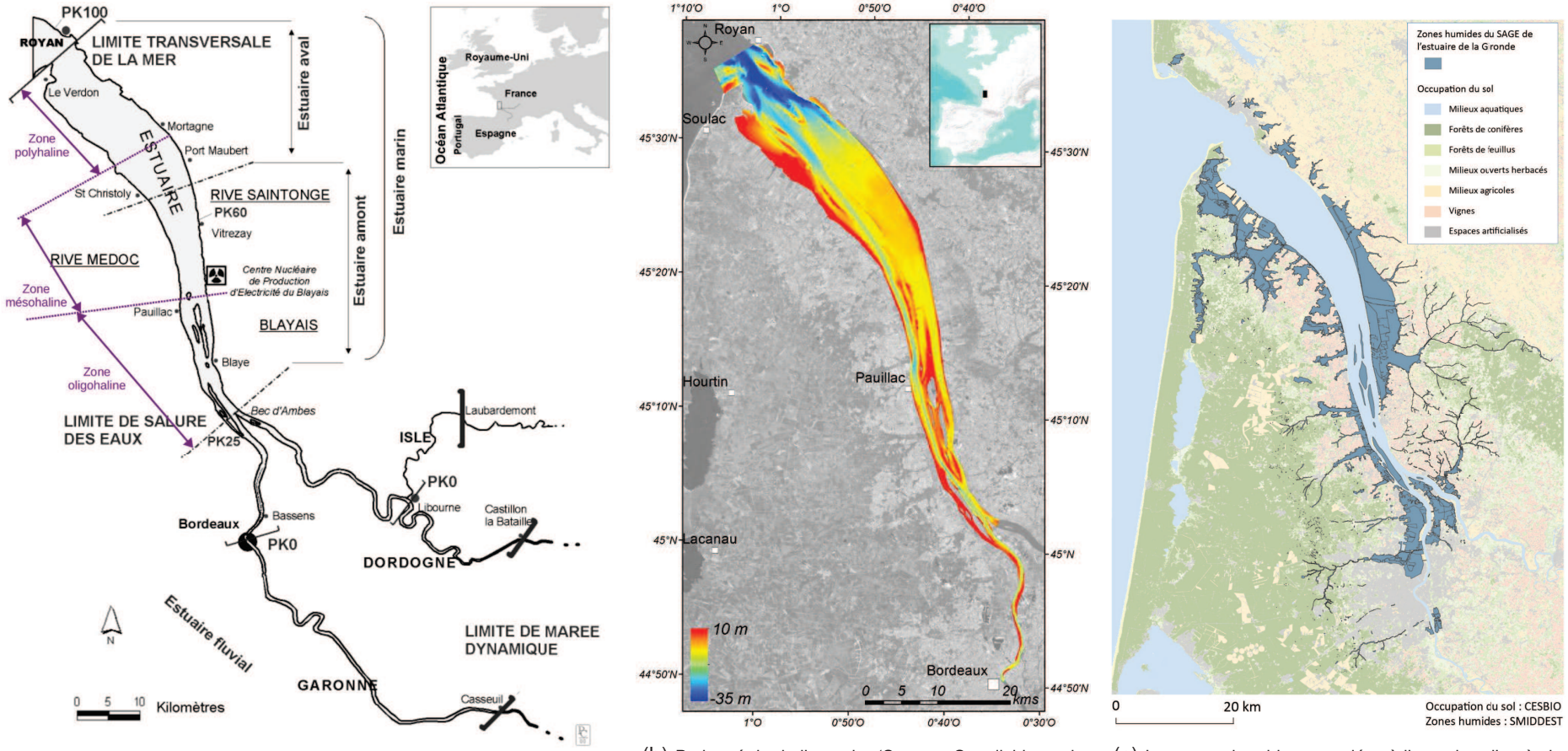
Figure 3.1 – Vue aérienne de l'estuaire de la Gironde, depuis le bec d'Ambès (Crédit photo : Chell Hill).

L'hydrodynamisme de la Gironde est rythmé, côté mer, par une marée de type semi-diurne caractérisée par des cycles de 12h25. À l'embouchure, le marnage varie de 1,5 m en période de mortes-eaux et jusqu'à 5,5 m en vives-eaux. De l'aval vers l'amont, l'onde de marée devient de plus en plus dissymétrique, au profit du jusant (Kapsimalis et al., 2004).

Du côté des bassins versants, la Garonne et la Dordogne présentent un régime hydrologique de type pluvio-nival. Les débits maximaux sont observés en hiver – avec des crues importantes en janvier-février – et les débits minimaux en été, entre juillet et septembre (Chevillot, 2016). En moyenne sur les 30 dernières années, le débit moyen apporté à l'estuaire par les deux axes principaux – Garonne et Dordogne – s'élève à 940 $m^3.s^{-1}$; les apports d'eau douce totaux étant estimés à 1 040 $m^3.s^{-1}$ (SMIDDEST, 2007). Le débit moyen de la Garonne a néanmoins connu une baisse importante sur cette même période, passant de 720 $m^3.s^{-1}$ sur la période 1913−1937 à 540 $m^3.s^{-1}$ sur la période 1983−2007 (valeurs mesurées à Tonneins ; Sauvage et Sanchez-Pérez, 2015).

La dynamique de rencontre et de mélange des eaux douces et des eaux marines entraîne la formation d'un gradient de salinité très variable dans le temps et dans l'espace. Trois zones basées sur des valeurs moyennes de salinité sont habituellement distinguées (Fig. 3.2a) entre les eaux douces (salinité < 0,5 ‰) et la mer (> 30 ‰) : la zone oligohaline (< 5 ‰), mésohaline (5 à 18 ‰) et polyhaline (> 18 ‰). L'estuaire de la Gironde se caractérise par une importante zone de turbidité maximale appelée bouchon vaseux (Fig. 3.3), i.e. une zone d'agrégation de particules fines où les processus bactériens (minéralisation de la matière organique) sont intenses, provoquant des déficits en oxygène plus ou moins importants.

Les principales pressions anthropiques qui s'exercent localement sur l'estuaire de la Gironde sont liées aux activités portuaires, industrielles et agricoles. Six pôles portuaires répartis entre Bordeaux et Le Verdon assurent l'entretien du chenal de navigation de la Gironde, à l'origine d'une activité de dragage parmi les plus importantes d'Europe. Seul aménagement

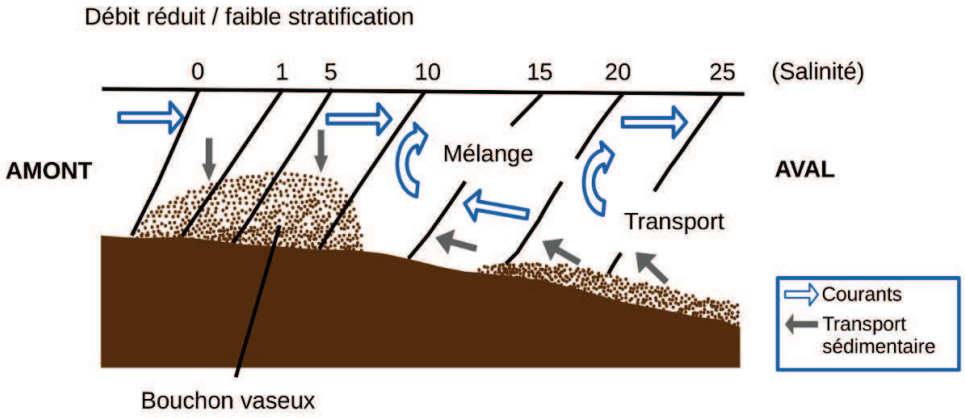


(a) Carte générale de l'estuaire de la Gironde (Source : Pasquaud, 2006).

(b) Bathymétrie de l'estuaire (Source : Sottolichio et al., 2013).

(c) Les zones humides associées à l'estuaire, d'après le SAGE de la Gironde (Réalisation : Y. Sahraoui).

Figure 3.2 – Cartes de l'estuaire de la Gironde.



La formation du bouchon vaseux résulte de deux processus. D'une part, la force des marées pousse l'eau salée vers l'amont tandis que l'eau des rivières, en surface, pousse vers l'aval. Il en résulte une forte turbulence près du fond, qui entraîne une remise en suspension des sédiments. D'autre part, les matières véhiculées par les rivières floculent au contact de l'eau salée et se retrouvent piégées au niveau du front de densité entre les eaux douces et les eaux salées.

Figure 3.3 – Formation d'un bouchon vaseux à partir de l'exemple du Mékong pendant la saison sèche (Redessinée d'après Wolanski et al., 1996 et Ducrotoy, 2010).

industriel important de la rive droite, le Centre Nucléaire de Production d'Électricité (CNPE) du Blayais affecte l'estuaire d'une part, en provoquant un échauffement local de l'eau – l'eau prélevée et rejetée dans l'estuaire est utilisée pour le refroidissement de la centrale – et d'autre part, en induisant une mortalité directe ou indirecte des organismes filtrés au niveau des prises d'eau ou transitant dans le circuit de refroidissement (Béguer, 2009). L'estuaire de la Gironde fait l'objet d'une importante activité de pêche traditionnelle ; la crevette blanche (*Palaemon longirostris*) et plusieurs espèces de poissons migrateurs amphihalins – incluant l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) et la grande alose (*Alosa alosa*) – sont particulièrement ciblées (Pasquaud, 2006 ; Lobry et Castelnaud, 2015). L'activité viticole est très importante sur les deux rives (Médoc et Saintonge) ; elle engendre une pollution diffuse par les pesticides et les engrais (Béguer, 2009).

Bien qu'elle soit rarement listée parmi les pressions anthropiques s'exerçant localement sur l'estuaire de la Gironde, l'exploitation des marais endigués – environ 400 km^2 répartis entre les deux rives – constitue une pression majeure par la limitation qu'elle impose à l'expansion latérale des zones intertidales. Dans la Gironde, la conquête des zones humides estuariennes par endiguement et assèchement (i.e. la poldérisation) a commencé dès le XVI^e siècle et s'est prolongée jusqu'à la fin du XX^e siècle ; elle a été particulièrement intense au XVIII^e siècle (Coquillas, 2001 ; Valette et al., 2015). Les terres poldérisées ont été exploitées de différentes manières (sel, jonc, pêche et élevage) avant que la céréaliculture intensive ne s'impose dans la seconde moitié du XX^e siècle. Les assèchements ont été accompagnés par la construction de digues sur un linéaire total de plus de 300 km, incluant les rives et les îles (Valette et al., 2015).

Ainsi, l'état d'anthropisation actuel de l'estuaire de la Gironde résulte de plusieurs siècles de travaux et d'aménagements, qu'il s'agisse de poldérisations, de travaux favorisant la navigation ou de dragages (Fig. 3.4). Aujourd'hui, « rendre des terres à la mer » fait partie des options envisagées dans le cadre du SAGE de l'estuaire de la Gironde (SMIDDEST, 2007). Deux expériences accidentelles de dépoldérisation sont emblématiques dans cet estuaire.

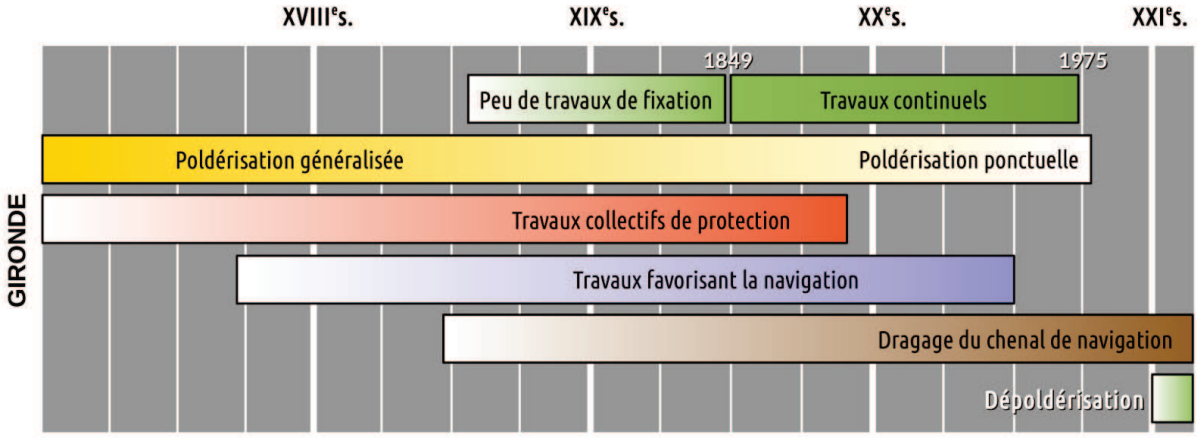


Figure 3.4 – Historique de l'anthropisation de l'estuaire de la Gironde, de la période moderne à aujourd'hui (Redessiné d'après Valette et al., 2015).

1.2. Les marais dépoldérisés

1.2.1. Le marais de Mortagne

Le marais de Mortagne (ou polder de Mortagne) est situé dans le secteur mésohalin de l'estuaire de la Gironde. Il a la forme d'un rectangle de 2 km de long et d'1 km de large orienté selon un axe sud-est / nord-ouest (Fig. 3.5). Sa superficie est de 191 ha. Le marais de Mortagne a été endigué en 1966 sur le banc dit de Saint-Seurin (Fig. 3.6a). Avant le démarrage des travaux, ce banc était recouvert par une végétation halophile caractéristique des marais intertidaux, i.e. composée de spartines, salicornes, asters et puccinellies (Verger et Ghirardi, 2009). Suite à l'endiguement et au drainage des sols, le polder a été cultivé en céréales (maïs, blé, colza et tournesol) de manière intensive pendant plus de 30 ans (Fig. 3.6b ; Royant, 2001).

Les digues de protection du polder ont cédé en plusieurs endroits lors de la tempête du 27 décembre 1999 (tempête « Martin »). Deux brèches majeures se sont formées, l'une au nord-ouest, l'autre au sud-ouest, rétablissant la submersion du polder lors des pleines mers de vives-eaux. Une digue, appelée digue ORSEC [3], a été reconstruite en urgence sur la frange continentale de l'ancien polder (Fig. 3.5). Le marais de Mortagne a été acquis en 2000 par le Conservatoire du Littoral, qui a obturé la brèche au sud-ouest de l'ancien polder afin de limiter localement la force des courants et l'érosion, et empêcher le colmatage prématuré du chenal de Mortagne (Royant, 2001).

Depuis sa dépoldérisation en 1999, le marais de Mortagne subit une évolution géomorphologique caractérisée par le creusement d'un chenal d'érosion principal (Fig. 3.7), la formation d'un réseau ramifié de chenaux et le dépôt de sédiments provenant de l'estuaire (Royant, 2001 ; Allou, 2016). Le marais est par ailleurs recolonisé par des plantes halophiles et subhalophiles caractéristiques des marais intertidaux, incluant des espèces caractéristiques des zones pionnières (*Salicornia* spp, *Spartina* spp) et des bas, moyens (e.g. *Aster tripolium*, *Suaeda maritima*, *Atriplex portulacoides*, *Puccinellia maritima*) et hauts marais (e.g. *Elymus athericus* ; Decreton, 2009 ; Allou, 2016 ; observations personnelles). Le roseau commun (*Phragmites australis*) forme par endroit des îlots de végétation dense.

Pour ce travail de doctorat, l'échantillonnage du necton dans le marais de Mortagne a été

3. ORSEC : Dispositif administratif permettant l'organisation des secours en période de crise.

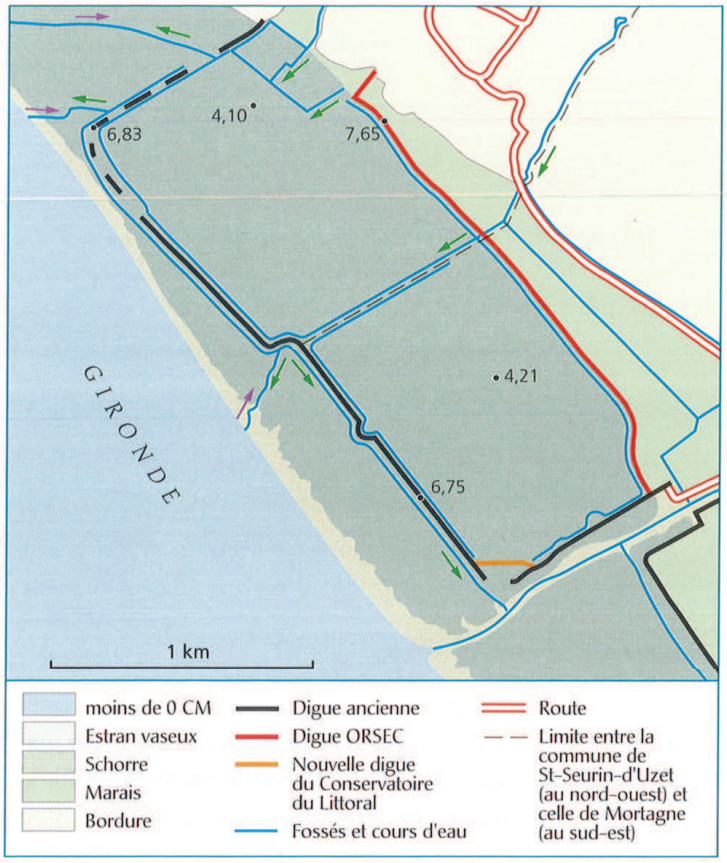
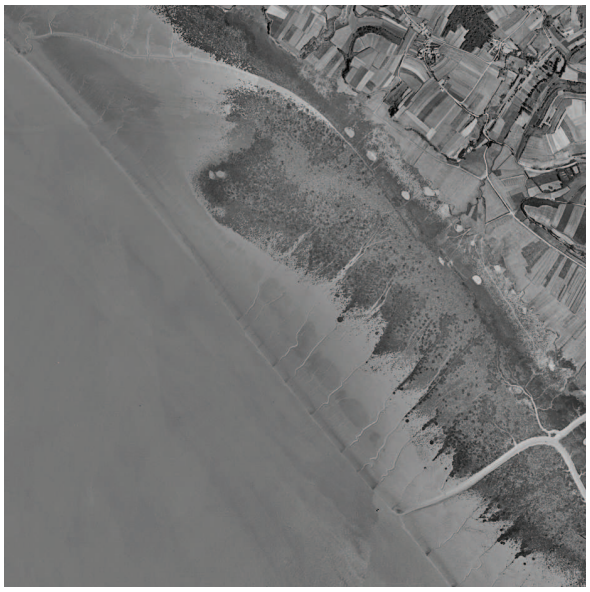


Figure 3.5 – Carte du marais de Mortagne (Source : Verger et Ghirardi, 2009).

réalisé principalement dans la partie centrale, relativement plane du marais par où transite une grande partie des écoulements de remplissage et de vidange (Figs. 3.6d, 3.7e et 3.7f).



(a) Zone intertidale en 1957
(Source : IGN).

(b) Marais (polder) de Mortagne en juillet 1999
(Source : IGN).

(c) Marais de Mortagne en août 2003
(Source : IGN).

(d) Marais de Mortagne en 2014
(Source : CNES/Pléiades).

Figure 3.6 – Photographies aériennes avant (a), pendant (b), et après (c, d) la poldérisation de la zone intertidale à Mortagne-sur-Gironde. La localisation du site de pêche est précisée (étoile noire) sur la photographie (d). La tempête Martin ayant eu lieu en décembre 1999.

(a) Chenal d'érosion principal (Juillet 2009).

(b) Chenal d'érosion principal (Juillet 2009).

(c) Dépôts et érosion (Juillet 2009).

(d) Creusement naturel de petits chenaux et retour de la végétation (Juillet 2009).

(e) Site de pêche (Janvier 2010).

(f) Site de pêche (Mai 2011).

Figure 3.7 – Morphologie du marais de Mortagne, 10 ans après la dépoldérisation (Crédit photo : Irstea).

1.2.2. L'île Nouvelle

L'île Nouvelle est située dans le secteur oligohalin de l'estuaire de la Gironde. Orientée selon un axe nord-sud, l'île est longue de 6,3 km avec une largeur maximale de 700 m. Sa superficie totale avoisine 336 ha. Jusqu'en 2010, les terrains protégés par les digues représentaient environ 265 ha. Après le passage de la tempête Xynthia les 27 et 28 février 2010, seuls 117 ha sont toujours endigués (Fig. 3.8). L'île Nouvelle résulte de la jonction de l'île Bouchaud (au Nord) et de l'île Sans-Pain (au Sud), suite à l'endiguement en 1955 de l'espace réduit qui les séparait (Bocheux, 2008). Les îles Sans-Pain et Bouchaud sont apparues dans l'estuaire de la Gironde au début du XIX^{e} siècle. Après une phase d'occupation par l'armée, les îles ont été exploitées en viticulture entre 1867 et 1955. À cette activité a succédé la culture des peupliers entre 1961 et 1972, puis la maïsiculture entre 1972 et 1991. L'achat de l'île Nouvelle par le Conservatoire du Littoral en 1991 marque l'abandon de l'exploitation agricole du site au profit de la mise en valeur du potentiel écologique. Au cours des années 2000, des réseaux de fossés sont aménagés et alimentés en eau dans certains secteurs de l'île, afin de favoriser le développement d'une roselière et la nidification des oiseaux (Bocheux, 2008).

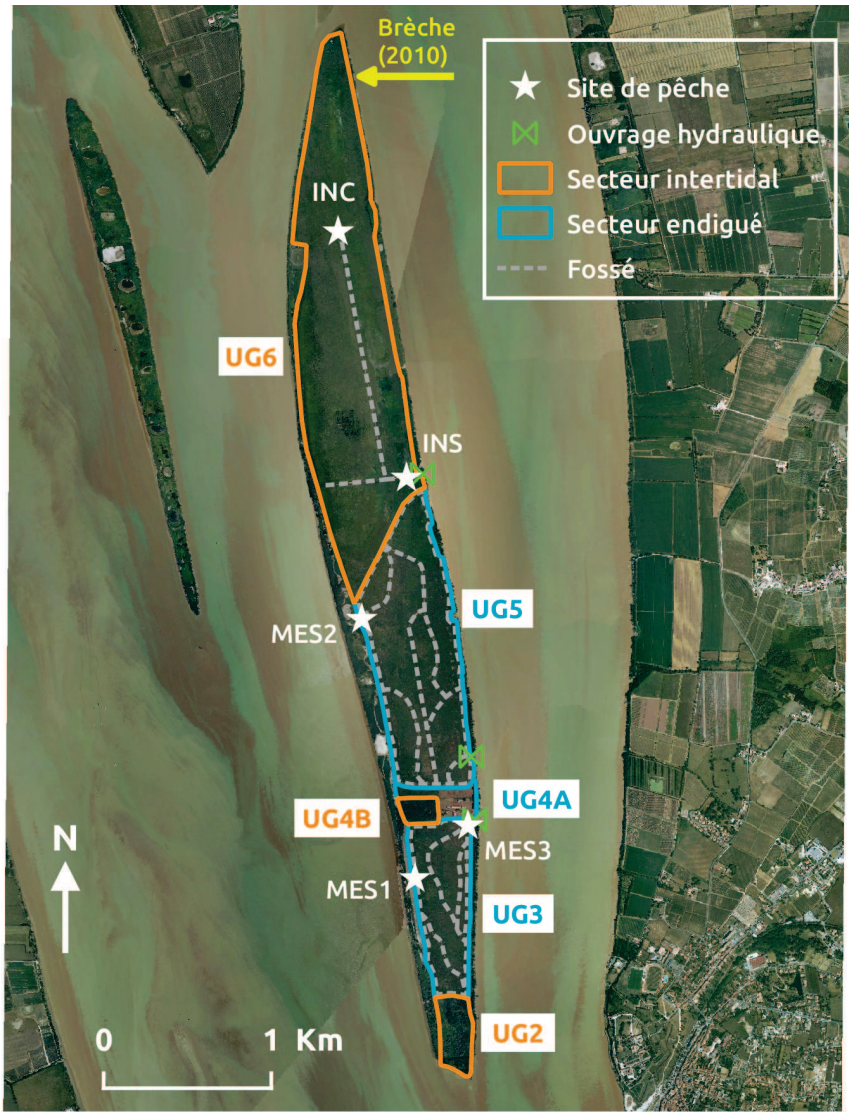


Figure 3.8 – L'île Nouvelle : unités de gestion et sites d'échantillonnage.

Différents modes de gestion sont aujourd'hui mis en œuvre sur l'île Nouvelle (Table 3.1 et

Fig. 3.8). La partie endiguée de l'île Sans-Pain est composée de trois unités hydrauliques indépendantes ou unités de gestion (UG) avec, du sud au nord, l'UG3 (32 ha), le village Sans-Pain ou UG4A (6 ha) et l'UG5 (79 ha). L'extrémité sud de l'île (UG2) n'est plus endiguée depuis une cinquantaine d'années ; des boisements alluviaux régulièrement submergés par les eaux estuariennes s'y sont développés naturellement. Par ailleurs, un boisement spontané caractérise l'UG4B, dont les digues ne sont plus entretenues ; ce boisement héberge une importante colonie de hérons. Les UG3 et UG5 sont chacune constituées d'un réseau de fossés et de dépressions dont le niveau d'eau, et donc les échanges hydrauliques avec l'estuaire, sont régulés par l'intermédiaire d'un ouvrage unique. Au Nord, l'île Bouchaud ou UG6 s'étend sur une superficie totale d'environ 170 ha, dont 140 ha étaient endiguées avant 2010. La tempête Xynthia a provoqué l'ouverture d'une large brèche dans sa partie nord-ouest. Depuis, l'île Bouchaud est régulièrement submergée par les eaux estuariennes, lors des pleines mers de vives-eaux.

Table 3.1 – Les différents modes de gestion mis en œuvre sur l'île Nouvelle (source : Gassiat et al., en préparation).

Île Nouvelle	UG	Description	Entretien des digues	Entretien de la végétation	Accueil du public	Type de gestion de la nature
Île Sans-Pain	2	Boisement alluvial	Non	Non	Oui	Dépoldérisation non maîtrisée
	3	Zone endiguée avec écluse et fossés (roselière)	Oui	Oui	Oui	Restauration contrôlée des marées
	5	Zone endiguée avec écluse et fossés (roselière)	Oui	Oui	Non	Restauration contrôlée des marées
	4A	Village	Oui	Oui	Oui	Sans objet
	4B	Boisement (héronnière)	Non	Non	Non	A minima
Île Bouchaud	6	Zone intertidale (vasière et marais)	Non	Non	Non	Laissez-faire

En résumant et simplifiant, l'île Nouvelle présente deux facettes avec, au Nord, une zone nouvellement soumise (sans entrave) aux marées et en pleine transition entre un milieu terrestre et un milieu estuarien intertidal et, au Sud, des terres endiguées avec une entrée contrôlée des eaux estuariennes et des réseaux de fossés où le niveau d'eau est peu fluctuant (Fig. 3.9).

Comme le marais de Mortagne, la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle connaît d'importantes transformations hydrosédimentaires (Fig. 3.10), notamment le creusement d'un chenal d'érosion principal selon un axe nord-sud (et d'un réseau ramifié de chenaux secondaires) et le dépôt de sédiments à d'autres endroits (Lafon et al., 2014).

1.2.3. Un bref historique des suivis biologiques dans les marais dépoldérisés

Les premiers échantillonnages du necton dans les marais dépoldérisés de la Gironde remontent à l'année 2008 dans le cas du Marais de Mortagne et à l'année 2009 sur l'île Nouvelle (i.e. quelques mois avant la rupture accidentelle de la brèche au nord du site). Plusieurs projets de recherche associés aux effets écologiques de la dépoldérisation dans la Gironde ont été me-

(a) Vue du village Sans-Pain et de l'UG3 (Crédit photo : NousAutres).

(b) Vue de la brèche (partie nord dépoldérisée) (Crédit photo : NousAutres).

Figure 3.9 – Photographies aériennes de l'île Nouvelle montrant le contraste entre la zone sud (endiguée) et la zone nord (dépoldérisée).

(a) 2010

(b) 2014

(c) 2015

Figure 3.10 – Vues aériennes montrant l'évolution de la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle (Source : Spot Image).

nés entre 2008 et 2016 (Table 3.2) ; ils ont permis de tester différents engins et différentes stratégies d'échantillonnage de l'ichtyocarcinofaune, dans les milieux extrêmement contraignants et dynamiques que sont les marais dépoldérisés. L'évolution des techniques de pêche s'est faite avec le souci de garantir les comparaisons entre les différentes phases d'étude, au moins à partir de jeux de données partiels.

Table 3.2 – Chronologie des projets de recherche ayant contribué au financement des campagnes d'échantillonnage du necton dans le marais de Mortagne et sur l'île Nouvelle. Abréviations : MOR, Marais de Mortagne ; IN, Île Nouvelle.

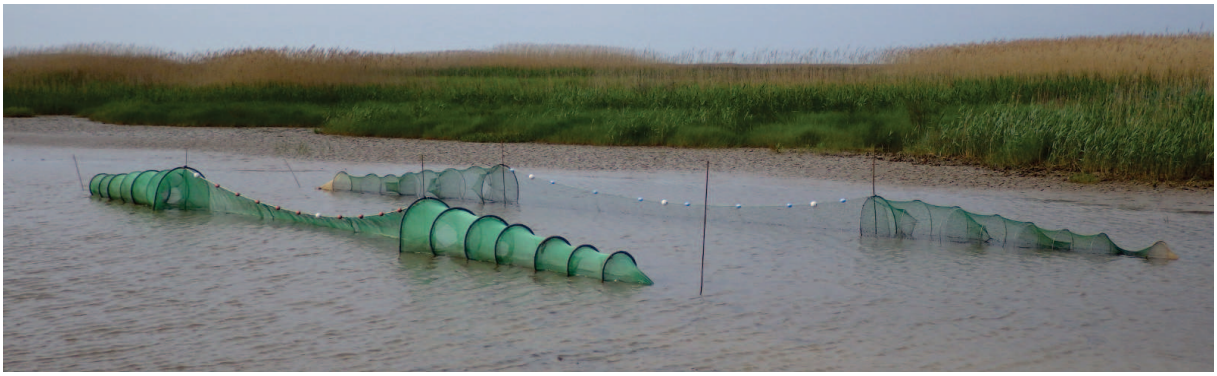
Années	Projet	Thème et description du projet de recherche	Sites
2008–2009	MARGO	Gouvernance des zones humides estuariennes, leurs fonctionnalités environnementales et les flux financiers et économiques associés, avec l'exemple de l'estuaire de la Gironde. Le projet comporte un volet dédié à l'évaluation biologique des gains et pertes liés à la dépoldérisation.	MOR
2010–2014	REMOB	Changements environnementaux et mobilité des espaces fluviaux-estuariens : vers une reconquête des espaces de mobilité fluvio-estuarienne. Le projet comprend un volet consacré à la recolonisation par les poissons et les macrocrustacés de milieux reconnectés aux milieux estuariens.	MOR, IN
2011–2013	CAPALEST	Contribution des habitats estuariens à la fonctionnalité trophique du milieu et amélioration des connaissances sur les milieux intertidaux (vasières, marais) et connexes (marais endigués) de l'estuaire de la Gironde.	MOR, IN
2012–2015	ÎLE NOUVELLE	Dépoldérisation de l'île Nouvelle à travers six volets : géologie, hydrodynamique sédimentaire, contamination métallique et organique, biologie (végétation, necton), sciences humaines et sociales.	IN
2011–2014	ADAPT'EAU	Adaptation aux variations des régimes hydrologiques (crues-étiages) dans l'Environnement Fluvio-Estuarien de la Garonne-Gironde. Mise à l'épreuve d'options d'adaptation (dont la dépoldérisation), permettant d'anticiper les risques liés aux évènements extrêmes d'inondations et de sécheresses dans les environnements fluvio-estuariens.	MOR, IN
2013	RENOMARES	Restauration de la fonction de nourricerie des marais estuariens.	MOR
2016	MARINO	Restauration de la fonction de nourricerie des marais estuariens.	MOR

1.3. Stratégies d'échantillonnage

L'échantillonnage du necton dans les milieux intertidaux (marais et vasières) est une tâche complexe (Rozas et Minello, 1997).

1.3.1. Engins de pêche

Le type d'engin de pêche utilisé de manière préférentielle pour les échantillonnages de poissons et de macrocrustacés en zone intertidale lors des différentes phases d'étude est le verveux double. Deux modèles de verveux doubles ont été déployés dans le cadre de la présente étude : le modèle « standard » et le modèle « 4 mm » (Fig. 3.11). Les verveux doubles standard devaient être initialement intégrés au protocole d'échantillonnage servant à diagnostiquer l'état écologique des estuaires dans le cadre de la Directive-cadre sur l'eau (DCE) mais ont finalement été abandonnés (Bouju et al., 2008). Les verveux doubles 4 mm ont été créés sur mesure au début de l'année 2011, pour les besoins de l'étude sur les milieux intertidaux et endigués. Les dimensions des deux modèles de verveux doubles sont équivalentes : profondeur de chambre de 3 mètres, hauteur de l'entrée de 55 à 60 cm, paradière de 6 mètres de long, etc. Ils diffèrent par leur maillage : la taille de maille du modèle standard diminue progressivement de la paradière à l'extrémité des chambres (de 15 mm à 8 mm de côté de maille) tandis que le modèle 4 mm présente un maillage uniforme, de 4 mm de côté (paradière comprise).



À gauche : verveux double 4 mm. À droite : verveux double standard.

Figure 3.11 – Pose de démonstration des verveux doubles dans le marais de Mortagne en juillet 2015 (Crédit photo : Irstea).

Par comparaison avec des techniques de pêche alternatives qui peuvent être mises en œuvre dans les milieux intertidaux, e.g., haveneau, senne, courtine (Labourg et al., 1985), carrelet (Rozas, 1992), filet tracté (Rozas et Minello, 1997) et verveux à ailes (Laffaille, 2000 ; Parlier, 2006), l'échantillonnage du necton avec les verveux doubles présente plusieurs avantages et inconvénients (Table 3.3). L'un des avantages majeurs du verveux double est qu'il peut être déployé sur une gamme étendue d'habitats et de substrats, incluant des retenues d'eau, des fossés végétalisés ou non, des chenaux intertidaux et des vasières. Cette polyvalence permet d'échantillonner le necton sur de vastes gradients environnementaux. D'autres engins de pêche ont été testés de manière ponctuelle (sennes de plage, nasses) ou continue (verveux à ailes), mais ces résultats n'ont pas été exploités dans la thèse.

Table 3.3 – Avantages et inconvénients de l'échantillonnage avec les verveux doubles (sources : Rozas et Minello, 1997 ; Bouju et al., 2008).

Avantages	Inconvénients
— Déploiement possible en zone peu profonde et sur les fonds irréguliers — Pose compatible avec la présence de végétation submergée — Échantillonnage possible de jour comme de nuit — Échantillons intégrés dans le temps et dans l'espace — Efficacité de capture indépendante de la dextérité des opérateurs — Les individus capturés peuvent être relâchés très souvent vivants	— Pas de quantification absolue des abondances (i.e. par unité de surface d'habitat ou de volume d'eau) — Risque de colmatage (accumulation de débris) — Risque d'arrachement par les courants — Prises accessoires non désirables (e.g. ragondins, loutres) — Les poissons et crustacés capturés peuvent attirer d'autres organismes (e.g. crabes, oiseaux piscivores)

1.3.2. Protocole de capture des poissons et macrocrustacés

Le protocole de capture et le traitement des échantillons biologiques ont varié entre les différentes phases d'étude. La stratégie d'échantillonnage s'est néanmoins stabilisée à partir de l'année 2011 avec la pose en routine et en simultané des verveux doubles standard et 4 mm dans les différents sites de pêche. Nous détaillons ci-après le protocole d'échantillonnage mis en œuvre dans le cadre du projet CAPALEST (2011-2012), dont les données sur le necton constituent le support intégral des Chapitres 4 et 5. Les 13 sites étudiés lors du projet CAPALEST se répartissent entre les deux marais dépoldérisés (Mortagne et île Nouvelle), cinq vasières intertidales, un chenal de marée intertidal, un marais endigué géré en eau douce et deux marais endigués gérés en eau saumâtre (Figs. 3.12 et 3.13 ; Table 3.4).

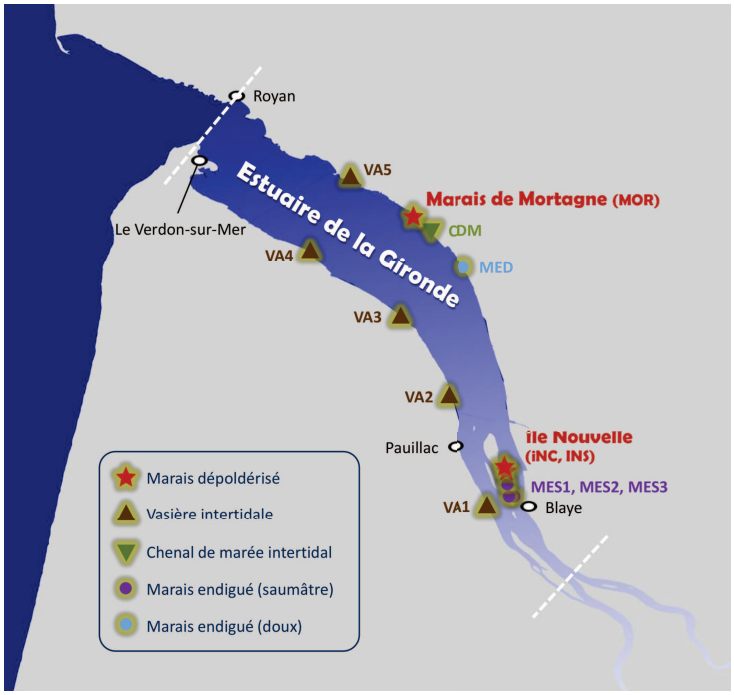


Figure 3.12 – Carte des 13 sites intertidaux et endigués échantillonnés dans la Gironde lors du projet CAPALEST.

Table 3.4 – Informations sur les sites d'échantillonnage (projet CAPALEST, 2011−2012).

Groupe de sites	Site	Nom complet du site	Type d'habitat	Informations complémentaires
Sites intertidaux naturels	VA1	Vasière de Cussac-Fort-Médoc	Vasière intertidale	Altitude moyenne dans la zone intertidale.
	VA2	Vasière de Saint-Estèphe	Vasière intertidale	Altitude moyenne dans la zone intertidale.
	VA3	Vasière de Saint-Christoly	Vasière intertidale	Altitude moyenne dans la zone intertidale.
	VA4	Vasière de Phare de Richard	Vasière intertidale	Altitude moyenne dans la zone intertidale.
	VA5	Baie de Chant-Dorat	Vasière intertidale	Altitude moyenne dans la zone intertidale.
	CDM	Chenal de Mortagne	Chenal de marée intertidal	Chenal de 17 m de large, perpendiculaire au chenal principal reliant le port de Mortagne à l'estuaire subtidal.
Sites intertidaux restaurés	MOR	Marais de Mortagne	Marais dépoldérisé	Le site de pêche est localisé dans la zone centrale de l'ancien polder (à 1,25 km de la brèche). Forte exposition au flux et au reflux des marées, peu de rétention d'eau à marée basse.
	INC	Île Nouvelle Bouchaud Centre	Marais dépoldérisé	Le site de pêche est localisé dans la partie centrale de la zone dépoldérisée. La localisation a été modifiée en raison de l'évolution du chenal d'érosion (site à 0,8 km de la brèche en mai 2011 et à 1,4 km en décembre 2012).
	INS	Île Nouvelle Bouchaud Sud	Marais dépoldérisé	Retenue d'eau. Sité localisé à 2,30 km de la brèche.
Sites endigués	MED	Marais de Saint-Dizant-du-Gua	Marais endigué d'eau douce	Fossé (5.5−6.0 m de large).
	MES1	île Nouvelle, nord-ouest UG3	Marais endigué saumâtre	Site éloigné de l'ouvrage hydraulique.
	MES2	île Nouvelle, UG5	Marais endigué saumâtre	Site éloigné de l'ouvrage hydraulique.
	MES3	île Nouvelle, nord-est UG3	Marais endigué saumâtre	Proche de l'ouvrage hydraulique (40-50 m).

Cinq campagnes d'échantillonnage ont été menées dans le cadre du projet CAPALEST : mai 2011, septembre-novembre 2011, février-mars 2012, mai-juin 2012 et juillet 2012. Des campagnes additionnelles ont été réalisées sur l'île Nouvelle lors des années 2011 et 2012. À chaque campagne, deux verveux doubles 4 mm et un verveux double standard ont été déployés sur chaque site (Fig. 3.14). Ces trois verveux, alignés et espacés d'une dizaine de mètres, ont été disposés parallèlement aux courants principaux afin de limiter la tension exercée par le courant et d'éviter l'accumulation de déchets végétaux au niveau du filet droit. Dans les marais endigués (sites MED, MES1, MES2, MES3), les verveux ont été déployés le long ou au fond des fossés, selon leur profondeur. Sauf exception, les échantillonnages ont été réalisés de jour.

Afin d'éviter des pertes provoquées par une émersion prolongée des organismes lors des marées basses, les filets ont été posés et relevés à mi-marée – soit mis en pêche durant six heures environ – pour les sites concernés par ce risque. Les contraintes d'accès à l'île

(a) Près de la vasière de Saint Christoly (site VA3).

(b) Vasière de Chant-Dorat (site VA5).

(c) Chenal intertidal naturel (site CDM).

(d) Zone dépoldérisée de l'île Nouvelle (proche du site INC).

(e) Marais endigué saumâtre (site MES2).

(f) Marais endigué géré en eau douce (site MED).

Figure 3.13 – Illustration de la diversité des sites intertidaux et endigués échantillonnés (Crédit photo : Irstea). Les abréviations des sites sont dans la Table 3.4.

Nouvelle ont conduit à augmenter le temps de pose des verveux à une durée d'environ 24 h. Par conséquent, les pêches sur l'île Nouvelle s'étendent sur les périodes diurne et nocturne. Par ailleurs, sur quatre des cinq stations de l'île (i.e. MES1, MES2, MES3 et INS), seul un verveux double 4 mm a été déployé à chaque campagne, au lieu de deux pour les autres sites d'échantillonnage du projet CAPALEST. Cette adaptation du protocole s'explique par des limites de place disponible pour disposer le nombre standard de verveux doubles tout en limitant leur

influence mutuelle.

(a) Vasière VA1 (Février 2012).

(b) Île Nouvelle, site INC (Décembre 2012).

(c) Île Nouvelle, site INC (Décembre 2012).

Figure 3.14 – Pose et relevé des verveux doubles sur les sites d'échantillonnage.

1.4. Acquisition des données

1.4.1. Données physico-chimiques

La physico-chimie de l'eau a été relevée sur chaque site et à chaque campagne au moyen de sondes multiparamètres. La température (°C), la conductivité ($mS.cm^{-1}$), la conductance spécifique ($mS.cm^{-1}$) et la salinité (‰) ont été mesurées ponctuellement lors de la pose et du relevé des verveux doubles. La hauteur d'eau (m) a également été relevée lors de chaque pose et relevé de verveux, au milieu de la paradière.

1.4.2. Constitution des échantillons et recueil des données biologiques

Pour chaque verveux double, les captures des deux chambres ont été traitées séparément, permettant la constitution de deux échantillons pour un seul engin. Seuls les poissons téléostéens et les crustacés décapodes ont été considérés. Les individus capturés ont été identifiés à l'espèce, et à défaut au rang taxonomique supérieur le plus bas possible. Pour chaque taxon, les effectifs ont été dénombrés. Les individus de moins de 60 mm ont été sous-échantillonnés et l'identification a été vérifiée en laboratoire (Fig. 3.15). Un sous-échantillon aléatoire de 50 individus par taxon a fait l'objet de mesures de taille. Pour les poissons téléostéens, la taille relevée est la longueur à la fourche (LF) pour les individus dont la nageoire caudale est fourchue, la longueur totale (LT) dans les autres cas. La taille mesurée est la largeur maximale du céphalothorax pour les crabes (LCT) et la longueur post-orbitale du céphalothorax pour les crevettes (LCT-). Des pesées individuelles ont été effectuées à partir d'octobre 2011 suite à l'acquisition d'une balance électronique de précision de résolution 0,2 g. Une masse totale par taxon a été soit calculée à partir de la somme des masses individuelles, soit estimée en utilisant des ratios de masse moyenne par individu. Les masses individuelles manquantes ont été estimées à partir des relations taille-masse obtenues pour chaque espèce. Ces relations ont été soit calculées à partir du jeu de données local, soit obtenues à partir du site Fishbase (Froese et Pauly, 2017).

1.4.3. Captures et biomasse par unité d'effort : CPUE et BPUE

Pour chaque chambre d'un verveux double, l'effort de pêche (exprimé en « verveux.heure » et abrégé en « vvx.h ») correspond à la durée pendant laquelle l'engin échantillonne de manière effective multipliée par 0,5 – chaque chambre correspondant à un demi-verveux double.

(a) Anguille mesurée au moyen d'un ichtyomètre.

(b) Balance électronique.

(c) Sous-échantillonnage au moyen d'un bac de tri.

Figure 3.15 – Quelques exemples de traitement des échantillons biologiques sur le terrain (Crédit photo : Irstea).

La durée de pêche effective est la durée pendant laquelle le niveau d'eau est resté suffisamment haut (i.e. $\geq$ 25 cm) pour permettre aux organismes aquatiques de s'engager dans l'une ou l'autre des chambres du verveux double. Lorsque la hauteur d'eau est restée constamment supérieure à 25 cm, la durée de pêche effective correspond au temps total de pose du verveux. Dans le cas contraire, la durée effective a été estimée à partir des marégrammes du port de référence le plus proche. Les captures (CPUE) et biomasses (BPUE) par unité d'effort correspondent respectivement à des nombres d'individus et à des biomasses (g) par verveux.heure.

2. Description des communautés

La description taxonomique du necton inclut les poissons téléostéens et les crustacés décapodes. La structure fonctionnelle des communautés a été décrite uniquement à partir de la composante poissons du necton.

2.1. Structure taxonomique du necton (poissons et décapodes)

2.1.1. Richesse spécifique et nombre total d'espèces

La richesse spécifique peut être comparée entre sites en tenant compte, ou non, du nombre total d'individus contenus dans l'échantillon (Gotelli et Colwell, 2001). En effet, la probabilité de capturer de nouvelles espèces augmente « mécaniquement » avec la taille de l'échantillon. Si cet effet est indésirable, la richesse spécifique ne peut être comparée entre plusieurs échantillons qu'en s'affranchissant des différences d'effectifs. Ainsi, le nombre total d'espèces (noté S) dans un site ou un échantillon peut être distingué de sa richesse spécifique (noté RS), estimée pour une taille d'échantillon homogène. Gotelli et Colwell (2001) présente différentes procédures de raréfaction permettant d'estimer RS. En toute rigueur, la comparaison du nombre total d'espèces recensées (S) est valide uniquement lorsque la courbe d'accumulation des espèces a atteint une asymptote (Gotelli et Colwell, 2001). Malgré cette réserve, nous avons utilisé le nombre total d'espèces recensées (S) pour comparer les assemblages de necton entre les différents habitats échantillonnés en 2011-2012 dans le cadre du projet CAPALEST (Chapitre 4). S a été calculé après regroupement des captures de tous les verveux d'un site donné, toutes campagnes d'échantillonnage incluses.

2.1.2. Indice d'équitabilité

Smith et Wilson (1996) ont passé en revue les indices d'équitabilité (*evenness*) les plus couramment utilisés en écologie. Pour les assemblages du necton, nous avons retenu l'indice d'équitabilité de Camargo (1993). L'indice de Camargo est basé sur la différence moyenne entre les proportions des espèces présentes dans l'assemblage (Tuomisto, 2012) :

$$E' = 1 - \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^{S} \frac{|p_i - p_j|}{S}$$

où p_i et p_j sont les abondances relatives des espèces i et j. L'indice de Camargo varie entre $1/S$ et 1. Par rapport à d'autres indices d'équitabilité (e.g. E_{var} ; Smith et Wilson, 1996), E' accorde moins de poids aux espèces rares. Cette propriété est un avantage dans la mesure où les abondances des espèces rares sont souvent mal évaluées par les échantillonnages (Alatalo, 1981), ce qui était probablement le cas lors des pêches scientifiques dans les sites intertidaux et endigués de la Gironde. Pour le calcul de l'indice de Camargo (E'), les CPUE et les BPUE moyennes par campagne d'échantillonnage ont remplacé les effectifs et les biomasses par espèces, respectivement. Les calculs ont été effectués séparément pour chaque type de verveux double.

2.2. Structure fonctionnelle des assemblages de poissons

La structure fonctionnelle des communautés de poissons a été décrite à partir d'une sélection de traits fonctionnels (i.e. biologiques et écologiques dans cette étude). Contrairement à l'approche taxonomique, la caractérisation fonctionnelle a été réalisée à l'échelle de l'écophase. L'écophase est définie comme le stade de développement d'une espèce adapté à une niche dans un milieu écologique particulier ; cette niche est différente de celles qui sont occupées par d'autres stades de développement (antérieurs ou postérieurs) de l'espèce (AquaPortail, 2017). Plusieurs étapes successives ont été nécessaires pour décrire la structure fonctionnelle des assemblages (Fig. 3.16).

2.2.1. Subdivision des espèces en écophases

La morphologie des poissons évolue au cours de l'ontogenèse. Ces évolutions morphologiques sont plus ou moins continues ou s'accélèrent à certaines tailles critiques. À ces modifications morphologiques sont associés des changement écologiques et trophiques : utilisation différente des habitats, changement de régime alimentaire, etc. Les espèces de poissons ont donc été subdivisées en plusieurs écophases pour tenir compte des changements majeurs qui interviennent lors de la croissance. Chez les poissons, les changements morphologiques et de régime alimentaire sont très souvent synchrones (e.g. Hjelm et al., 2003 ; Russo et al., 2007 ; Zhao et al., 2014) et sont associés à des changements écologiques plus généraux concernant la capacité de nage et la sélection des habitats (Russo et al., 2007). Comparés à la morphologie, les changements de régime alimentaire lors de la croissance sont bien documentés pour de nombreuses espèces. Par conséquent, les changements de régime alimentaire peuvent être utilisés pour repérer des phases de transition écologique plus générale lors de l'ontogenèse.

La liste et les limites de taille des différentes écophases de poisson échantillonnées sur les sites endigués et intertidaux, voire subtidaux (Chapitre 5), de l'estuaire de la Gironde sont présentées dans l'Annexe A.

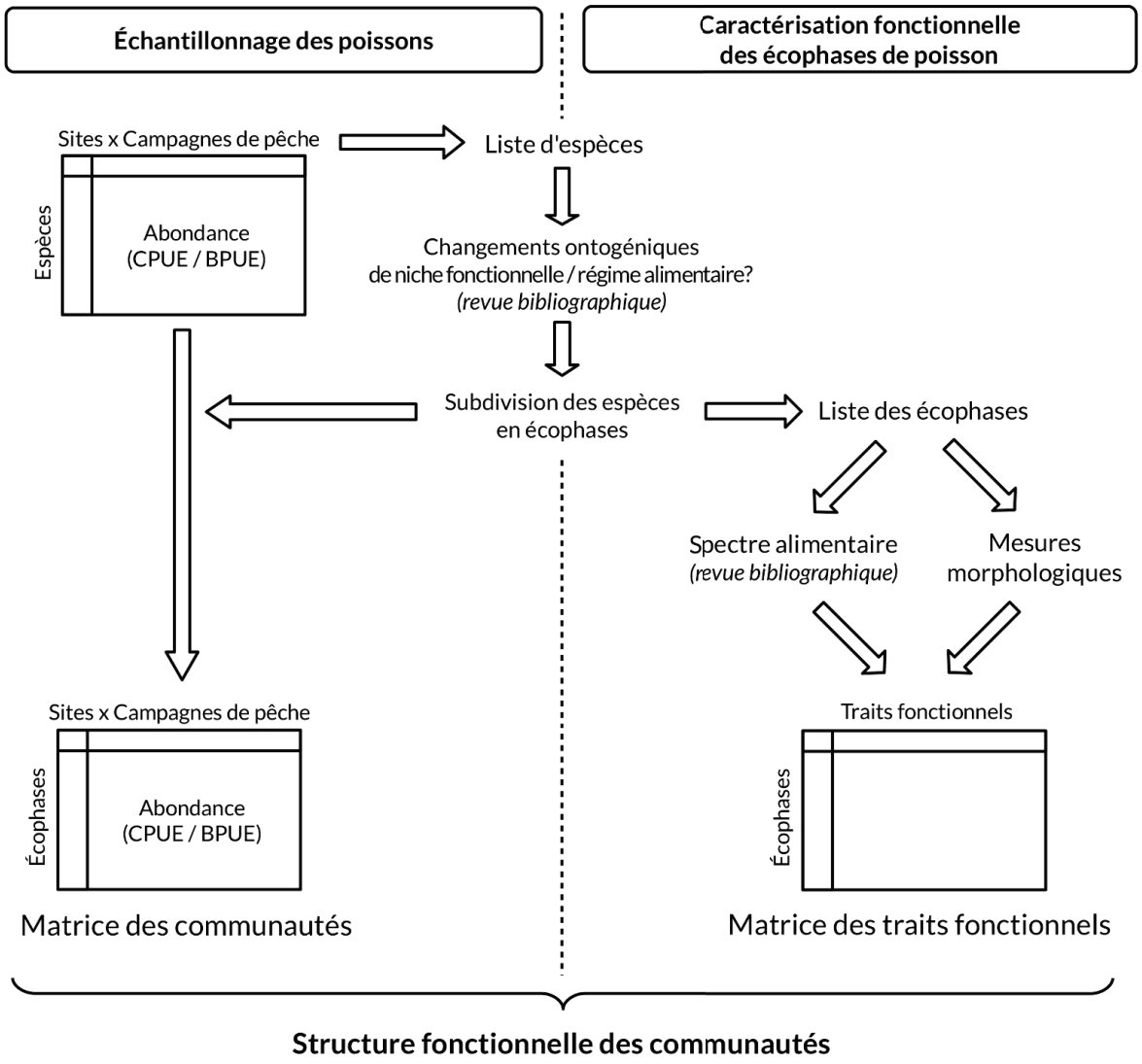


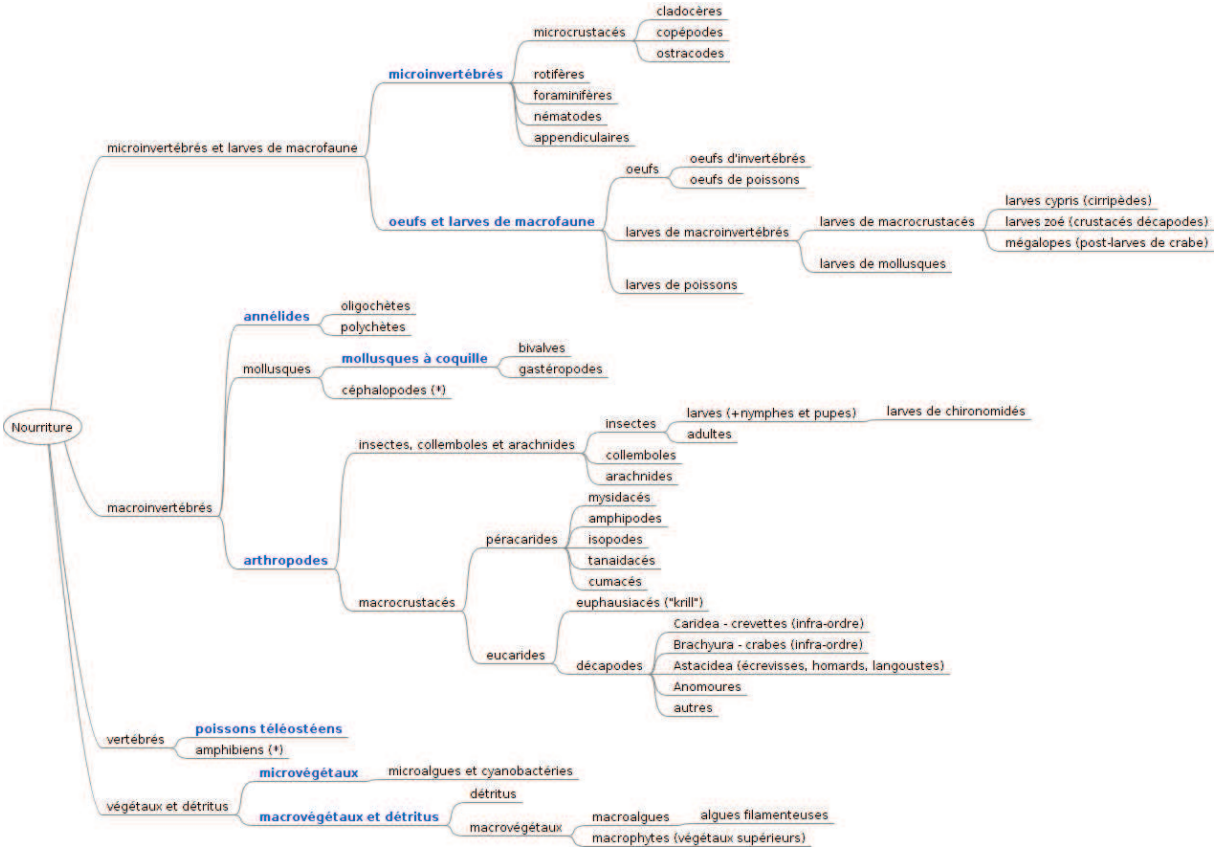
Figure 3.16 – Les différentes étapes de la caractérisation fonctionnelle des écophases de poisson.

2.2.2. Caractérisation du spectre alimentaire des écophases

Le spectre alimentaire des écophases a été documenté à partir d'études basées pour la plupart sur des analyses de contenus stomacaux, et réalisées dans des environnements variés. La synthèse bibliographique ne s'est pas limitée aux milieux estuariens car les traits fonctionnels doivent être, dans la mesure du possible, caractérisés indépendamment de l'environnement (Violle et al., 2007). Nous avons par conséquent considéré des milieux aquatiques diversifiés (marins, estuariens et dulçaquicoles) et tenu compte, au moins partiellement, de la plasticité des écophases dans l'utilisation des ressources alimentaires (Funk et al., 2008 ; Comte et al., 2016).

Malgré l'hétérogénéité des méthodologies employées dans les études de référence, nous avons retenu les principes suivants pour quantifier la contribution des différentes catégories de nourriture au régime alimentaire des écophases. L'importance de chaque catégorie de nourriture a été classée selon trois modalités : $P1$, importance de premier ordre ; $P2$, importance secondaire ; Ab, présence accessoire ou absence du régime alimentaire. Ces classes d'importance peuvent être considérées comme une variable ordinale semi-quantitative, avec

$Ab < P2 < P1$. Plus spécifiquement, la classe $P1$ regroupe les catégories de nourriture qui dominent les contenus stomacaux en termes de biomasse ou de volume. La classe $P2$ rassemble les catégories pouvant représenter plus de 10% de la biomasse ou du volume du bol alimentaire, sans toutefois atteindre le niveau $P1$. Afin de limiter l'influence des aliments rares dans l'analyse des traits fonctionnels, toutes les autres catégories de nourriture sont classées en Ab. Au total, l'importance de huit catégories de nourriture principales a été renseignée pour chaque écophase : (1) les microinvertébrés ; (2) les œufs et larves de la macrofaune (macroinvertébrés et poissons téléostéens) ; (3) les annélides ; (4) les arthropodes (insectes, collemboles, arachnides, eucaridés, péracarides) ; (5) les mollusques à coquille ; (6) les poissons téléostéens ; (7) les microphytes ; (8) les macrophytes et les détritus (Fig. 3.17).



(*) Les céphalopodes et les amphibiens, rarement rencontrés dans le régime alimentaire des écophases de la Gironde, ont été regroupés avec les poissons téléostéens.

Figure 3.17 – Les différents catégories de nourriture considérées lors de la caractérisation du régime alimentaire des écophases. Les huit catégories principales sont indiquées en bleu.

Une procédure de réduction de dimensionnalité (analyse en coordonnées principales, ACoP) a permis de résumer les huit catégories de nourriture de la matrice des spectres alimentaires en trois variables synthétiques. La procédure de réduction de dimensionnalité a été menée séparément dans les Chapitres 5 et 6, en raison de l'hétérogénéité des données de pêche utilisées, et donc du pool d'écophases considéré. Les valeurs positives et négatives associées aux trois premiers axes de l'ACoP ont été interprétées écologiquement. Ainsi, les axes synthétiques de l'ACoP ont été considérés comme des traits fonctionnels. Au total, les spectres alimentaires de 118 écophases appartenant à 52 espèces ont été décrits (Annexe A).

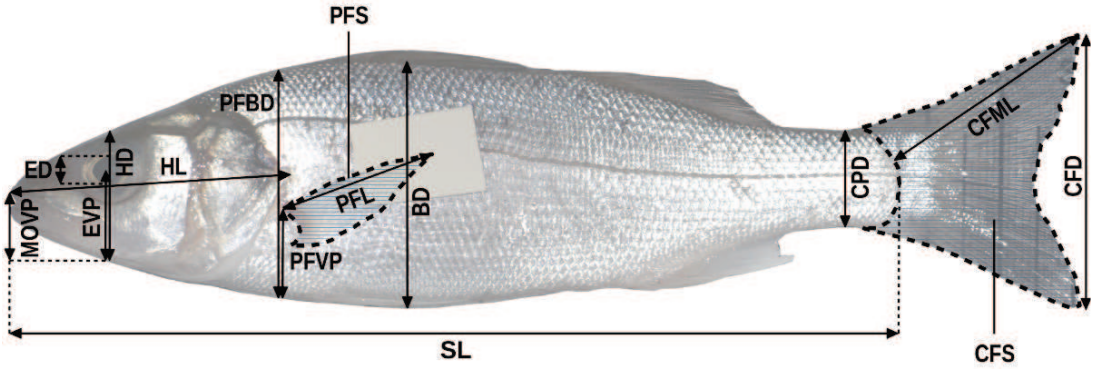
2.2.3. Sélection des traits écomorphologiques

En complément des trois traits fonctionnels décrivant directement le régime alimentaire, nous avons réalisé une revue bibliographique sur les traits morphologiques qui sont associés, chez les poissons, à des performances écologiques particulières, par exemple la capacité de nage et l'acquisition des ressources alimentaires. Les études écomorphologiques ont mobilisé une large gamme de traits morphologiques ayant une valeur fonctionnelle, e.g., la longueur relative de la tête, la hauteur relative du corps, le coefficient de forme de la nageoire caudale et la position verticale de l'œil (e.g. Gatz, 1979 ; Pouilly et al., 2003 ; Villéger et al., 2010 ; Clavel et al., 2013). L'utilisation de certains traits particulièrement informatifs (*hard traits*) ne s'est pas généralisée en raison de la complexité ou du coût de leurs acquisitions, e.g., la distance entre les branchiospines (Sibbing et Nagelkerke, 2001), la longueur relative du tube digestif (Winemiller, 1991 ; Pouilly et al., 2003) et la longueur de la protrusion de la bouche (Sibbing et Nagelkerke, 2001). Inversement, certains traits ont une corrélation moindre avec la performance écologique qu'ils mesurent ; plus simples à acquérir, ils ont néanmoins été repris dans de nombreuses travaux sur la diversité fonctionnelle, e.g., la longueur relative de la tête, le diamètre de l'œil, la longueur relative de la nageoire pectorale et la position verticale de l'ouverture de la bouche (e.g. Gatz, 1979 ; Winemiller, 1991 ; Villéger et al., 2010 ; Clavel et al., 2013). La revue bibliographique se limite aux traits morphologiques qui présentent un bon compromis entre facilité d'acquisition et corrélation avec une ou plusieurs performances écologiques. Les traits nécessitant un équipement sophistiqué ou des manipulations complexes (e.g. dissections) ont été écartés *a priori*.

1) Longueur standard (SL). La longueur standard d'un poisson renseigne sur ses capacités de déplacement et d'évitement de la prédation et, dans le cas des poissons prédateurs, sur la taille des proies qu'ils peuvent ingérer (Gatz, 1979 ; Villéger, 2008). Les grands poissons sont généralement plus rapides et plus endurants que les petits, grâce à une masse musculaire plus élevée au regard de la surface de frottement. Les poissons de petite taille peuvent néanmoins résider et se déplacer dans les habitats à structure complexe, e.g., les mangroves, les herbiers de plantes aquatiques ou les récifs coralliens (Villéger, 2008). La taille maximale des proies qu'un poisson peut ingérer est positivement corrélée avec sa longueur standard, mais de manière moins nette qu'avec d'autres traits morphologiques comme la longueur relative de la tête (Gatz, 1979). Chez les poissons piscivores, il existe à l'âge adulte une relation forte entre la taille du poisson et celle des proies ingérées. Et généralement, à mesure que leur taille augmente, les proies d'abord zooplanctoniques sont remplacées par des macroinvertébrés, puis par des poissons (Piet, 1998).

2) Acquisition de la nourriture. Les traits fonctionnels peuvent renseigner sur trois aspects associés à l'acquisition de la nourriture chez les poissons : (1) la localisation des proies dans l'espace, (2) le mode de capture et (3) le régime alimentaire. Les mesures morphologiques évoquées dans les sections suivantes sont représentées sur la Figure 3.18.

Longueur relative de la tête (HL/SL). La longueur relative de la tête renseigne sur la taille des proies capturées (Gatz, 1979) et la capacité de succion (i.e. l'efficacité de la capture des proies à courte distance) ou de filtration (i.e. l'adaptation à la microphagie suspensivore) du poisson (Sibbing et Nagelkerke, 2001). Chez les poissons, la taille relative et absolue des proies est positivement et fortement corrélée à la longueur relative de la tête. Les carnivores



SL: Longueur standard
BD: Hauteur du corps
HL: Longueur de la tête
HD: Hauteur de la tête
EVP: Position verticale de l'œil
ED: Diamètre de l'œil
MOVP: Position verticale de l'ouverture de la bouche

PFVP: Position verticale de la nag. pectorale
PFBD: Hauteur du corps au niveau de la nag. pectorale
PFL: Longueur de la nageoire pectorale
PFS: Surface de la nageoire pectorale
CPD: Hauteur du pédicule caudal
CFD: Hauteur de la nageoire caudale
CFS: Surface de la nageoire caudale
CFML: Longueur maximale de la nageoire caudale

Figure 3.18 – Les mesures morphologiques chez les poissons.

et les piscivores se distinguent par les dimensions de leur tête, et par la taille et la position verticale de leur bouche (Gatz, 1979). À volume constant, les poissons ayant une tête plus allongée par rapport à la longueur totale du corps ont une capacité de succion plus élevée. Chez les poissons qui chassent des proies relativement grandes et rapides en les poursuivant, la succion permet de réduire la distance avec les proies lorsque celles-ci sont proches (Sibbing et Nagelkerke, 2001). Chez les poissons suspensivores qui s'alimentent en se déplaçant de manière lente et prolongée, une large tête permet d'augmenter le volume filtré (Sibbing et Nagelkerke, 2001). Les poissons herbivores se caractérisent souvent par un tronc allongé et une tête relativement courte. Chez les poissons strictement herbivores (e.g. *Labeo horie* ; Sibbing et Nagelkerke, 2001), il faut une cavité corporelle importante pour loger un intestin long et volumineux, ce qui nécessite un accroissement de la longueur, de la largeur ou de la hauteur du corps (Piet, 1998 ; Sibbing et Nagelkerke, 2001). Cette observation peut être généralisée aux poissons qui s'alimentent de matières peu digestes, notamment les détritivores et les limnivores.

Position verticale relative de l'ouverture de la bouche ($MOVP/HD$). Ce trait renseigne sur la position des proies dans la colonne d'eau (Villéger, 2008 ; Schleuter et al., 2012). Les poissons dont la bouche s'ouvre en position ventrale (i.e. bouche infère) se nourrissent généralement sur le fond (proies vivantes, plantes ou détritus) tandis que les poissons dont la bouche s'ouvre vers le haut de la tête (i.e. bouche supère) s'alimentent près de la surface (Villéger, 2008).

Taille relative de l'œil (ED/HD). Chez les poissons, la taille de l'œil renseigne sur le besoin de perception visuelle dans l'environnement, qu'il s'agisse de détecter les proies (et plus généralement, la nourriture), les prédateurs ou les partenaires sexuels. D'après Gatz (1979), le trait (ED/SL) mesure l'importance de la vision dans l'acquisition de la nourriture [4] ; néanmoins, les espèces qui chassent à vue n'ont pas systématiquement de grands yeux. En fait, le besoin de

4. Gatz (1979) exprime la taille relative de l'œil par rapport à la longueur standard du poisson (SL), et non la hauteur de la tête (HD).

perception visuelle, et donc le diamètre de l'œil, sont faibles (1) si le milieu est peu turbide avec une bonne visibilité, (2) si les proies ou les items alimentaires recherchés sont de grande taille, ou (3) s'il existe d'autres mécanismes de détection (barbillons, etc.). Dans la plupart des autres cas, le besoin de perception visuelle sera plus élevé et se traduira par un œil de plus grandes dimensions. Dans les communautés tropicales d'eau douce, les poissons qui s'alimentent près du fond ont des yeux relativement grands ; à l'inverse, les poissons qui s'alimentent près de la surface ont de petits yeux (Piet, 1998). Chez les poissons dont le mode d'alimentation consiste à pomper sélectivement et filtrer les eaux riches en zooplancton, une bonne acuité visuelle est nécessaire pour repérer les zones où les petites proies planctoniques sont concentrées, ce qui impose une contrainte forte sur les dimensions de l'œil (Sibbing et Nagelkerke, 2001). Mais, la taille relative de l'œil reste un trait complexe à interpréter.

3) Locomotion et capacité de nage : accélération, endurance, manœuvre. Les aspects écomorphologiques associés à l'hydrodynamisme et aux capacités de nage des poissons renseignent sur leur position dans la colonne d'eau, leur préférence ou leur tolérance vis-à-vis de la vitesse du courant, et leurs capacités de nage incluant l'endurance, l'accélération et la manœuvrabilité (Villéger, 2008).

Position verticale des yeux (EVP/HD). L'insertion verticale des yeux renseigne sur la position du poisson dans la colonne d'eau (Gatz, 1979). Une position verticale élevée de l'œil (position dorsale) est associée à une préférence pour les habitats benthiques et à un mode de vie sédentaire. Chez les poissons qui vivent dans la colonne d'eau, les yeux ont une position plus latérale (Gatz, 1979). Ce trait morphologique a par ailleurs une importance secondaire pour caractériser le régime alimentaire des poissons (Pouilly et al., 2003).

Hauteur relative du corps (BD/SL). La hauteur relative du corps reflète l'hydrodynamisme général du poisson et sa capacité à résister à des vitesses de courant élevées (Nikolski, 1933 ; Gatz, 1979). Pour les brèves séquences de nage, un profil étiré verticalement (i.e. poissons comprimés) permet d'augmenter la propulsion et donc l'accélération. Ce type de profil est plus adapté pour la nage lente et les manœuvres précises, et procure donc un avantage dans les environnements structuralement complexes. L'augmentation de la surface latérale du corps s'accompagne d'un accroissement des forces de frottement, ce qui grève l'efficacité de la nage soutenue (Webb, 1984). Dans les habitats où les vitesses de courant sont élevées, le profil du corps est moins étiré verticalement mais plutôt allongé pour devenir fusiforme (Gatz, 1979). D'après une étude écomorphologique sur les poissons tropicaux d'eau douce (Piet, 1998), les espèces ayant un corps étiré verticalement ont tendance à s'alimenter sur le fond ou plus près du fond. Villéger (2008) relève que la hauteur du corps chez les poissons plats dans les environnements marins et estuariens est très faible si l'on considère leur position effective dans le milieu et qu'il se nourrissent pourtant de proies typiquement benthiques. Par conséquent, les corps étirés ou au contraire très aplatis verticalement sont révélateurs de poissons vivant près ou sur le fond. Par ailleurs, un corps étiré verticalement réduit le risque de prédation (Vøllstad et al., 2004). En effet, la forme du corps chez *Carassius carassius*, ou carassin commun, change (augmentation de l'étirement vertical) chez les populations en présence de prédateurs (Brönmark et Miner, 1992), ce qui réduit le risque de prédation (Nilsson et al., 1995).

Longueur relative de la nageoire pectorale (PFL/SL). La longueur relative des nageoires pectorales, qui servent surtout à la nage de précision, renseigne sur la vitesse du courant dans l'habitat du poisson (Gatz, 1979). Les valeurs élevées du trait sont associées à des faibles

vitesses de courant. Il est, en effet, vraisemblable qu'un poisson vivant dans un milieu calme manœuvre davantage qu'un poisson exposé à de forts courants (Gatz, 1979).

Coefficient de forme des nageoires pectorales (PFL^2/PFS). Le coefficient de forme des nageoires pectorales renseigne sur (1) l'habitat du poisson (vitesse du courant) et (2) ses capacités de nage. Un faible coefficient de forme permet une propulsion plus efficace à faible vitesse – utile pour accélérer ou manœuvrer – tandis qu'un coefficient élevé augmente la propulsion à vitesse soutenue, i.e. pour la croisière ou le sprint. Chez les Labridés, les espèces qui utilisent leurs nageoires pectorales comme des rames ont des nageoires arrondies (i.e. avec un faible coefficient de forme) tandis que les espèces qui font des mouvements de battement ont des nageoires plus effilées (i.e. avec un coefficient de forme élevé). Les espèces aux nageoires pectorales effilées nagent significativement plus vite. En effet, le battement des nageoires générerait davantage de propulsion à vitesse élevée. Chez les poissons qui utilisent leurs nageoires comme des rames, la propulsion est plus forte à faible vitesse (Bellwood et Wainwright, 2001). Les espèces de Labridés ayant des nageoires pectorales effilées ont des régimes alimentaires variés (plancton, invertébrés benthiques, algues) qui impliquent tous une forte mobilité, soit pour se maintenir dans le courant, soit pour couvrir de grandes distances (ou surfaces) pour s'alimenter. Ces différents modes d'alimentation nécessitent donc une nage efficace à vitesse soutenue (Bellwood et Wainwright, 2001).

Position verticale de l'insertion des nageoires pectorales ($PFVP/PFBD$). Plusieurs auteurs utilisent ce trait morphologique comme indicateur de la capacité des poissons à se mouvoir en effectuant une rotation, et donc à manœuvrer (Villéger et al., 2010 ; Schleuter et al., 2012 ; Clavel et al., 2013).

Rétrécissement du pédicule caudal (CFD/CPD). La contraction verticale du pédicule caudal renseigne sur deux facultés antagonistes associées à la nage du poisson, i.e. l'endurance et la manœuvre (Villéger, 2008). Le pédicule caudal génère une résistance latérale qui diminue l'efficacité de la nage : plus le pédicule est haut, plus la résistance est importante (Blake, 2004 *dans* Villéger, 2008). Un haut pédicule caudal augmente la vitesse de propulsion à l'attaque. Au contraire, chez les poissons qui nagent de manière prolongée et soutenue, le pédicule est étroit ce qui diminue la résistance latérale (Webb, 1984, 1988 *dans* Sibbing et Nagelkerke, 2001). Ainsi, le rétrécissement du pédicule caudal est très marqué chez les espèces pélagiques (Villéger, 2008).

Hauteur relative de la nageoire caudale (CFD/BD). Le rapport entre la hauteur de la nageoire caudale et la hauteur du corps renseigne sur l'hydrodynamisme du poisson et sa capacité de nage endurante. Un fort étirement vertical de la nageoire caudale confère un meilleur hydrodynamisme car les lobes de la nageoire se situent à l'extérieur de la zone de turbulence générée par le corps du poisson (Gatz, 1979). La valeur fonctionnelle de ce trait reste néanmoins théorique car elle n'a pas été corroborée expérimentalement (Gatz, 1979).

Coefficient de forme de la nageoire caudale (CFD^2/CFS, CFD/CFL, ou $CFD/CFML$). Dans les études écomorphologiques sur les poissons, on recense au minimum trois manières différentes de calculer le coefficient de forme de la nageoire caudale. Ces définitions ont pour point commun de quantifier le degré d'étirement de la nageoire caudale. La formule CFD^2/CFS correspond à la définition proposée par Gatz (1979) et reprise par Mahon (1984) ; ce coefficient de forme est positivement corrélé avec le pourcentage de muscles rouges dans le pédicule caudal (Gatz, 1979). Dumay et al. (2004) utilisent l'inverse du coefficient CFD/CFL, i.e. CFL/CFD. Un troisième coefficient de forme ($CFD/CFML$) a été utilisé par Schleuter

et al. (2012). Les nageoires caudales des poissons très endurants sont typiquement effilées et fourchues, en forme de croissant (coefficient de forme élevé), ce qui augmente l'efficacité de la propulsion et réduit les frottements lors de la nage. Les poissons ayant des nageoires tronquées ou arrondies (faible coefficient de forme) nagent comparativement moins vite et sur des durées plus courtes ; ils peuvent en contrepartie accélérer de manière plus explosive et manœuvrer avec plus de précision (Keast et Webb, 1966 ; Gatz, 1979 ; Mahon, 1984 ; Villéger, 2008).

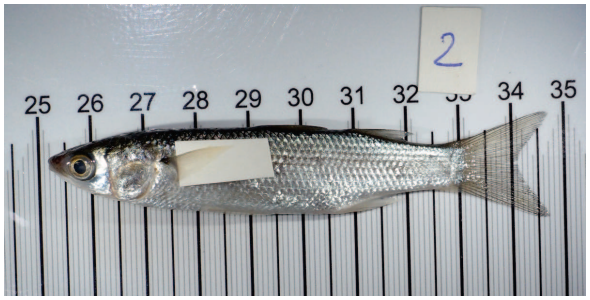
4) Autres traits fréquemment utilisés Parmi les autres traits fréquemment utilisés dans les travaux d'écomorphologie et de diversité fonctionnelle, on peut citer, de manière non exhaustive, la présence et longueur des barbillons près de la bouche (traits renseignant sur l'affinité du poisson pour le fond et sur l'importance des sens autres que la vue dans la détection de la nourriture), la longueur relative du pédicule caudal (trait associé à la capacité de nage du poisson), les caractéristiques des dents, la largeur du corps, la longueur relative du tube digestif, la protrusion de la bouche, la distance moyenne entre les branchiospines et la longueur des branchiospines (e.g. Gatz, 1979 ; Mahon, 1984 ; Piet, 1998 ; Pouilly et al., 2003). Mais ces traits n'ont pas été pris en compte dans notre étude.

2.2.4. Mesure des traits écomorphologiques

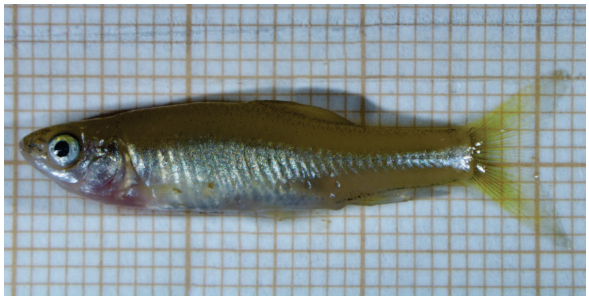
La plupart des traits écomorphologiques ont été mesurés directement sur des individus frais ou décongelés collectés dans l'estuaire de la Gironde, ou dans des hydrosystèmes adjacents. Pour compléter nos échantillons, plusieurs dizaines de post-larves de daurade royale (*Sparus aurata*) ont été obtenues auprès d'une écloserie (La Ferme Marine de Douhet, île d'Oléron, France). Les autres mesures ont été réalisées à partir de photos ayant deux origines principales : l'ouvrage *Actinopterygians from the North-eastern Atlantic and the Mediterranean, version 09* (Iglésias, 2013) et les images acquises au sein de l'unité de recherche RECOVER à Irstea Aix-en-Provence (Lanoiselée, 2004).

La principale difficulté a consisté à collecter ou à produire des photos de bonne qualité pour les stades post-larvaires et juvéniles de toutes les espèces de poisson recensées dans la Gironde. Par contraste, il est en règle générale possible de trouver des photos prises dans des conditions relativement standardisées pour les stades adultes (i.e. corps étendu latéralement, bouche fermée, nageoires visibles et correctement déployées).

Nous avons utilisé deux procédés distincts – en fonction de la taille des individus – pour l'acquisition des images de poissons servant de support aux mesures morphologiques (Fig. 3.19). Les poissons de plus de 50 mm ont été disposés sur une planche de mesure millimétrée et photographiés au moyen d'un appareil photo numérique (marque Olympus, modèle XZ-1) et d'un trépied assurant la verticalité de la prise de vue. Les images de poissons de moins de 50 mm ont été acquises au moyen d'un stéréomicroscope Nikon (modèle SMZ1500) couvrant une plage de zoom allant de 0,75x à 11,25x et du logiciel NIS-Elements. Les photos correspondant à des vues partielles ont été assemblées *a posteriori* en utilisant le logiciel Hugin. Les mesures morphologiques ont ensuite été réalisées avec le logiciel ImageJ, après réglage et vérification de l'échelle.

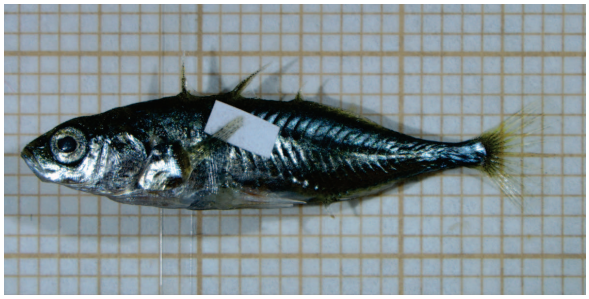


(a) *Liza ramada*
Marais de Mortagne, Juin 2015.

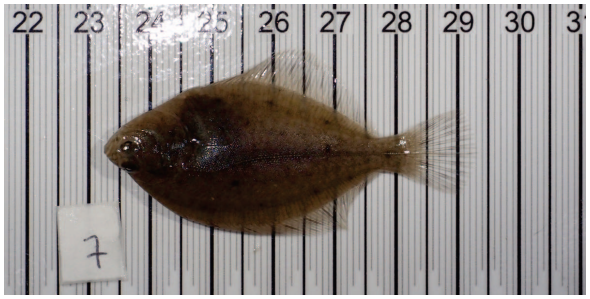


(b) *Pseudorasbora parva*
île Nouvelle, Avril 2015.

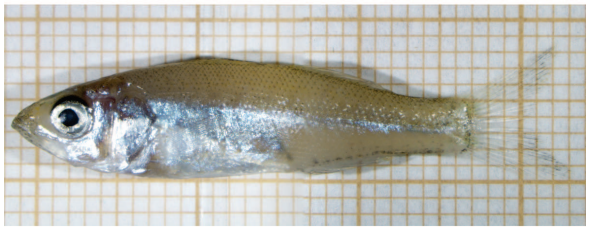
(c) *Dicentrarchus labrax*
Marais de Mortagne, Juin 2015.



(d) *Gasterosteus aculeatus*
Marais de Mortagne, Mai 2015.

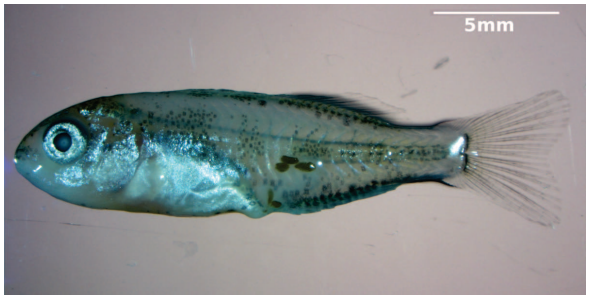


(e) *Platichthys flesus*
Vasière de Chant-Dorat, Juin 2015.



(f) *Dicentrarchus punctatus*
Marais de Mortagne, Août 2015.

(g) *Solea solea*
Estuaire de la Gironde, Juillet 2015.



(h) *Sparus aurata*
Ferme marine de Douhet, Nov. 2015.

Figure 3.19 – Exemple d'images acquises servant de support aux mesures écomorphologiques (Crédit photo : A. Lechêne). Colonne de gauche : Photos prises avec un appareil photo numérique. Colonne de droite : Photos acquises avec un stéréomicroscope au laboratoire.

2.2.5. Prise en compte des morphologies atypiques

La morphologie atypique de certains ordres de poissons a nécessité des adaptations dans la mesure et le calcul de certains traits écomorphologiques. Nous avons adopté les conventions suivantes, inspirées en grande partie de Villéger (2008).

1) Les pleuronectiformes et autres poissons plats. Étant donnée la position des pleuronectiformes dans leur milieu de vie, la hauteur relative du corps a été calculée comme le ratio entre la largeur maximale du corps (BW) – c'est-à-dire la distance entre la nageoire pectorale de la face oculée et celle de la face aveugle – et la longueur standard (SL ; Villéger, 2008). Le ratio $MOVP/HD$ a été fixé à 0 étant donné que la majorité des proies consommées par les pleuronectiformes sont benthiques. La capacité de manœuvre des pleuronectiformes étant très faible, le ratio ($PFVP/PFBD$) a été fixé à 0. Les deux yeux étant positionnés sur la face supérieure du poisson, le ratio (EVP/HD) relatif à la position verticale des yeux a été fixé à 1.

2) Les rajiformes. Les raies sont dépourvues de nageoire caudale fonctionnelle ; la propulsion est assurée par les battements ou les ondulations des nageoires pectorales (ailes). Comme les pleuronectiformes, les rajiformes ont un corps aplati mais, à la différence de ceux-ci, symétrique (pas de latéralisation). Les ratios CFD/BD et $MOVP/HD$ ont été fixés à 0 et les ratios CFD/CPD, (CFD^2/CFS) et EVP/HD à 1. Les raies ont une faible aptitude pour la manœuvre dans des environnements structuralement complexes ; par conséquent, le ratio $PFVP/PFBD$ a été fixé à 0.

3) Les anguilliformes. Fusionnée avec les nageoires impaires, la nageoire caudale n'est pas individualisée chez les anguilliformes. A la différence de la plupart des autres espèces de poissons, les anguilliformes n'utilisent pas de manière privilégiée leur nageoire caudale pour se déplacer vers l'avant ; c'est la totalité du corps qui est utilisée pour générer la propulsion (Müller et al., 2001 ; Tytell et Lauder, 2004). Ce mode de nage confère une forte manœuvrabilité (Müller et al., 2001). Ainsi, le ratio CFD/BD, dont les valeurs élevées sont associées aux poissons de pleine eau ayant une nageoire caudale effilée et une faible capacité de manœuvre, est fixé à 0 pour les anguilliformes. Les anguilliformes sont par ailleurs dépourvus de pédicule caudal. Le ratio CFD/CPD représentant le rétrécissement du pédicule caudal est fixé à 1, le rétrécissement du corps des anguilliformes n'étant pas accentué au niveau de l'insertion de la nageoire anale. L'attribution d'une valeur de coefficient de forme à la nageoire caudale est problématique. Nous avons décidé de retenir une valeur neutre pour ce paramètre (i.e. proche de la moyenne observée parmi les différentes écophases échantillonnées), dans la mesure où les valeurs élevées sont associées à la nage endurante en pleine eau et les valeurs faibles à une bonne capacité d'accélération.

4) Les hippocampes. La nageoire caudale est inexistante chez les hippocampes. Pour les ratios CFD/BD et CFD/CPD, les mêmes adaptations que pour les anguilliformes ont été retenues. Le ratio (CFD^2/CFS) a été fixé arbitrairement à 1 : cette valeur parmi les plus faibles recensées au sein du pool régional d'écophases rapproche les hippocampes des poissons ayant des nageoires tronquées ou arrondies (faible aptitude pour la nage endurante).

2.3. Approche patrimoniale et socio-économique de la biodiversité

La structure taxonomique et fonctionnelle des communautés permet de décrire la biodiversité selon différents angles. Ainsi, d'un point de vue strictement écologique, plusieurs notions peuvent être caractérisées : richesse, diversité, redondance, etc. Mais, la biodiversité peut également être considérée sous l'angle des services rendus aux sociétés humaines (services écosystémiques). Un certain nombre d'indices synthétiques de biodiversité ont été développés

pour quantifier ces bénéfices, à partir d'hypothèses écologiques simples. Dans notre étude sur la restauration des marais intertidaux, nous nous sommes intéressés à trois services écosystémiques potentiellement délivrés par les habitats : (1) la conservation des espèces, (2) la lutte contre les espèces exotiques (en particulier, les espèces invasives) et (3) l'intérêt pour la pêche, dans ses dimensions économique et récréative. Une sélection d'indices synthétiques permettant de mesurer simplement ces intérêts sont présentés ci-après.

2.3.1. Conservation de la biodiversité

L'indice BCC (*Biodiversity Conservation Concern*) proposé par Fattorini (2006) évalue l'intérêt des communautés pour la conservation de la biodiversité, en se basant sur le risque d'extinction des espèces. Plus précisément, l'indice BCC repose sur les catégories de risque d'extinction utilisées dans les listes rouges mondiale et régionales de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN). Les listes rouges de l'UICN sont des systèmes de classification des espèces végétales et animales en fonction de leur risque d'extinction à différentes échelles. Ces listes embrassent des groupes taxonomiques aussi variés que les plantes, les invertébrés, les amphibiens, les oiseaux et les mammifères. S'agissant des poissons, la méthodologie développée par l'UICN à l'échelle mondiale a été reprise à l'échelle de la France métropolitaine pour définir et catégoriser une liste rouge des espèces d'eau douce menacées (UICN France, 2010). L'indice BCC attribue à une communauté une valeur allant de 0 – cas où toutes les espèces appartiennent à la catégorie de menace la plus faible, à savoir « Préoccupation mineure » (LC) dans le système UICN – à 1 – toutes les espèces appartiennent à la catégorie de menace la plus forte, c'est-à-dire « En danger critique d'extinction » (CR). L'indice utilise deux types d'informations : (a) le niveau de menace pesant sur chaque espèce au sein d'une communauté, après exclusion des catégories de menace non pertinentes, et (b) le nombre total d'espèces dans chaque niveau de menace. En raison de leur caractère non informatif, les catégories « Données insuffisantes » (DD), « Non évalué » (NE) et « Non applicable » (NA) sont exclues du calcul de l'indice BCC. La pondération retenue par Fattorini (2006) pour les catégories de menace restantes est une série géométrique de type 2^n (Table 3.5).

Table 3.5 – Les catégories de menace d'extinction de l'UICN et leur pondération dans le calcul de l'indice BCC.

Catégorie de menace UICN	Abréviation	Pondération (α)
Préoccupation mineure	LC	2^0
Espèce quasi menacée	NT	2^1
Espèce vulnérable	VU	2^2
Espèce en danger	EN	2^3
Espèce en danger critique d'extinction	CR	2^4

Nous avons modifié la formule initiale proposée par Fattorini (2006) afin de remplacer l'occurrence (i.e. présence-absence) des espèces par leur fréquence d'occurrence dans l'habitat. La formule utilisée pour le calcul de l'indice BCC est ainsi la suivante :

$$BCC = \sum_{j=1}^{k} \left(\frac{\sum_{i \in cat_j} FO_i}{\sum_i FO_i} \right) \frac{\alpha_j - \alpha_{min}}{\alpha_{max} - \alpha_{min}}$$

avec : FO_i, la fréquence d'occurrence de l'espèce i dans l'habitat ; k, nombre de catégories de menace d'extinction après exclusion des catégories non pertinentes ($k = 5$) ; cat_j, la j-ème catégorie de menace d'extinction ; α_j, la pondération de la j-ème catégorie de menace ($\alpha_j = 2^{j-1}$). Pour l'application au jeu de données de l'estuaire de la Gironde, le classement au titre de la liste rouge nationale de l'UICN a été privilégié. Toutefois, pour les espèces ne figurant pas sur la liste rouge nationale – c'est-à-dire les poissons résidents estuariens et les poissons marins –, le niveau de menace de la liste rouge mondiale a été retenu. Il est à noter que, dans la liste rouge nationale des poissons d'eau douce menacés en France métropolitaine, la catégorie « Non applicable » (NA) s'applique aux espèces introduites dans la période récente, après 1500 (UICN France, 2010). Les espèces introduites de manière récente n'interviennent donc pas directement dans le calcul de l'indice BCC.

2.3.2. Importance des espèces exotiques dans les communautés

Plusieurs indices d'origine biogéographique ont été proposés pour positionner les communautés sur un gradient d'endémisme-exotisme (Bergerot et al., 2008 ; Maire et al., 2013). Par rapport à Bergerot et al. (2008), nous adoptons ici une version modifiée de l'indice OI (*Origin Index*) en remplaçant l'occurrence des espèces par leur fréquence d'occurrence. Trois sources principales d'information ont été utilisées pour classer les poissons et les décapodes en espèces natives ou exotiques (i.e. non natives) : le site internet Fishbase (Froese et Pauly, 2017), le site internet de l'Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN, 2017) et l'ouvrage « Les poissons d'eau douce de France » (Keith et al., 2011).

La formule de l'indice d'origine biogéographique retenu (noté BOI) est la suivante :

$$BOI = \frac{\sum_{i \in exotic} FO_i}{\sum_i FO_i}$$

avec : FO_i, la fréquence d'occurrence de l'espèce i. L'indice BOI varie de 0 – communauté uniquement composée d'espèces natives – et 1 – toutes les espèces de la communauté sont exotiques.

2.3.3. Intérêt pour la pêche

L'intérêt pour la pêche des communautés de poissons a été évalué au moyen d'un indice synthétique adapté de Maire et al. (2013). Pour le calcul du *Fishing Interest Index* (indice FII), Maire et al. (2013) distinguent quatre catégories d'espèces de poissons en fonction de leur intérêt – ou leur absence d'intérêt – pour la pêche sportive, récréative et commerciale. Nous avons calculé l'indice FII à partir d'un classement des espèces en seulement trois catégories : (1) espèce sans intérêt pour la pêche, (2) espèce ayant un intérêt pour la pêche récréative (espèce habituellement conservée) mais sans intérêt pour la pêche commerciale, et (3) espèce ayant un intérêt pour la pêche commerciale. La pondération α retenue pour les catégories d'intérêt pour la pêche est une série géométrique de type 2^n (de $\alpha = 2^0$ en l'absence d'intérêt pour la pêche à $\alpha = 2^2$ en cas d'intérêt commercial). Nous avons par ailleurs remplacé l'occurrence

(i.e. présence ou absence) des espèces par leur fréquence d'occurrence dans l'habitat :

$$FII = \sum_{j=1}^{k} \left(\frac{\sum_{i \in cat_j} FO_i}{\sum_i FO_i} \right) \frac{\alpha_j - \alpha_{min}}{\alpha_{max} - \alpha_{min}}$$

avec : FO_i, la fréquence d'occurrence de l'espèce i dans l'habitat ; k, nombre de catégories d'intérêt pour la pêche ($k = 3$) ; cat_j, la j-ème catégorie d'intérêt pour la pêche ; α_j, la pondération de la j-ème catégorie d'intérêt pour la pêche ($\alpha_j = 2^{j-1}$).

Pour les poissons d'eau douce du bassin versant de la Garonne, les informations permettant de classer les espèces en fonction de leur intérêt pour la pêche ont été extraites de Maire et al. (2013). Des informations complémentaires ont été communiquées par l'auteur. S'agissant des poissons marins et estuariens de la Gironde, deux sources principales ont été mobilisées. Le site internet *Sea Around Us*[5] a permis de recenser les espèces d'intérêt commercial à deux échelles, i.e. l'ensemble de l'écosystème « mer Celtique et golfe de Gascogne » et la zone économique exclusive (ZEE) France. Les informations relatives à la pêche marine récréative sont issues de Herfaut et al. (2013). Malgré le classement en trois catégories sur lequel il s'appuie, l'indice FII ne rend pas compte des différences entre les espèces à forte valeur commerciale – e.g. l'anguille, le bar – et les espèces à plus faible valeur – e.g. les mulets. Le calcul de l'indice pourrait être affiné en utilisant une pondération indexée sur le prix de vente au kg des différentes espèces et en s'appuyant, dans la mesure du possible, sur des données spécifiques à la région étudiée (e.g. estuaire de la Gironde). Toutefois, cela ne permet pas d'intégrer les espèces présentant un intérêt uniquement récréatif. Il est par ailleurs délicat de se procurer les informations sur les prix de vente pour l'ensemble des espèces marines, estuariennes et dulçaquicoles d'une région donnée. Ainsi, nous avons uniquement considéré le classement des espèces en trois catégories pour le calcul de l'indice FII.

3. Méthodes d'analyse des données

3.1. Corrélations semi-partielles

Les corrélations partielles et semi-partielles permettent de quantifier l'effet d'une variable explicative X_i sur une variable de réponse Y indépendamment de l'effet d'une seconde variable explicative[6] X_j. Plus spécifiquement, la corrélation semi-partielle entre Y et X_i conditionnellement à X_j correspond à la part de variabilité de Y expliquée uniquement par X_i au regard de la variabilité totale de Y (Fig. 3.20). La corrélation partielle est la part de variabilité de Y expliquée uniquement par X_i rapportée à la variabilité résiduelle (et non totale) de Y, i.e. après avoir éliminé l'effet de X_j sur Y (Leibold et al., 2010 ; Kim, 2015).

Plusieurs coefficients peuvent être retenus pour calculer des corrélations partielles ou semi-partielles, i.e. les coefficients de Pearson (r), de Spearman (ρ) ou de Kendall (τ). En utilisant le coefficient de Spearman, la corrélation semi-partielle de Y avec X_i conditionnellement à X_j s'écrit :

$$\rho_{Y(X_i|X_j)} = \frac{\rho_{X_i,Y} - \rho_{Y,X_j}\rho_{X_i,X_j}}{\sqrt{1 - \rho^2_{X_i,X_j}}} \qquad \text{(Kim, 2015)}$$

5. Adresse internet : http ://www.seaaroundus.org

6. Nous nous limitons ici au cas simple où seules deux variables explicatives sont considérées. Les corrélations partielles et semi-partielles permettent de traiter les cas incluant un plus grand nombre de variables explicatives.

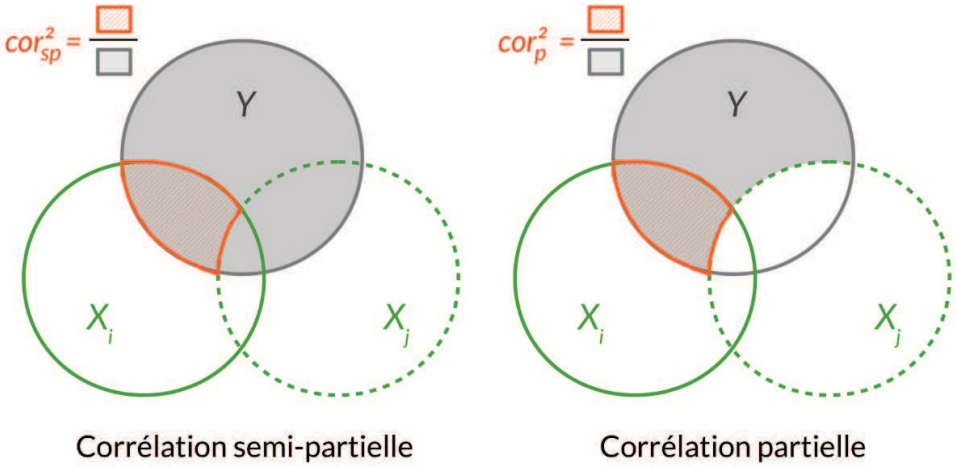


Figure 3.20 – Différence entre corrélation semi-partielle et corrélation partielle représentée par un diagramme de Venn. Abréviations : Y, variable de réponse ; X_i, variable explicative dont on souhaite mesurer l'effet sur Y ; X_j, variable explicative dont on cherche à neutraliser l'effet sur Y ; cor_{sp}, coefficient de corrélation semi-partielle ; cor_p, coefficient de corrélation partielle.

Dans ce manuscrit de thèse, les corrélations semi-partielles ont été utilisées pour étudier l'effet de la naturalité des habitats estuariens sur différents indices de structure fonctionnelle des communautés de poissons, indépendamment de l'effet de la salinité (Chapitre 5). Le package 'ppcor' (Kim, 2015) développé pour le logiciel R (R Core Team, 2017) a permis de calculer le coefficient de corrélation semi-partielle de Spearman (ρ_{sp}), et la valeur de significativité (i.e. p-*value*) associée.

3.2. Analyses multivariées

Les analyses multivariées utilisées dans ce travail de doctorat, de même que les choix méthodologiques et les questions écologiques associées, sont synthétisés dans la Table 3.6.

3.2.1. Mesures de similarité-dissimilarité écologique

Nous avons utilisé plusieurs mesures de similarité : (1) la similarité de Bray-Curtis, (2) la similarité de Gower pour des variables quantitatives continues, et (3) la similarité de Gower étendue au cas des variables ordinales (versions métrique et asymétrique).

1) Similarité de Bray-Curtis. Le coefficient de Bray-Curtis (S_{BC} ; Bray et Curtis, 1957) est une mesure de similarité couramment utilisée en écologie des communautés. Il permet de comparer deux communautés à partir des abondances ou des fréquences d'occurrence de leurs espèces. Ce coefficient présente l'avantage d'être asymétrique : les espèces qui sont absentes de l'une et l'autre des communautés comparées sont exclues du calcul du coefficient et ne contribuent pas à les rapprocher de manière artificielle ; seules les espèces présentes dans au moins l'une des deux communautés sont prises en compte. Le coefficient de similarité de Bray-Curtis (S_{BC}) est transformé en coefficient de dissimilarité en prenant son complémentaire par rapport à 1 : $D_{BC} = 1 - S_{BC}$. D_{BC} est semi-métrique, i.e. il ne respecte pas toujours l'inégalité triangulaire (Legendre et Legendre, 1998). Néanmoins, les analyses multivariées basées sur les matrices de dissimilarité n'imposent pas systématiquement la propriété métrique,

Table 3.6 – Synthèse des analyses multivariées utilisées dans ce manuscrit.

Référence	Données traitées	Transformation des données	Similarité (S)	Dissimilarité	Type d'analyse multivariée	Objectifs
Chap. 4	Fréquence d'occurrence des espèces (FO)	Non	Bray-Curtis	$1-S$	NMDS ; Classification hiérarchique sans contraintes avec moyenne non pondérée des groupes associés (UPGMA)	Ressemblances et regroupement des sites à partir de leur communauté de necton, toutes saisons confondues
Chap. 4	Abondances des espèces (CPUE, BPUE)	Oui $X^{1/4}$	Bray-Curtis	$1-S$	Db-MRT avec six variables environnementales (saison, marnage, salinité, température, type d'habitat, année)	Rôle structurant des variables abiotiques sur le necton
Chap. 5	Spectre alimentaire des écophases (8 catégories de nourriture)	Non	Gower (métrique, asymétrique)	$\sqrt{1-S}$	ACoP	Synthèse de l'information / Réduction de dimensionnalité
Chap. 5	Identité fonctionnelle des communautés (CWM)	Non	Gower (métrique, symétrique)	$1-S$	NMDS	Vérification du gradient de naturalité des habitats
Chap. 5	Corrélation des dimensions fonctionnelles avec la naturalité des habitats	Non	–	Distance euclidienne	ACP	Synthèse de l'information
Chap. 6	Abondances des espèces (CPUE, BPUE)	Oui $X^{1/4}$	Bray-Curtis	$1-S$	NMDS	Visualisation de tendances temporelles au sein des communautés de necton

Abréviations : CPUE, Captures par unité d'effort ; BPUE, Biomasses par unité d'effort ; CWM, Moyenne pondérée des communautés (*Community-weighted means*) ; NMDS : Positionnement multidimensionnel (*Non-metric multidimensional scaling*) ; UPGMA, *Unweighted pair group method with arithmetic mean* ; db-MRT, Arbre de régression multivarié basé sur les distance (*Distance-based multivariate regression tree*) ; ACoP, Analyse en coordonnées principales ; ACP : Analyse en composantes principales.

à l'exemple des NMDS et des db-MRT (voir légende de la Table 3.6).

Dans ce travail de doctorat, toutes les données brutes de CPUE et de BPUE ont fait l'objet d'une transformation double racine carrée ($x^{1/4}$) afin de limiter l'importance des espèces dominantes dans le calcul de la dissimilarité entre communautés. La transformation $x^{1/4}$ a été préférée à la transformation logarithmique ($log(x+1)$) car la première transformation n'affecte pas le calcul de S_{BC} en cas de changement d'unité de mesure de l'abondance (Field et al., 1982 ; Clarke, 1993 ; Veiga et al, 2006).

2) Similarité de Gower. La similarité de Gower S_{Gower} est une mesure de ressemblance caractérisée par une grande flexibilité. Elle permet par exemple de gérer des variables de nature différente (i.e. quantitatives, ordinales et catégorielles) et de moduler l'importance de chaque variable dans le calcul global (Gower, 1971 ; Podani, 1999). Nous avons utilisé deux variantes de la similarité de Gower, l'une pour traiter des variables quantitatives continues, l'autre des variables ordinales (Fig. 3.21). Dans le cas des variables ordinales, nous avons opté pour la version asymétrique du calcul de similarité. Ainsi, la double absence d'une même catégorie de nourriture dans le régime alimentaire n'a pas contribué à accroître la similarité entre les écophases de poissons (Chapitre 5).

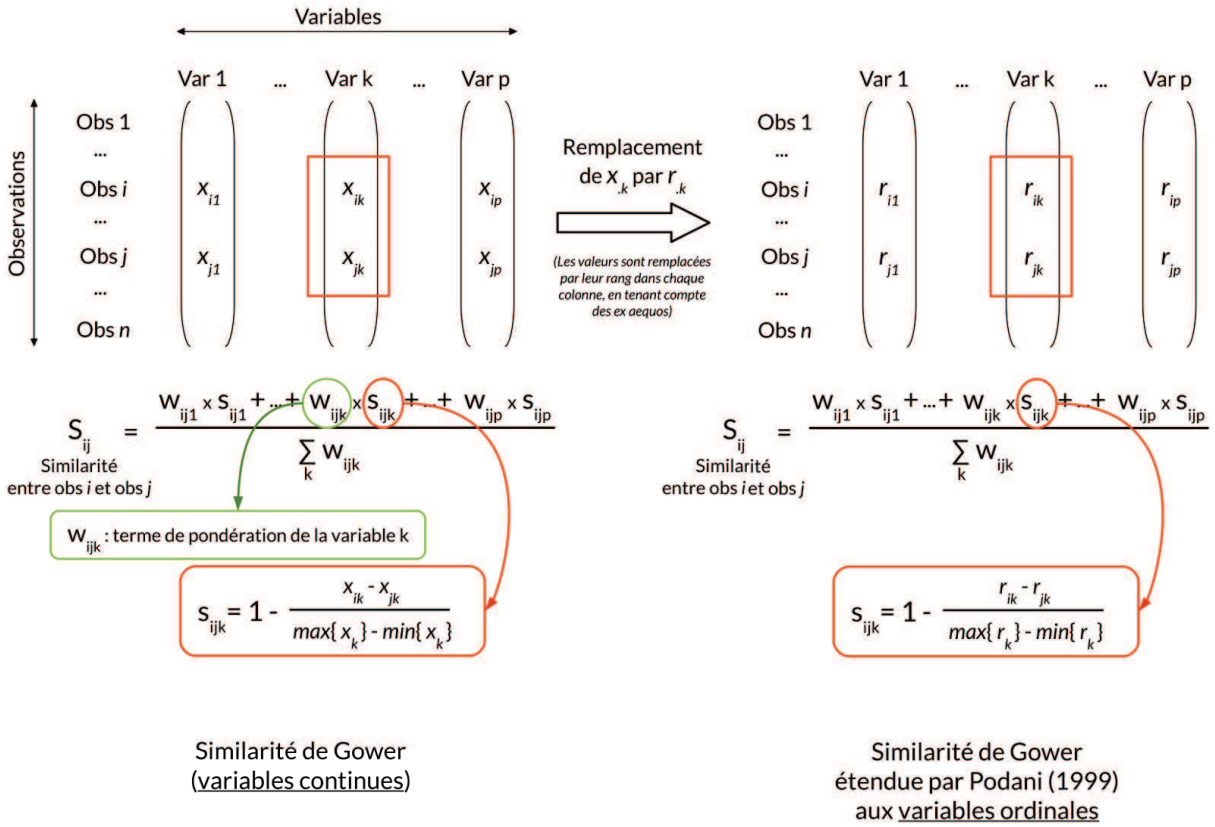


Figure 3.21 – Calcul de la similarité de Gower avec des variables continues (à gauche) et ordinales (à droite). La similarité de Gower permet de traiter des tableaux de données avec des variables hétérogènes (par exemple, une combinaison de variables ordinales et quantitatives continues).

Plusieurs transformations sont possibles afin de conférer la propriété métrique à la dissimilarité de Gower ($D_{Gower} = 1 - S_{Gower}$). $\sqrt{D_{Gower}}$ est la première transformation conseillée par Legendre et Legendre (1998) ; elle a été appliquée dans le chapitre 5, en préalable à une analyse en coordonnées principales (Table 3.6).

3.2.2. Ordination et classification sans contraintes

L'ordination est une méthode d'analyse multivariée utilisée pour explorer des données écologiques multidimensionnelles et visualiser des patrons de changement continus (Zelený, 2017). Le principe est de représenter le plus fidèlement possible des données écologiques multidimensionnelles (souvent, des communautés) dans un espace à dimensions réduites. Dans le cas de l'ordination sans contraintes, les variables identifiées comme explicatives (e.g. les variables environnementales) ne sont pas prises en compte dans l'algorithme de l'ordination. Dans le meilleur des cas, les résultats graphiques produits par les techniques d'ordination permettent d'interpréter de manière directe et intuitive les relations entre les variables descriptives (e.g. espèces) et les variables explicatives (e.g. variables environnementales).

Nous avons utilisé, selon les données analysées, deux types d'ordination sans contraintes : (1) l'analyse en composantes principales (ACP), et (2) les analyses basées sur les dissimilarités (Fig. 3.22). L'ACP est basée sur l'analyse des valeurs propres. Les valeurs propres représentent la variance expliquée par chaque dimension synthétique ou « composante principale » ;

par commodité, elles sont souvent exprimées en pourcentage de la somme totale des valeurs propres. Avec l'ACP, les individus statistiques et les descripteurs sont représentés simultanément sur le graphique de l'ordination appelé *biplot*. L'ACP est intrinsèquement associée à la distance euclidienne et aucune autre mesure de dissimilarité ne peut lui être substituée. Si les variables descriptives sont exprimées dans des unités différentes, elles doivent être standardisées (e.g. centrées et réduites) en amont de l'ACP (Palmer, 2017).

Contrairement à l'ACP, les méthodes d'ordination basées sur les dissimilarités permettent de choisir d'autres mesures de dissimilarité écologique que la distance euclidienne. En contrepartie, seule la matrice de dissimilarité est utilisée par l'ordination, les variables descriptives du tableau de données initial n'étant pas conservées dans l'analyse. L'analyse en coordonnées principales (ACoP) est une méthode basée sur l'analyse des valeurs propres. Le positionnement multidimensionnel (*non-metric multidimensional scaling*, NMDS) est une méthode qui positionne les individus statistiques (e.g. communautés) dans un espace à dimensions prédéterminées de manière à préserver au mieux le rang des dissimilarités initiales. Ce faisant, l'algorithme du NMDS minimise une valeur de stress, qui rend compte de la qualité de la représentation (Palmer, 2017).

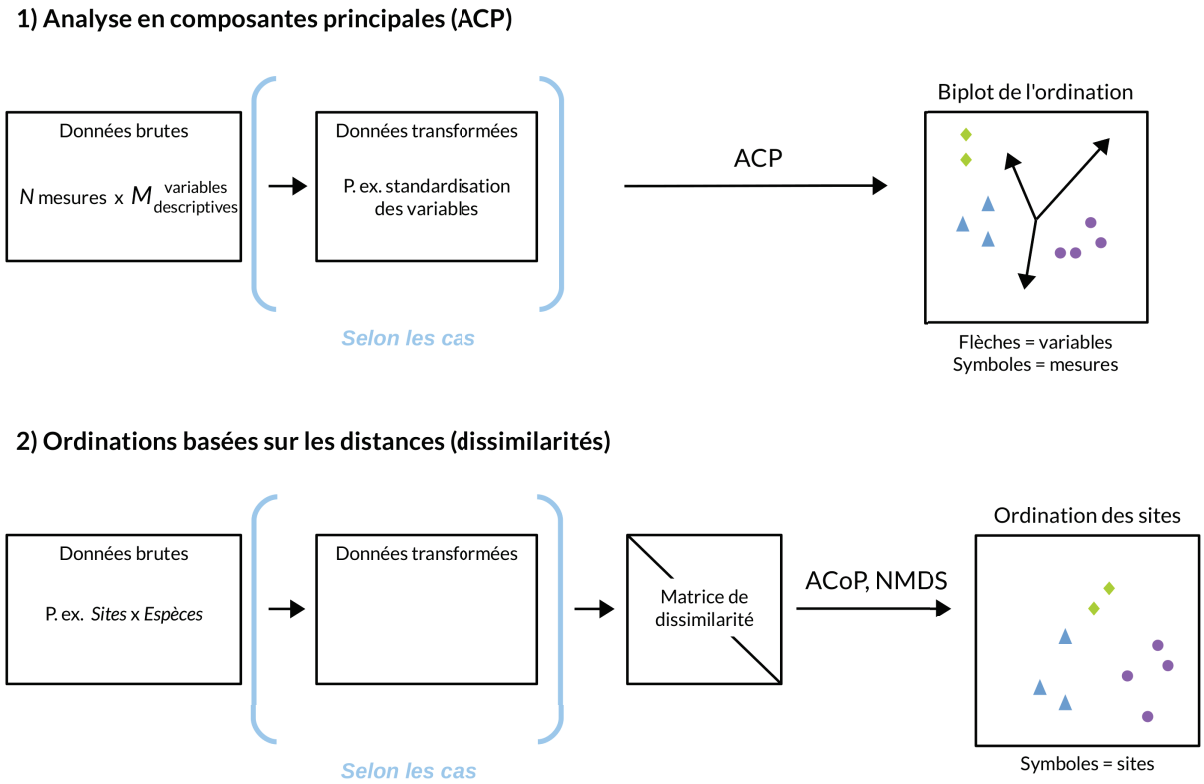


Figure 3.22 – Les deux familles d'ordination sans contraintes utilisées dans ce travail de doctorat.

La méthode de classification non supervisée appliquée est la méthode UPGMA (*Unweighted pair group method with arithmetic mean* ; Legendre et Legendre, 1998).

3.2.3. Arbres de régression multivariée basés sur les distances (db-MRT)

La méthode des arbres de régression multivariés (*Multivariate Regression Trees*, MRT) permet d'identifier et de hiérarchiser les facteurs environnementaux qui structurent les communau-

tés biologiques. Les MRT sont une extension des arbres de régression univariés à l'analyse de données multidimensionnelles. La méthode des MRT est à la fois une méthode de régression et une méthode de classification sous contraintes : une méthode de régression, dans la mesure où la réponse des communautés (i.e. les abondances des différentes espèces) est expliquée et prédite par les variables explicatives (i.e. environnementales) ; une méthode de classification sous contraintes, dans la mesure où le groupe de départ est subdivisé à chaque niveau hiérarchique de l'arbre en deux sous-groupes sur la base de la meilleure variable explicative disponible. À chaque séparation de l'arbre, la dichotomie est opérée de manière à maximiser l'homogénéité (i.e. minimiser l'impureté) à l'intérieur de chaque groupe (De'Ath, 2002). L'impureté d'une branche de l'arbre est définie comme la somme des distances – ou des dissimilarités – quadratiques au centroïde de la branche.

Les MRT basés sur les distances (*distance-based MRT*, db-MRT) sont une généralisation des MRT classiques qui sont basés limitativement sur la somme du carré des différences (e.g. entre les abondances des espèces de deux communautés). Les db-MRT permettent d'utiliser toute autre mesure de dissimilarité écologique, e.g., la dissimilarité de Bray-Curtis. Comme dans le cas univarié, les arbres produits par les db-MRT sont caractérisés par leur taille (i.e. le nombre de nœuds terminaux ou « feuilles ») et leur ajustement global. L'ajustement global peut être mesuré par l'erreur relative (*relative error*, RE), définie par le ratio entre la somme des impuretés de chaque nœud terminal et l'impureté totale du jeu de données initial. Néanmoins, RE est une mesure optimiste de la valeur prédictive de l'arbre ; celle-ci est mieux estimée par l'erreur relative de validation croisée (*cross-validated relative error*, CVRE). CVRE varie de 0 en cas de prédiction parfaite à une valeur proche 1 en l'absence de valeur prédictive. Plusieurs règles de décision existent pour limiter la complexité de l'arbre (i.e. le nombre de nœuds terminaux) au regard de sa valeur prédictive. Dans tous les cas, l'arbre est développé à un niveau maximum puis il est réduit. La règle de décision la plus courante consiste à retenir l'arbre le moins complexe dont le paramètre CVRE est inférieur ou égal à la valeur de l'arbre de CVRE minimale augmentée de son écart-type (règle de l'écart-type ou *1-se rule* ; Breiman et al., 1984).

La méthode des MRT est particulièrement adaptée pour détecter les ruptures et discontinuités dans la réponse des communautés aux variables environnementales. D'autres méthodes d'analyse multivariée sous contraintes présupposent au contraire une relation unimodale (analyse canonique des correspondances, CCA) ou linéaire (analyse de redondance, RDA) entre les variables environnementales et les communautés. L'analyse MRT permet d'intégrer tout type de variable explicative (i.e. quantitatives, semi-quantitatives, qualitatives) ; elle gère les valeurs manquantes en minimisant la perte d'information et reste performante en cas de colinéarité entre variables explicatives (De'Ath, 2002).

Dans ce manuscrit de thèse, la méthode des db-MRT a été employée pour étudier l'effet structurant de différents facteurs abiotiques (e.g. type d'habitat, salinité et température de l'eau) sur les communautés du necton (Chapitre 4 ; Table 3.6).

3.3. Association habitat-espèce

La méthode d'association espèce-habitat (De Cáceres et Legendre, 2009 ; De Cáceres et al., 2010) identifie des groupes de sites qu'une espèce fréquente de manière préférentielle, par rapport à d'autres sites qui sont plus délaissés. Cette méthode s'appuie sur un partitionnement initial des sites en plusieurs groupes. À partir d'un coefficient d'association choisi préa-

lablement, la méthode détermine, pour chaque espèce considérée séparément, le groupe de sites ou la combinaison de groupes de sites qui maximise la valeur du coefficient d'association (Fig. 3.23).

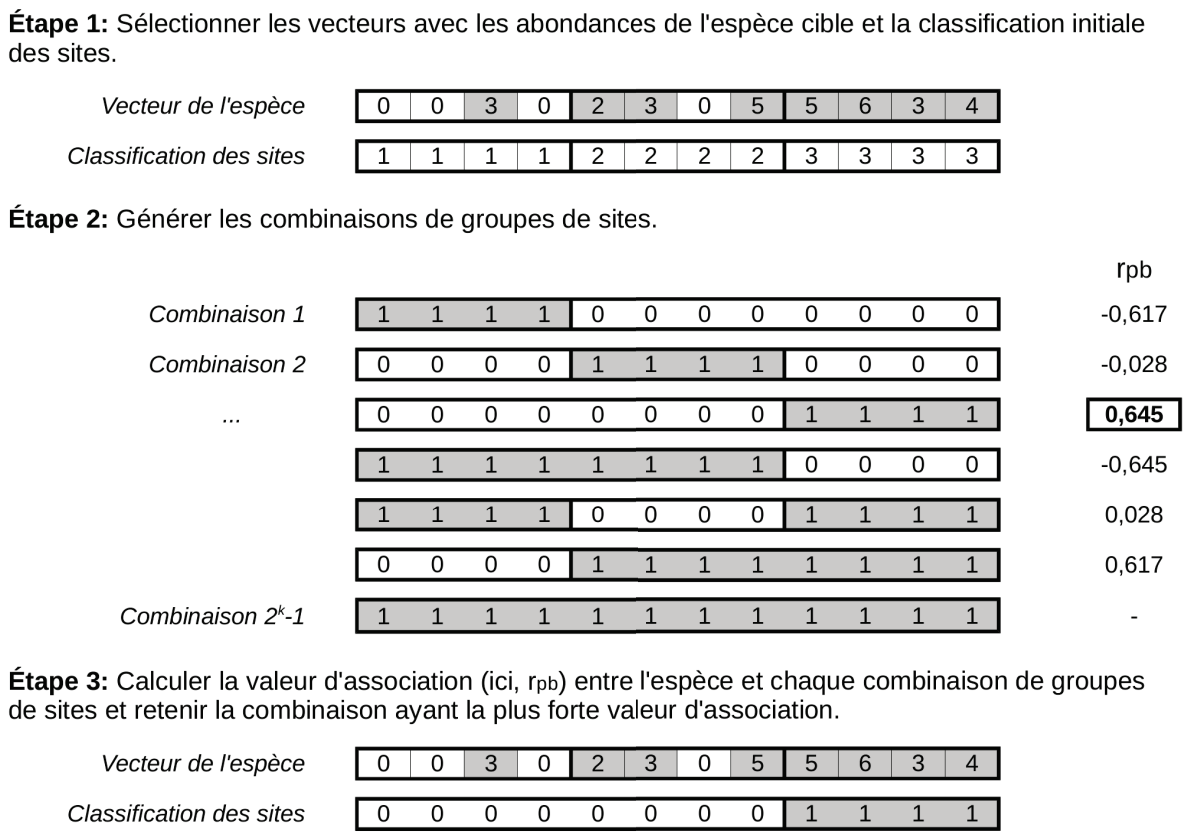


Figure 3.23 – Étapes de la méthode d'association espèce-habitat avec le coefficient de corrélation point-bisériale (r_{pb}) comme coefficient d'association (Traduites de De Cáceres et al., 2010).

Le coefficient de corrélation point-bisériale (r_{pb}) rend compte des préférences écologiques (positives ou négatives) d'une espèce à partir de son abondance dans plusieurs groupes de sites, à la différence de la méthode *IndVal* (Dufrêne et Legendre, 1997) qui mesure la valeur indicatrice vis-à-vis d'un groupe de sites (De Cáceres et al., 2010). Le coefficient de corrélation point-bisériale (r_{pb}) est le coefficient de corrélation de Pearson calculé entre le vecteur contenant les valeurs d'abondance d'une espèce dans les différents sites et un vecteur de variables binaires indiquant si les sites sont inclus ou non dans la combinaison de groupes de sites considérée :

$$r_{pb} = \frac{N \times a_p - a \times N_p}{\sqrt{(N \times l^2 - a^2) \times (N \times N_p - N_p^2)}}$$

Avec :

— N, nombre total de sites ;

— N_p, nombre de sites au sein du groupe considéré (p) ;

— a somme des abondances de l'espèce sur tous les sites ;

— a_p, somme des abondances dans le groupe considéré (p) ;

— l norme du vecteur d'abondance de l'espèce.

Le coefficient de corrélation point-bisériale s'appuie sur les valeurs d'abondance au sein de la combinaison de groupes de sites considérée mais également sur les absences (abondances nulles) à l'extérieur de cette combinaison. Les absences à l'extérieur de la combinaison augmentent en effet la force de l'indice de corrélation, de même que les abondances non nulles à l'intérieur de la combinaison. Ainsi, les résultats obtenus avec les indices de corrélation dépendent du contexte de l'analyse et, plus spécifiquement, de l'étendue des conditions d'habitats étudiées (De Cáceres et Legendre, 2009). Un inconvénient des coefficients de corrélation, par rapport à la valeur indicatrice (*IndVal*), est qu'ils dépendent de la taille relative du groupe de sites considéré (ou de la combinaison de groupes de sites), ce qui empêche de comparer des groupes de tailles relatives différentes. Une modification suggérée par De Cáceres et Legendre (2009) consiste à donner une importance égale à chaque groupe indépendamment du nombre de sites qu'il contient : le coefficient r_{pb} devient alors r^g_{pb}.

$$r^g_{pb} = \frac{N \times a^g_p - a^g \times N^g_p}{\sqrt{(N \times l^{g2} - a^{g2}) \times (N \times N^g_p - N^{g2}_p)}}$$

Avec :

— K nombre de groupes de sites ;

— $N^g_p = N/K$;

— $a^g_p = N^g_p(a_p/N_p)$;

— $a^g = N^g_p \times \sum_{k=1}^{K}(a_k/N_k)$;

— $l^{g2} = N^g_p \times \sum_{k=1}^{K}(l^2_k/N)$.

Des tests basés sur des permutations aléatoires des abondances entre sites permettent d'évaluer le caractère significatif de l'association espèce-habitat, pour la combinaison de groupes de sites retenue. Avec le coefficient r^g_{pg}, l'hypothèse nulle testée (H_0) est « l'abondance moyenne de l'espèce i dans la combinaison de groupes de sites considérée n'est pas supérieure à son abondance moyenne dans les autres groupes de sites ».

La méthode d'analyse habitat-espèce a été mise en œuvre pour déterminer les préférences des espèces du necton vis-à-vis des sites intertidaux (naturels et restaurés) et endigués de la Gironde (Chapitre 4). Cette préférence a été estimée à partir de la fréquence d'occurrence des espèces dans les différents sites. Le calcul de r^g_{pb} et les tests de permutation ont été effectués avec la fonction *multipatt* du package 'indicspecies' (De Cáceres et Legendre, 2009) sous le logiciel R (R Core Team, 2017). Le nombre de permutations a été fixé à 9 999.

3.4. Recherche de tendances communes dans les séries temporelles

3.4.1. L'analyse factorielle dynamique (AFD)

L'analyse factorielle dynamique[7] (AFD) est une technique de réduction de dimensionnalité conçue pour l'analyse des séries temporelles (Zuur et al., 2003a ; Zuur et al., 2003b). L'AFD est une méthode flexible et bien adaptée à l'étude de séries temporelles multiples, courtes

7. *Dynamic factor analysis* en anglais, ou DFA.

(à partir de 15-25 observations) et non-stationnaires ; elle gère les valeurs manquantes (Zuur et al., 2003a). En pratique, l'AFD identifie les interactions et un nombre réduit de tendances communes parmi un grand nombre de séries temporelles (les variables de réponse). L'AFD permet aussi de rechercher l'effet de variables explicatives qui varient dans le temps (Shojaei et al., 2016). Pour son calcul, l'AFD est basée sur un algorithme qui indexe une analyse factorielle dans le temps. À chaque pas de temps, chaque série temporelle est modélisée comme une combinaison linéaire des M tendances communes (explications tirées de Chevillot, 2016). Dans un cas simple sans variables explicatives, le modèle s'écrit de la manière suivante :

N séries temporelles = Combinaison linéaire de M tendances communes + Constantes + Bruit ($M << N$)

Si les séries temporelles sont standardisées (i.e. centrées-réduites), les constantes valent 0 (Shojaei et al., 2016). La force d'association entre les séries temporelles initiales et chaque tendance commune est exprimée par un coefficient de pondération factorielle (*factor loading*). L'interprétation du modèle s'appuie sur une valeur seuil définie au préalable permettant de décider si une série temporelle est associée (|coefficient de pondération| $\geq$ valeur seuil) ou non (|coefficient de pondération| $<$ valeur seuil) à une tendance. La valeur de 0,2 est couramment utilisée (Zuur et al., 2003a), mais d'autres choix sont possibles (e.g., Shojaei et al., 2016). Lors l'AFD, plusieurs modèles sont testés en faisant varier le nombre de tendances communes de 1 à M_{max} ($M_{max} < N$). Plusieurs structures de corrélation, impliquant des nombres variables de paramètres à estimer, peuvent être utilisées pour modéliser les erreurs d'observation (Holmes et al., 2012 ; Holmes et al., 2014). Les valeurs de l'AIC (critère d'information d'Akaike ; Akaike, 1973) guident le choix du meilleur modèle. La performance du modèle AFD retenu peut être estimée visuellement en superposant les données ajustées aux séries temporelles utilisées en entrée du modèle. Les données temporelles en entrée du modèle doivent être renseignées à un pas de temps fixe. Les données brutes peuvent être remplacées par des données lissées, ce qui diminue la sensibilité de la méthode aux valeurs extrêmes et met l'accent sur les tendances communes (Zuur et al., 2003b ; Kuo and Lin, 2010 ; Nunn et al., 2010).

Nous avons utilisé l'AFD pour détecter des tendances temporelles communes au sein du necton dans les premiers temps de la dépoldérisation de la partie nord de l'île Nouvelle (Chapitre 6). La modélisation AFD a été menée séparément à partir de quatre jeux de données : (1) les CPUE et (2) les BPUE des espèces dominantes ; (3) les valeurs moyennes et (4) la dispersion des traits fonctionnels au sein des assemblages de poissons. Nous avons utilisé le package MARSS sous le logiciel R (Holmes et al., 2014) pour mettre en œuvre la méthode AFD.

3.4.2. Méthode automatique de lissage des données

Afin de lisser les données des séries temporelles en amont des analyses AFD, nous avons utilisé la méthode de régression polynomiale avec pondération locale (LOESS) avec une sélection automatique du paramètre de lissage, basée sur la valeur non-biaisée de l'AIC. La méthode a été mise en œuvre à l'aide du package 'fANCOVA' (version 0.5-1) et du logiciel R. L'ajustement a été effectué à partir d'un M-estimateur basé sur la fonction *biweight* de Tukey.

Chapitre 4

Les marais dépoldérisés, nouvelles composantes de la mosaïque estuarienne pour le necton

1. Résumé de l'article en français

1.1. Introduction

La surexploitation et la destruction des habitats sont les principales causes anthropiques de l'érosion de la biodiversité dans les écosystèmes marins et estuariens (Gray, 1997 ; Kennish, 2002 ; Lotze et al., 2006 ; Butchart et al., 2010 ; McCauley et al., 2015). L'élévation du niveau de la mer, qui résulte essentiellement du changement climatique global, représente une menace supplémentaire pour les écosystèmes estuariens en général, et notamment pour les zones intertidales et les zones terrestres adjacentes (Schile et al., 2014).

Les zones intertidales estuariennes assurent de nombreuses fonctions écologiques et services écosystémiques (Costanza et al., 1997 ; Teal et Howes, 2000 ; Cattrijsse et Hampel, 2006 ; Barbier et al., 2011). En particulier, les vasières et les marais intertidaux représentent d'importantes zones d'alimentation et de refuge pour de nombreuses espèces du necton (i.e. poissons et macrocrustacés), qu'il s'agisse d'espèces estuariennes résidentes ou de juvéniles d'espèces présentes uniquement à certaines saisons (Kneib, 1997 ; Laffaille et al., 1998 ; Laffaille et al., 2000 ; Cattrijsse et Hampel, 2006 ; Green et al., 2012). Les connaissances sur le necton des zones intertidales (i.e. vasières et marais) sont relativement récentes en Europe, en comparaison avec les côtes Altantique et Pacifique des États-Unis où les premières études remontent au début des années 1960 (e.g. Kneib, 1997 ; Weinstein et Kreeger, 2000 ; Koutsogiannopoulou et Wilson, 2007). Aujourd'hui, le déficit de connaissance concerne surtout les vasières intertidales (França et al., 2008). De manière générale, le necton des zones intertidales se caractérise par de fortes abondances (en densités et en biomasses) et un nombre limité d'espèces. Les espèces de poisson les plus ubiquistes des marais intertidaux européens (Drake et Arias, 1991b ; Laffaille et al., 2000 ; Mathieson et al., 2000 ; Green et al., 2009) sont des espèces résidentes (*Pomatoschistus microps*, *Gasterosteus aculeatus*), des espèces marines euryhalines (*Dicentrarchus labrax*, *Sprattus sprattus*) et des espèces migratrices diadromes (*Platichthys flesus*, *Anguilla anguilla* et *Liza ramada*). Parmi les crustacés décapodes, les espèces les plus fréquentes sont *Carcinus maenas*, *Palaemonetes varians* et *Crangon crangon* (Hampel et al.,

2004 ; Salgado et al., 2004).

L'endiguement des zones intertidales (i.e. la poldérisation) altère la qualité de l'habitat pour necton (Gilmore et al., 1982 ; Harringon et Harrington, 1982 ; Feunteun et al., 1992). La dégradation de ces ex-milieux intertidaux est d'autant plus forte que l'influence de la marée et l'intensité des échanges hydrauliques sont réduits. La poldérisation favorise les espèces de poisson d'eau douce euryhalines, en particulier les espèces exotiques (Feunteun et al., 1992 ; Moreno-Valcárcel et al., 2013).

Le nombre d'opérations de restauration de zones intertidales (par dépoldérisation) est en constante augmentation depuis les années 1990 en Europe (Wolters et al., 2005b ; Goeldner-Gianella, 2007). Néanmoins, peu d'opérations de restauration bénéficient d'un suivi des processus hydromorphologiques et biogéochimiques et de l'évolution des communautés biologiques. Lorsqu'ils sont mis en œuvre, les suivis sont rarement prolongés au-delà de trois à cinq années suivant la dépoldérisation. De plus, ils incluent rarement l'ensemble du necton (i.e. les crustacés et les poissons ; Atkinson et al., 2001).

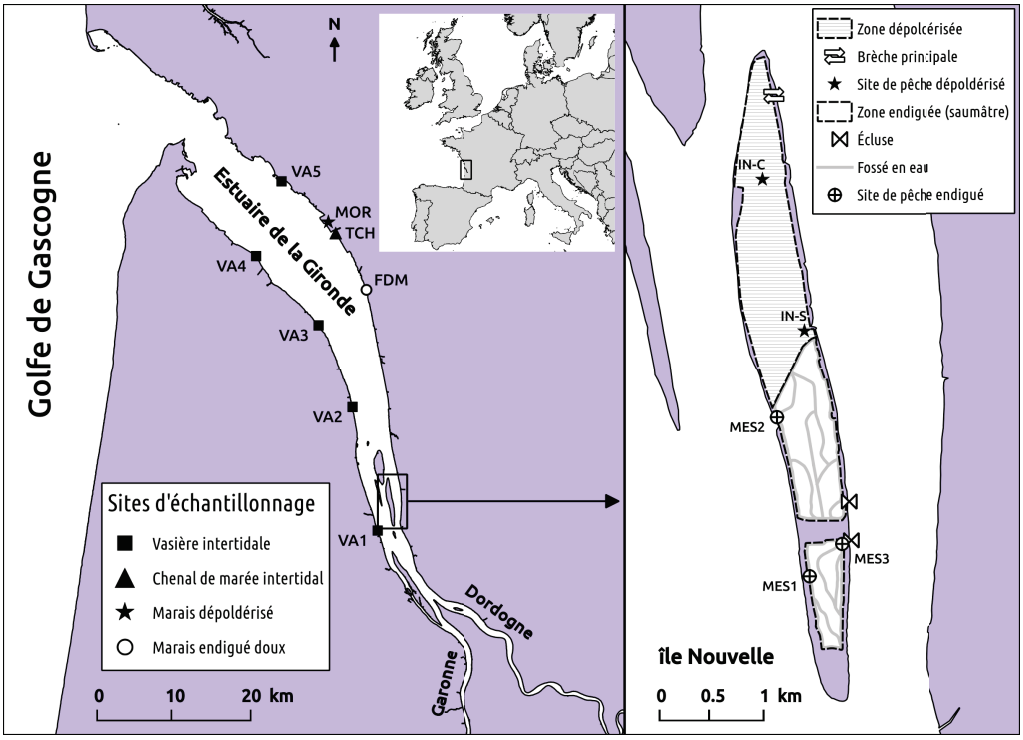
Les marais dépoldérisés représentent des milieux originaux et nouveaux qui s'ajoutent à la mosaïque des habitats subtidaux, intertidaux et endigués caractéristiques des systèmes estuariens. À notre connaissance, il n'existe aucune étude comparant le necton des marais dépoldérisés aux différents types d'habitats (endigués et intertidaux) constitutifs de la mosaïque estuarienne à l'échelle européenne. Or, de manière générale, il est pertinent d'élargir la fenêtre d'observation à l'ensemble des habitats alternatifs pour évaluer la qualité d'un habitat pour une espèce ou une communauté d'espèces (Hobbs et Norton, 1996 ; Vivian-Smith, 2001).

Dans ce contexte, nous avons étudié le necton de l'estuaire de la Gironde à partir de 13 sites endigués et intertidaux (Fig. 4.1 et Table 4.1) incluant deux marais dépoldérisés, l'un depuis un an (l'île Nouvelle), l'autre depuis 12 ans (le marais de Mortagne). Nos principaux objectifs étaient (1) de décrire la structure du necton (i.e. abondance, diversité, composition) au sein de la mosaïque des habitats estuariens et (2) d'identifier les principaux facteurs abiotiques qui structurent les communautés. Avec cette approche, les habitats les plus représentatifs d'un estuaire macrotidal anthropisé ont été pour la première fois comparés entre eux, en intégrant à la fois les dimensions longitudinale et transversale du continuum estuarien et en incluant des habitats naturels et plus ou moins perturbés. La caractérisation de la structure du necton et des préférences écologiques des espèces s'appuient sur les concepts de dynamique des patchs (Townsend, 1989) et de sélection des habitats dans des paysages ou des environnements hétérogènes (Morris et Brown, 1992 ; Craig et Crowder, 2000).

Les échantillonnages du necton ont ainsi été réalisés sur les 13 sites lors de cinq campagnes réparties sur les années 2011 et 2012. Deux types d'engin de capture ont été utilisés : des verveux doubles 4 mm (« VX4 ») et des verveux doubles standard (« VXD »). Les verveux doubles 4 mm présentent un maillage fin (maille de 4 mm de côté) et ont été utilisés pour capturer efficacement le necton de petite taille. Les verveux doubles standard se caractérisent par un maillage intermédiaire (de 8 à 17 mm de côté de maille) et ont été destinés à la capture du necton de plus grande taille.

1.2. Structure des assemblages de necton

Tous engins confondus, 46 espèces (34 espèces de poissons et 12 espèces de décapodes) ont été recensées sur les 13 sites. Les principales tendances identifiées concernant la structure



(a) Localisation des 13 sites d'échantillonnages.

(b) Marais de Mortagne (2010).

(c) Île Nouvelle (2010).

Figure 4.1 – Localisation des sites d'échantillonnage (a) et vue aérienne (b, c) des sites dépoldérisés (© BlackBridge, Irstea). Les étoiles noires (b, c) correspondent aux sites de pêche des marais dépoldérisés (MOR, IN-C et IN-S).

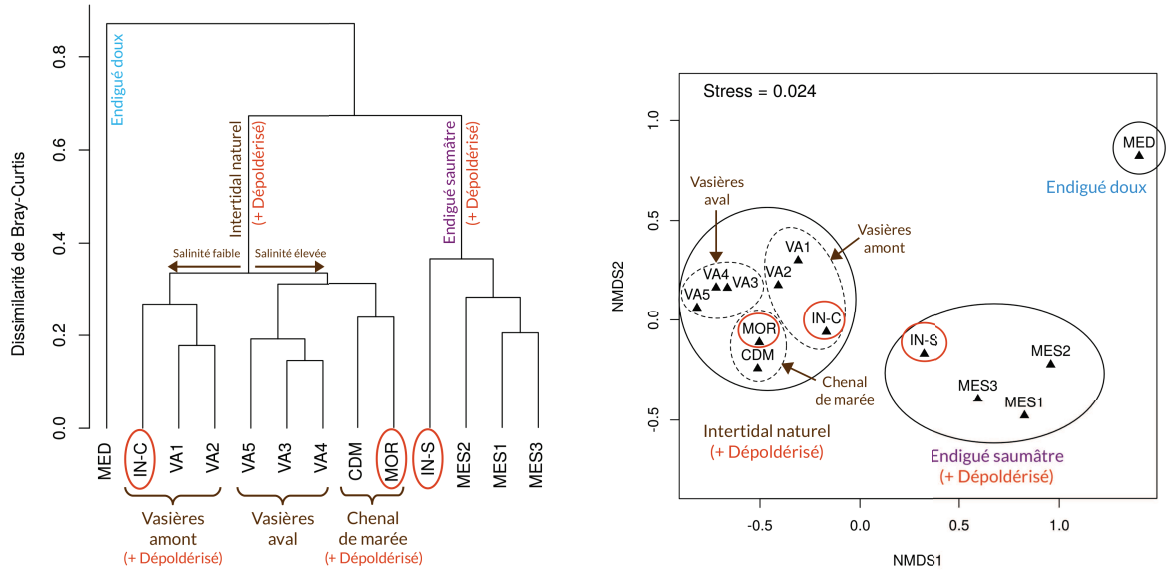
des assemblages de necton sont résumées dans la Table 4.2.

Des analyses multivariées (Fig. 4.2) permettent d'identifier trois principaux groupes de sites à partir des fréquences d'occurrence des espèces du necton : (1) le marais endigué doux, (2) les marais endigués saumâtres et (3) les sites intertidaux naturels (chenal et vasières). Les marais dépoldérisés – i.e. le marais de Mortagne (MOR) et l'île Nouvelle (IN-C et IN-S) – sont associés aux sites intertidaux naturels, à l'exception du site IN-S qui est plus proche des marais

Table 4.1 – Description des sites échantillonnés.

Groupe de sites	Code du site	Type d'habitat	Salinité moyenne (‰)
Intertidal naturel	VA1	Vasière intertidale	2,65
	VA2	Vasière intertidale	6,86
	VA3	Vasière intertidale	11,86
	VA4	Vasière intertidale	18,46
	VA5	Vasière intertidale	18,71
	CDM	Chenal de marée intertidal	13,16
Dépoldérisé	MOR	Marais dépoldérisé (12 ans)	13,77
	IN-C	Marais dépoldérisé (1 an)	4,57
	IN-S	Marais dépoldérisé (1 an)	3,86
Endigué	MED	Marais endigué (doux)	0,32
	MES1	Marais endigué (saumâtre)	3,47
	MES2	Marais endigué (saumâtre)	4,24
	MES3	Marais endigué (saumâtre)	3,81

endigués saumâtres. Trois sous-groupes peuvent être distingués parmi les sites intertidaux naturels : (a) les vasières amont, auxquelles est associé le site IN-C de l'île Nouvelle ; (b) les vasières aval ; (c) le chenal de marée, auquel est associé le marais de Mortagne.



(a) Classification (méthode UPGMA)

(b) Ordination

Figure 4.2 – Classification (a) et ordination (b) des habitats en fonction de la composition du necton (fréquence d'occurrence des espèces).

L'influence des facteurs abiotiques sur la structure des assemblages de necton (i.e., l'abondance des différences espèces) a été testée au moyen d'arbres de régression multivariés basés sur les distances (De'Ath, 2002). Six variables abiotiques ont été considérées : le type d'habitat [1], la salinité, la température de l'eau, le marnage, la saison et l'année. Les résultats montrent que le type d'habitat et la salinité sont les facteurs les plus structurants, avec un rôle prépondérant du type d'habitat. L'analyse ne permet pas de séparer les marais dépoldérisés des sites intertidaux de référence.

1. Basé sur les conditions hydromorphologiques, la variable « type d'habitat » comporte quatre catégories : marais endigué, marais dépoldérisé, vasière intertidale et chenal de marée intertidal.

Table 4.2 – Tendances concernant le necton au sein de la mosaïque des habitats estuariens. Les colonnes de droite indiquent l'origine des données mobilisées (i.e. le type d'engin de capture) : « VX4 », verveux doubles 4 mm ; « VXD », verveux doubles standard, « VX4+VXD », combinaison des verveux doubles 4 mm et standard.

		VX4	VXD	VX4 + VXD
I.	**Tendances mises en évidence en comparant 4 catégories d'habitats: (1) les marais endigués doux, (2) les marais endigués saumâtres, (3) les marais dépoldérisés et (4) les habitats intertidaux naturels**			
	I.A. Nombre total d'espèces			
(1)	Le nombre total d'espèces recensées dans les habitats intertidaux naturels et les marais dépoldérisés est supérieur à celui des marais endigués			X
	I.B. Abondances et biomasses totales par unité d'effort (CPUE, BPUE)			
(2)	Les CPUE et les BPUE sont minimales dans les marais endigués doux	X	X	
(3)	Les CPUE du necton de petite taille sont maximales dans les marais endigués saumâtres, suivies par les marais intertidaux naturels et les marais dépoldérisés	X		
(4)	Les BPUE du necton de petite taille sont plus fortes dans les marais endigués saumâtres et les marais dépoldérisés que dans les habitats intertidaux naturels	X		
(5)	Les CPUE et les BPUE du necton de plus grande taille sont plus fortes dans les habitats intertidaux naturels et les marais dépoldérisés que dans les marais endigués saumâtres		X	
(6)	Les BPUE du necton de plus grande taille sont maximales dans les marais dépoldérisés		X	
	I.C. Équitabilité des abondances et des biomasses			
(7)	L'équitabilité des CPUE et des BPUE est maximale dans les marais endigués doux	X	X	
II.	**Tendances observées dans les habitats intertidaux naturels le long du gradient longitudinal (i.e. le gradient de salinité) de l'estuaire**			
(8)	Dans les habitats intertidaux naturels (vasières, chenaux de marée), le nombre d'espèces augmente avec le gradient de salinité estuarien			X
(9)	Sur les vasières intertidales, les BPUE du necton de petite taille augmentent avec le gradient de salinité	X		
(10)	Sur les vasières intertidales, les CPUE et les BPUE du necton de plus grande taille augmentent avec le gradient de salinité		X	

1.3. Les associations espèce-habitat au sein de la mosaïque estuarienne

La méthode développée par De Cáceres et Legendre (2009) et De Cáceres et al. (2010) a été employée pour identifier les associations espèce-habitat significatives au sein de la mosaïque estuarienne. Au total, des relations significatives ont été identifiées pour 36 espèces du necton (Table 4.3).

Les patrons d'association diffèrent sensiblement selon les espèces. Cependant, le contraste

Table 4.3 – Association espèce-habitat.

				Anthropisé		Restauré			Naturel		
Groupe	Guilde	Nom commun	Espèce	Marais endigué doux	Marais endigués saumâtres	île Nouvelle (sud)	île Nouvelle (centre)	Marais de Mortagne	Chenal de marée	Vasières amont	Vasières aval
Poissons téléostéens	Espèces marines euryhalines	Maigre	*Argyrosomus regius*							●	●
		Mulet lippu	*Chelon labrosus*			●					
		Bar franc	*Dicentrarchus labrax*			●		●	●		●
		Bar moucheté	*Dicentrarchus punctatus*					●	●		●
		Anchois européen	*Engraulis encrasicolus*				●	●	●		●
		Sole sénégalaise	*Solea senegalensis*								●
		Sole commune	*Solea solea*								●
		Dorade royale	*Sparus aurata*						●		
		Sprat européen	*Sprattus sprattus*					●			●
	Espèces résidentes estuariennes	Épinoche	*Gasterosteus aculeatus*		●	●	●	●		●	
		Gobie tacheté	*Pomatoschistus microps*				●	●	●	●	●
		Gobie buhotte	*Pomatoschistus minutus*				●	●	●	●	●
	Espèces migratrices diadromes	Alose feinte	*Alosa fallax*			●		●		●	●
		Anguille européenne	*Anguilla anguilla*		●	●	●	●		●	●
		Mulet porc	*Liza ramada*			●	●	●	●		
		Flet européen	*Platichthys flesus*				●	●	●		●
	Espèces d'eau douce	Brème commune	*Abramis brama*	●							
		Poisson-chat ***(Exo.)***	*Ameiurus melas*		●	●					
		Brème bordelière	*Blicca bjoerkna*		●	●					
		Carassin argenté ***(Exo.)***	*Carassius gibelio*		●	●					
		Carpe commune ***(Exo.)***	*Cyprinus carpio*		●	●					
		Gambusie ***(Exo.)***	*Gambusia holbrooki*		●						
		Grémille ***(Exo.)***	*Gymnocephalus cernuus*	●							
		Perche-soleil ***(Exo.)***	*Lepomis gibbosus*	●	●						
		Pseudorasbora ***(Exo.)***	*Pseudorasbora parva*	●	●	●					
		Sandre ***(Exo.)***	*Sander lucioperca*					●			
		Rotengle	*Scardinius erythrophthalmus*	●		●					
Crustacés décapodes		Crabe vert	*Carcinus maenas*					●	●		●
		Crevette grise	*Crangon crangon*				●	●	●	●	●
		Crabe japonais ***(Exo.)***	*Hemigrapsus spp*					●	●		●
		Crevette bouquet	*Palaemon elegans*					●			●
		Crevette des marais	*Palaemonetes varians*		●	●	●		●		
		Bouquet delta	*Palaemon longirostris*				●	●	●	●	●
		Bouquet migrateur ***(Exo.)***	*Palaemon macrodactylus*			●	●			●	●
		Crevette bouquet	*Palaemon serratus*								●
		Écrevisse de Louisiane ***(Exo.)***	*Procambarus clarkii*	●							
			Nombre total d'espèces:	**6**	**10**	**14**	**11**	**17**	**13**	**9**	**19**

entre les conditions d'habitat dans les marais endigués et dans les habitaux intertidaux est structurant pour la grande majorité des espèces. Seules trois espèces (*A. anguilla*, *G. aculeatus* et *P. varians*) ont une niche écologique leur permettant de fréquenter des milieux intertidaux et endigués.

Les poissons et les crustacés décapodes associés aux marais endigués sont des espèces d'eau douce, à l'exception d'*A. anguilla*, *G. aculeatus* et *P. varians* qui sont communs dans les marais endigués saumâtres. Parmi les 14 espèces des marais endigués, huit sont des espèces exotiques : *Ameiurus melas*, *Carassius gibelio*, *Cyprinus carpio*, *Gambusia holbrooki*, *Gymnocephalus cernuus*, *Lepomis gibbosus*, *Pseudorasbora parva* et *Procambarus clarkii*.

Plusieurs espèces (*P. microps*, *P. minutus*, *C. crangon*, *Palaemon longirostris*) utilisent l'ensemble de l'estuaire intertidal et sont peu sensibles au type d'habitat (i.e., chenal de marée,

vasière ou marais dépoldérisé) ou à la position dans le gradient de salinité estuarien. D'autres espèces (*Dicentrarchus punctatus*, *C. maenas* et *Hemigrapsus* spp sont plus spécifiquement associées aux habitats intertidaux en aval de l'estuaire (salinité > 10‰). D'autres espèces (*Solea solea*, *Solea senegalensis* et *Palaemon serratus*) sont sensibles aux différences entre les vasières et les chenaux de marée, avec une préférence pour les vasières.

Dix-sept espèces sont significativement associées au marais dépoldérisé de Mortagne. La plupart de ces espèces sont également fréquentes sur les vasières intertidales de l'aval (14 espèces) et dans le chenal de marée intertidal (11 espèces). Le marais de Mortagne présente seulement deux espèces en commun avec les marais endigués saumâtres et aucune avec le marais endigué doux.

Au total, 20 espèces du necton sont associées à la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle (sites IN-C et IN-S) mais seulement 5 espèces sont communes aux deux sites d'échantillonnage (*G. aculeatus*, *A. anguilla*, *L. ramada*, *P. varians* et *Palaemon macrodactylus*). Le site central (IN-C) comporte davantage d'espèces marines et estuariennes tandis que le site sud (IN-S), qui forme une retenue d'eau permanente (Fig. 4.3), compte plusieurs espèces en commun avec les marais endigués, notamment six espèces de poissons d'eau douce.

(a) Décembre 2009. (b) Mai 2010. (c) Décembre 2010.

Figure 4.3 – Le site de pêche IN-S, dans la partie dépoldérisée de l'île Nouvelle (Crédit photo : Irstea). Les photographies montrent l'aspect du site avant la dépoldérisation (a) et la retenue d'eau qui se forme dans les mois suivant la dépoldérisation (b, c).

Toutes les espèces présentes dans les sites intertidaux de référence ne sont pas associées aux marais dépoldérisés. En effet, bien que le marais de Mortagne présente 14 espèces en commun avec les habitats intertidaux naturels à l'aval de l'estuaire (chenal et vasières), plusieurs espèces sont exclusivement associées soit au chenal de marée (*P. varians* et *Sparus aurata*), soit aux vasières aval (*Argyrosomus regius*, *S. solea*, *S. senegalensis*, *P. macrodactylus* and *P. serratus*). Par ailleurs, *A. regius* est la seule espèce des vasières intertidales de l'amont qui ne fréquente pas significativement la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle.

1.4. Discussion

La structure et l'abondance du necton diffèrent nettement entre les marais endigués et les habitats intertidaux. La salinité et le type d'habitat (marais endigué, marais dépoldérisé, chenal intertidal, vasière intertidale) sont les principaux facteurs structurant les assemblages de necton, par rapport à la saison, à l'année, au marnage et à la température.

Les marais endigués accueillent majoritairement des espèces de poisson d'eau douce, bien qu'*A. anguilla* et *G. aculeatus* soient également communs dans les marais saumâtres. Parmi les 10 espèces de poisson d'eau douce recensées dans les marais endigués, sept sont des espèces exotiques, ce qui démontre la vulnérabilité de ces milieux anthropisés à l'installation

d'espèces non natives et potentiellement invasives. Des études menées en Europe avaient déjà relevé une occurrence élevée des espèces exotiques dans les marais endigués (Feunteun et al., 1992 ; Moreno-Valcárcel et al., 2016). De fortes abondances de *P. varians* ont été mises en évidence dans les marais saumâtres, résultant à la fois de la salinité modérée (Smaldon, 1979 *dans* Nugegoda et Rainbow, 1989 ; Gelin et Souty-Grosset, 2006), de la matière organique apportée par les eaux estuariennes et des faibles vitesses de courant dans les réseaux de fossés (Antheunisse et al., 1971). Peu d'espèces estuariennes résidentes et marines euryhalines ont été recensées dans les marais endigués doux et saumâtres, probablement en raison de la difficulté de franchissement des ouvrages hydrauliques et des conditions d'habitat inadaptées.

Le necton des habitats intertidaux de la Gironde se compose d'espèces ubiquistes recensées dans de précédentes études européennes. Le gradient de salinité influence fortement la structure des assemblages des habitats intertidaux. Par exemple, l'abondance totale du necton et le nombre d'espèces augmentent le long de ce gradient. On observe un changement plus prononcé dans la composition des assemblages autour d'une salinité de 10‰. Les vasières intertidales de l'aval (salinité > 10‰) comptent davantage d'espèces marines (e.g. *D. labrax*, *S. solea* et *S. senegalensis*), *P. flesus* et de crustacés décapodes (e.g. *C. maenas*, *P. serratus*). Inversement, l'espèce *G. aculeatus* est plus fréquente sur les vasières de l'amont.

Nos résultats montrent une plus grande similarité entre le necton des marais dépoldérisés et celui des zones intertidales naturelles (chenal et vasières), par rapport aux marais endigués. Le necton des marais dépoldérisés se distingue par sa forte biomasse et par la dominance d'un nombre limité d'espèces. Ces caractéristiques résultent de la forte abondance de *L. ramada*, qui représente 52,3% de la biomasse totale échantillonnée dans le marais de Mortagne et 80,1% à 87,1% de la biomasse échantillonnée dans la partie dépoldérisée de l'île Nouvelle. À partir de 40 mm, *L. ramada* s'alimente en ingérant de grandes quantités de microphytobenthos (Laffaille et al., 2002 ; Carpentier et al., 2014). Or, la production microphytobenthique augmente rapidement dans les marais restaurés (i.e., dépoldérisés ; Zheng et al., 2004). La forte abondance de *L. ramada* dans les marais dépoldérisés pourrait donc avoir une explication trophique. De précédentes études ont montré que certaines espèces tiraient profit des premiers temps de la dépoldérisation, par exemple *C. maenas* en Europe (Dyer et Dale, 2001 ; Hampel et al., 2003) et *Callinectes sapidus* aux États-Unis (Jivoff et Able, 2003). À partir du retour d'expérience de la Gironde, *L. ramada* devrait être ajouté à cette liste.

Les précédentes études sur la dépoldérisation des marais estuariens ont montré une réponse rapide de la structure des assemblages du necton aux conditions nouvelles, postérieures à la restauration. Si l'hydromorphologie (e.g. caractéristiques du réseau de chenaux intertidaux, régime des courants) est l'un des principaux facteurs qui influencent la structure du necton (Minello et Webb, 1997 ; Williams et Zedler, 1999 ; Babtie Group, 2001), il semble que les fonctions d'alimentation et de nourricerie reviennent plus progressivement et dépendent davantage de l'âge des marais restaurés (Hampel et al., 2003).

Le cas de l'île Nouvelle montre que les retenues d'eau permanentes qui se forment dans les premiers temps de la dépoldérisation (en raison du drainage incomplet des sites) permettent à des espèces présentes dans les marais endigués de se maintenir, au moins temporairement. Ces espèces déclinent fortement dans les zones dépoldérisées qui sont explosées au flux et au reflux des marées.

Dans l'estuaire de la Gironde où les marais endigués comptent davantage d'espèces exotiques que la zone subtidale, la dépoldérisation apparaît comme un moyen efficace de contrôler

le développement des espèces de poissons exotiques, la limitation des espèces exotiques étant souvent un objectif des opérations de restauration écologique (D'Antonio et Meyerson, 2002).

2. Article intégral en anglais

Nekton communities of tidally restored marshes: a whole-estuary approach

Authors

Alain Lechêne [1, a], Philippe Boët [a], Pascal Laffaille [b], Jérémy Lobry [a]

[1] Corresponding author ; E-mail address : alain.lechene@irstea.fr

[a] Irstea, UR EABX, centre de Bordeaux, 50 avenue de Verdun, F-33612 Cestas cedex, France

[b] EcoLab, Université de Toulouse, INP, UPS, ENSAT, Castanet-Tolosan, France

Abstract

Intertidal marshes and mudflats of estuaries support a wide range of ecological functions and ecosystem services, including provision of food and refuge to nekton organisms. Habitat destruction, in particular reduction of intertidal areas, is one of the main anthropogenic causes of the erosion of biodiversity in coastal and estuarine ecosystems. However, although a growing number of tidal restoration projects have been implemented to counteract the loss of intertidal wetlands, few studies have so far described nekton assemblages of restoring sites in Europe. In addition, the attraction of tidally restored sites for nekton has rarely, if ever, been compared with a set of alternative habitats on a whole-estuary scale. This paper aims to describe nekton assemblages and their main abiotic drivers on a range of dyked, restored and natural habitats. Nekton assemblages were sampled during five seasons (2011-2012) in the Gironde estuary (France) among a set of 13 dyked and intertidal habitats including two marshes, tidally restored one and 12 years ago. Nekton assemblage structure and taxonomic composition clearly differentiated tidally restricted marshes from natural intertidal habitats. Nekton assemblages of natural intertidal habitats were shaped by position along the longitudinal gradient (i.e. salinity gradient) of the estuary, with a steep change in assemblage composition around a salinity of 10. The two tidally restored marshes were highly similar to natural intertidal habitats and greatly departed from tidally restricted marshes. A slower rate of community change was observed in a post-breach ponding area of the 1-year-old restored marsh. The study shows some original features of the restored marshes, including high occurrence

and biomass of the limno-benthofagous *Liza ramada*. Furthermore, based on our feedback from the Gironde estuary, storm-breach tide restoration proved to be a valuable means to control the exotic freshwater species that thrived in dyked marshes.

Keywords

Fish ; Decapod ; Indicator species ; Wetlands ; Intertidal environment ; Restoration ; Europe

1 Introduction

Estuaries are ecosystems of major ecological importance due to extremely high productivity and continuous interplay with continental hydrosystems and coastal areas (Boesch and Turner, 1984 ; Kennish, 2002). However, estuaries are centres for human populations and activities and have been exposed to a wide range of anthropogenic stresses (Airoldi and Beck, 2007). As a result, estuarine ecosystems have undergone a greater erosion of biodiversity than other marine ecosystems (Gray, 1997). Overexploitation and habitat destruction are the main anthropogenic causes of the erosion of biodiversity in coastal and estuarine ecosystems (Gray, 1997 ; Kennish, 2002 ; Lotze et al., 2006). Sea-level rise caused by global climatic change has been identified as an additional threat to estuarine ecosystems, notably to intertidal and fringing terrestrial areas (Schile et al., 2014). Conversion of intertidal to subtidal areas will occur where vertical accretion cannot offset the rate of sea-level rise (Reed, 1995 ; Galbraith et al., 2002). In addition, net loss of intertidal areas is expected where upward and inland migration of intertidal areas is impaired either by topography or seawalls (Morris et al., 2002 ; Erwin, 2009). This is all the more critical because intertidal wetlands have already declined by nearly 50% worldwide since the 18th century with peaks above 80% in many regions (Airoldi and Beck, 2007 ; Davidson, 2014 ; Torio and Chmura, 2015).

Intertidal areas of tidal estuaries support a wide range of ecological functions and ecosystem services (Costanza et al., 1997 ; Teal and Howes, 2000 ; Cattrijsse and Hampel, 2006). For example, intertidal mudflats and marshes provide food and refuge to juvenile transient and estuarine resident nekton (Kneib, 1997 ; Laffaille et al., 1998 ; Laffaille et al., 2000 ; Cattrijsse et Hampel, 2006). In tidal marshes, the main carbon sources fuelling the food webs are from the autochtonous primary production performed by vascular plants and benthic microalgae and, potentially, the inputs of detrital organic matter of terrestrial origin (Sullivan and Currin, 2000 ; Bouchard and Lefeuvre, 2000 ; Lefeuvre et al., 2000). While microphytobenthos is directly ingested by omnivorous nekton (decapod crustaceans, mullets), the primary production of vascular plants is transferred to carnivorous nekton

(most fish species) through slower detrital pathways involving fungi, bacteria and, ultimately, benthic macroinvertebrates (Mann, 1988 ; Créach et al., 1997 ; Newell and Porter, 2000). Small planktonic invertebrates (copepods, mysids) may also take part to the transfer of the primary production to nekton (Cattrijsse et al., 1994 ; Green et al., 2012). On the intertidal mudflats, microphytobenthos dominates the autochtonous primary production (Blanchard and Cariou-Le Gall, 1994) and enters the trophic webs through the activity of bacteria, meio- and macrofauna (Montagna et al., 1995 ; Créach et al., 1997 ; Middelburg et al., 2000).

The nekton of intertidal areas have received limited attention in Europe in comparison with the extensive body of research dedicated to the Atlantic and Pacific Coasts of the US (e.g., Kneib, 1997 ; Weinstein and Kreeger, 2000 ; Koutsogiannopoulou and Wilson, 2007). Although there have been a growing number of European studies on tidal marshes (e.g., Drake and Arias, 1991 ; Cattrijsse et al., 1994 ; Hampel et al., 2004 ; Green et al., 2009), intertidal mudflats have remained relatively unexplored (França et al., 2008). Salgado et al. (2004a) compared communities of intertidal mudflats with adjoining intertidal channels but their comparison was impaired by different fishing equipment and non-overlapping sampling periods. Moreover, crustaceans were not included in their study. Despite this, natant crustaceans make a substantial contribution, sometimes greater than that of teleost fish, to both numbers and biomass of nekton assemblages in intertidal habitats (Kneib, 1997 ; Salgado et al., 2004b). França et al. (2008) provided detailed information of nekton assemblages of an intertidal mudflat including both fish and decapod crustaceans in a European estuary.

Nekton assemblages of intertidal areas are mostly comprised of small-sized individuals, be they juveniles of larger species or adults of smaller species (Kneib, 1997, 2000 ; Morrison et al., 2002). A small number of abundant species usually dominate densities and biomass. In Europe, the most ubiquitous fish species found in tidal marshes (Drake and Arias, 1991 ; Laffaille et al., 2000 ; Mathieson et al., 2000 ; Green et al., 2009) are estuarine resident species (*Pomatoschistus microps*, *Gasterosteus aculeatus*), marine euryhaline species (*Dicentrarchus labrax*, *Sprattus sprattus*) and diadromous migratory species (*Platichthys flesus*, *Anguilla anguilla* and *Liza ramada*). The most frequent decapod species are *Carcinus maenas*, *Palaemonetes varians* and *Crangon crangon*. Nekton assemblages of European intertidal mudflats can hardly be typified from the few studies available. Compared with intertidal channels, higher densities and biomass of soles (*Solea solea* and *Solea senegalensis*) and *Palaemon longirostris* were recorded on mudflats (Salgado et al., 2004a ; França et al., 2008).

As tidal flooding is the main factor driving the physical and ecological processes in intertidal areas (Teal, 1962), tidal restriction greatly alters habitat value for nekton (Gilmore et al., 1982 ; Har-

rington and Harrington, 1982 ; Feunteun et al., 1992). The most extreme cases of tidal restriction lead to the complete drying-out of former aquatic habitats. Consequently, dyking and land claim have resulted in an important loss of intertidal areas worldwide (Verger, 1993). Divergence from reference intertidal nekton assemblages increases as tidal exchange is reduced (Feunteun et al., 1999 ; Raposa and Roman, 2003). Dyking promotes euryhaline freshwater fish species, especially exotic species (Feunteun et al., 1992 ; Moreno-Valcárcel et al., 2013). Although marine euryhaline species may largely contribute to the species richness, their abundances are usually low and they are often restricted to the deepest waters close to the hydraulic structures controlling tidal exchanges (Feunteun et al., 1999 ; Moreno-Valcárcel et al., 2013).

Attempts to restore intertidal areas have been undertaken during the past decades (Wolters et al., 2005 ; Goeldner-Gianella, 2007) and a growing number of tidal restoration projects have been implemented on previously dyked marshlands (Bakker et al., 2002 ; Colclough et al., 2005). However, relatively few tidal restoration projects (however see Cattrijsse and Hampel, 2006) benefited from monitoring programs and, where they did, they were seldom monitored for further than 3-5 years after restoration. Furthermore, despite great reliance on intertidal areas, nekton have rarely been included in monitoring surveys (Atkinson et al., 2001). Previous studies substantiated that well-developed stands of vascular plants may be restored as soon as five to ten years after tidal marsh restoration (Craft et al., 1999) although a fully natural vegetation structure may not be recovered even after a century (Moreno-Mateos et al., 2012). Benthic microalgal production was shown to respond quickly to tidal restoration (Zheng et al., 2004). However, little is known concerning the restoration of trophic links between primary producers and consumers (including nekton) following tidal marsh restoration. In a US study, Warren et al. (2002) suggested that the feeding value for fish may require up to 15 years before reaching equivalency with natural reference marshes.

Habitat value of a restoring site for a species is best assessed when compared with a set of alternative habitats (Hobbs and Norton, 1996 ; Vivian-Smith, 2001). A restoring site possibly attracts species beyond its immediate neighbourhood, which is more likely detected on a scale enlarged to a whole land- or seascape. A whole-estuary approach to tidal wetlands restoration has recently been carried out in the Delaware Bay (USA ; Weinstein and Litvin, 2016). In practice, however, nekton assemblages of tidally restored sites are only compared with adjoining natural intertidal habitats (e.g. Chamberlain and Barnhart, 1993 ; Minello and Webb, 1997 ; Hampel et al., 2003 ; Kimball and Able, 2007). Those reference habitats are explicitly or implicitly considered as potential end points for the restoration. Nevertheless, the potential start points of the restoration (dyked marshes) are rarely considered, thereby discarding historical contingency effects and precluding rigorous assessment of the rate of community change. To our knowledge, nekton of tidally restored marshes

have not yet been compared to an extended range of habitat conditions (e.g. dyked or intertidal habitats) with a whole-estuary approach in Europe. Such comparison would be of great interest to assess how attractive tidally restored marshes are for nekton among the mosaic of estuarine habitats.

In this context, we studied nekton assemblages in the Gironde estuary (France) from a set of dyked and intertidal habitats including two marshes, tidally restored one and 12 years ago. Our main objectives were : 1) to describe nekton assemblage structure (abundance, diversity and species composition) on a range of dyked marshes and intertidal habitats (natural and restored) through a whole-estuary approach, and 2) to illustrate the main abiotic drivers of nekton structure in those habitats. We adopted a whole-estuary approach in that the nekton of tidally restored marshes were described with reference to a habitat mosaic representative of an anthropized macrotidal estuary, i.e. encompassing the longitudinal and transversal dimensions of the estuarine continuum and including natural and disturbed habitats. Capitalizing on the concepts of patch dynamics (Townsend, 1989) and habitat selection within heterogeneous landscapes (Morris and Brown, 1992 ; Craig and Crowder, 2000), we characterized the taxonomic structure of nekton communities and the ecological preferences of species based on an extended array of environmental conditions.

2 Material and method

2.1 Study sites

The Gironde (France ; Fig. 1) is one of the largest estuaries in Europe, approximately 635 km², of which 14% are intertidal zones. Mudflats and marshes account for 79% and 21% of the intertidal area, respectively (Lobry, 2004). The Gironde estuary is characterized by semi-diurnal macrotides ; tidal range near the mouth varies from 2.5 m to more than 5.5 m during spring tides (Kapsimalis et al., 2004). The surface area of dyked marshes associated with the estuary is approximately 400 km².

The Mortagne marsh is a 191-ha former polder located in the mesohaline zone of the estuary. The draining of the polder was completed in 1966 ; it was built on an area covered by typical salt marsh vegetation (cordgrass, glasswort, sea aster and salt grass). The polder was cultivated, mainly with cereals, for more than 30 years. The dyke was breached at several places during storm Martin in 1999 and the breach at the northernmost part of the dyke was not repaired. The natural restoration of tidal flooding has resulted in sediment deposition, incision of a tidal channel network and partial reestablishment of halophytic vegetation (Royant, 2001 ; Verger and Ghirardi, 2009).

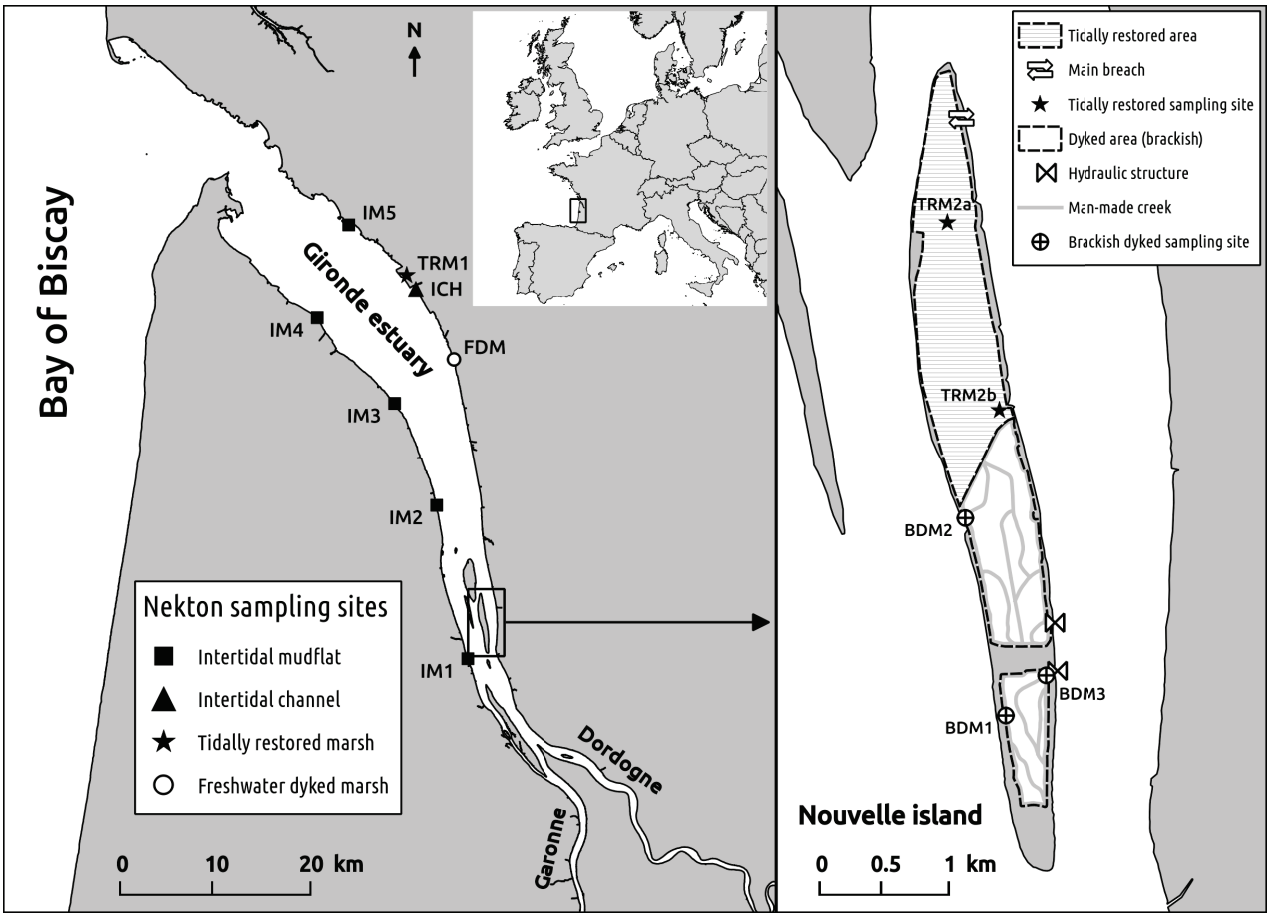


Figure 1 – Location of the 13 sampling sites in the Gironde estuary. TRM1 is the sampling site of the 12-year-old Mortagne marsh. TRM2a and TRM2b are located in the 1-year-old restored part of the Nouvelle island. Additional information on sampling sites is provided in Table 1.

The Nouvelle island appeared at the beginning of the 20th century in the oligohaline zone of the estuary. It was first cultivated for wine for nearly a century, then for poplars (11 years) and cereals (19 years ; Bocheux, 2008). The nearly 150-ha northern part of the Nouvelle island has been tidally restored since storm Xynthia in 2010. Tidal scour has led to the formation of a large channel developing from the breach. During the study, incomplete drainage of the site led to the persistence of large ponding areas far from the breach (Lafon et al., 2014). The southern part of the island is composed of two major hydraulic units surrounded by dykes. Creek networks were dug in the vicinity of these units to promote mainly reed bed habitat and bird nesting. For each hydraulic unit, water level and tidal exchanges with the estuary are managed through a unique hydraulic structure.

In this study, three sampling sites were set in the two tidally restored areas : one in the Mortagne marsh (TRM1) and two in the northern part of the Nouvelle island (TRM2a and TRM2b ; Table 1 and Fig. 1). Sites TRM1 and TRM2a were tidally flushed with little or no water remaining after the tide receded whereas site TRM2b was set in a ponding area. The remainder of the sampling sites

consisted of five intertidal mudflats (IM1-5), one intertidal channel (ICH) and four dyked marshes (three were located in the southern part of the Nouvelle island) to cover a wide range of intertidal and dyked habitats.

Table 1 – Description of the 13 sampling sites and summary of salinity and temperature measurements.

Site group	Code of sampling site	Habitat type	Salinity			Temperature (°C)		
			Mean	Min.	Max.	Mean	Min.	Max.
Natural Intertidal Habitats (NIH)	IM1	Intertidal mudflat	**2.65**	0.12	8.06	**17.26**	5.19	23.78
	IM2	Intertidal mudflat	**6.86**	0.91	14.14	**17.61**	5.69	25.07
	IM3	Intertidal mudflat	**11.86**	3.71	19.63	**16.92**	5.09	24.30
	IM4	Intertidal mudflat	**18.46**	7.25	26.93	**17.16**	4.61	25.33
	IM5	Intertidal mudflat	**18.71**	11.16	27.98	**16.06**	7.62	22.24
	ICH	Intertidal channel	**13.16**	9.40	18.97	**17.06**	7.63	23.55
Tidally Restored Marshes (TRM)	TRM1	Tidally restored marsh (12-year-old)	**13.77**	6.04	19.85	**18.21**	9.06	25.15
	TRM2a	Tidally restored marsh (1-year-old)	**4.57**	0.42	7.08	**21.29**	14.46	24.69
	TRM2b	Tidally restored marsh (1-year-old)	**3.86**	0.36	5.83	**21.37**	11.90	28.83
Dyked marshes (DYK)	FDM	(Freshwater) Dyked marsh	**0.32**	0.18	0.37	**16.71**	8.83	22.47
	BDM1	(Brackish) Dyked marsh	**3.47**	1.93	5.51	**21.26**	10.36	27.56
	BDM2	(Brackish) Dyked marsh	**4.24**	1.35	5.61	**16.58**	10.06	20.36
	BDM3	(Brackish) Dyked marsh	**3.81**	0.51	6.70	**20.62**	10.62	28.87

The sampled dyked marshes covered freshwater and brackish environments. The brackish dyked marshes (BDM1-3) were managed with regular exchanges with the adjoining estuary, whereas the freshwater dyked marsh (FDM) was exclusively supplied with freshwater inputs from terrestrial streams. In the brackish dyked marshes, water exchanges were regulated through a concrete monk and a manually-operated valve. In the freshwater dyked marsh, an automatic flap sluice gate prevented saline water intrusion.

2.2 Field sampling and data collection

Sampling was repeated five times over a 2-year period (May 2011, Sep.-Nov. 2011, Feb.-Mar. 2012, May-June 2012 and July 2012) using the same fishing protocol. Sampling took place 12 years and one year after tidal restoration, in the Mortagne marsh and in the Nouvelle island, respectively. Nekton assemblages were sampled with two types of double fyke nets, named hereafter "standard-fyke nets" and "4 mm-fyke nets". Both types of fyke nets had the same dimensions but differed in

mesh size. The leader net was 6 m long by 0.60 m deep. The two conic-shaped traps were 3 m long and comprised three funnel-shaped throats. The D-shaped hoops at the entrance of the traps were 0.60 m high by 0.65 m wide. For the standard-fyke nets, the mesh size of the leader net was 17 x 17 mm. Mesh size decreased gradually from 17 mm at the front of the traps to 8 mm at the cod end. The 4 mm-fyke nets were designed with a homogeneous net mesh size of 4 x 4 mm (leader and traps). The 4 mm-fyke nets were used for their higher catch efficiency for smaller-sized fish and crustaceans whereas the standard-fyke nets were designed to sample larger-sized species.

Two 4 mm- and one standard-fyke nets were set on each site and for each sampling time. The fyke nets were set parallel to the shore on the tidal flats, parallel to the direction of the main currents in the intertidal channel and in the tidally restored areas and along the banks or the bottom of the ditches in the dyked sites. They were spaced at least 10 m apart from each other in order to limit mutual influence. For four of the five sampling sites on the Nouvelle island (BDM1-3 and TRM2b), only one 4 mm-fyke net was set due to space limitation. The fyke nets were set for 6 h during daytime. However, due to access constraints, the five sites on the Nouvelle island were sampled for an approximate duration of 24 h. The fyke nets were set at mid-flow tide and retrieved at mid-ebb tide on the intertidal sites.

Temperature, salinity and water level were recorded at the beginning and the end of each sampling time. For each sampling site, theoretical tidal range was collected at the nearest tide gauge station.

Nekton organisms studied were limited to teleost fish and decapod crustaceans. Individuals were identified, counted and weighed at the species level. Shrimp and fish smaller than 60 mm were subsampled for laboratory taxonomic identification. The other individuals were treated on the field and put back alive into the water. Length of fish (fork length for species with a forked tail ; total length for the other species) and crustaceans (post-orbital carapace length for shrimp ; maximum carapace width for crabs) was measured. For species caught in large numbers, length was measured on a random subset of at least 50 individuals. Missing weight values for species were estimated either from species length distribution and length-weight relationships, established for each species (e.g., Froese and Pauly, 2017), or from ratios of mean weight per individual. The exotic status of species was documented from three main sources (Keith et al., 2011 ; Froese and Pauly, 2017 ; INPN, 2017).

2.3 Data processing and analysis

2.3.1 Structure of nekton assemblages

Overall nekton structure was described based on total number of species, mean abundance per sampling time (catch per unit effort, CPUE and biomass per unit effort, BPUE) and evenness of species abundance. CPUE was expressed as mean number of individuals per double fyke net per hour. BPUE was expressed as mean weight (g) per double fyke net per hour. Data from the 4 mm- and standard-fyke nets were pooled to assess total species number across sampling times.

Camargo's index (E') was used to measure assemblage evenness (Camargo, 1993) :

$$E' = 1 - \sum_{i=1}^{S} \sum_{j=i+1}^{S} \frac{|p_i - p_j|}{S}$$

where S is the total number of species and p_i and p_j the proportions of species i and j in the sample. Desirable properties of Camargo's index include satisfactory performance under a variety of species abundance distributions and low sensitivity to rare species (Alatalo, 1981 ; Smith and Wilson, 1996). E' was measured separately for the CPUE and BPUE values and for the 4 mm- and standard-fyke nets.

Significant differences in nekton abundance (CPUE and BPUE) and evenness were investigated with Kruskal-Wallis one-way analysis of variance, among four groups of sites : the natural intertidal habitats (NIH), the tidally restored marshes (TRM), the freshwater (FDM) and the brackish dyked marshes (BDM). The dyked marshes were split into freshwater and brackish sites because of the highly contrasted values of the freshwater site. Post hoc pairwise comparisons were carried out using Dunn's test (with no adjustment for multiple comparisons). Monotonic trends in nekton abundance on natural intertidal habitats (mudflats only) were measured with Spearman's rank correlation coefficient along the longitudinal gradient of the estuary.

Between-site differences in nekton composition were investigated jointly by 2-dimensional non-metric multidimensional scaling (2D-NMDS) and standard hierarchical clustering based on the frequency of occurrence (FO). For each type of double fyke net, the FO of a species was defined as the ratio of the number of samples in which the species occurred to the total number of replicate samples pooled across sampling times. A single $site \times species$ matrix was produced retaining, for each entry, the maximum FO value yielded by either the 4 mm- or the standard-fyke nets. Dissimilarity between sites was measured as the complement of Bray-Curtis similarity (Bray and Curtis, 1957).

2.3.2 Abiotic factors structuring nekton assemblages

Distance-based multivariate regression tree analysis (db-MRT ; De'Ath, 2002) was performed to point out the main abiotic factors shaping nekton assemblages in the investigated sites. Three qualitative (type of habitat, season and year) and three quantitative abiotic factors (tidal range, salinity and temperature) were tested. The four types of habitat considered (i.e., dyked marsh, intertidal mudflat, intertidal channel and tidally restored marsh) were based on hydromorphological setting and independent from salinity. The db-MRT analysis was based on the Bray-Curtis dissimilarity matrix computed separately from the non-aggregated samples (CPUE and BPUE) yielded by the 4 mm- and the standard-fyke nets. CPUE and BPUE were fourth-root transformed prior to the computation of dissimilarity in order to downplay the importance of dominant species (Field et al., 1982 ; Veiga et al., 2006). The MRT analysis was carried out using R package 'mvpart' (version 1.6-2). Fifty multiple cross-validations were used. The selected model was the best tree within one standard error of the overall best. Overall fit was estimated from the cross-validated relative error, which is a more valid estimate of tree accuracy than the percentage of unexplained variance (i.e. the ratio between the sums of squared dissimilarities within the leaves of the tree and the total sum of squared dissimilarities in the original data). The cross-validated relative error varies from zero in case of perfect prediction to nearly one for a tree with no predictive power (De'Ath, 2002).

2.3.3 Species-site association

The ecological preferences of each species were described as the subset of sampled sites in which the species occurred more frequently compared to the remainder of the sites according to the method developed by De Cáceres and Legendre (2009) and De Cáceres et al. (2010). Species preference for sites was assessed based on their frequency of occurrence (FO). The strength of the species-site association was measured by a correlation index (the point-biserial correlation coefficient) rather than an indicator value index because our aim was to assess the preferences of species for groups of sites and not to assess the predictive value of species as indicators of groups of sites (De Cáceres et al., 2010). The group-equalized version of the point-biserial correlation coefficient was retained allowing comparisons between groups of sites of heterogeneous sizes.

The analysis of species-site association was carried out from eight groups of sites pooled according to the results of the MRT analysis. Brackish dyked marshes (BDM1-3), upstream (IM1-2) and downstream intertidal mudflats (IM3-5) were pooled into separate groups. The other sites (FDM, TRM1, TRM2a, TRM2b and ICH) were kept as discrete single-site groups. The site grouping adopted reduced the computational time and facilitated the interpretation of the site-species

associations. The statistical significance of species-site association was tested using a permutation test (9999 permutations) for each nekton species at 0.05 significance level. In order to increase the statistical power of the permutation test, each site was described by an equal number of replicate values of the target species FO. Replicate values were computed from repeated random selections (without replacement, whenever possible) of a single nekton sample per sampling time. Four replicate values were computed for the 4 mm-fyke nets and two for the standard-fyke nets. Analyses were performed using R Package 'indicspecies' (De Cáceres and Legendre, 2009).

3 Results

3.1 Structure of nekton assemblages

285 A total of 34 fish and 12 decapod species were recorded in the 13 sites (Fig. 2). Species numbers were higher in intertidal sites (from 17 to 27 species in tidally restored marshes and natural intertidal habitats) than in dyked marshes (from 13 to 17 species). The freshwater dyked marsh (FDM) had the lowest decapod species number with only one species. Intertidal mudflats showed a longitudinal monotonic trend in species numbers with the two most downstream sites (IM4-5) having the greatest 290 numbers of species (25 and 27 species, respectively). The southern restored site of the Nouvelle island (TRM2b) exhibited a higher species number (23 species) compared with the central site (TRM2a ; 19 species).

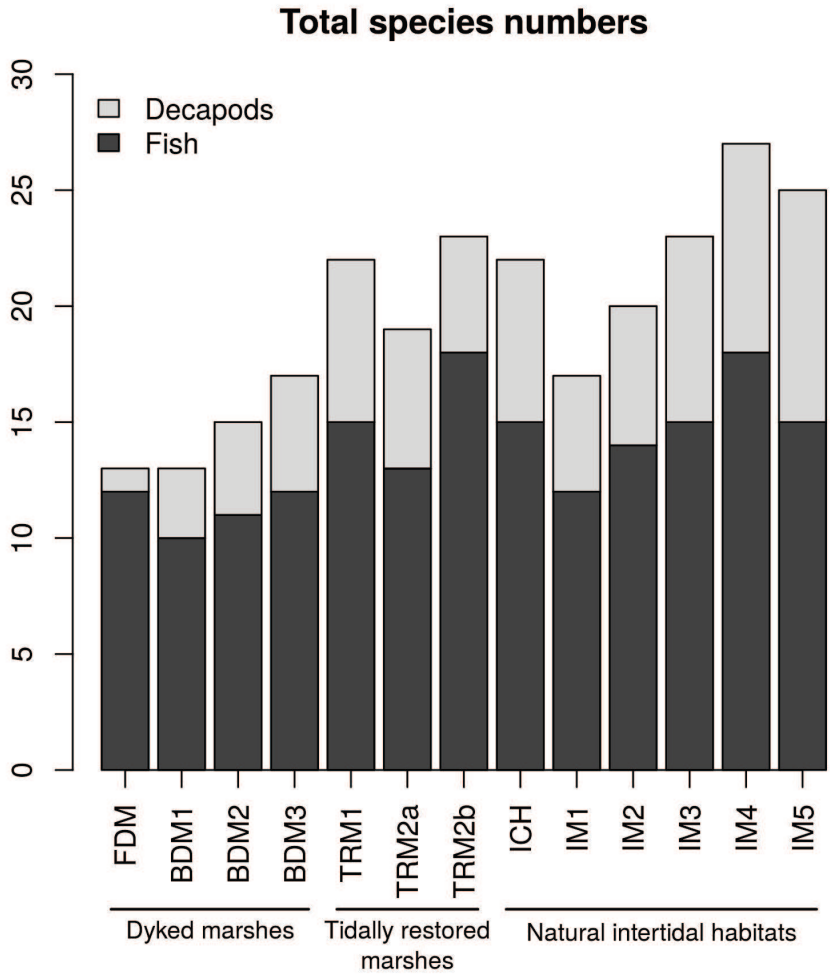


Figure 2 – Total number of nekton species recorded in the dyked, restored and natural habitats of the Gironde estuary. Catches from the 4 mm- and the standard-fyke nets were pooled.

Nekton numbers ($median\ CPUE = 3.5\ ind.h^{-1}$ with the 4 mm-fyke nets ; $0.5\ ind.h^{-1}$ with the standard-fyke nets) and biomass ($median\ BPUE = 7.0\ g.h^{-1}$ with 4 mm-fyke nets ; $9.7\ g.h^{-1}$

with standard-fyke nets) were typically lower in the FDM than in the other groups of sites (Figs. 3 and 4 ; Appendix A). Likewise, evenness in numerical and biomass abundance distributions ($median\ E'_{CPUE} = 0.55$ with the 4 mm-fyke nets ; 0.83 with the standard-fyke nets ; $median\ E'_{BPUE} = 0.60$ with the 4 mm-fyke nets ; 0.97 with the standard-fyke nets) was highest in FDM (Figs. 5 and 6).

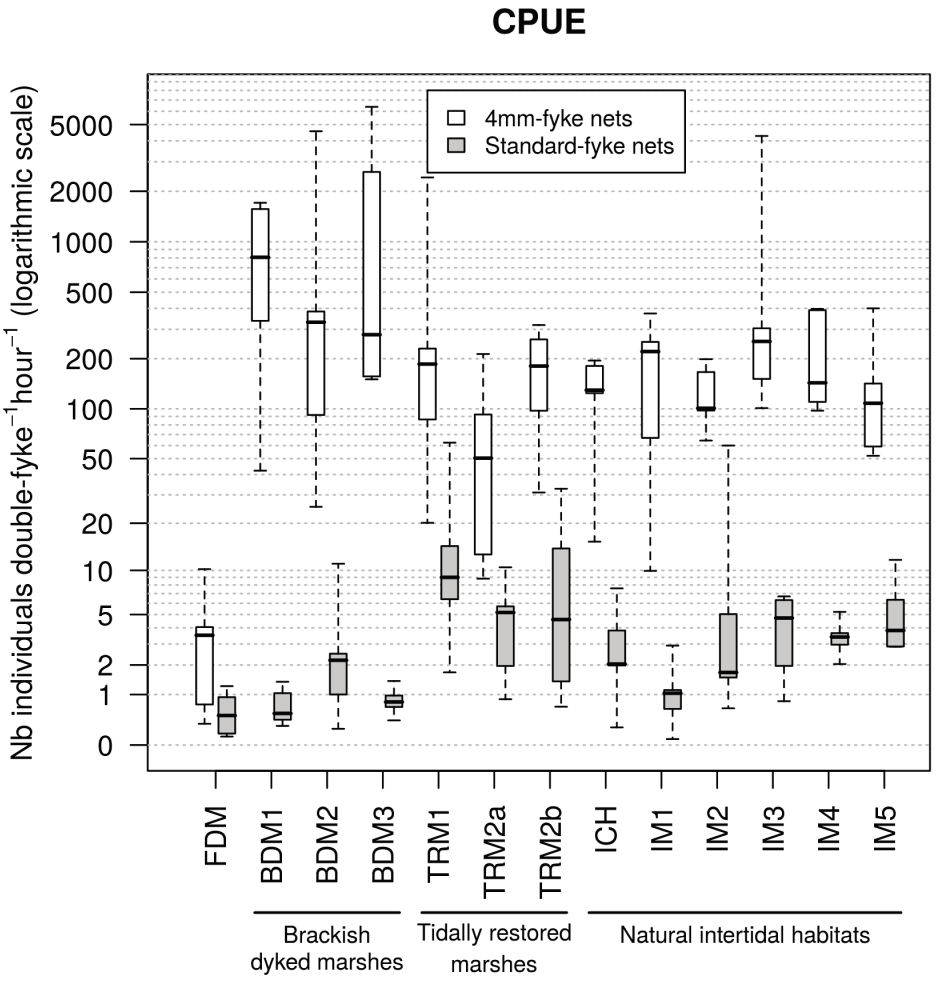


Figure 3 – Total nekton catch per unit effort (CPUE) averaged within sampling times. Values are displayed on a logarithmic scale. FDM : Freshwater dyked marsh.

Catches of smaller-sized nekton (i.e., caught with the 4 mm-fyke nets) were highest in brackish dyked marshes (BDM ; $median\ CPUE = 279 - 807\ ind.h^{-1}$), followed by natural intertidal habitats (NIH ; $101 - 254\ ind.h^{-1}$) and tidally restored marshes (TRM ; $50.4 - 186\ ind.h^{-1}$). However, biomass of smaller-sized nekton did not differ significantly between BDM ($median\ BPUE = 190 - 439\ g.h^{-1}$) and TRM ($265 - 511\ g.h^{-1}$) and was higher than in NIH ($74.9 - 128\ g.h^{-1}$).

Larger-sized nekton (i.e., caught with the standard-fyke nets) were more numerous in natural and restored intertidal sites (NIH and TRM ; $median\ CPUE = 1.0 - 9.0\ ind.h^{-1}$) than in dyked marshes (FDM and BDM ; $0.50 - 2.2\ ind.h^{-1}$). Biomass of larger-sized nekton was higher in TRM

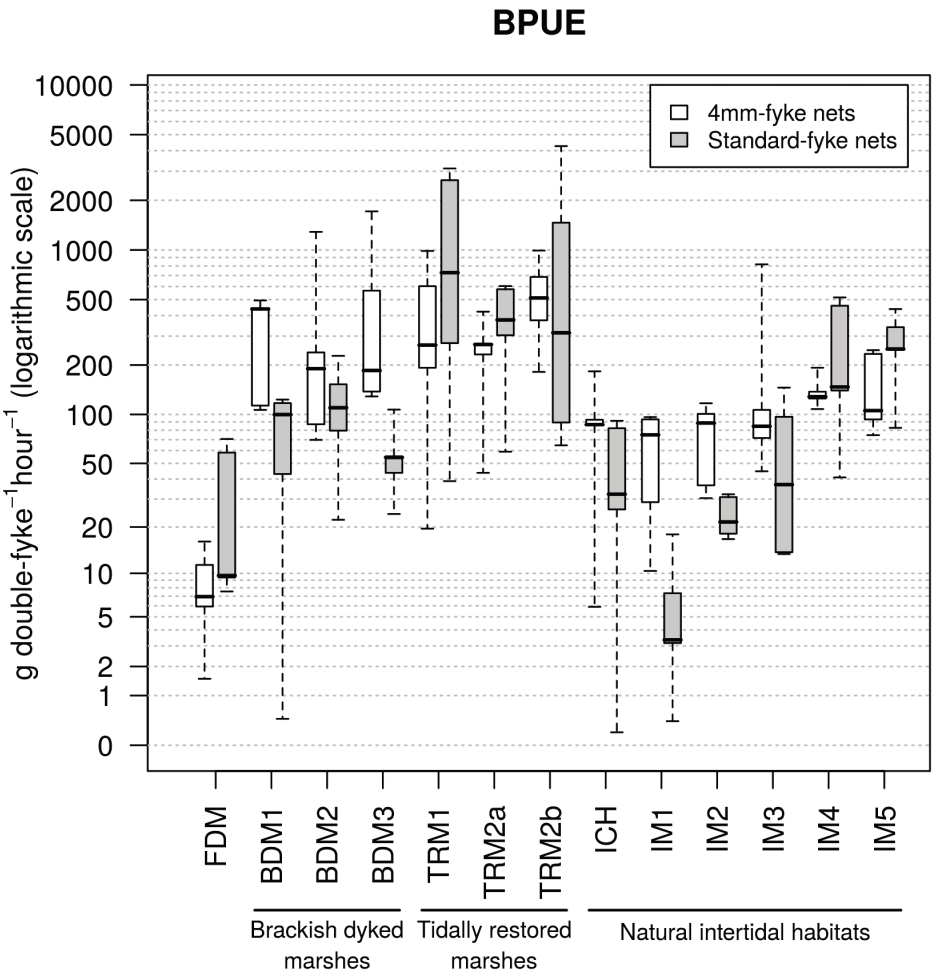


Figure 4 – Total nekton biomass per unit effort (BPUE) averaged within sampling times. Values are displayed on a logarithmic scale. FDM : Freshwater dyked marsh.

($median\ BPUE\ =\ 314 - 728\ g.h^{-1}$) than in the remainder of the sampling sites ($3.3 - 250\ g.h^{-1}$).

Biomass of smaller-sized nekton ($\rho = 0.68$; $p < 0.001$) and numbers ($\rho = 0.57$; $p < 0.01$) and biomass of larger-sized nekton ($\rho = 0.82$; $p < 0.001$) showed significant increasing trends on the intertidal mudflats along the seaward gradient. No significant trend was detected for numbers of smaller-sized nekton ($\rho = -0.16$; $p = 0.44$).

Evenness in biomass distribution was lowest in TRM irrespective of the type of fyke nets ($median\ E'_{BPUE} = 0.20 - 0.21$ with the 4 mm-fyke nets ; $0.28 - 0.39$ with the standard-fyke nets), reflecting high dominance by a few abundant species.

NMDS ordination had a low stress value (0.024) indicating that the original distances between sites were well preserved in a 2-dimensional space (Fig. 7). Both NMDS ordination and unsupervised clustering (Fig. 8) clearly set the FDM apart from the remainder of the dyked and intertidal sites. Intertidal sites and BDM were secondly separated. The taxonomic composition of the Mortagne marsh (TRM1) showed greater similarity with downstream intertidal habitats (ICH and IM3-5).

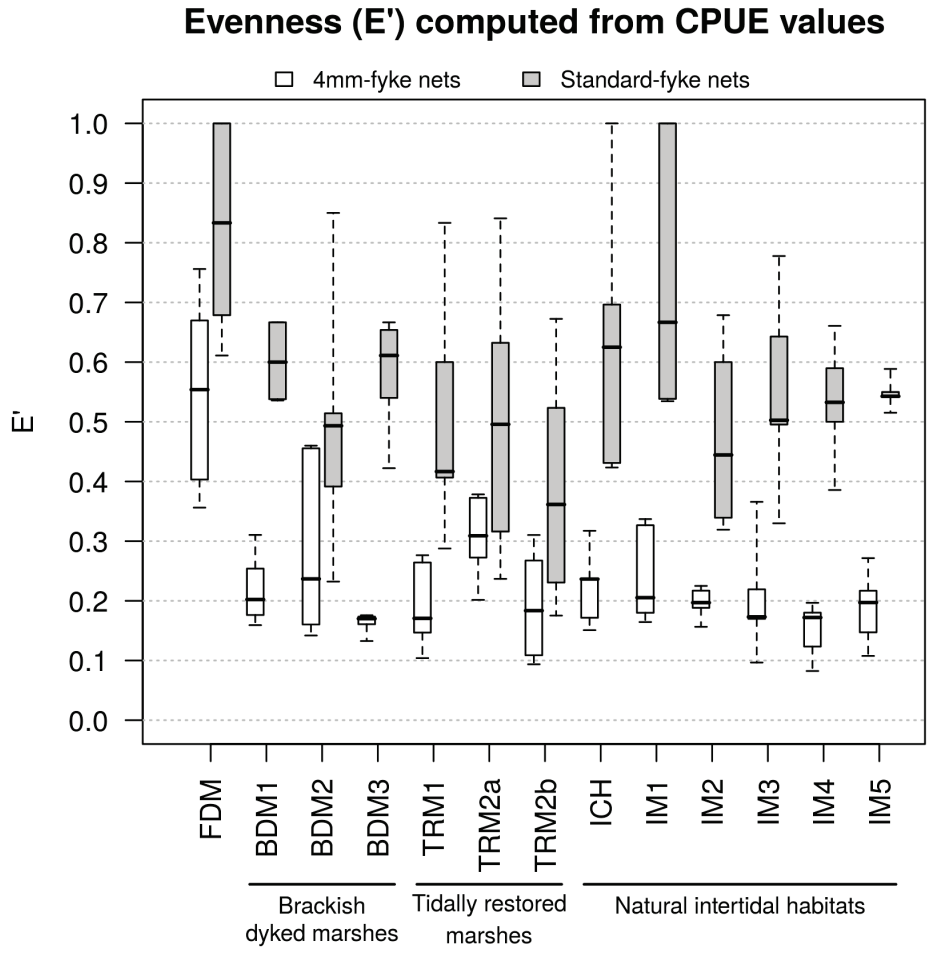


Figure 5 – Camargo's evenness (E') computed from the mean CPUE values of nekton species. FDM : Freshwater dyked marsh.

TRM2a showed greater similarity with the upstream intertidal mudflats (IM1-2) whereas TRM2b was clustered with the BDM.

3.2 Abiotic factors structuring nekton assemblages

The MRT analysis (Appendix B) indicated that only habitat type and salinity structured nekton assemblages (i.e., season, year, temperature and tidal height were not responsible for a single split in any of the trees). The cross-validated relative errors obtained with the 4mm-fyke nets ($0.30 - 0.34$) were particularly low (i.e., overall fit was high) and substantially lower than those obtained with the standard-fyke nets ($0.68 - 0.74$).

The first major division of all trees separated the dyked marshes from the intertidal sites (natural and restored). Unlike the standard fyke nets, the 4 mm fyke-MRT models (CPUE and BPUE) further divided the dyked marshes at a salinity value of 0.44.

The natural and restored intertidal sites were partitioned differently depending on the type of

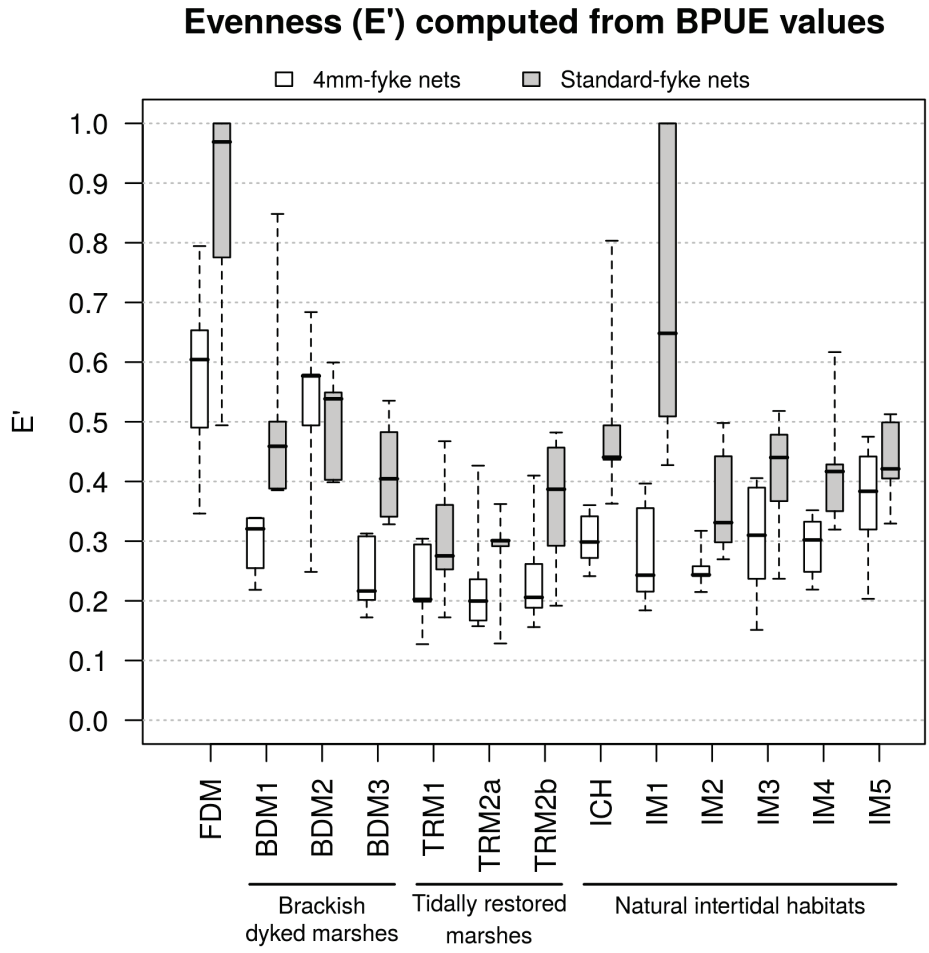


Figure 6 – Camargo's evenness (E') computed from the mean BPUE values of nekton species. FDM : Freshwater dyked marsh.

fyke net. The tidally restored sites and the intertidal channel were clustered together and separated from the intertidal mudflats in the 4 mm fyke-MRT analysis whereas the standard fyke-MRT models set the tidally restored sites apart from the natural intertidal sites (channel and mudflats).

3.3 Association between sites and species

Species-site group association analyses based on FO values revealed significant relationships for 36 nekton species (Tables 2 and 3). Thirty-five significant associations were detected with the 4 mm-fyke nets. Fifteen associations were detected with the standard-fyke nets, of which four were discarded due to obvious ineffectiveness of the gear towards shrimp and small-sized fish (e.g., *P. microps*). *P. microps*, *Pomatoschistus minutus*, *C. crangon* and *P. longirostris* were positively associated with all the natural and restored sites except TRM2b. Frequencies of occurrence in those groups of sites were close to 1.00 for *P. microps*, *C. crangon* and *P. longirostris* (4 mm-fyke nets). Some other species (e.g., *Dicentrarchus punctatus*, *C. maenas* and *Hemigrapsus* spp) had

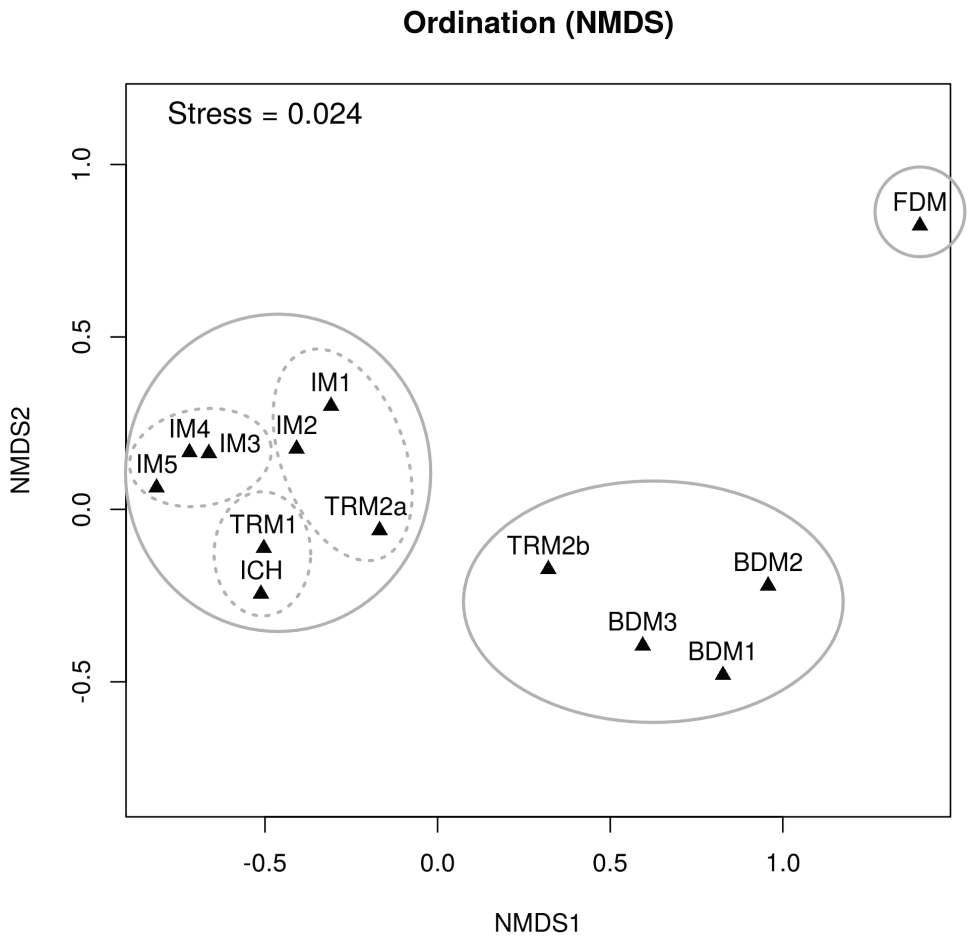


Figure 7 – Site ordination from 2-dimensional non-metric multidimensional scaling (NMDS) based on the frequency of occurrence of nekton species. Solid and dotted lines refer to the groups and subgroups identified from the classification on Fig. 8. Sites are described in Table 1.

a specific preference towards the intertidal sites (natural and restored) located in the downstream estuary. *P. flesus*, *Engraulis encrasicolus* and *D. labrax* matched the same pattern but were also associated with one sampling site of the tidally restored area of the Nouvelle island, either TRM2a (*P. flesus*, *E. encrasicolus*) or TRM2b (*D. labrax*). *S. solea*, *S. senegalensis* and *Palaemon serratus* were significantly associated with the more saline intertidal mudflats (IM3-5) whereas *Argyrosomus regius* was associated with all intertidal mudflats regardless of their longitudinal position in the estuary.

Only three species (*A. anguilla*, *G. aculeatus* and *P. varians*) had a range of habitat preferences that included both dyked and natural intertidal sites. *A. anguilla* was the species associated with the highest number of groups of sites (6). With the exception of *Sander lucioperca*, the freshwater fish species were only associated with dyked marshes (freshwater or brackish) or with TRM2b. *Abramis brama*, *Gymnocephalus cernuus*, *Scardinius erythrophthalmus* and *Procambarus clarkii* preferred

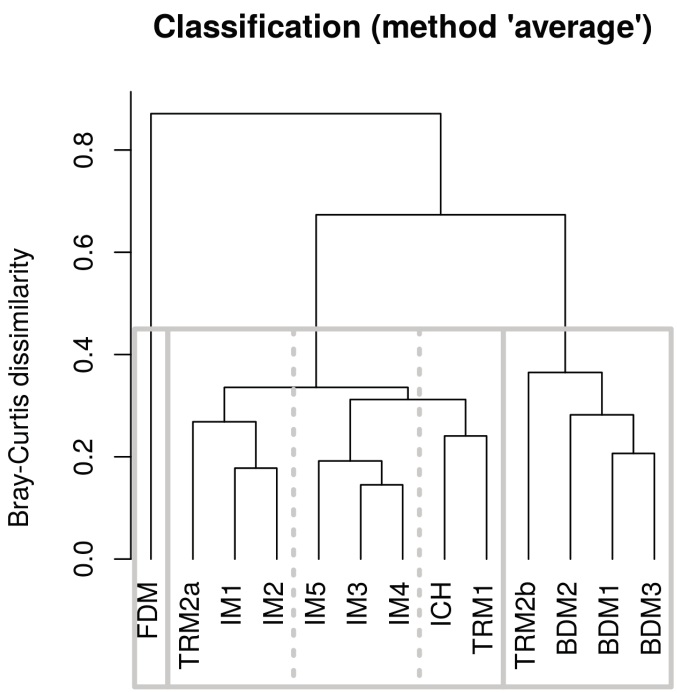


Figure 8 – Site classification based on the frequency of occurrence of nekton species (method 'average'). Sites are described in Table 1.

the FDM whereas *Ameiurus melas*, *Blicca bjoerkna*, *Carassius gibelio*, *Cyprinus carpio* and *Gambusia holbrooki* preferred the BDM. Of the ten freshwater fish species significantly associated with the dyked marshes, seven were exotic species (*A. melas*, *C. carpio*, *C. gibelio*, *G. cernuus*, *G. holbrooki*, *L. gibbosus* and *Pseudorasbora parva*).

Seventeen nekton species were significantly associated with the tidally restored marsh of Mortagne (TRM1). Of these 17 species, 14 were also associated with the downstream intertidal mudflats (IM3-5), 11 with the intertidal channel (ICH), two with the BDM and none with the FDM. Seven species were significantly associated with either ICH (*P. varians*, *Sparus aurata*) or IM3-5 (*A. regius*, *S. solea*, *S. senegalensis*, *P. macrodactylus* and *P. serratus*) but not with TRM1. Two species (*G. aculeatus* and *S. lucioperca*) occurred more significantly in TRM1 than in the adjoining intertidal sites (ICH and IM3-5).

Overall, the tidally restored part of the Nouvelle island had 20 associated nekton species (11 for TRM2a and 14 for TRM2b). Species associated with each of the sampling sites (TRM2a and TRM2b) differed substantially. Five species (*G. aculeatus*, *A. anguilla*, *L. ramada*, *P. varians* and *P. macrodactylus*) were shared by both sites. Two estuarine resident fish species (*P. microps* and *P. minutus*), one marine euryhaline fish species (*E. encrasicolus*), one diadromous fish species (*P. flesus*) and two decapod species (*P. longirostris* and *C. crangon*) were exclusive to TRM2a

Table 2 – Association between nekton species and groups of sites based on frequencies of occurrence obtained from the 4 mm-fyke nets. Abbreviations for sites and groups of sites : FDM, Freshwater dyked marsh ; BDM1-3, Brackish dyked marshes ; TRM1, Mortagne marsh (tidally restored) ; TRM2a and TRM2b, Central (TRM2a) and southern (TRM2b) sampling sites of the Nouvelle island (tidally restored) ; ICH, Intertidal channel ; IM1-2, Upstream intertidal mudflats ; IM3-5, Downstream intertidal mudflats. Bold species names indicate significant association with at least one group of sites. Significance values : $p \leq 0.001$ (***) ; $0.001 < p \leq 0.01$ (**) ; $0.01 < p \leq 0.05$ (*). Numbers are the mean frequencies of occurrence of the significant species in the significant groups of sites. (E) indicates exotic species. Guild codes : MS, marine stenohaline ; ME, marine euryhaline ; ER, estuarine resident ; DM, diadromous migratory ; FW, freshwater.

				Dyked marshes		Tidally restored marshes			Natural intertidal habitats		
Group	**Guild**	**Species**	**p-value**	**FDM**	**BDM1-3**	**TRM1**	**TRM2a**	**TRM2b**	**ICH**	**IM1-2**	**IM3-5**
Teleost fish	MS	*Conger conger*									
	ME	***Argyrosomus regius***	*							0.13	0.27
		Chelon labrosus	***					0.22			
		Ciliata mustela									
		Dicentrarchus labrax	***			0.35		0.33	0.45		0.58
		Dicentrarchus punctatus	***			0.25			0.15		0.28
		Engraulis encrasicolus	*			0.10	0.15		0.10		0.22
		Solea senegalensis	**								0.25
		Solea solea	***								0.67
		Sparus aurata									
		Sprattus sprattus	*			0.15					0.10
	ER	***Gasterosteus aculeatus***	***		0.57	0.30	0.35	0.33		0.33	
		Pomatoschistus microps	***			1.00	0.85		0.95	0.95	1.00
		Pomatoschistus minutus	***			0.40	0.45		0.45	0.58	0.63
	DM	***Alosa fallax***	**			0.10		0.11		0.18	0.15
		Anguilla anguilla	***		0.91	0.55	0.70	0.89		0.58	0.48
		Liza ramada	***			0.90	0.85	1.00	0.65		
		Platichthys flesus	***			0.30			0.30		0.50
	FW	***Abramis brama***	*	0.10							
		Ameiurus melas (E)	***		0.27			0.44			
		Blicca bjoerkna	***		0.26			0.22			
		Carassius gibelio (E)	***					0.11			
		Cyprinus carpio (E)	**		0.44						
		Gambusia holbrooki (E)	***		0.51						
		Gymnocephalus cernuus (E)	**	0.25							
		Lepomis gibbosus (E)	**	0.40	0.22						
		Pseudorasbora parva (E)	***	0.45	0.31			0.89			
		Rutilus rutilus									
		Sander lucioperca (E)	*			0.10					
		Scardinius erythrophthalmus	***	0.40				0.11			
		Squalius cephalus									
Decapod crustaceans	-	***Carcinus maenas***	***			0.30			0.80		0.35
		Crangon crangon	***			0.75	0.65		1.00	0.85	1.00
		Eriocheir sinensis (E)									
		Hemigrapsus spp (E)	*			0.15			0.15		0.17
		Liocarcinus spp									
		Palaemon adspersus									
		Palaemon elegans	***			0.25					0.20
		Palaemonetes varians	***		0.97		0.90	1.00	0.95		
		Palaemon longirostris	***			0.75	1.00		0.90	1.00	0.85
		Palaemon macrodactylus (E)	***				0.50	0.67		0.60	0.62
		Palaemon serratus	***								0.13
		Procambarus clarkii (E)	**	0.15							

whereas six freshwater fish species (*A. melas*, *B. bjoerkna*, *C. gibelio*, *C. carpio*, *P. parva* and *S. erythrophthalmus*), two marine euryhaline fish species (*Chelon labrosus* and *D. labrax*) and one diadromous fish species (*Alosa fallax*) were solely associated with TRM2b. The freshwater fish species of TRM2b were also associated with the FDM and the BDM. *A. regius* was the only species associated with the mudflats of the upstream estuary (IM1-2) but neither with TRM2a nor TRM2b. *L. ramada* showed a significant preference for ICH and the tidally restored marshes. The species

Table 3 – Association between nekton species and groups of sites based on frequencies of occurrence obtained from the standard-fyke nets. Abbreviations for sites and groups of sites : FDM, Freshwater dyked marsh ; BDM1-3, Brackish dyked marshes ; TRM1, Mortagne marsh (tidally restored) ; TRM2a and TRM2b, Central (TRM2a) and southern (TRM2b) sampling sites of the Nouvelle island (tidally restored) ; ICH, Intertidal channel ; IM1-2, Upstream intertidal mudflats ; IM3-5, Downstream intertidal mudflats. Bold species names indicate significant association with at least one group of sites. Significance values : $p \leq 0.001$ (***) ; $0.001 < p \leq 0.01$ (**) ; $0.01 < p \leq 0.05$ (*). Numbers are the mean frequencies of occurrence in the significant groups of sites. Numbers between brackets identify species discarded due to obvious ineffectiveness of the sampling gear. (E) indicates exotic species. Guild codes : MS, marine stenohaline ; ME, marine euryhaline ; ER, estuarine resident ; DM, diadromous migratory, FW : freshwater.

				Dyked marshes		Tidally restored marshes			Natural intertidal habitats		
Group	**Guild**	**Species**	**p-value**	**FDM**	**BDM1-3**	**TRM1**	**TRM2a**	**TRM2b**	**ICH**	**IM1-2**	**IM3-5**
Teleost fish	ME	***Argyrosomus regius***	**							0.25	0.30
		Dicentrarchus labrax	**			0.40					0.67
		Dicentrarchus punctatus									
		Solea senegalensis	***								0.37
		Solea solea	***								0.73
		Sparus aurata	*						0.20		
		Sprattus sprattus									
	ER	*Gasterosteus aculeatus*									
		Pomatoschistus microps	*			(0.30)			(0.20)	(0.25)	(0.27)
		Pomatoschistus minutus									
		Syngnathus spp									
	AM	*Alosa fallax*									
		Anguilla anguilla									
		Liza ramada	***			1.00	0.75	1.00	0.50		
		Platichthys flesus	**				0.25				0.60
	FW	*Abramis brama*									
		Ameiurus melas (E)									
		Blicca bjoerkna									
		Carassius gibelio (E)	*		0.21			0.30			
		Cyprinus carpio (E)	***		0.44			0.50			
		Lepomis gibbosus (E)	*	0.60							
		Pseudorasbora parva (E)									
		Rutilus rutilus									
		Silurus glanis (E)									
		Tinca tinca									
Decapod crustaceans	-	***Carcinus maenas***	*			0.30			0.70		0.37
		Crangon crangon	*						(0.50)		(0.33)
		Eriocheir sinensis (E)									
		Hemigrapsus spp (E)									
		Palaemonetes varians	*		(0.36)			(0.30)	(0.50)		
		Palaemon longirostris	**				(0.75)			(0.85)	
		Palaemon macrodactylus (E)									
		Palaemon serratus									
		Procambarus clarkii (E)									

occurred more frequently in the tidally restored marshes ($FO = 0.85 - 1.00$ with the 4 mm-fyke nets ; $0.75 - 1.00$ with the standard-fyke nets) than in ICH ($FO = 0.65$ and 0.50 with the 4 mm- and the standard-fyke nets, respectively).

4 Discussion

4.1 Nekton communities of dyked marshes and natural intertidal habitats

Our observations highlighted a clear distinction between dyked marshes and intertidal habitats regarding the structure and abundances of nekton communities. Our analyses revealed that salinity and habitat type explained most of the variation in site groupings, as compared to season, year, tidal height and temperature. Although the present study was based on a unique set of contrasted sites, few if any replications were possible for each type of habitat. As such, from a purely quantitative view, a site effect could not be excluded for the freshwater dyked marsh as well as pseudo-replication could be evoked for TRM2a, TRM2b and BDM1-3. However, given the ecological significance of the dataset and the results, the observed pattern seemed very clear.

Dyked marshes were favoured by freshwater fish species although *A. anguilla* and *G. aculeatus* were also common in brackish dyked marshes. Of the ten freshwater fish species significantly associated with the dyked marshes, seven were exotic. High occurrence of exotic freshwater fish species in tidally restricted marshes was shown in previous European studies (Feunteun et al., 1992 ; Moreno-Valcárcel et al., 2016), demonstrating the high vulnerability of those degraded habitats to the settlement of exotic species.

High levels of tidal restriction were previously shown to impoverish nekton assemblages, lower their overall abundance and be detrimental to estuarine resident and marine euryhaline nekton species (Feunteun et al., 1999 ; Raposa and Roman, 2003). In our study, nekton abundance (CPUE and BPUE) in the freshwater dyked marsh was typically the lowest recorded. In contrast, the brackish dyked marshes showed the highest CPUE and among the highest BPUE of smaller-sized nekton among all types of habitats. This was largely due to the marsh resident shrimp *P. varians*. This single species accounted for $45.2-97.6\%$ of the total numbers and $23.7-82.8\%$ of the total biomass sampled with the 4 mm-fyke nets. High abundance of *P. varians* may result from the low salinity and the organic-rich inputs of estuarine waters (Smaldon, 1979 *in* Nugegoda and Rainbow, 1989 ; Gelin and Souty-Grosset, 2006) and low current velocities in the man-made creeks (Antheunisse et al., 1971). However, numbers or biomass of larger-sized nekton were lower in brackish dyked marshes than in natural intertidal and tidally restored sites. Marine euryhaline and estuarine resident fish species were also less frequent, probably due to fish passage obstruction and unsuitable habitat conditions.

Our overall description of intertidal nekton is consistent with previous European studies (Cattrijsse et al., 1994 ; Laffaille et al., 2000 ; Salgado et al., 2004a ; Green et al., 2009). The most ubiquitous fish and decapod species recorded in European intertidal mudflats and marshes (i.e.,

P. microps, *L. ramada*, *D. labrax*, *P. flesus*, *A. anguilla*, *C. maenas*, *P. varians*, *P. longirostris* and *C. crangon*) were also found in the Gironde sites. Our results indicated that the nekton assemblages of natural intertidal habitats (whole-assemblage abundances and community composition) are structured by position along the longitudinal gradient (i.e., salinity gradient) of the estuary. Densities of larger-sized fish and overall nekton biomass showed a clear seaward increasing trend on intertidal mudflats. Assemblage composition changed more steeply around a salinity value of 10 (8.3-11.8). Intertidal mudflats of the downstream estuary (mean salinity>10) showed higher occurrence of marine euryhaline species (e.g., *D. labrax*, *S. solea* and *S. senegalensis*), *P. flesus* and decapod species (e.g., *C. maenas*, *P. serratus*). Mudflats of the upstream estuary (mean salinity<10) showed higher occurrence of *G. aculeatus*. This overall pattern is consistent with that previously observed in the subtidal zones (Nicolas et al., 2010) but contrasts with Hampel et al. (2004) who found no significant difference in species composition and community structure among the oligo-, meso- and poly-haline intertidal marshes of the Scheldt estuary. However, Hampel et al. (2004) showed that tidal freshwater marshes had low densities of nekton and an impoverished fauna comprised of freshwater fish species and *A. anguilla*.

Only a few species (*A. anguilla*, *P. varians* and *G. aculeatus*) had ecological preferences that encompassed both dyked marshes and natural intertidal sites. Because of their ability to adjust to a wide range of environmental conditions, those species are promising candidates to monitor tidal restoration projects. Indeed, the physiological and morphological conditions of widely spread and generalist species (*Fundulus heteroclitus*, *Callinectes sapidus*, *A. anguilla*) were previously shown to be meaningful indicators of tidal restoration processes (Llewellyn and La Peyre, 2011 ; Dibble and Meyerson, 2012 ; Van Liefferinge et al., 2012).

4.2 Nekton communities of tidally restored marshes

Our results showed high similarity between tidally restored marshes and adjacent natural intertidal habitats (channel and mudflats) based on nekton assemblage structure. Total species numbers in the restored marshes (range from 19 to 23) fell into the range of species numbers found in natural intertidal channel and mudflats (17-27). Whole-assemblage analyses did not differentiate, or slightly differentiated, restored marshes from natural habitats. As for natural intertidal sites, salinity shaped species abundance distributions of tidally restored marshes and accounted for the main differences observed between the Mortagne marsh and the Nouvelle island.

Some unique features of tidally restored marshes were also highlighted. The biomass values of larger-sized nekton organisms in restored marshes exceeded those of natural intertidal sites.

Those high values resulted from the presence of *L. ramada*. In fact, this single species accounted for 52.3% (Mortagne marsh) to $80.1 - 87.1\%$ (Nouvelle island) of the total nekton biomass sampled with the standard-fyke nets. Overall, evenness in species biomass distribution was lower in restored marshes compared with dyked marshes and natural reference sites. High dominance by a few abundant species is a well-known feature of tidal marsh assemblages (Drake and Arias, 1991 ; Kreeger and Newell, 2000 ; Salgado et al., 2004b) and more broadly of estuarine communities (Elliott and Quintino, 2007). Harsh abiotic conditions and low predation and competition pressure are commonly invoked to account for the high abundances of a few species in estuarine ecosystems, especially in intertidal habitats (Teal, 1962 ; Frid and James, 1989 ; Yozzo and Smith, 1997 ; Davy, 2000 ; Salgado et al., 2007). Our results showed that dominance in tidally restored marshes was even more pronounced than in natural intertidal habitats, possibly due to higher level of abiotic constraints or less diverse foraging opportunities (Hampel et al., 2003).

L. ramada was a major component of nekton assemblages of all the sampling sites located in tidally restored areas. Although significant FO were also recorded in the natural intertidal channel, high occurrence and biomass of *L. ramada* stood out as a striking feature of tidally restored sites. Large grey mullet (>30cm) were observed to enter the breach at a realigned site in southern England (UK) and to feed actively on the marsh surface before the tide receded (Colclough et al., 2005). To our knowledge, however, neither high fidelity nor large catches of *L. ramada* were previously reported in tidally restored sites. Above 40 mm (fork length), *L. ramada* are known to feed actively on the surface layer of sediments in intertidal marshes ingesting considerable amounts of microphytobenthos (Laffaille et al., 2002 ; Carpentier et al., 2014). Sediment algal productivity was shown to rapidly increase during tidal marsh restoration (Zheng et al., 2004 ; Able et al., 2008). We can infer from these premises that the early stages of tidal marsh restoration should be highly beneficial to *L. ramada* from a trophic perspective. Some crab species were previously observed to do well with tidally restored areas, namely *C. maenas* in Europe (Dyer and Dale, 2001 ; Hampel et al., 2003) and *Callinectes sapidus* on the US coasts (Jivoff and Able, 2003). Based on information from the Gironde estuary, *L. ramada* should be added to the list of species that benefit from tidal restoration in the short to medium term (i.e., <15 years after restoration).

Previous research substantiated that nekton assemblages quickly responded to tidal restoration (Able et al., 2000 ; Roman et al., 2002). As we have observed, in most cases, nekton assemblages of tidally restored marshes resembled those of adjoining tidal marshes, shortly (1-5 years) after the reestablishment of tidal flushing (Dionne et al., 1999 ; Warren et al., 2002). Some studies reported higher densities and biomass on restored marshes compared with reference sites (Able et al., 2000, 2008) while other studies reported the opposite phenomenon (Roman et al., 2002 ; Hampel et al.,

2003). Hydromorphology (e.g., creek network characteristics, current regimes) was hypothesized to be more influential to nekton structure than marsh age (Minello and Webb, 1997 ; Williams and Zedler, 1999 ; Babtie Group, 2001 ; Hampel et al., 2003). Hampel et al. (2003) stated, however, that age and stage of development were the main factors responsible for the functional value (mainly, as foraging and nursery grounds) of creek systems of restored and mature marshes. This underlines that structural similarity does not equal functional equivalence (Zedler and Lindig-Cisneros, 2000) and that further investigations are required to understand the processes controlling the habitat value of tidally restored marshes.

In our study, nekton sampling in tidally restored marshes took place 0.8-2.3 km away from the breach of the restored part of the Nouvelle island. We provided evidence for a slower rate of community change in post-breach ponding areas. In fact, the southern sampling site (TRM2b) had six significant freshwater fish species in common with either freshwater or brackish dyked marshes. Those species were not meaningfully recorded at the central sampling site (TRM2a). Conversely, sampling site TRM2b lacked significant association with some nekton species widely spread among intertidal habitats and site TRM2a, namely *P. longirostris*, *C. crangon*, *P. microps* and *P. minutus*. Those observations indicated a slower replacement of nekton communities at sampling site TRM2b compared with sampling site TRM2a. Besides, the persistence of pre-restoration freshwater fish species in poorly drained areas far from the breach one year after the reestablishment of tidal flushing demonstrates the existence of a historical contingency effect. However, since those species do not seem to reproduce in the ponds (unpub. obs.), they are likely to disappear from the site in the short term.

Our results also substantiated that tidal restoration decreased the presence and abundance of exotic species. In fact, freshwater and brackish dyked marshes accommodated respectively four and six significant exotic species, most of which were euryhaline freshwater fish species. In contrast, only one exotic species (*Palaemon macrodactylus*) was meaningfully recorded at the central sampling site (TRM2a) of the restored part of the Nouvelle island. Two species (*Sander lucioperca*, *Hemigrapsus* spp) were meaningfully recorded in the Mortagne marsh, although with low frequencies of occurrence. In other words, the exotic species that thrived in dyked marshes were replaced after tidal restoration by a smaller number of new exotics, more common in estuarine environments. Therefore, tidal restoration may help control biological invasions in estuaries such as the Gironde where the number of marine exotics is lower than the number of freshwater exotics growing in dyked areas. Those findings should be of great interest to restoration practitioners and wetland managers as the control of exotics is an often desired outcome of ecological restoration projects (D'Antonio and Meyerson, 2002 ; Brown, 2003 ; Chambers et al., 2012).

5 Conclusions

Clear distinction between nekton of tidally restricted marshes and natural intertidal habitats was revealed by assemblage structure and taxonomic composition. Tidally restored marshes showed high similarity with natural intertidal habitats and greatly departed from tidally restricted marshes. A slower rate of community change was observed in a post-breach ponding area of the 1-year-old restored marsh. Some original features of the restored marshes were demonstrated, including high occurrence and biomass of the limno-benthofagous *L. ramada*. Based on our feedback from the Gironde estuary, storm-breach tide restoration proved to be a useful means to control the exotic freshwater species that thrived in dyked marshes. We hope that our results will be useful to restoration practitioners and wetland managers for the design of future tidal marsh restoration projects.

Acknowledgements

The study was funded by the Region Nouvelle-Aquitaine, the General Council of Gironde, the Adour-Garonne Water Agency and the French Agency for Biodiversity. The General Council of Gironde provided technical assistance in field work on the Nouvelle island. Funders had no role in study design, data analysis, decision to publish or preparation of the manuscript. We are indebted to many colleagues of Irstea involved in data collection. We thank anonymous referees for their comments on an earlier version of this manuscript. We would like to acknowledge Sébastien Fourcade, Sylvain Cardonnel, Bruno Augizeau and Thomas Hérault for their assistance.

References

Able, K.W., Grothues, T.M., Hagan, S.M., Kimball, M.E., Nemerson, D.M., Taghon, G.L., 2008. Long-term response of fishes and other fauna to restoration of former salt hay farms : multiple measures of restoration success. Reviews in Fish Biology and Fisheries 18, 65–97. doi :10.1007/s11160-007-9066-6

Able, K.W., Nemerson, D.M., Light, P.R., Bush, R.O., 2000. Initial Response of Fishes to Marsh Restoration at a Former Salt Hay Farm Bordering Delaware Bay, in : Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds.), Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 749–773. doi :10.1007/0-306-47534-0_33

Airoldi, L., Beck, M.W., 2007. Loss, status and trends for coastal marine habitats of Europe. Oceanography and Marine Biology : an annual review 45, 345–405.

Alatalo, R.V., 1981. Problems in the Measurement of Evenness in Ecology. Oikos 37, 199–204. doi :10.2307/3544465

Antheunisse, L.J., Lammens, J.J., van den Hoven, N.P., 1971. Diurnal Activities and Tidal Migrations of the Brackish Water Prawn Palaemonetes varians (Leach) (Decapoda, Caridea). Crustaceana 21, 203–217.

Atkinson, P.W., Crooks, S., Grant, A., Rehfisch, M.M., 2001. The success of creation and restoration schemes in producing intertidal habitat suitable for waterbirds (No. 425), English Nature Research Reports. English Nature, Peterborough.

Babtie Group, 2001. Feasibility and Implications of Managed Realignment at Skinflats (Report to the Forth Estuary Forum No. BWA201374). Babtie Group in conjunction with Northern Ecological Services and Coastal Research Group, University of Glasgow.

Bakker, J.P., Esselink, P., Dijkema, K.S., van Duin, W.E., de Jong, D.J., 2002. Restoration of salt marshes in the Netherlands. Hydrobiologia 478, 29–51. doi :10.1023/A :1021066311728

Blanchard, G.F., Cariou-Le Gall, V., 1994. Photo synthetic characteristics of microphytobenthos in Marennes-Oléron Bay, France : Preliminary results. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 182, 1–14. doi :10.1016/0022-0981(94)90207-0

Bocheux, A., 2008. Histoire de l'île Nouvelle : naissance et évolution d'une île de l'estuaire de la Gironde. Association Océan, Mérignac.

Boesch, D., Turner, R., 1984. Dependence of fishery species on salt marshes : The role of food and refuge. Estuaries and Coasts 7, 460–468.

Bouchard, V., Lefeuvre, J.-C., 2000. Primary production and macro-detritus dynamics in a European salt marsh : carbon and nitrogen budgets. Aquatic Botany 67, 23–42. doi :10.1016/S0304-3770(99)00086-8

Bray, J.R., Curtis, J.T., 1957. An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. Ecological Monographs 27, 325–349. doi :10.2307/1942268

Camargo, J.A., 1993. Must Dominance Increase with the Number of Subordinate Species in Competitive Interactions ? Journal of Theoretical Biology 161, 537–542. doi :10.1006/jtbi.1993.1072

Carpentier, A., Como, S., Dupuy, C., Lefrançois, C., Feunteun, E., 2014. Feeding ecology of Liza spp. in a tidal flat : Evidence of the importance of primary production (biofilm) and associated meiofauna. Journal of Sea Research, Trophic significance of microbial biofilm in tidal flats 92, 86–91. doi :10.1016/j.seares.2013.10.007

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

Cattrijsse, A., Makwaia, E.S., Dankwa, H.R., Hamerlynck, O., Hemminga, M.A., 1994. Nekton

communities of an intertidal creek of a European estuarine brackish marsh. Marine Ecology Progress Series 109, 195–208.

Chamberlain, R.H., Barnhart, R.A., 1993. Early use by fish of a mitigation salt marsh, Humboldt Bay, California. Estuaries 16, 769–783.

Colclough, S., Fonseca, L., Astley, T., Thomas, K., Watts, W., 2005. Fish utilisation of managed realignments. Fisheries Management and Ecology 12, 351–360.

Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'neill, R.V., Paruelo, J., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature 387, 253–260.

Craft, C., Reader, J., Sacco, J.N., Broome, S.W., 1999. Twenty-five years of ecosystem development of constructed Spartina alterniflora (Loisel) marshes. Ecological Applications 9, 1405–1419.

Craig, J.K., Crowder, L.B., 2000. Factors Influencing Habitat Selection in Fishes with a Review of Marsh Ecosystems, in : Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 241–266.

Créach, V., Schricke, M.T., Bertru, G., Mariotti, A., 1997. Stable Isotopes and Gut Analyses to Determine Feeding Relationships in Saltmarsh Macroconsumers. Estuarine, Coastal and Shelf Science 44, 599–611. doi :10.1006/ecss.1996.0147

D'Antonio, C., Meyerson, L.A., 2002. Exotic Plant Species as Problems and Solutions in Ecological Restoration : A Synthesis. Restoration Ecology 10, 703–713.

Davidson, N.C., 2014. How much wetland has the world lost ? Long-term and recent trends in global wetland area. Marine and Freshwater Research 65, 934–941.

Davy, A.J., 2000. Development and Structure of Salt Marshes : Community Patterns in Time and Space, in : Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds.), Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 137–156. doi :10.1007/0-306-47534-0_8

De Cáceres, M., Legendre, P., 2009. Associations between species and groups of sites : indices and statistical inference. Ecology 90, 3566–3574. doi :10.1890/08-1823.1

De Cáceres, M., Legendre, P., Moretti, M., 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. Oikos 119, 1674–1684. doi :10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x

De'ath, G., 2002. Multivariate Regression Trees : A New Technique for Modeling Species-Environment Relationships. Ecology 83, 1105–1117.

Dibble, K.L., Meyerson, L.A., 2012. Tidal Flushing Restores the Physiological Condition of Fish Residing in Degraded Salt Marshes. PLoS ONE 7, e46161.

Dionne, M., Short, F.T., Burdick, D.M., 1999. Fish utilization of restored, created, and reference salt-marsh habitat in the Gulf of Maine, in : American Fisheries Society Symposium. Presented at

the Essential Fish Habitat and Rehabilitation, Hartford, Connecticut, USA, pp. 384–404.

Drake, P., Arias, A.M., 1991. Composition and seasonal fluctuations of the ichthyoplankton community in a shallow tidal channel of Cadiz Bay (S.W. Spain). Journal of Fish Biology 39, 245–263. doi :10.1111/j.1095-8649.1991.tb04360.x

Dyer, M.F., Dale, K.M., 2001. Biological assessment of the Tollesbury managed set-back site. Annual report 3 (surveys undertaken between May 1998 and October 2000) (Unicomarine report to English Nature). Unicomarine.

Elliott, M., Quintino, V., 2007. The Estuarine Quality Paradox, Environmental Homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. Marine Pollution Bulletin 54, 640–645. doi :10.1016/j.marpolbul.2007.02.003

Erwin, K.L., 2009. Wetlands and global climate change : the role of wetland restoration in a changing world. Wetlands Ecol Manage 17, 71. doi :10.1007/s11273-008-9119-1

Feunteun, E., Rigaud, C., Elie, P., Lefeuvre, J.C., 1999. Les peuplements piscicoles des marais littoraux endigués atlantiques : un patrimoine à gérer ? Le cas du marais de Bourgneuf-Machecoul (Loire-Atlantique, France). Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 17.

Feunteun, E., Rigaud, C., Elie, P., Lefeuvre, J.C., 1992. Le marais doux endigué de Bourgneuf-Machecoul (Pays de Loire) Premier éléments de connaissance du peuplement piscicole. Relation ichtyofaune-habitat et problèmes majeurs de gestion (Maroc). Revue des sciences de l'eau 5, 509–528.

Field, J.G., Clarke, K.R., Warwick, R.M., 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. Marine Ecology Progress Series 8, 37–52.

França, S., Pardal, M.A., Cabral, H.A., 2008. Mudflat nekton assemblages in the Tagus estuary (Portugal) : distribution and feeding patterns. Comunidades nectónicas en substratos fangosos del estuario del Tajo (Portugal) : distribución y pautas alimenticias 591–602.

Frid, C., James, R., 1989. The marine invertebrate fauna of a British coastal salt marsh. Holarctic Ecology 12, 9–15.

Froese, R., Pauly, D., 2017. Fishbase. http ://www.fishbase.org (accessed 1 January 2017).

Galbraith, H., Jones, R., Park, R., Clough, J., Herrod-Julius, S., Harrington, B., Page, G., 2002. Global Climate Change and Sea Level Rise : Potential Losses of Intertidal Habitat for Shorebirds. Waterbirds 25, 173–183.

Gelin, A., Souty-Grosset, C., 2006. Species Identification and Ecological Study of the Genus Palaemonetes (Decapoda : Caridea) in the French Mediterranean. Journal of Crustacean Biology 26, 124–133. doi :10.1651/C-2487.1

Gilmore, R.G., Cooke, D.W., Donohoe, C.J., 1982. A comparison of the fish populations and

habitat in open and closed salt marsh impoundments in east-central Florida. Northeast Gulf Science 5, 25–37.

Goeldner-Gianella, L., 2007. Dépoldériser en Europe occidentale. Annales de Géographie 339–360.

Gray, J.S., 1997. Marine biodiversity : patterns, threats and conservation needs. Biodiversity and Conservation 6, 153–175. doi :10.1023/A :1018335901847

Green, B.C., Smith, D.J., Earley, S.E., Hepburn, L.J., Underwood, G.J.C., 2009. Seasonal changes in community composition and trophic structure of fish populations of five salt marshes along the Essex coastline, United Kingdom. Estuarine, Coastal and Shelf Science 85, 247–256.

Green, B.C., Smith, D.J., Grey, J., Underwood, G.J.C., 2012. High site fidelity and low site connectivity in temperate salt marsh fish populations : A stable isotope approach. Oecologia 168, 245–255.

Hampel, H., Cattrijsse, A., Mees, J., 2004. Changes in marsh nekton communities along the salinity gradient of the Schelde river, Belgium and The Netherlands. Hydrobiologia 515, 137–146. doi :10.1023/B :HYDR.0000027325.16156.6c

Hampel, H., Cattrijsse, A., Vincx, M., 2003. Habitat value of a developing estuarine brackish marsh for fish and macrocrustaceans. ICES Journal of Marine Science 60, 278–289.

Harrington, R.W., Harrington, E.S., 1982. Effects on Fishes and their Forage Organisms of Impounding a Florida Salt Marsh to Prevent Breeding by Salt Marsh Mosquitoes. Bulletin of Marine Science 32, 523–531.

Hobbs, R.J., Norton, D.A., 1996. Towards a Conceptual Framework for Restoration Ecology. Restoration Ecology 4, 93–110. doi :10.1111/j.1526-100X.1996.tb00112.x

INPN - National Inventory of Natural Heritage. https ://inpn.mnhn.fr/accueil/index (accessed 1 January 2017), 2017.

Jivoff, P., Able, K., 2003. Evaluating salt marsh restoration in Delaware Bay : The response of blue crabs, Callinectes sapidus, at former salt hay farms. Estuaries and Coasts 26, 709–719. doi :10.1007/BF02711982

Kapsimalis, V., Massé, L., Tastet, J.P., 2004. Tidal impact on modern sedimentary facies in the Gironde Estuary, southwestern France. Journal of Coastal Research 1–11.

Keith, P., Persat, H., Feunteun, E., Allardi, J., 2011. Les poissons d'eau douce de France, Biotope, Mèze, Inventaires et biodiversité. Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

Kennish, M.J., 2002. Environmental threats and environmental future of estuaries. Environmental conservation 29, 78–107.

Kimball, M.E., Able, K.W., 2007. Tidal utilization of nekton in Delaware Bay restored and reference intertidal salt marsh creeks. Estuaries and Coasts 30, 1075–1087.

Kneib, R.T., 2000. Salt Marsh Ecoscapes and Production Transfers by Estuarine Nekton in the Southeastern United States, in : Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds.), Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 267–291. doi :10.1007/0-306-47534-0_13

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

Koutsogiannopoulou, V., Wilson, J.G., 2007. The fish assemblage of the intertidal salt marsh creeks in North Bull Island, Dublin Bay : Seasonal and tidal changes in composition, distribution and abundance. Hydrobiologia 588, 213–224.

Kreeger, D.A., Newell, R.I.E., 2000. Trophic Complexity Between Producers and Invertebrate Consumers in Salt Marshes, in : Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds.), Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 187–220. doi :10.1007/0-306-47534-0_10

Laffaille, P., Brosse, S., Feunteun, E., Baisez, A., Lefeuvre, J.-C., 1998. Role of fish communities in particulate organic matter fluxes between salt marshes and coastal marine waters in the Mont Saint-Michel Bay, in : Amiard, J.-C., Rouzic, B.L., Berthet, B., Bertru, G. (Eds.), Oceans, Rivers and Lakes : Energy and Substance Transfers at Interfaces, Developments in Hydrobiology. Springer Netherlands, pp. 121–133. doi :10.1007/978-94-011-5266-2_10

Laffaille, P., Feunteun, E., Lefebvre, C., Radureau, A., Sagan, G., Lefeuvre, 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., 2000. Composition of Fish Communities in a European Macrotidal Salt Marsh (the Mont Saint-Michel Bay, France). Estuarine, Coastal and Shelf Science 51, 429–438. doi :10.1006/ecss.2000.0675

Lafon, V., Kervella, S., Lechene, A., Sottolichio, A., Rimond, F., Fourcade, S., Cardonnel, S., Alard, D., 2014. Restauration écologique d'un marais intertidal : exemple de la renaturation par dépoldérisation de l'île Nouvelle (estuaire de la Gironde, Aquitaine, France). Presented at the XIIIèmes Journées Nationales Génie Côtier - Génie Civil, Editions Paralia, Dunkerque, pp. 809–816. doi :10.5150/jngcgc.2014.089

Lefeuvre, J.-C., Bouchard, V., Feunteun, E., Grare, S., Laffaille, P., Radureau, A., 2000. European salt marshes diversity and functioning : The case study of the Mont Saint-Michel bay, France. Wetlands Ecology and Management 8, 147–161. doi :10.1023/A :1008440401950

Llewellyn, C., La Peyre, M., 2011. Evaluating Ecological Equivalence of Created Marshes : Comparing Structural Indicators with Stable Isotope Indicators of Blue Crab Trophic Support. Estuaries and Coasts 34, 172–184. doi :10.1007/s12237-010-9297-y

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 3ème cycle). Université Bordeaux I, Ecole Doctorale Siences du Vivant, Géosciences, Sciences de l'Environnement, Bordeaux.

Lotze, H.K., Lenihan, H.S., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R.G., Kay, M.C., Kidwell, S.M., Kirby, M.X., Peterson, C.H., Jackson, J.B.C., 2006. Depletion, Degradation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal Seas. Science 312, 1806–1809. doi :10.1126/science.1128035

Mann, K.H., 1988. Production and use of detritus in various freshwater, estuarine, and coastal marine ecosystems. Limnology and Oceanography 33, 910–930. doi :10.2307/2837229

Mathieson, S., Cattrijsse, A., Costa, M.J., Drake, P., Elliott, M., Gardner, J., Marchand, J., 2000. Fish assemblages of European tidal marshes : A comparison based on species, families and functional guilds. Marine Ecology Progress Series 204, 225–242.

Middelburg, J.J., Barranguet, C., Boschker, H.T.S., Herman, P.M.J., Moens, T., Heip, C.H.R., 2000. The fate of intertidal microphytobenthos carbon : An in situ 13C-labeling study. Limnol. Oceanogr. 45, 1224–1234. doi :10.4319/lo.2000.45.6.1224

Minello, T.J., Webb, J.W., 1997. Use of natural and created Spartina alterniflora salt marshes by fishery species and other aquatic fauna in Galveston Bay, Texas, USA. Marine Ecology Progress Series 151, 165–179.

Montagna, P.A., Blanchard, G.F., Dinet, A., 1995. Effect of production and biomass of intertidal microphytobenthos on meiofaunal grazing rates. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 185, 149–165. doi :10.1016/0022-0981(94)00138-4

Moreno-Mateos, D., Power, M.E., Comín, F.A., Yockteng, R., 2012. Structural and Functional Loss in Restored Wetland Ecosystems. PLOS Biology 10, e1001247.

Moreno-Valcárcel, R., Oliva-Paterna, F.J., Arribas, C., Fernández-Delgado, C., 2013. Fish composition and assemblage in the anthropogenic-modified tidally-restricted Doñana (Spain) marshlands. Estuarine, Coastal and Shelf Science 119, 54–63. doi :10.1016/j.ecss.2012.12.012

Moreno-Valcárcel, R., Oliva-Paterna, F.J., Bevilacqua, S., Terlizzi, A., Fernández-Delgado, C., 2016. Long-term effects of tidal restriction on fish assemblages in east Atlantic coastal marshlands. Marine Ecology Progress Series 543, 209–222.

Morris, D.W., Brown, J.S., 1992. The role of habitat selection in landscape ecology. Evol Ecol 6, 357–359. doi :10.1007/BF02270697

Morris, J.T., Sundareshwar, P.V., Nietch, C.T., Kjerfve, B., Cahoon, D.R., 2002. Responses of Coastal Wetlands to Rising Sea Level. Ecology 83, 2869–2877.

Morrison, M.A., Francis, M.P., Hartill, B.W., Parkinson, D.M., 2002. Diurnal and Tidal Variation in the Abundance of the Fish Fauna of a Temperate Tidal Mudflat. Estuarine, Coastal and Shelf

Science 54, 793–807. doi :10.1006/ecss.2001.0857

Newell, S.Y., Porter, D., 2000. Microbial Secondary Production from Salt Marsh-Grass Shoots, and Its Known and Potential Fates, in : Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds.), Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 159–185. doi :10.1007/0-306-47534-0_9

Nicolas, D., Lobry, J., Le Pape, O., Boët, P., 2010. Functional diversity in European estuaries : Relating the composition of fish assemblages to the abiotic environment. Estuarine, Coastal and Shelf Science 88, 329–338. doi :10.1016/j.ecss.2010.04.010

Nugegoda, D., Rainbow, P.S., 1989. Effects of salinity changes on zinc uptake and regulation by the decapod crustaceans Palaemon elegans and Palaemonetes varians. Marine Ecology Progress Series 51, 57–75.

Raposa, K.B., Roman, C.T., 2003. Using gradients in tidal restriction to evaluate nekton community responses to salt marsh restoration. Estuaries 26, 98–105. doi :10.1007/BF02691697

Reed, D.J., 1995. The response of coastal marshes to sea-level rise : Survival or submergence ? Earth Surf. Process. Landforms 20, 39–48. doi :10.1002/esp.3290200105

Roman, C.T., Raposa, K.B., Adamowicz, S.C., James-Pirri, M.-J., Catena, J.G., 2002. Quantifying Vegetation and Nekton Response to Tidal Restoration of a New England Salt Marsh. Restoration Ecology 10, 450–460. doi :10.1046/j.1526-100X.2002.01036.x

Royant, A., 2001. Diagnostic environnemental et orientation de gestion : la remise en eau des polders de Mortagne sur Gironde (Unpublished master's thesis). Institut Universitaire Européen de la Mer.

Salgado, J., Costa, M.J., Cabral, H., Deegan, L., 2004(a). Comparison of the fish assemblages in tidal salt marsh creeks and in adjoining mudflat areas in the Tejo estuary (Portugal). Cahiers de Biologie Marine 45, 213–224.

Salgado, J., Cabral, H., Costa, M., Deegan, L., 2004(b). Nekton use of salt marsh creeks in the upper Tejo estuary. Estuaries and Coasts 27, 818–825. doi :10.1007/BF02912043

Salgado, J.P., Cabral, H.N., Costa, M.J., 2007. Spatial and temporal distribution patterns of the macrozoobenthos assemblage in the salt marshes of Tejo estuary (Portugal). Hydrobiologia 587, 225–239. doi :10.1007/s10750-007-0685-7

Schile, L.M., Callaway, J.C., Morris, J.T., Stralberg, D., Parker, V.T., Kelly, M., 2014. Modeling Tidal Marsh Distribution with Sea-Level Rise : Evaluating the Role of Vegetation, Sediment, and Upland Habitat in Marsh Resiliency. PLOS ONE 9, e88760. doi :10.1371/journal.pone.0088760

Smaldon, G., 1979. British coastal shrimps and prawns : keys and notes for the identification of the species. Published for the Linnean Society of London and the Estuarine and Brackish-Water Sciences Association by Academic Press.

Smith, B., Wilson, J.B., 1996. A Consumer's Guide to Evenness Indices. Oikos 76, 70–82. doi :10.2307/3545749

Sullivan, M.J., Currin, C.A., 2000. Community Structure and Functional Dynamics of Benthic Microalgae in Salt Marshes, in : Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds.), Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 81–106. doi :10.1007/0-306-47534-0_6

Teal, J.M., 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. Ecology 43, 614–624.

Teal, J.M., Howes, B.L., 2000. Salt Marsh Values : Retrospection from the end of the Century, in : Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. pp. 9–19.

Torio, D.D., Chmura, G.L., 2015. Impacts of Sea Level Rise on Marsh as Fish Habitat. Estuaries and Coasts 38, 1288–1303. doi :10.1007/s12237-013-9740-y

Townsend, C.R., 1989. The Patch Dynamics Concept of Stream Community Ecology. Journal of the North American Benthological Society 8, 36–50. doi :10.2307/1467400

Van Liefferinge, C., Dillen, A., Ide, C., Herrel, A., Belpaire, C., Mouton, A., de Deckere, E., Meire, P., 2012. The role of a freshwater tidal area with controlled reduced tide as feeding habitat for European eel (Anguilla anguilla, L.). Journal of Applied Ichthyology 28, 572–581.

Veiga, P., Vieira, L., Bexiga, C., Sá, R., Erzini, K., 2006. Structure and temporal variations of fish assemblages of the Castro Marim salt marsh, southern Portugal. Estuarine, Coastal and Shelf Science, Applying the Ecohydrology approach to the Guadiana estuary and coastal areas : lessons learned from dam impacted ecosystems 70, 27–38. doi :10.1016/j.ecss.2006.05.037

Verger, F., 1993. Conceptions successives de l'aménagement des vasières littorales par les sociétés riveraines. Mappemonde 1, 21.

Verger, F., Ghirardi, R., 2009. Les zones humides du littoral français. Belin.

Vivian-Smith, G., 2001. Developing a framework for restoration, in : Handbook for Restoring Tidal Wetlands. CRC Press, Boca Raton, Florida. J.B. Zedler, pp. 39–88.

Warren, R.S., Fell, P.E., Rozsa, R., Brawley, A.H., Orsted, A.C., Olson, E.T., Swamy, V., Niering, W.A., 2002. Salt Marsh Restoration in Connecticut : 20 Years of Science and Management. Restoration Ecology 10, 497–513.

Weinstein, M.P., Kreeger, D.A., 2000. Concepts and controversies in tidal marsh ecology. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.

Weinstein, M.P., Litvin, S.Y., 2016. Macro-Restoration of Tidal Wetlands : A Whole Estuary Approach. Ecological Rest. 34, 27–38. doi :10.3368/er.34.1.27

Williams, G., Zedler, J., 1999. Fish assemblage composition in constructed and natural tidal marshes of San Diego Bay : Relative influence of channel morphology and restoration history. Estuaries and Coasts 22, 702–716. doi :10.2307/1353057

Wolters, M., Garbutt, A., Bakker, J.P., 2005. Salt-marsh restoration : evaluating the success of de-embankments in north-west Europe. Biological Conservation 123, 249–268.

Yozzo, D., Smith, D., 1997. Composition and abundance of resident marsh-surface nekton : comparison between tidal freshwater and salt marshes in Virginia, USA. Hydrobiologia 362, 9–19. doi :10.1023/A :1003105930199

Zedler, J.B., Lindig-Cisneros, R., 2000. Functional Equivalency of Restored and Natural Salt Marshes, in : Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds.), Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 565–582. doi :10.1007/0-306-47534-0_26

Zheng, L., Stevenson, R.J., Craft, C., 2004. Changes in benthic algal attributes during salt marsh restoration. Wetlands 24, 309–323.

Appendices

A Statistical comparison of abundance (CPUE and BPUE) and evenness among groups of sites

Table A.1 – Statistical comparison of abundance (CPUE and BPUE) and evenness (E') between groups of sites. Significance values : $p \leq 0.001$ (***) ; $0.001 < p \leq 0.01$ (**) ; $0.01 < p \leq 0.05$ (*). Abbreviations for groups of sites : FDM, Freshwater dyked marsh ; BDM, Brackish dyked marshes ; TRM, Tidally restored marshes ; NIH, Natural intertidal habitats. Comparisons including TRM are in bold.

	Type of gear	Numbers or biomass	Kruskal-Wallis one-way analysis of variance	Significant pairwise camparisons (Dunn's test, no adjustment)	Summary
Abundances (CPUE and BPUE)	4mm-fyke nets	CPUE	***	FDM<BDM (***); **FDM<TRM (**)**; FDM<NIH (***); **BDM>TRM (**)**; BDM>NIH (*)	FDM < TRM=NIH < BDM
	4mm-fyke nets	BPUE	***	FDM<BDM (***); **FDM<TRM (***)**; FDM<NIH (**); BDM>NIH (**); **TRM>NIH (***)**	FDM < NIH < TRM=BDM
	Standard-fyke nets	CPUE	***	**FDM<TRM (***)**; FDM<NIH (**); **BDM<TRM (***)**; BDM<NIH (**)	FDM=BDM < TRM=NIH
	Standard-fyke nets	BPUE	***	**FDM<TRM (***); BDM<TRM (**); TRM>NIH (***)**	TRM > Other habitats
Evenness (E')	4mm-fyke nets	CPUE	***	FDM>BDM (***); **FDM>TRM (**)**; FDM>NIH (***)	FDM > Other habitats
	4mm-fyke nets	BPUE	***	FDM>BDM (*); **FDM>TRM (***)**; FDM>NIH (**); **BDM>TRM (**); TRM<NIH (**)**	TRM < BDM=NIH < FDM
	Standard-fyke nets	CPUE	*	FDM>BDM (*); **FDM>TRM (***)**; FDM>NIH (**)	FDM > Other habitats
	Standard-fyke nets	BPUE	***	FDM>BDM (*); **FDM>TRM (***)**; FDM>NIH (**); **BDM>TRM (***); TRM<NIH (***)**	TRM < BDM=NIH < FDM

B Distance-based multivariate regression trees

Multivariate regression tree (MRT) analysis performed on the transformed CPUE and BPUE values obtained from the 4 mm- and the standard-fyke nets gave trees with three to six leaves (Fig. B.1). The splits were solely based on habitat type and salinity. Season, year, temperature and tidal height were not responsible for a single split in any of the trees. The cross-validated relative errors obtained with the 4 mm-fyke nets ($0.30 - 0.34$) were much lower (i.e., overall fit was higher) than those obtained with the standard-fyke nets ($0.68 - 0.74$).

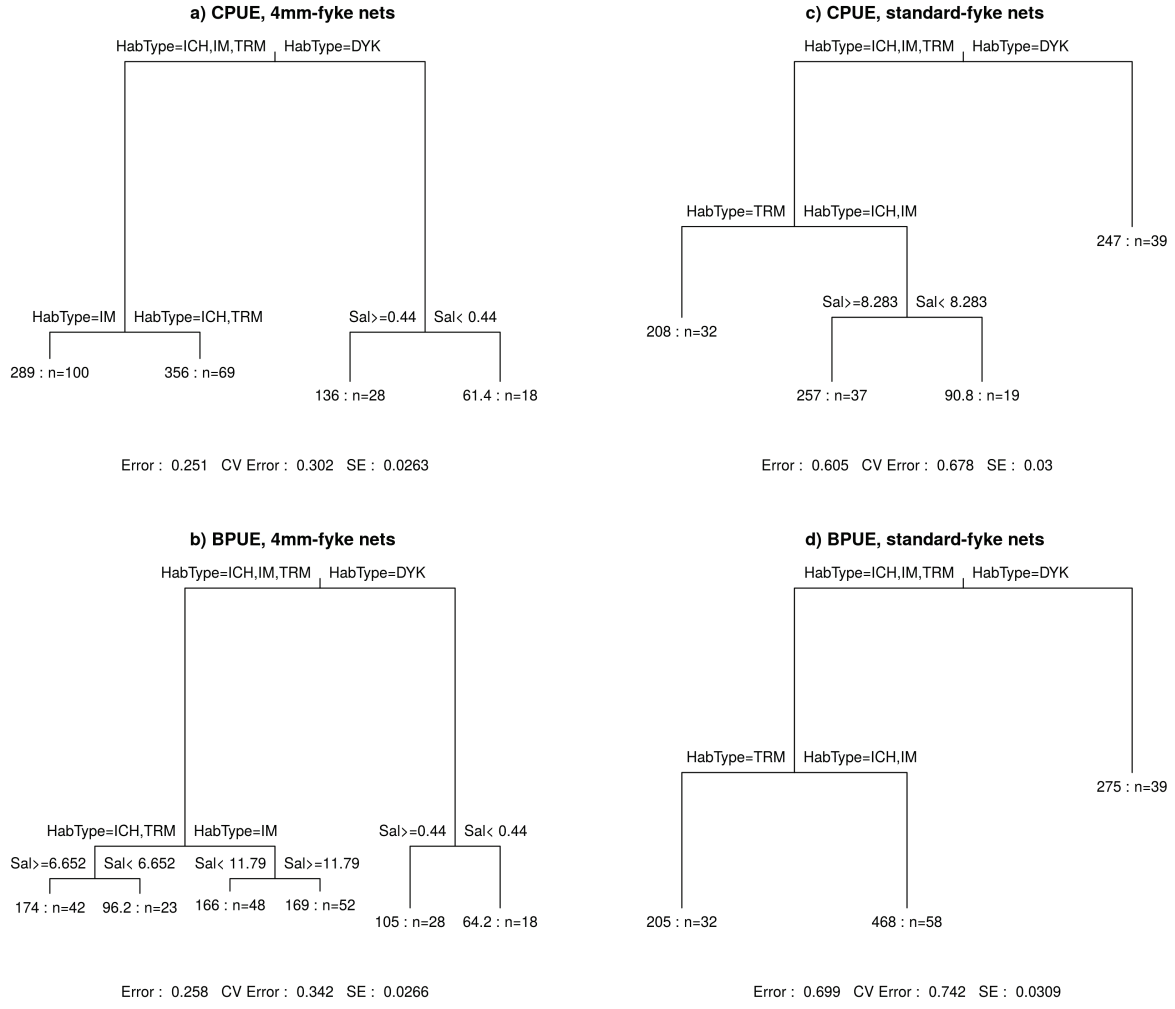


Figure B.1 – Distance-based multivariate regression trees showing the shaping importance of abiotic factors on nekton assemblages. *HabType* : Type of habitat (IM : Intertidal mudflat ; ICH : Intertidal channel ; TRM : Tidally restored marsh ; DYK : Dyked marsh) ; *Sal* : Salinity. The number preceding *n* in each leaf is the deviance. *n* : number of nekton samples. *Error* : Relative error (total impurity of the final tree divided by the impurity of the original data). *CV Error* : Cross-validated relative error. *SE* : Standard error of the cross-validated relative error.

The first major division of all trees separated the dyked marshes from the intertidal sites (natural and restored). The 4mm-fyke net-MRT models (CPUE and BPUE) further divided the dyked

marshes at a salinity value of 0.44.

Nekton assemblages of the natural and restored intertidal sites were partitioned differently depending on the type of fyke net. The tidally restored sites and the intertidal channel were clustered together and separated from the intertidal mudflats in the 4 mm fyke-MRT analysis (CPUE and BPUE). Salinity was responsible for an additional split within each of the two groups with the BPUE data but not with the CPUE data. Intertidal mudflats were subdivided at a salinity level of 11.8 whereas the intertidal channel and the restored sites were subdivided at a salinity level of 6.7.

The standard-fyke net-MRT models (CPUE and BPUE) set the tidally restored sites apart from the natural intertidal sites (channel and mudflats). The natural intertidal sites were subdivided according to salinity (<8.3 and >8.3) with the CPUE data but not with the BPUE data.

3. Complément de chapitre : utilisation et intérêt des marais dépoldérisés pour le necton

Dans la première partie du chapitre, la fréquentation des marais dépoldérisés (et des autres habitats composant la mosaïque estuarienne) par le necton a été décrite à partir de la structure taxonomique des communautés. Avec cette approche, classique en écologie, l'espèce est l'unité biologique de base et chaque espèce a une valeur équivalente à n'importe quelle autre espèce. Les limites de cette approche sont multiples (voir par exemple Maire, 2014) et nous explorons, dans ce supplément de chapitre, deux aspects complémentaires à l'analyse taxonomique.

Dans un premier temps, nous comparons les distributions de taille entre plusieurs groupes d'habitat fréquentés par les mêmes espèces. Cela revient à approfondir l'échelle intra-spécifique en intégrant la variabilité inter-individuelle des tailles. De manière générale, la distribution de taille d'une espèce dans un habitat donné renseigne sur les fonctions écologiques remplies par l'habitat (e.g., nourricerie, reproduction). Dans le cas des marais dépoldérisés, comparer la distribution de taille des espèces, soit avec des milieux intertidaux naturels, soit avec des milieux fortement anthropisés (i.e., marais endigués), peut révéler des différences d'intérêts fonctionnels des milieux pour les espèces (Mitsch, 2000).

Dans un second temps, la valeur taxonomique des espèces est remplacée par une valeur associée à leur caractère patrimonial (i.e., état de conservation) et socio-économique. Ce type d'approche permet de classer les espèces en fonction des services qu'elles produisent (e.g., intérêt halieutique), ou des nuisances qu'elles engendrent (e.g., invasion biologique), pour les sociétés humaines. À l'échelle des communautés, des indices sont utilisés pour agréger les informations relatives aux différentes espèces, ce qui permet de classer les communautés (et donc les habitats) sur la base d'une note synthétique en apportant un éclairage sur différentes facettes de la diversité (e.g., taxonomique, patrimoniale, fonctionnelle, socio-économique ; Maire et al., 2013).

3.1. Structure en taille des espèces

L'abondance et la distribution de taille des espèces caractéristiques du necton ont été comparées entre huit groupes de sites : (1) le marais endigué doux, (2) les marais endigués saumâtres, (3) la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle (site « sud »), (4) la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle (site « centre »), (5) le marais de Mortagne, (6) le chenal de marée intertidal, (7) les vasières intertidales de l'amont et (8) les vasières intertidales de l'aval. Les espèces retenues sont uniquement celles qui ont été recensées dans les marais dépoldérisés, et pour lesquelles un minimum de 15 mesures de longueur sont disponibles dans au moins l'un des sites dépoldérisés. Au total, 16 espèces ont été considérées (Table 4.4). Pour une espèce donnée, la distribution de taille a été comparée entre les groupes de sites disposant d'au moins 15 mesures de longueur.

3.1.1. Les espèces estuariennes résidentes (Fig. 4.4)

La distribution de taille de *P. microps* et *P. minutus* ne présente pas de spécificité marquée dans les marais dépoldérisés.

Table 4.4 – Nombre total de mesures de taille (nm) disponibles par espèce dans les différents groupes de sites, après regroupement des verveux doubles 4 mm et standard. Seules les espèces où nm > 15 dans au moins l'un des sites dépoldérisés sont considérées.

Groupe d'espèces	Espèce	Nom commun	MED	MES	IN-S	IN-C	MOR	CDM	VAM	VAV
Espèces estuariennes résidentes	*Gasterosteus aculeatus*	Épinoche	2	475	7	120	17	3	31	4
	Palaemon longirostris	Bouquet delta	0	129	78	707	69	348	2062	1681
	Palaemon macrodactylus	Bouquet migrateur	0	1	67	159	6	9	120	198
	Palaemonetes varians	Crevette des marais	0	1551	423	670	41	617	9	25
	Pomatoschistus microps	Gobie tacheté	0	8	19	301	798	647	1040	2551
	Pomatoschistus minutus	Gobie buhotte	0	0	3	15	241	103	208	498
Espèces marines euryhalines	*Carcinus maenas*	Crabe vert	0	0	0	0	19	63	0	104
	Crangon crangon	Crevette grise	0	5	2	260	321	409	833	2456
	Dicentrarchus labrax	Bar franc	0	0	5	1	68	55	16	218
	Dicentrarchus punctatus	Bar moucheté	0	0	0	0	15	8	0	56
	Solea solea	Sole commune	0	0	0	1	23	4	7	221
Espèces migratrices amphihalines	*Anguilla anguilla*	Anguille européenne	2	266	135	58	25	5	42	94
	Liza ramada	Mulet porc	0	4	601	492	140	44	29	53
	Platichthys flesus	Flet européen	1	0	1	7	18	12	40	103
Espèces d'eau douce	*Ameiurus melas*	Poisson-chat	1	180	44	4	0	0	3	1
	Pseudorasbora parva	Pseudorasbora	57	449	48	0	0	3	12	2

Abréviations pour les groupes de sites : MED, Marais endigué doux ; MES, Marais endigués saumâtres ; IN-S, Site dépoldérisé (« sud ») de l'île Nouvelle ; IN-C, Site dépoldérisé (« centre ») de l'île Nouvelle ; MOR, Marais de Mortagne ; CDM, Chenal de marée intertidal ; VAM, Vasières intertidales amont ; VAV, Vasières intertidales aval.

De même, la distribution de taille des crevettes (*P. longirotris*, *P. macrodactylus* et *P. varians*) est comparable entre les marais dépoldérisés et les groupes de sites de référence, à l'exception notable des distributions de taille de *P. longirostris* au niveau des deux sites de pêche de la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle (IN-S et IN-C). Le mode de la distribution se situe à 9-10 mm sur le site IN-C et à 5-6 mm sur le site IN-S, contre 7-8 mm sur l'ensemble des autres sites (i.e. vasières intertidales, chenal intertidal et marais de Mortagne).

L'espèce *G. aculeatus* montre une affinité prononcée pour les marais endigués saumâtres, au moins les individus de moins de 36 mm.

3.1.2. Les espèces marines euryhalines (Fig. 4.5)

Parmi les espèces de necton qui utilisent les marais intertidaux comme zones de nourricerie, la plupart sont des espèces marines euryhalines. C'est le cas notamment de *D. labrax* et de *C. crangon* (Cattrijsse et al., 1994 ; Cattrijssee et al., 1997 ; Laffaille et al., 2001).

Chez *D. labrax*, on observe dans le marais de Mortagne une plus forte représentation des individus 0+ de la classe de taille 20-40 mm et une plus faible occurrence de la classe de taille 40-60 mm, par rapport aux vasières et au chenal de marée intertidal. Par ailleurs, un plus grand nombre d'individus de plus de 300 mm ont été recensés dans le marais de Mortagne. Chez cette classe de taille, le régime alimentaire se compose en grande partie de crustacés (crabes, crevettes) et de petits poissons (gobies, divers juvéniles ; Audousset, 1978 ; Barnabé, 1980), ce qui peut compromettre la valeur de refuge du site pour ces espèces proies.

La distribution de taille chez *D. punctatus* paraît similaire entre le marais de Mortagne et les vasières aval. Les individus recensés appartiennent uniquement aux groupes 0+, voire 1+.

Chez *S. solea*, la distribution de taille révèle une utilisation différenciée du marais Mortagne et des vasières aval en fonction des groupes d'âge. Si les individus de moins de 100 mm (i.e. du groupe 0+) fréquentent les deux groupes de sites, seules les vasières de l'aval accueillent des spécimens de plus de 100 mm. Plus précisément, la taille de ces individus est comprise

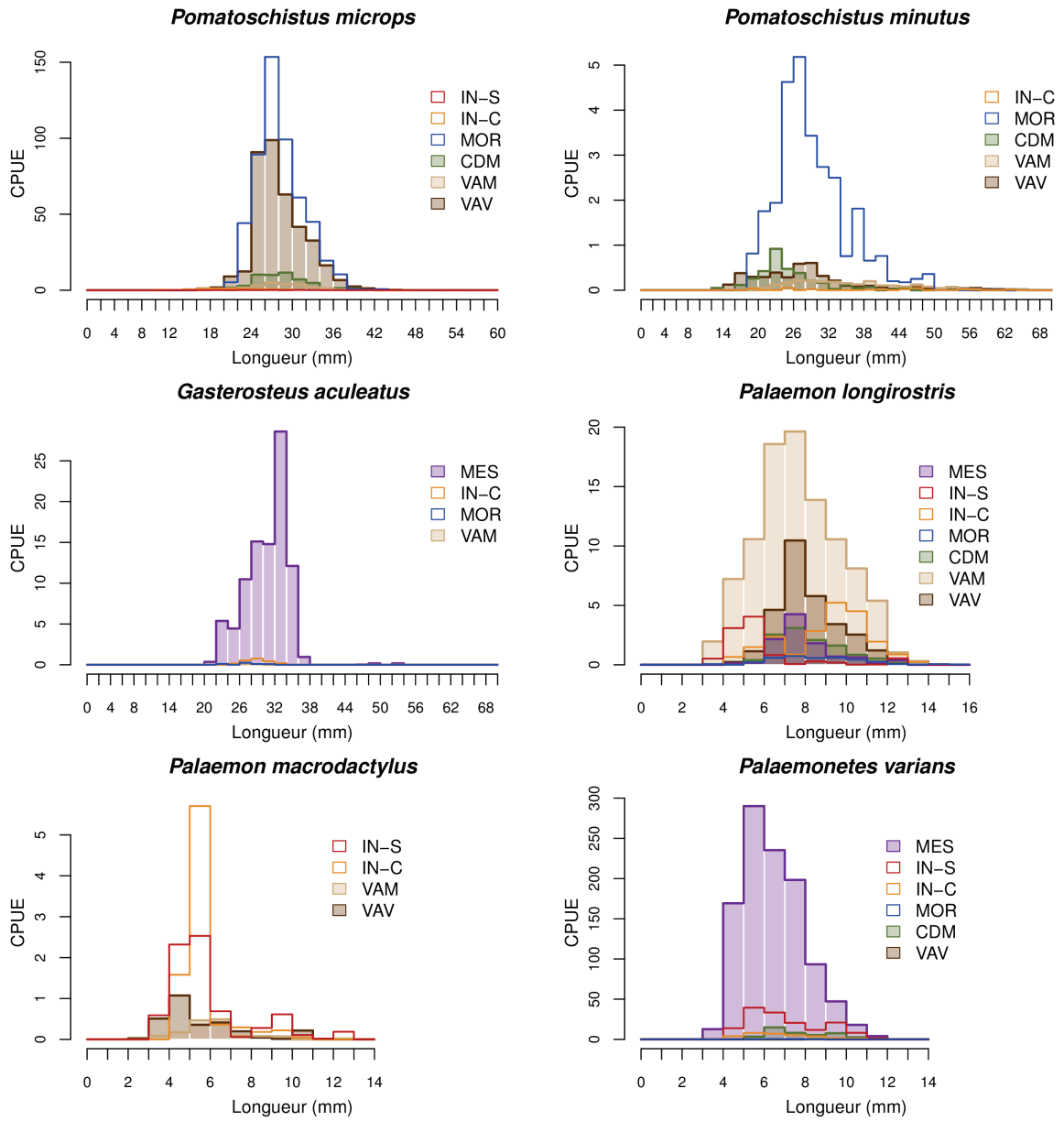


Figure 4.4 – Abondance moyenne par classe de taille des espèces estuariennes résidentes (poissons et macrocrustacés), sur plusieurs groupes de sites. Pour chaque classe de taille, la valeur de CPUE indiquée (individus.verveux double.h^{-1}) est la valeur maximale entre la CPUE moyenne des verveux 4 mm et celle des verveux standard. Le code des groupes de sites se trouve dans la Table 4.4.

entre 120 et 260 mm, ce qui correspond majoritairement au groupe 1+ (Rougier, 2013).

Chez le crabe *C. maenas*, la distribution de taille des individus de plus de 25 mm semble comparable entre le marais de Mortagne, les vasières aval et le chenal de marée ; le mode se situant entre 45 et 55 mm. Les individus de moins de 25 mm ont été recensés exclusivement dans le chenal de marée et le marais de Mortagne, avec des abondances plus fortes dans le marais de Mortagne.

3.1.3. Les espèces migratrices diadromes (Fig. 4.6)

Comme chez *S. solea*, le marais de Mortagne accueille exclusivement les juvéniles de *P. flesus* de moins de 100 mm (groupe 0+). Par comparaison, les populations de *P. flesus* des vasières aval comportent un plus grand nombre de cohortes, en particulier les groupes 1+,

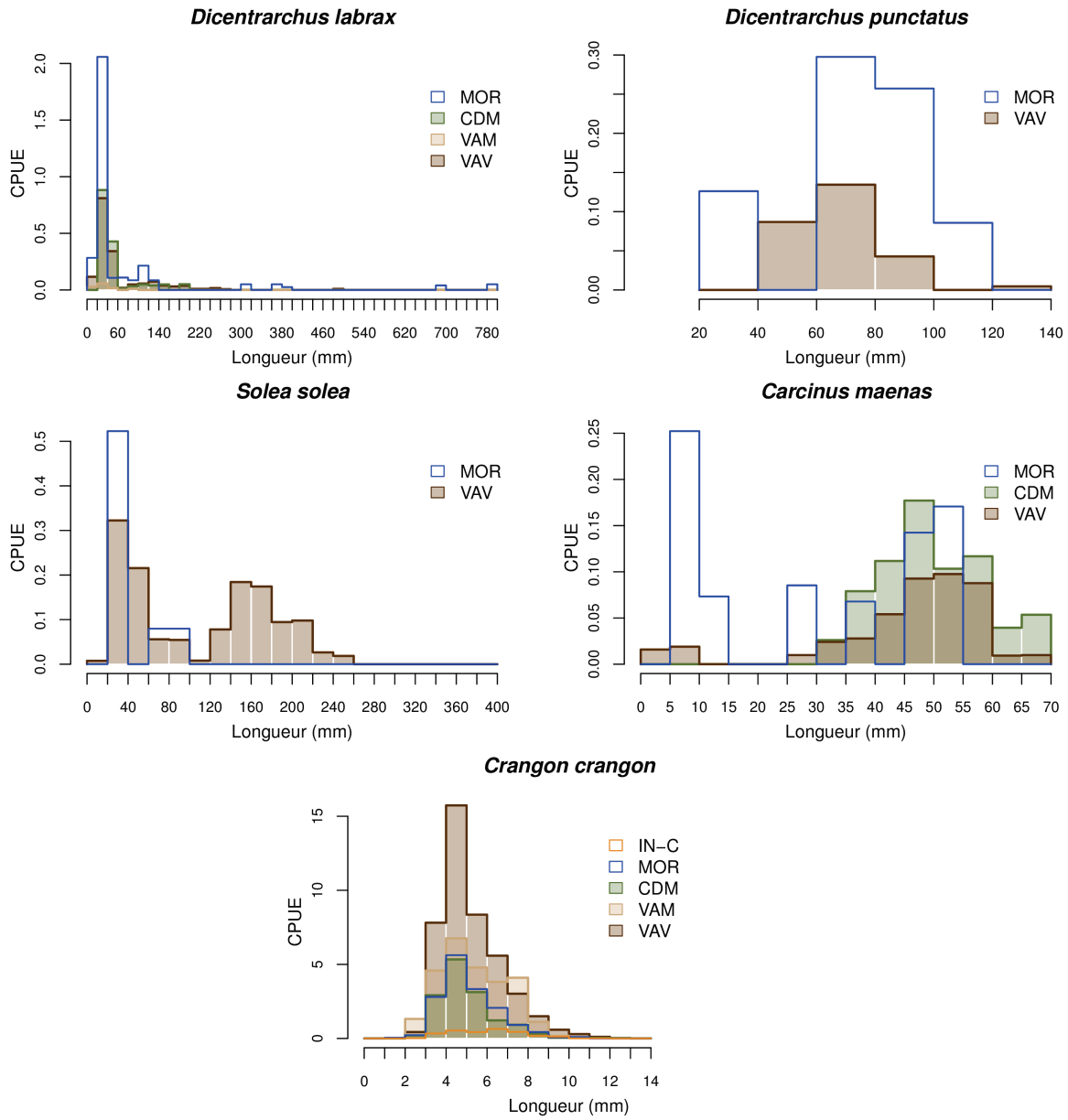


Figure 4.5 – Abondance moyenne par classe de taille des espèces marines euryhalines (poissons et macrocrustacés), sur plusieurs groupes de sites. Pour chaque classe de taille, la valeur de CPUE indiquée (individus.verveux double.h^{-1}) est la valeur maximale entre la CPUE moyenne des verveux 4 mm et celle des verveux standard. Le code des groupes de sites se trouve dans la Table 4.4.

2+ et 3+. Sur les vasières amont, les individus de 20 à 40 mm sont la classe de taille la plus représentée.

Chez *L. ramada*, les individus de moins de 40 mm présentent des abondances comparables entre les différents groupes de sites (i.e. chenal de marée, vasières amont et aval, marais dépoldérisés), les abondances maximales étant observées dans le chenal de marée. À partir de 40 mm, les abondances sont nettement plus fortes sur l'ensemble des sites dépoldérisés, qu'il s'agisse du marais de Mortagne ou des deux sites d'échantillonnage de la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle. Cette observation renforce l'hypothèse selon laquelle la forte fréquentation des marais dépoldérisés par *L. ramada* aurait une origine trophique (Section 1.). En effet, les jeunes mulets changent de régime alimentaire autour d'une taille de 40 mm (Ferrari et Chieragato, 1981 ; Cambrony, 1983 ; Gisbert al., 1996) : de microinvertivores (zooplancton notamment),

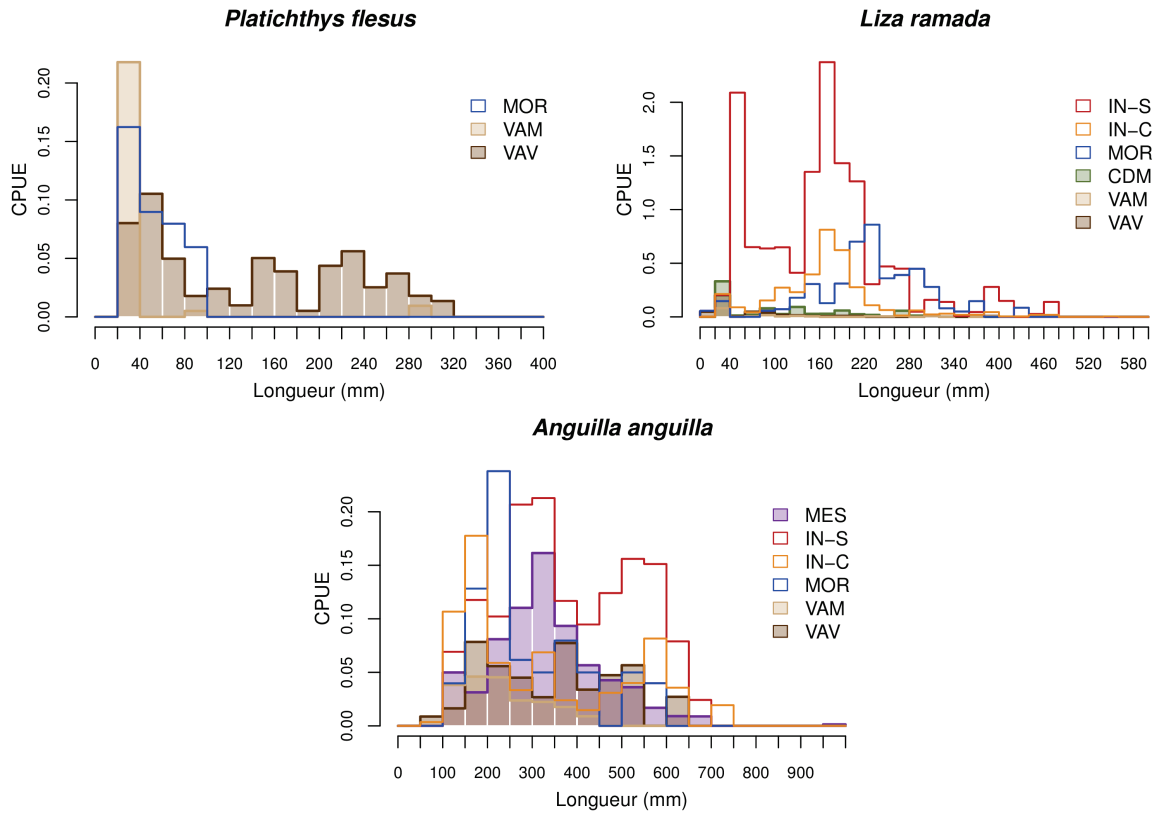


Figure 4.6 – Abondance moyenne par classe de taille des espèces migratrices diadromes sur plusieurs groupes de sites. Pour chaque classe de taille, la valeur de CPUE indiquée (individus.verveux double.h^{-1}) est la valeur maximale entre la CPUE moyenne des verveux 4 mm et celle des verveux standard. Le code des groupes de sites se trouve dans la Table 4.4.

ils deviennent limnobenthophages, se nourrissant de microphytobenthos et de la microfaune associée aux sédiments. Les individus de moins de 220 mm (i.e. principalement les cohortes 0+ et 1+ ; Rougier, 2013) utilisent l'île Nouvelle de manière préférentielle, en particulier le site IN-S. Au-delà de 220 mmm, les abondances sont comparables entre le marais de Mortagne et l'île Nouvelle.

La distribution de taille d'*A. anguilla* montre que les marais dépoldérisés sont des habitats attractifs pour cette espèce, par rapport aux groupes de sites de référence (vasières amont et aval, marais endigués saumâtres). Les abondances d'*A. anguilla* de plus de 400 mm sont particulièrement élevées dans la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle (site IN-S). Il s'agit potentiellement d'individus argentés qui font une pause dans leur migration de reproduction, comme cela a été observé chez d'autres espèces de la famille des anguillidés lorsqu'elles arrivent en estuaire (Bardonnet et Riera, 2005 ; Tsukamoto, 2009). Cette fonction de halte migratoire serait renforcée par la proximité de l'île Nouvelle avec la limite de salure des eaux. Une partie des individus présents dans la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle sont également des futures femelles en phase de croissance (Daverat et Tomás, 2006 ; Bultel et al., 2014).

3.1.4. Les espèces d'eau douce (Fig. 4.7)

L'étendue des tailles observées chez *A. melas* est comparable entre les marais endigués saumâtres et la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle (site IN-S). Les individus mesurant autour de 120 mm dominent nettement la population du site IN-S.

Chez l'espèce *P. parva*, les individus de 20 à 40 mm dominent nettement les populations

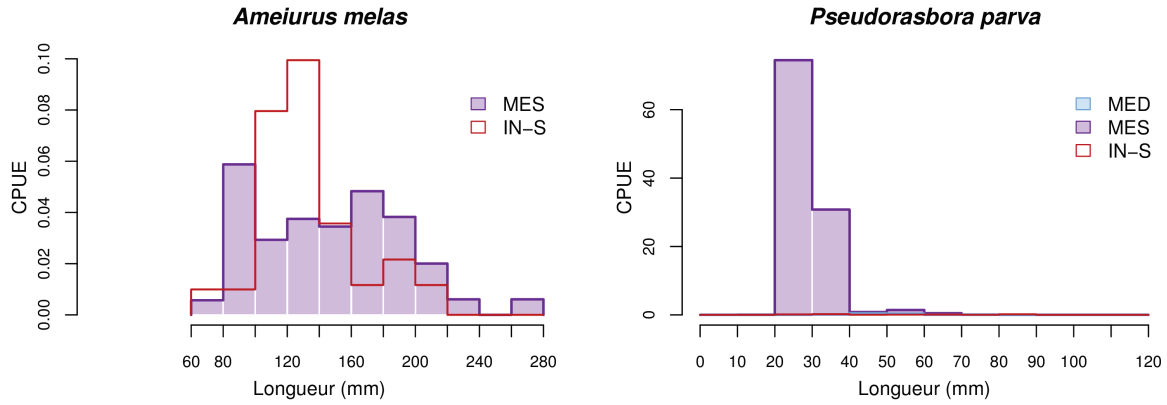


Figure 4.7 – Abondance moyenne par classe de taille des espèces d'eau douce sur plusieurs groupes de sites. Pour chaque classe de taille, la valeur de CPUE indiquée (individus.verveux double.h^{-1}) est la valeur maximale entre la CPUE moyenne des verveux 4 mm et celle des verveux standard. Le code des groupes de sites se trouve dans la Table 4.4.

des marais endigués saumâtres, où ils se reproduisent vraisemblablement. En comparaison, les gammes de taille > 40 mm sont très peu représentées. Dans le marais endigué doux, la distribution est également unimodale (mode situé à 40-50 mm) mais plus étalée entre 20 et 80 mm (non visible sur le graphique en raison des fortes CPUE dans les marais endigués). Dans la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle (site IN-S), la distribution de taille est plus irrégulière, avec trois modes localisés entre 20 et 100 mm.

3.1.5. Conclusions de l'étude des distributions de taille

Le marais de Mortagne est fréquenté simultanément par les stades juvéniles et adultes de plusieurs espèces, essentiellement des espèces estuariennes résidentes (*P. microps*, *P. minutus*, *P. longirostris*, *P. macrodactylus*) mais aussi des espèces migratrices amphihalines (*L. ramada*, *A. anguilla*) ou marines euryhalines (*C. maenas*, *C. crangon*). Pour toutes ces espèces, le marais de Mortagne représente une zone de résidence ou, au minimum, d'alimentation lors des périodes de submersion tidale.

Par ailleurs, le marais de Mortagne accueille plusieurs espèces de poissons (essentiellement marines) uniquement au stade juvénile : c'est notamment le cas de *D. labrax* (groupes 0+, 1+), *D. punctatus* (0+, 1+), *S. solea* (0+) et *P. flesus* (0+). De plus, les niveaux d'abondances de ces juvéniles sont comparables avec des habitats de référence (i.e. vasières aval et chenal de marée proche). Même si la présence et l'abondance des jeunes stades n'est pas suffisante pour confirmer la fonction de nourricerie (Beck et al., 2001), elle en représente l'une des conditions fondamentales.

Par comparaison avec le marais de Mortagne, la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle accueille très peu d'espèces marines euryhalines, ou à des niveaux d'abondance moindres (*C. crangon*). Néanmoins, les principales espèces estuariennes résidentes sont présentes sur l'île Nouvelle, aux stades juvéniles et adultes (*P. microps*, *P. minutus*, *P. longirostris*, *P. macrodactylus*, *P. varians*). Pour ces espèces, la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle représente une zone de résidence, d'alimentation voire de reproduction (*P. varians*). Certains migrateurs amphihalins (*L. ramada*, *A. anguilla*) utilisent le site comme zone de résidence, d'alimentation, voire de halte migratoire (*A. anguilla*). Certaines espèces d'eau douce tolérant la présence de sel (*A. melas*, *P. parva*) se maintiennent dans les retenues d'eau permanentes qui se forment dans la zone

dépoldérisée de l'île Nouvelle, à la fois aux stades adultes et juvéniles.

3.2. Intérêt patrimonial et socio-économique

Les indices relatifs à l'intérêt patrimonial et socio-économique des habitats (au regard de leur communauté de poissons et de macrocrustacés) sont présentés dans le Chapitre 3 (Matériel et Méthodes). La valeur des indices a été comparée au moyen d'un test de Kruskal-Wallis (K-W) entre trois groupes de sites : les marais endigués ($n = 4$), les marais dépoldérisés ($n = 3$) et les sites intertidaux naturels ($n = 6$; Table 4.1). En cas de rejet de l'hypothèse nulle associée au test de Kruskal-Wallis (i.e., au moins l'un des groupes diffère des deux autres), les groupes de sites ont été comparés deux à deux au moyen d'un test de Dunn, sans ajustement pour les comparaisons multiples.

3.2.1. Intérêt pour la conservation de la biodiversité

Les résultats du calcul de l'indice BCC (*Biodiversity Conservation Concern*) sont présentés sur la Figure 4.8. Seulement deux espèces de poisson recensées sont classées par l'UICN dans des catégories de menace supérieures à « Préoccupation mineure » : *Alosa fallax* (« Vulnérable ») et *A. anguilla* (« Danger critique d'extinction »). Ici, l'indice BCC est essentiellement affecté par la fréquence d'occurrence d'*A. anguilla* au sein des communautés, en raison de la forte pondération de la catégorie « Danger critique d'extinction ».

La valeur de l'indice BCC ne diffère pas significativement entre les marais endigués, les marais dépoldérisés et les sites intertidaux naturels (K-W ; $p = 0.33$).

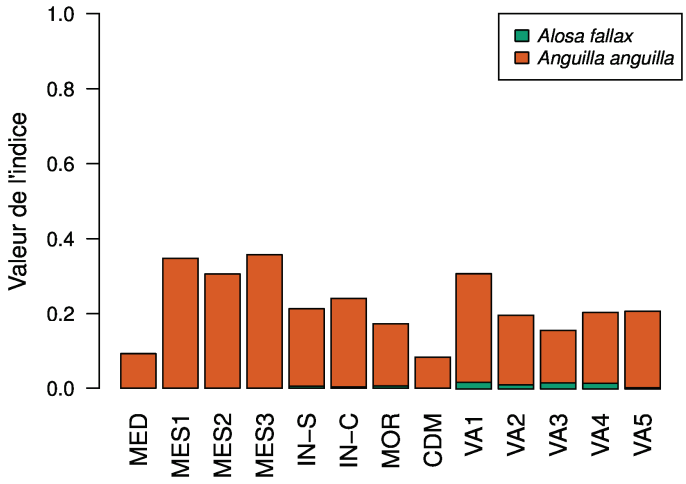


Figure 4.8 – Indice BCC (poissons uniquement) calculé pour les 13 sites d'échantillonnage. Les abréviations des sites sont définies dans la Table 4.1.

3.2.2. Contrôle des espèces exotiques

L'indice BOI (*Biogeographic Origin Index*) mesure l'importance des espèces exotiques (poissons et macrocrustacés) dans les communautés de necton (Fig. 4.9). La valeur de l'indice BOI diffère entre les trois groupes de sites considérés (K-W ; $p = 0.02$). Les valeurs des marais endigués sont supérieures à celles des marais dépoldérisés (test de Dunn ; $p = 0.02$) et des

sites intertidaux naturels (test de Dunn ; $p = 0.003$). Aucune différence significative n'est détectée entre les marais dépoldérisés et les sites naturels (test de Dunn ; $p = 0.36$). Un examen visuel de la figure 4.9 révèle par ailleurs que le site sud de l'île Nouvelle (IN-S) présente une valeur relativement élevée de l'indice BOI, plus proche des marais endigués que des autres sites dépoldérisés et naturels.

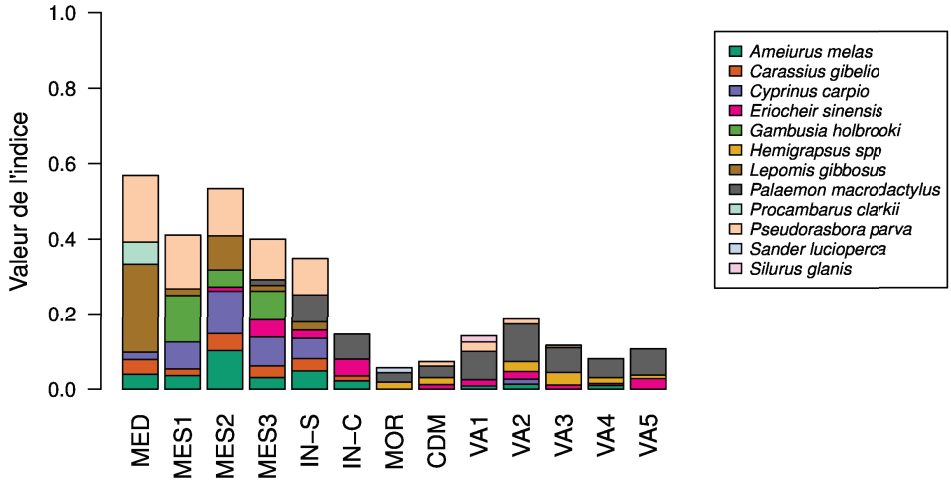


Figure 4.9 – Indice BOI (poissons et décapodes) calculé pour les 13 sites d'échantillonnage. Les abréviations des sites sont définies dans la Table 4.1.

Dans le groupe des sites intertidaux, une espèce contribue plus fortement que les autres à la valeur de l'indice BOI : la crevette *P. macrodactylus*. Dans le groupe des marais endigués, plusieurs espèces exotiques contribuent de manière proportionnelle aux valeurs élevées de l'indice BOI, à savoir *A. melas*, *C. carpio*, *G. holbrooki*, *P. parva* et *L. gibbosus*.

3.2.3. Intérêt économique pour la pêche

L'indice FII (*Fishing Interest Index*) mesure l'intérêt des espèces de poisson pour la pêche récréative et commerciale, à l'échelle des communautés (Fig. 4.10). Les valeurs de l'indice diffèrent significativement entre les marais endigués, les marais dépoldérisés et les milieux intertidaux naturels (K-W ; $p = 0.02$). L'indice FII des marais endigués est inférieur à celui des milieux intertidaux naturels (test de Dunn ; $p = 0.002$) et des marais dépoldérisés (test de Dunn ; $p = 0.04$). Aucune différence significative n'est mise en évidence entre les milieux naturels et dépoldérisés (test de Dunn ; $p = 0.23$).

En considérant simultanément les sites intertidaux naturels et dépoldérisés, une différence significative (test de Wilcoxon-Mann-Whitney ; $p = 0.02$) est détectée entre les sites de l'amont (VA1, VA2, IN-C, IN-S) et les sites de l'aval (VA3, VA4, VA5, CDM, MOR), les sites de l'aval ayant des valeurs plus élevées de l'indice FII.

Dans les marais endigués, 2 à 5 espèces contribuent au score de l'indice FII ; *A. anguilla* est l'espèce qui contribue le plus. Sur les sites intertidaux naturels et dépoldérisés, 9 à 15 espèces concourent à la valeur élevée de l'indice : 9 à 12 espèces pour les quatre sites de l'amont et 12 à 15 espèces pour les cinq sites de l'aval.

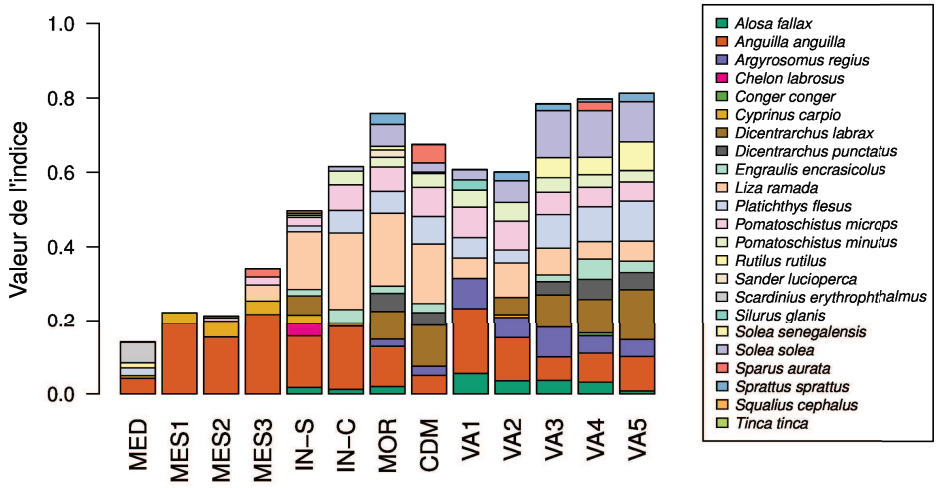


Figure 4.10 – Indice FII (poissons uniquement) calculé pour les 13 sites d'échantillonnage. Les abréviations des sites sont définies dans la Table 4.1.

3.2.4. Conclusion des indices synthétiques

Les indices synthétiques font ressortir des conclusions nettes, à partir des communautés de necton recensées dans les habitats endigués, dépoldérisés et intertidaux naturels de l'estuaire de la Gironde. (1) La dépoldérisation n'apporte pas de plus-value en matière de conservation de la biodiversité, i.e., elle ne profite pas préférentiellement à des espèces menacées. (2) La dépoldérisation s'accompagne d'une régression des espèces exotiques qui ont tendance à proliférer dans les marais endigués, doux et saumâtres. (3) La dépoldérisation profite en grande partie à des espèces qui ont un intérêt pour la pêche récréative et commerciale. (4) Si des opérations de dépoldérisation doivent être menées pour favoriser l'intérêt économique des habitats pour la pêche, le choix des sites doit se porter en priorité sur l'aval de l'estuaire.

Ces conclusions doivent bien sûr être tempérées. Tout d'abord, les résultats ont été obtenus dans un contexte géographique particulier, celui de l'estuaire de la Gironde. Par ailleurs, l'utilisation des indices synthétiques repose sur une hypothèse implicite de proportionnalité entre la surface des habitats exploitables par une espèce et la taille de la population. Or, en l'absence d'informations complémentaires sur la possibilité pour une espèce de trouver des habitats alternatifs équivalents, la suppression d'un habitat ne se traduit pas automatiquement par le déclin d'une population ; inversement, l'augmentation de la surface d'un habitat n'entraîne pas systématiquement une augmentation des populations.

3.3. Conclusion

L'étude de caractéristiques individuelles propres à chaque espèce (ici, la taille dans différents habitats) permet de complémenter l'approche taxonomique classique en inférant plus précisément les fonctions écologiques assurées par les milieux pour chacune des espèces. Ces fonctions écologiques sont le support de services rendus aux sociétés humaines, qui peuvent être quantifiés au moyens d'indices synthétiques reposant sur une valeur « utilitaire » attribuée à chaque espèce.

À partir de ces analyses, les marais dépoldérisés semblent assurer une fonction d'accueil pour les juvéniles de plusieurs espèces (e.g., *D. labrax*, *D. punctatus* dans le cas du marais

de Mortagne), et des fonctions d'alimentation voire de résidence pour plusieurs autres espèces (e.g., *P. microps*, *L. ramada*).

Sur la base du retour d'expérience de l'estuaire de la Gironde, la dépoldérisation est une mesure de gestion qui permet de limiter le développement des espèces exotiques dans les marais endigués estuariens et de soutenir la pêche estuarienne et côtière, d'un point de vue socio-économique. Le bilan de la dépoldérisation en matière de conservation de la biodiversité (i.e. pour le soutien d'espèces menacées) semble quant à lui plus neutre.

Chapitre 5

Évolution de la structure fonctionnelle et des règles d'assemblage au cours de la restauration des marais intertidaux

1. Résumé en français

1.1. Introduction

La distribution des traits fonctionnels dans les communautés permet d'identifier les facteurs écologiques qui structurent les communautés et d'inférer les règles qui régissent la coexistence locale des espèces (i.e., les règles d'assemblages), ce qui représente un avantage important par rapport aux approches taxonomiques classiques. Malgré leurs atouts, les approches basées sur les traits fonctionnels ont rarement été utilisées dans le contexte de la restauration écologique. Un plus grand nombre de travaux ont été consacrés aux changements de structure fonctionnelle des communautés au cours des successions écologiques (Böhnke et al., 2014 ; Wilfahrt et al., 2014 ; Zhang et al., 2015) ou en réponse à des perturbations anthropiques. Ces derniers travaux ont montré par exemple que les perturbations provoquent une homogénéisation biotique (Villéger et al., 2010 ; Buisson et al., 2013 ; Sagouis et al., 2016) et une diminution de la redondance fonctionnelle (Brandl et al., 2016), à l'échelle des communautés.

Les règles d'assemblage des communautés, i.e., le filtre environnemental et les interactions biotiques, affectent différemment la structure fonctionnelle des communautés. Le filtre environnemental entraîne une réduction de l'étendue des traits associés à la tolérance des conditions abiotiques locales (Kraft et al., 2015). Les interactions biotiques, en particulier la compétition, peuvent aboutir à des patrons contrastés de distribution (i.e., divergence ou convergence), selon la disponibilité des ressources et l'existence de facteurs limitants communs (Chesson, 2000 ; HilleRisLambers et al., 2012).

D'un point de vue théorique, un milieu dégradé en cours de restauration suit une trajectoire temporelle semblable à celle d'une succession écologique, et opposée à celle d'une dégradation. Selon cette logique, la diversité fonctionnelle des communautés augmente avec le temps de restauration, en raison d'une disponibilité accrue des ressources et d'une plus grande complexité de l'habitat. Les espèces spécialisées, i.e. fortement compétitives et tolérantes au stress,

occupent une place plus importante au sein des communautés (Wilfahrt et al., 2014 ; Zhang et al., 2015). De plus, on s'attend à ce que l'assemblage des communautés soit moins influencé par le filtre environnemental et davantage par les interactions biotiques (Purschke et al., 2013 ; Chang et HilleRisLambers, 2016).

Toutefois, dans le cas de la restauration des marais intertidaux, plusieurs facteurs associés aux particularités des milieux estuariens sont susceptibles d'interférer avec les prévisions générales. Tout d'abord, comme la restauration des marées rétablit des conditions abiotiques contraignantes, on peut s'attendre à ce que le filtre environnemental continue à exercer un rôle prédominant dans l'assemblage des communautés de poissons dans les habitats intertidaux restaurés et naturels (Elliott et Quintino, 2007). Par ailleurs, en raison des conditions abiotiques difficiles et des fortes fluctuations des conditions d'alimentation dans les estuaires, les communautés estuariennes sont naturellement composées d'espèces généralistes en termes de tolérance physiologique et de régimes alimentaires (Kneib, 1997 ; Dolbeth et al., 2016) ; il n'est donc pas évident que la restauration des marais intertidaux s'accompagne d'une augmentation de la spécialisation fonctionnelle au sein des assemblages de poissons.

1.2. Objectifs, matériel et méthodes

À l'aide d'indices de diversité fonctionnelle et de modèles neutres d'assemblage des communautés, nous avons étudié les changements directionnels (i.e., monotones) qui affectent la structure fonctionnelle et les règles d'assemblage des communautés de poissons, au cours de la restauration des marais intertidaux. Le temps de restauration a été approximé par le niveau de naturalité d'un ensemble de sites artificiels, restaurés et intertidaux naturels, échantillonnés dans l'estuaire de la Gironde (Fig. 5.1).

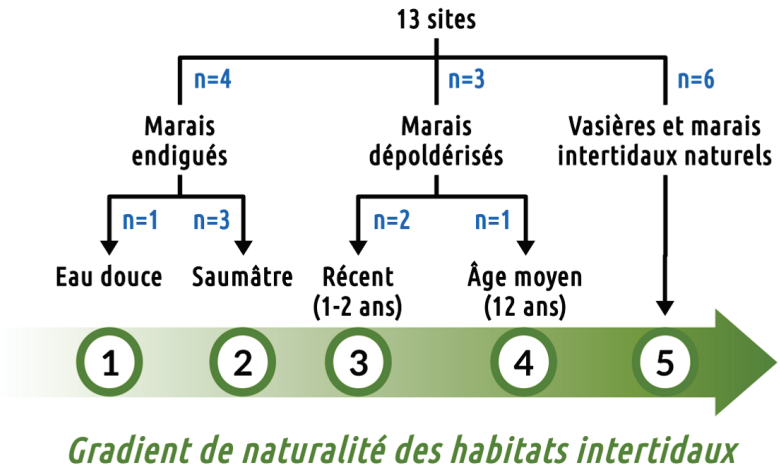


Figure 5.1 – Construction du gradient de naturalité des habitats intertidaux estuariens à partir des sites échantillonnés dans l'estuaire de la Gironde.

À partir du gradient de naturalité des habitats intertidaux, deux questions principales ont été traitées :

1. **La structure fonctionnelle des assemblages de poissons change-t-elle de manière directionnelle au cours de la restauration des marais intertidaux ?**

La théorie des successions prédit une augmentation de la richesse et de la spécialisation fonctionnelle avec le temps de restauration (Odum, 1969 ; Prach et Walker, 2011), en raison

d'une plus grande disponibilité des ressources (nourriture, habitat) et d'une spécialisation accrue des niches écologiques. La corrélation entre différents indices de structure fonctionnelle et le gradient de naturalité des habitats intertidaux a donc été évaluée. L'utilisation de coefficients de corrélation semi-partielle (Kim, 2015) a permis de contrôler l'effet de la salinité (Fig. 5.2) ; en effet, dans le jeu de données que nous avons utilisé, la salinité et la naturalité des habitats étaient significativement corrélées.

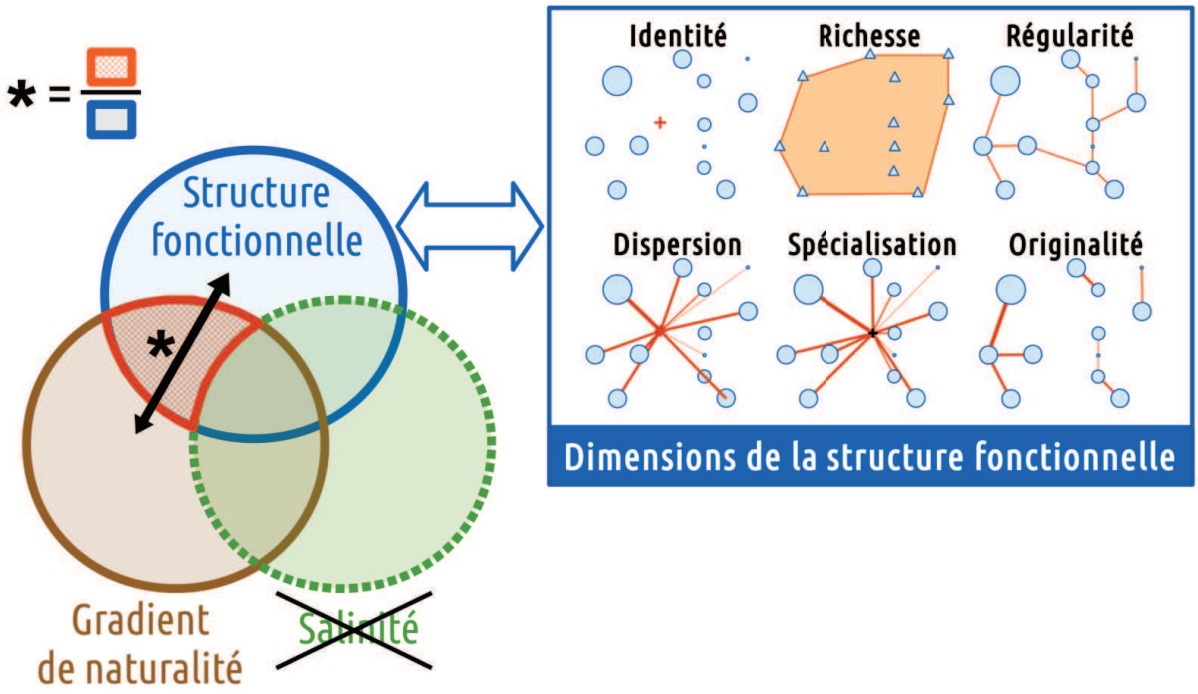


Figure 5.2 – Schéma conceptuel illustrant les dimensions étudiées de la structure fonctionnelle des communautés et l'interaction des effets de la naturalité des habitats et de la salinité sur la structure fonctionnelle. Par rapport à la variabilité totale de la structure fonctionnelle, l'étoile noire représente la part de variabilité expliquée uniquement par le gradient de naturalité. La valeur quadratique des coefficients de corrélation semi-partielle permet de quantifier cette part de variabilité.

2. **Quels mécanismes régissent l'assemblage des communautés dans les habitats endigués, restaurés et intertidaux ? Les règles d'assemblage changent-elles au cours de la restauration des marais intertidaux ?**

L'antagonisme entre les mécanismes d'assemblage associés d'une part au développement des écosystèmes (i.e., plus faible filtrage environnemental et interactions biotiques accrues) et d'autre part au rétablissement de conditions abiotiques très fluctuants (i.e., filtrage environnemental plus fort et interactions biotiques plus faibles) ne permet pas d'anticiper clairement les changements qui surviennent au cours de la restauration des marais intertidaux. Toutefois, on peut s'attendre à une diminution du nombre de traits fonctionnels qui présentent une distribution convergente, avec le temps de restauration.

Pour répondre aux deux questions principales, cinq campagnes d'échantillonnage réalisées en 2011 et 2012 sur 13 sites endigués, restaurés et naturels de l'estuaire de la Gironde ont été mobilisées (données poissons). Les espèces de poissons ont été subdivisées en plusieurs écophases pour tenir compte des principaux changements écologiques qui se produisent au cours de l'ontogenèse (Persson et Crowder, 1998 ; Russo et al., 2007). Dix traits fonctionnels

répartis selon deux axes de la niche fonctionnelle des poissons (i.e. acquisition de la nourriture et capacité de nage) ont été renseignés pour chaque écophase (Table 5.1). Deux types de modèles nuls ont été utilisés pour identifier les règles d'assemblage au sein des communautés de poissons : (1) un modèle nul remaniant l'identité locale des écophases à partir d'un pool « régional », et tenant compte de la tolérance des espèces à la salinité (Chalmandrier et al., 2013) ; (2) un modèle nul redistribuant les abondances relatives entre les écophases d'une même communauté.

Table 5.1 – Les 10 traits fonctionnels sélectionnés et leur interprétation écologique. Une augmentation de la valeur du trait fonctionnel a un effet positif (+) ou négatif (−) sur un type de performance écologique.

Axe de la niche	Trait fonctionnel	Abréviation	Performance écologique
Acquisition de la nourriture	Longueur relative de la tête	*HLpSL*	Capacité de succion (+) Capacité de filtration (+) Taille maximale des proies ingérées (+) Proportion des plantes et des détritus dans le régime alimentaire (−)
	Position verticale de l'ouverture de la bouche	*MOVPpHD*	Position verticale de la nourriture dans la colonne d'eau (+)
	Axe 1 du régime alimentaire	*DietAxis1*	Microinvertébrés (+) Proies animales de grande ou moyenne taille (−)
	Axe 2 du régime alimentaire	*DietAxis2*	Proportion des végétaux et des détritus (−) Proies animales à corps mou (+)
	Axe 3 du régime alimentaire	*DietAxis3*	Proies mobiles de grande taille (+) Proies benthiques peu mobiles, de taille moyenne (−)
Capacité de nage	Position verticale des yeux	*EVPpHD*	Position verticale du poisson dans la colonne d'eau (−) Mobilité du poisson (comportement mobile *vs* sédentaire) (−)
	Longueur relative de la nageoire pectorale	*PFLpSL*	Vitesse du courant dans l'habitat (−) Capacité de manœuvre (+)
	Insertion verticale de la nageoire pectorale	*PFVPpPFBD*	Capacité à tourner (+)
	Hauteur relative de la nageoire caudale	*CFDpBD*	Coût énergétique de la nage soutenue (−)
	Coefficient de forme de la nageoire caudale	*sqCFDpCFS*	Coût énergétique de la nage soutenue (−) Capacité d'accélération (−) Capacité de manœuvre (−)

1.3. Changements de structure fonctionnelle au cours de la restauration

Des corrélations significatives ont été mises en évidence entre les indices fonctionnels et le gradient de naturalité des habitats intertidaux, ce qui révèle des changements directionnels dans la structure fonctionnelle (i.e., identité et diversité) des communautés. L'identité, la spécialisation et la dispersion sont les dimensions de la structure fonctionnelle qui répondent le plus au gradient de naturalité des habitats (Fig. 5.3).

Six des sept tendances monotones significatives identifiées pour la spécialisation fonctionnelle sont des tendances à la hausse, reflétant une augmentation globale de la spécialisation

1) Réponse de l'identité fonctionnelle (CWM) au gradient de naturalité

	Acquisition de la nourriture					*Capacité de nage*				
Indice	HLpSL	MOVPpHD	DietAxis1	DietAxis2	DietAxis3	CFDpBD	sqCFDpCFS	PFLpSL	PFVPpPFBD	EVPpHD
CWM	0,10	-0,24	**0,31***	**0,50*****	**-0,40****	-0,09	**-0,60*****	0,03	**0,38****	**0,53*****

2) Réponse de la diversité fonctionnelle au gradient de naturalité

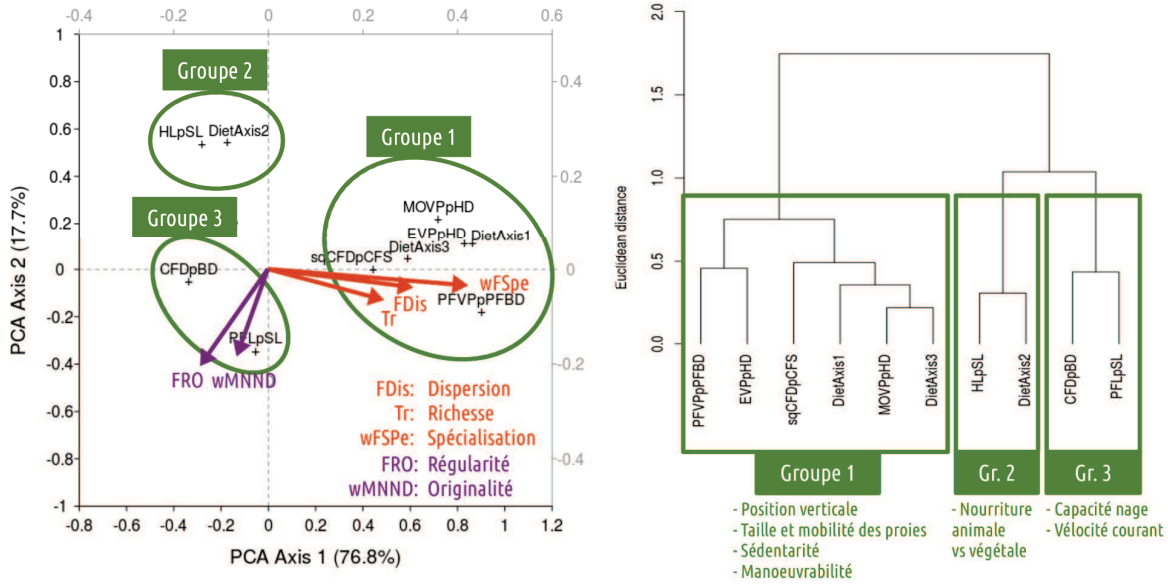


Figure 5.3 – Effets du gradient de naturalité des habitats intertidaux sur (1) l'identité et (2) la diversité fonctionnelle des assemblages de poissons. L'effet du gradient de naturalité sur l'identité et les différentes composantes de la diversité fonctionnelle est mesuré à partir du coefficient du corrélation semi-partielle de Spearman (ρ_{sp}). Valeurs de significativité de ρ_{sp} entre l'identité fonctionnelle (CWM) et le gradient de naturalité : *, $0.01 < p \leq 0.05$; **, $0.001 < p \leq 0.01$; ***, $p \leq 0.001$. L'ordination (ACP) et la classification ont été menées à partir de la matrice de ρ_{sp} (Dimensions de la diversité fonctionnelle $\times$ Traits). Pour la définition des traits fonctionnels, voir la Table 5.1.

des écophases le long du gradient de naturalité. La spécialisation augmente le long d'axes contrastés de la niche fonctionnelle (e.g., traits liés à l'utilisation verticale de l'habitat ou à la taille et à la mobilité des proies). Ainsi, les habitats intertidaux restaurés et naturels fournissent aux poissons des conditions d'alimentation et d'habitat spécifiques, absentes des marais endigués. Ce résultat contraste avec le paradigme selon lequel les communautés estuariennes sont surtout composées d'espèces généralistes (Elliott et Whitfield, 2011).

Collectivement, les résultats concernant la structure fonctionnelle confirment l'hypothèse selon laquelle la richesse fonctionnelle et la spécialisation augmentent au cours de la restauration des marais intertidaux. Les quelques tendances significatives détectées concernant la régularité fonctionnelle (trois traits) et l'originalité (deux traits) sont des tendances à la baisse, ce qui signifie que les écophases dominantes tendent à être plus semblables entre elles dans les habitats les plus naturels. Une redondance fonctionnelle élevée (i.e. une faible originalité fonctionnelle) confère aux écosystèmes une plus grande stabilité ou résilience (Funk et al., 2008 ; Brandl et al., 2016 ; Dolbeth et al., 2016), une propriété considérée comme désirable.

1.4. Interprétation écologique des changements de structure fonctionnelle

L'augmentation de la valeur moyenne pondérée (CWM) du trait renseignant sur l'importance des composantes végétales et détritiques de l'alimentation (*vs* composantes animales ; $DietAxis2$) révèle une utilisation décroissante des microphytes et des matières végétales le long du gradient de naturalité des habitats intertidaux (Fig. 5.3). La spécialisation fonctionnelle augmente avec la naturalité des habitats pour deux traits fonctionnels ($DietAxis1$, $DietAxis3$) associés à la taille et à la mobilité des proies animales, ce qui indique une plus grande spécialisation des régimes alimentaires carnivores. Par ailleurs, les écophases dominantes se nourrissent davantage de proies benthiques non mobiles comme les annélides et les mollusques à coquille, et délaissent les organismes mobiles non-benthiques (e.g., crevettes et poissons).

Les écophases ayant un mode de vie sédentaire et vivant plus près du fond ($EVPpHD$), ou ayant des types de nage plus spécialisés dans la manœuvre et l'accélération que dans l'endurance ($sqCFDpCFS$, $PFVPpPFBD$), sont proportionnellement plus abondantes dans les assemblages de poissons des habitats intertidaux naturels. Ces résultats combinés indiquent (1) que les marais endigués sont appauvris en écophases vivant et se nourrissant près du fond, et (2) que les poissons utilisent davantage les ressources benthiques dans les habitats intertidaux naturels.

1.5. Changement des règles d'assemblage au cours de la restauration

La comparaison entre les communautés de poissons observées et des communautés simulées en utilisant des modèles nuls révèle les déterminismes écologiques qui opèrent le long du gradient de naturalité des habitats intertidaux. Les règles d'assemblage varient en grande partie selon les traits (Fig. 5.4), ce qui corrobore l'hypothèse selon laquelle des mécanismes d'assemblage contrastés peuvent agir simultanément sur plusieurs axes de la niche fonctionnelle (Spasojevic et Suding, 2012 ; Astor et al., 2014).

La convergence des traits fonctionnels disparaît sur les habitats intertidaux naturels. Bernard-Verdier et al. (2012) interprètent l'absence de convergence des traits comme un relâchement des contraintes biotiques et abiotiques, ce qui permet la coexistence de stratégies fonctionnelles plus diversifiées.

Des patrons de divergence sont observés tout au long du gradient de naturalité, le nombre maximal de traits divergents étant observé dans les marais dépoldérisés. Par conséquent, l'hypothèse selon laquelle la divergence des traits augmente avec la naturalité des habitats et le développement des écosystèmes (comme lors des successions écologiques) n'a pas été corroborée.

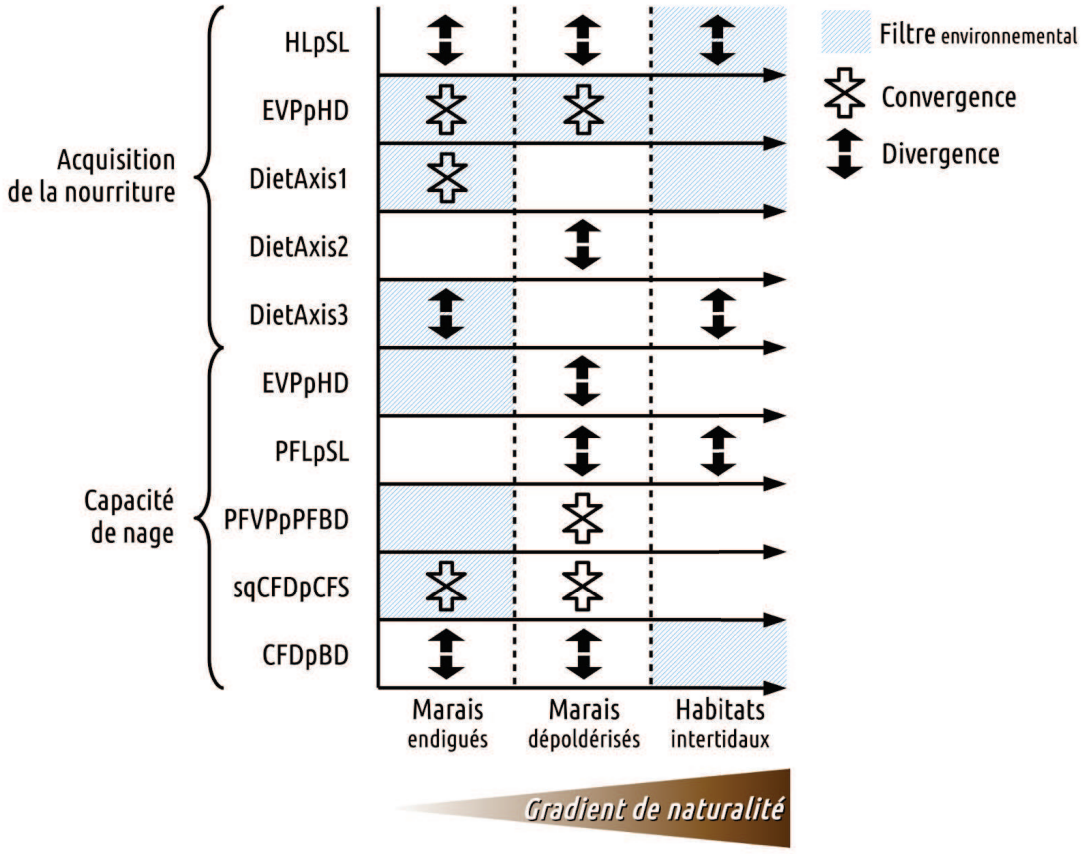


Figure 5.4 – Évolution des règles d'assemblage (i.e., filtre environnemental, convergence et divergence des traits) selon les traits fonctionnels le long du gradient de naturalité des habitats intertidaux estuariens. Pour la définition des traits fonctionnels, voir la Table 5.1.

2. Projet d’article en anglais

Change in functional diversity and assembly rules in the course of tidal marsh restoration

Authors

Alain Lechêne [1, a], Jérémy Lobry [a], Philippe Boët [a], Pascal Laffaille [b]

[1] Corresponding author ; E-mail address : alain.lechene@irstea.fr

[a] Irstea, UR EABX, centre de Bordeaux, 50 avenue de Verdun, F-33612 Cestas cedex, France

[b] EcoLab, Université de Toulouse, INP, UPS, ENSAT, Castanet-Tolosan, France

Abstract

Functional trait theory provides a mechanistic framework to understand change in community composition and community assembly through time and space. Despite this, trait-based approaches have seldom been used in ecological restoration. Succession theory predicts that habitat complexity and resource availability will increase with restoration time, leading to increased functional dissimilarity among coexisting species. However, in the case of tidal marsh restoration, it is not clear whether reestablishing the harsh abiotic conditions typical of estuaries will initiate successional trajectories. We investigated monotonic changes in the functional structure of fish communities and shifts in assembly mechanisms with tidal restoration time. We constructed a five-level gradient of 'intertidal habitat naturalness' from a set of artificialized (dyked), restored (with different ages) and natural intertidal sites, and used it as a surrogate for restoration progress. The fish ecophases were described using ten functional traits related to food acquisition and swimming ability. The trends in six functional dimensions (identity, richness, evenness, dispersion, originality and specialization) were investigated along the naturalness gradient after partialling out a covarying abiotic variable, salinity. Null models controlling ecophases number and accounting for fish tolerance to salinity were used. Consistenly with succession theory, functional specialization, dispersion and, less markedly, richness increased with intertidal naturalness meaning that restored and natural intertidal habitats supplied fish with specific foraging and dwelling conditions absent from dyked marshes. Community assembly patterns varied with respect to traits and differed at both ends of the naturalness gradient.

Dyked marshes were more affected by trait convergence possibly due to limiting resources. Environmental filtering acted all along the naturalness gradient but changed in nature and tended to decrease in restored and natural intertidal habitats. Increased naturalness restored the attractivity of benthic habitats as feeding or settling grounds, promoted shelter-seeking *vs.* free-swimming strategists and favoured ecophases with carnivorous diets, feeding on microinvertebrates and benthic low-mobility macroinvertebrates.

Keywords

Functional traits ; Community assembly ; Wetland restoration ; Intertidal environments ; Fish.

1 Introduction

Functional traits determine the biological and ecological performance of an organism, i.e. its ability to grow, survive and reproduce in a given set of biotic and abiotic conditions (McGill et al., 2006 ; Violle et al., 2007). The distribution of functional traits' values among individuals defines the functional structure of a community (Garnier and Navas, 2012 ; Mouillot et al., 2013). Because functional traits mediate the interaction between an organism and its abiotic and biotic environment, they provide a mechanistic framework from which the ecological (i.e. non neutral) processes driving community composition and community assembly can be inferred. It is a great advantage over taxonomic approaches which do not readily reveal the processes underlying community changes through time and space (Villéger et al., 2010 ; Cadotte et al., 2011 ; Hedberg et al., 2013 ; Brancalion and Holl, 2016). In recent years, trait-based approaches have been used to investigate changes in both the functional structure of communities and patterns of community assembly along temporal (Böhnke et al., 2014 ; Wilfahrt et al., 2014) and environmental gradients (Spasojevic and Suding, 2014 ; Astor et al., 2014 ; Comte et al., 2016).

Community assembly theory states that local communities assemble non randomly from a regional pool of species as a result of environmental filtering and biotic interactions. Following Bernard-Verdier et al. (2012) et HilleRisLambers et al. (2012), species assemble following a two-step hierarchical model (Fig. 1). First, a tolerance filter ('environmental filtering' *sensu stricto* ; Kraft et al., 2015) selects species according to their ability to establish and persist in the local abiotic conditions, in the absence of biotic interactions. Environmental filtering primarily affects the occurrence (i.e. presence or absence) of the species on the local scale (Kraft et al., 2015). Retained species tend to share similar values for traits associated with abiotic tolerance, resulting in trait range narro-

wing. In a second step, species interact with each other in the local environment. Trait-based fitness differences determine the outcome of those interactions, i.e. the relative abundance of species in the community. Biotic interactions, especially competition, can result in two constrasted patterns of functional traits' distribution, i.e. divergence or convergence (Chesson, 2000 ; HilleRisLambers et al., 2012). For a given range of functional trait values, divergence is defined by higher dispersion of trait values compared to random expectation. Reciprocally, convergence occurs where traits are less dispersed (i.e., more clustered) than expected at random. Competitive interactions are stronger between species with high niche overlap, i.e. sharing similar functional traits' values. When resources and foraging opportunities are diverse, competition excludes species with high niche overlap resulting in limiting similarity (i.e., trait divergence) among coexisting species. Conversely, trait convergence arises when overall fitness is determined by a common limiting factor, e.g. a resource or a shared predator. In such cases, high divergence from the local optimum traits values leads to weaker competitor exclusion based on relative fitness differences (Bernard-Verdier et al., 2012 ; HilleRisLambers et al., 2012 ; Roscher et al., 2014 ; Kraft et al., 2015). However, in contrast with this explanation of trait convergence, Comte et al. (2016) substantiated that the coexistence of functionally similar species may be promoted by elevated resource opportunies (i.e. high resource diversity and/or availability). Therefore, trait convergence must be interpreted with caution. Besides, the setting of the regional and local scales is crucial when investigating for environmental filtering and rules of species coexistence (Chalmandrier et al., 2013 ; Troia and Gido, 2015). Indeed, the probability to detect environmental filtering increases with the extent of the geographic area from which the regional pool of species is defined due to wider abiotic gradients and increased dispersal limitations (Chalmandrier et al., 2013 ; Kraft et al., 2015). Conversely, the effects of biotic interactions prevails at finer spatial scales (Fitzgerald et al., 2017).

In recent years, trait-based approaches have increasingly been used to document the ecological shifts in the course of succession (Böhnke et al., 2014 ; Wilfahrt et al., 2014 ; Zhang et al., 2015) or in response to disturbances such as habitat degradation (Villéger et al., 2010 ; Clavel et al., 2011), climate change (Buisson et al., 2013) or invasion by non-native species (Funk et al., 2008 ; Sagouis et al., 2016). The literature dedicated to the effects of anthropogenic disturbances on functional diversity have reached two main conclusions. First, disturbance leads to biotic homogenization due to the higher vulnerability of specialized species and the stronger resistance of generalist (i.e. with common traits) species (Villéger et al., 2010 ; Buisson et al., 2013 ; Sagouis et al., 2016). Second, disturbance decreases functional redundancy, i.e. primarily causes the extinction of functionally similar species. Low redundancy causes the loss of individuals or species to greatly affect the other dimensions (e.g., richness, evenness and divergence) of the functional structure and alters the

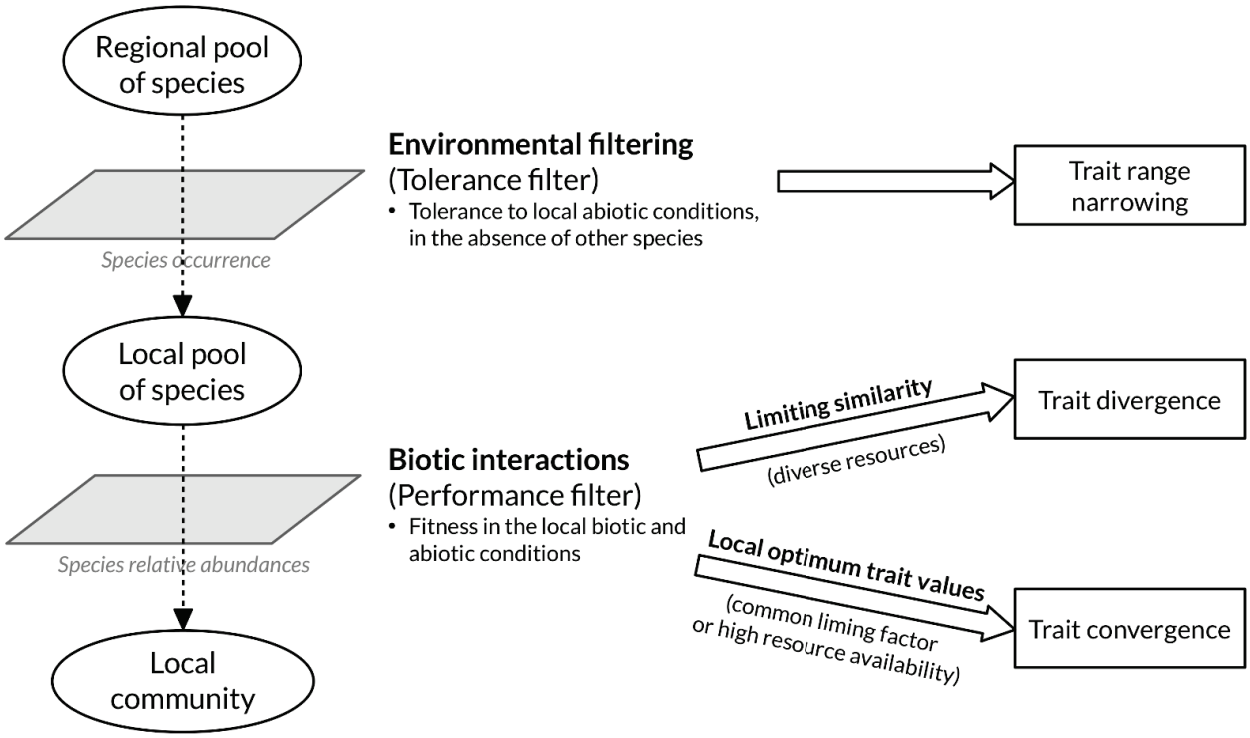


Figure 1 – The two-step hierarchical model of community assembly and the effects of the ecological filters on functional trait distribution (Bernard-Verdier et al., 2012 ; HilleRisLambers et al., 2012).

stability of the community (Mouillot et al., 2013 ; Brandl et al., 2016). In comparison, the functional response of communities to restoration has remained largely unexplored (Hedberg et al., 2013). Hedberg et al. (2013) pointed out that increasing functional diversity is not an automatic goal for ecological restoration. In fen restoration, the maintenance of strong environmental filters (through rewetting) is sought to prevent the regrowth of trees (Hedberg et al., 2013).

Fish display a wide range of morphological and ecological specializations and use diverse habitats and trophic resources making them good candidates for trait-based approaches. Fish are highly mobile organisms granting them the ability to evade adverse abiotic conditions and competitive interactions when more suitable alternative habitats are available. As a result, the relative importance of the processes governing fish assembly may vary over short time scales (Fitzgerald et al., 2017). Approaches based on the functional trait diversity of fish assemblages have been carried out in varied types of aquatic ecosystems including streams (Buisson et al., 2013 ; Troia and Gido, 2015 ; Fitzgerald et al., 2017), lakes, reservoirs, ponds (Mason et al., 2008a ; Comte et al., 2016 ; Sagouis et al., 2016), estuaries (Dolbeth et al., 2016 ; Henriques et al., 2017), coastal lagoons (Villéger et al., 2010 ; Mouchet et al., 2013 ; Passos et al., 2016), coral reefs (Brandl et al., 2016) and a semi-enclosed sea (Pecuchet et al., 2016). Limiting similarity strongly structures fish assemblages in lakes and reservoirs (Mason et al., 2008a ; Sagouis et al., 2016). In contrast, fish assemblages of streams are mainly assembled through environmental filtering (Troia and Gido, 2015) although bio-

tic interactions may occasionally offset the effects of environmental filtering (Fitzgerald et al., 2017). Likewise, fish community assembly is essentially an environmentally-driven process in coastal lagoons (Mouillot et al., 2007 ; Mouchet et al., 2013 ; Passos et al., 2016) and marine ecosystems affected by strong salinity gradients (Pecuchet et al., 2016). However, neutral processes and biotic interactions shape community assembly in marine ecosystems where environmental conditions do not vary steeply over short spatial scales (Pecuchet et al., 2016).

Compared to other hydrosystems, estuaries are highly productive environments providing considerable amounts food to a wide range of consumers (Wilson, 2002). At the same time, estuaries are strongly shaped by several abiotic factors which fluctuate widely over short space and time scales, especially salinity (Telesh and Khlebovich, 2010). This explains why natural estuarine aquatic communities are simultaneously species-poor and abundance-rich (Elliott and Quintino, 2007). As a result of those concomitant attributes, it is often assumed that estuarine communities are weakly shaped, if at all, by interspecific competition, but potentially affected by intraspecific competition (Elliott and Whitfield, 2011). Although trait-environment relationships have been compared among fish communities within estuaries (Dolbeth et al., 2016), assembly patterns (i.e. environmental filtering and biotic interactions) have not yet been evaluated on that scale, to our knowledge. Besides, intra-estuarine studies on fish functional diversity have mainly focused on the longitudinal gradient (i.e. salinity gradient) without considering the mosaic of intertidal and marshland habitats (Dolbeth et al., 2016).

In temperate estuaries, mudflats and marshes make up the most of intertidal areas and serve as important refuge and feeding grounds for transient juvenile and resident adult fish (Kneib, 1997 ; Cattrijsse and Hampel, 2006). However, because of land claim, intertidal wetlands have greatly declined worldwide since the 18th century in favour of impounded marshlands. Compared to intertidal marshes and mudflats, the man-made creek networks of dyked marshes offer a lower surface of more perennial (i.e. not completely drained when the tide recedes) aquatic habitats with reduced estuarine connectivity (Moreno-Valcárcel et al., 2016). Tidal restriction markedly alters the taxonomic composition of fish communities and promotes non-native and freshwater species (Harrington and Harrington, 1982 ; Feunteun et al., 1992 ; Moreno-Valcárcel et al., 2013 ; Lechêne et al., in press). To counteract the loss of intertidal wetlands, a growing number of restoration projects have been implemented during the past decades, first on the Atlantic and Pacific Coasts of the US and later in Western Europe (Wolters et al., 2005 ; Goeldner-Gianella, 2007). Fish communities of tidally restored marshes rapidly depart from dyked marshes (strong and rapid shift in taxonomic composition ; Dionne et al., 1999 ; Warren et al., 2002). However, little is known concerning the functional trait diversity of fish assemblages in dyked and tidally restored marshes.

Unassisted restoration is expected to initiate an ecological trajectory similar to that of succession and opposite to that of degradation. According to one line of reasoning, the functional diversity of communities increases with restoration time, as a result of increased resource availability, higher habitat complexity and higher proportion of specialist species, i.e. with stress-tolerant and competitive strategies (Wilfahrt et al., 2014 ; Zhang et al., 2015). Furthermore, the dominating processes of community assembly are expected to shift from environmental filtering to biotic interactions (Purschke et al., 2013 ; Chang et HilleRisLambers, 2016). However, in the case of tidal marsh restoration, opposing forces associated with the peculiarities of estuarine environments may counteract the general expectations or lead to contrasted patterns with respect to traits. Firstly, as the endpoint of tidal restoration is an estuarine intertidal habitat (i.e. with harsh abiotic conditions), an overlaying signal of environmental filtering is still expected to shape fish assemblages in restored and natural intertidal habitats ; however, the abiotic control may change in nature between dyked marshes and natural intertidal habitats. Secondly, due to the harsh abiotic conditions and the changing food availability and foraging conditions in estuaries, the estuarine biota is naturally comprised of generalist species in terms physiological tolerance and feeding strategies (Kneib, 1997 ; Elliott and Whitfield, 2011). Therefore, it is not clear whether tidal marsh restoration will increase functional specialization within fish assemblages.

We studied the tidal restoration of formerly dyked marshes in a European macrotidal estuary based on the functional structure of fish assemblages. Using functional diversity indices and neutral models of community assembly, we investigated the directional changes in the functional structure and the assembly patterns of fish communities during tidal marsh restoration. We asked two main questions : 1) Does the functional structure of fish assemblages change monotonically in the course of tidal marsh restoration ? We anticipated an increase in functional richness and specialization with increasing restoration time, reflecting higher niche availability (food, habitat) and more specialized niches. 2) Which processes govern community assembly in dyked, restored and intertidal habitats ? Do assembly patterns change in the course of tidal marsh restoration ? We did not clearly anticipate the outcome of the antagonist processes associated with ecosystem development (i.e. lower environmental filtering and stronger biotic interactions) and return to a highly fluctuating abiotic environment (i.e. higher environmental filtering and weaker biotic interactions). However, trait convergence associated with limiting food resources was expected to decrease with increasing restoration time. In our study, restoration time was approximated based on the naturalness status of a range of artificialized, restored and natural intertidal sites. Fish species were subdivided into several ecophases to account for the major ecological shifts that occur during ontogeny (Persson and Crowder, 1998 ; Russo et al., 2007). To our knowledge, this is the first time that ontogenetic

changes are accounted for on a whole-community scale (but see Zhao et al., 2014 ; Comte et al., 2016).

2 Material and method

2.1 Study sites and fish sampling

The Gironde (France) is the largest estuary in Western Europe with a surface area of 635 km², of which 14% are intertidal zones. The share of mudflats and marshes in the intertidal zone amounts to 79% and 21%, respectively (Lobry, 2004). The Gironde estuary is characterized by semi-diurnal macrotides. Tidal range near the mouth varies from 2.5 m during neap tides to more than 5.5 m during spring tides (Kapsimalis et al., 2004). The dyked marshlands on the lateral zones and the islands of the estuary occupy a surface area of about 400 km².

Teleost fish were sampled on a set of 13 dyked, restored and natural intertidal sites in the Gironde estuary between 2011 and 2012 (Fig. 2 and Appendix A). The sampling sites included three sites (TRM1, TRM2a, TRM2b) distributed between two storm-breached marshes, tidally restored one (TRM2) and 12 years ago (TRM1). The remainder of the sites consisted of six natural intertidal sites (five tidal flats, IM1-5, and one intertidal channel, ICH), three brackish dyked marshes (BDM1-3) and one freshwater dyked marsh (FDM). The intertidal sites (natural and restored) were spread along the longitudinal (i.e. salinity) gradient of the Gironde estuary. The dyked marshes consisted of man-made creeks, the water level of which was managed through one or several hydraulic structures. The brackish dyked marshes were managed with regular exchanges with the adjoining estuary whereas the freshwater dyked marsh was exclusively supplied with freshwater inputs from terrestrial streams.

Fish samplings were repeated five times (May 2011, Sep.-Nov. 2011, Feb.-Mar. 2012, May-June 2012 and July 2012) using the same fishing protocol. Two types of double fyke nets were used to collect fish, named hereafter 'standard-fyke nets' and '4 mm-fyke nets'. The two types of fyke nets had the same dimensions but differed in mesh size. The standard-fyke nets had a heterogeneous mesh size ranging from 17 mm at the entrance of the traps to 8 mm at the cod end and were used to sample mainly medium- and larger-sized fish. The 4 mm-fyke nets had a homogeneous mesh size of 4 mm and were designed to capture mainly smaller- and medium-sized fish. The samples collected by the two types of fyke nets were treated separetely.

Teleost fish were identified, counted and weighed at the species level. Length was measured on a subset of 50 individuals per species and sample. Fish species were subdivided *a posteriori* into

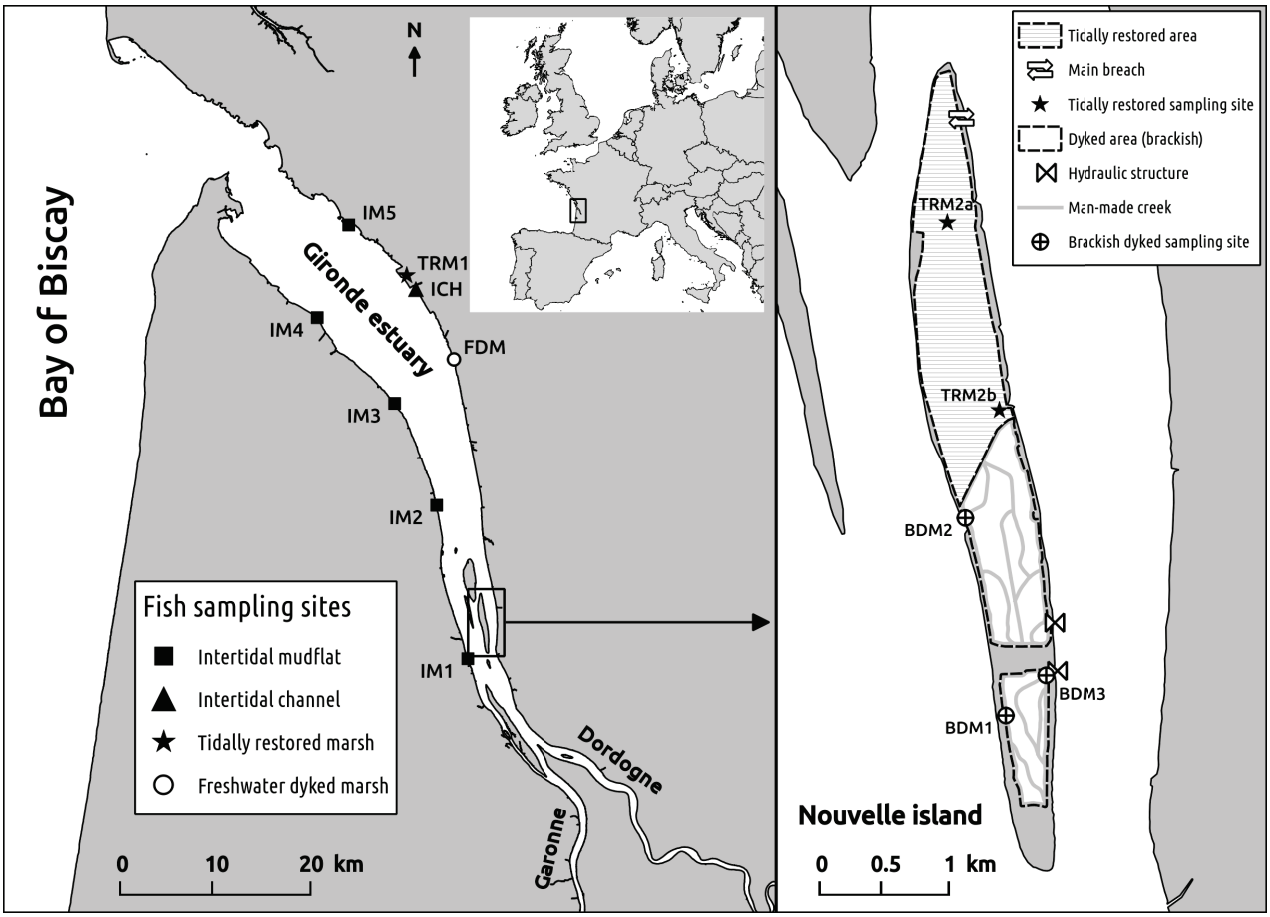


Figure 2 – Location of the 13 dyked, restored and natural sampling sites in the Gironde estuary. TRM1 is the sampling site of the 12-year-old tidally restored Mortagne marsh. TRM2a and TRM2b are located in the 1-year-old restored part of the Nouvelle island.

several ecophases based on individual length to account for ontogenic changes in the functional niche of species. The splitting of species into several ecophases was based on significant changes in diet with fish size (or age) reported in published studies (Appendix B, section B.1). Ecophase numbers were estimated using the length-frequency distributions (LFDs) of the corresponding species.

Biomass per ecophase was estimated from the LFDs using species' length-weight relationships. Catches were expressed as mean number of individuals per hour per double fyke net (CPUE, catches per unit effort) and mean wet weight per hour per double fyke net (BPUE, biomass per unit effort). For each type of double fyke nets, CPUE and BPUE were averaged across replicate samples at each $site \times sampling\,time$. For every ecophase, we counted the cases where a type of double fyke nets outperformed the other based on the average CPUE values at each $site \times sampling\,time$. For each ecophase, only the abundance (CPUE and BPUE) of the overall best performing type of fyke net was retained to produce a unified fish ecophase assemblage at each $site \times sampling\,time$. Consequently, in total, 64 fish communities were then described.

2.2 Functional structure of fish communities

A single-trait approach to functional structure was retained because opposing patterns in single-trait distributions cannot be disentangled with multiple-trait indices (Bernard-Verdier et al., 2012 ; Spasojevic and Suding, 2012). The functional structure of communities is commonly described through up to eight dimensions (Mouillot et al., 2013) : identity, richness, evenness, divergence, entropy, dispersion, specialization and originality. Functional identity refers to the traits' mean values among individuals within a community (Garnier and Navas, 2012). Functional richness measures the range of trait values within a community and indicates the extent of resources used (Mason et al., 2005). Unlike the other components of functional structure, functional richness is inherently independent of the abundance distribution among individuals or species. Functional evenness measures the propensity of dominant species to be functionally similar (Villéger et al., 2010). More specifically, it measures the regularity of spacing between individuals in the functional space occupied by a community. Functional divergence measures the tendency of individuals to aggregate on the outer margin of the functional space occupied by a community, regardless of its volume (Mason et al., 2005 ; Villéger et al., 2008). Functional entropy (Rao, 1982 ; de Bello et al., 2016) and dispersion (Laliberté and Legendre, 2010) are neighbour concepts that relate to the average functional distance of individuals from the other members of the community. As entropy and dispersion indices are tightly bound by a squaring factor (Pavoine and Bonsall, 2011), the two dimensions are highly correlated. The functional specialization of a community measures the propensity of individuals in the community to have extreme trait values when compared to a pool of species larger than the community. Functional originality quantifies the average isolation level (in the functional space) of indivuals from their nearest neighbours in the community. Functional originality is the opposite concept of functional redundancy *sensu* Brandl et al. (2016).

Functional identity was described by the community-weighted mean (CWM) of each functional trait (Garnier and Navas, 2012). We chose trait range (Tr ; Mason et al., 2005) and FRO (Mouillot et al., 2005) as indices of functional richness and evenness, respectively. The index of functional divergence ($FDvar$; Mason et al., 2003) was previously shown to be correlated with Tr (Mason and Mouillot, 2013) and suffers from several other limitations (Lepš et al., 2006 ; Mason and Mouillot, 2013). Consequently, functional divergence was not used in this study. Like $FDvar$, the index quantifying functional dispersion ($FDis$) encompasses the richness and divergence components of functional structure. The index of functional specialization, $wFSpe$, measured the average abundance-weighted distance of the species (or ecophases) of a community from the non-abundance-weighted barycenter of the species pool (Villéger et al., 2010 ; Leitão et al., 2016). Functional originality was

measured using the abundance-weighted mean nearest-neighbour distance ($wMNND$; Aiba et al., 2013 ; Leitão et al., 2016). The formulas of the functional structure indices are extensively supplied in Table 1.

Table 1 – The single-trait indices of functional structure.

Dimension	Index	Formula	References
Functional identity	Community-weighted mean (CWM)	$CWM = \sum_{i=1}^{S} p_i \times t_i$	Garnier and Navas (2012)
Functional richness	Trait range (Tr)	$Tr = max(t_i) - min(t_i)$	Mason et al. (2005)
Functional evenness	Functional regularity index (FRO)	$FRO = \sum_{i'=1}^{S-1} min\left(PEW_{i',i'+1}, \frac{1}{S-1}\right)$ with : $PEW_{i',i'+1} = \frac{EW_{i',i'+1}}{\sum_{i'=1}^{S-1} EW_{i',i'+1}}$ and : $EW_{i',i'+1} = \frac{\lvert t_{i'+1} - t_{i'} \rvert}{p_{i'+1} + p_{i'}}$	Mouillot et al. (2005)
Functional dispersion	Functional dispersion ($FDis$)	$FDis = \sum_{i=1}^{S} p_i \times \lvert t_i - CWM \rvert$	Laliberté and Legendre (2010)
Functional originality	Abundance-weighted mean nearest-neighbour distance ($wMNND$; $S \geq 3$)	$wMNND = p_{i'=1} \times (t_{i'=2} - t_{i'=1})$ $+ \sum_{i'=2}^{S-1} p_{i'} \times min\left(t_{i'} - t_{i'-1}, t_{i'+1} - t_{i'}\right)$ $+ p_{i'=S} \times (t_{i'=S} - t_{i'=S-1})$	Aiba et al. (2013) ; Leitão et al. (2016)
Functional specialization	Abundance-weighted distance to the barycenter of the species pool ($wFSpe$)	$wFSpe = \sum_{i=1}^{S} p_i \times \lvert t_i - t_{pool} \rvert$	Villéger et al. (2010) ; Leitão et al. (2016)

S : total number of ecophases (or species) in the community. t_i : value of functional trait t for ecophase i. p_i : relative abundance of ecophase i in the community ($\sum_{i=1}^{S} p_i = 1$). i' : index of ecophases ranked by increasing trait values. t_{pool} : non-abundance-weighted mean trait value of a pool of ecophases larger than the community.

The abundance (BPUE) values were fourth-root transformed prior to the computation of the functional structure indices in order to downplay the importance of dominant ecophases (van der Linden et al., 2016). We assessed the strength and the significance of the correlation between the functional structure indices and the naturalness of intertidal habitats using Spearman correlation coefficient (ρ).

2.3 The gradient of intertidal habitat naturalness

The 13 sampled sites were sorted *a priori* along a gradient reflecting increasing intertidal habitat naturalness. Similarly, Raposa and Roman (2003) studied the taxonomic response of nekton to salt marsh restoration using gradients of tidal restriction. Five ordered classes were considered : (1), freshwater dyked marshes (FDYK ; one site) ; (2), brackish dyked marshes (BDYK ; three sites) ;

(3), low-aged tidally restored marshes (TRYO ; two sites) ; (4), middle age tidally restored marshes (TRMA ; one site) ; (5), natural intertidal habitats (NINT ; six sites).

This naturalness gradient relies on four hypotheses regarding the functional structure (and assembly patterns) of fish communities : (i) dyked marshes are more distant from an entirely natural status than the current intertidal habitats of the Gironde estuary ; (ii) freshwater dyked marshes (with no estuarine inputs) are more distant than the brackish dyked marshes (with regular estuarine inputs) from the functional structure of intertidal habitats ; (iii) the functional structure is more similar between restored and natural intertidal habitat than between dyked marshes and natural intertidal habitats ; (iv) the naturalness of tidally restored marshes increases with time.

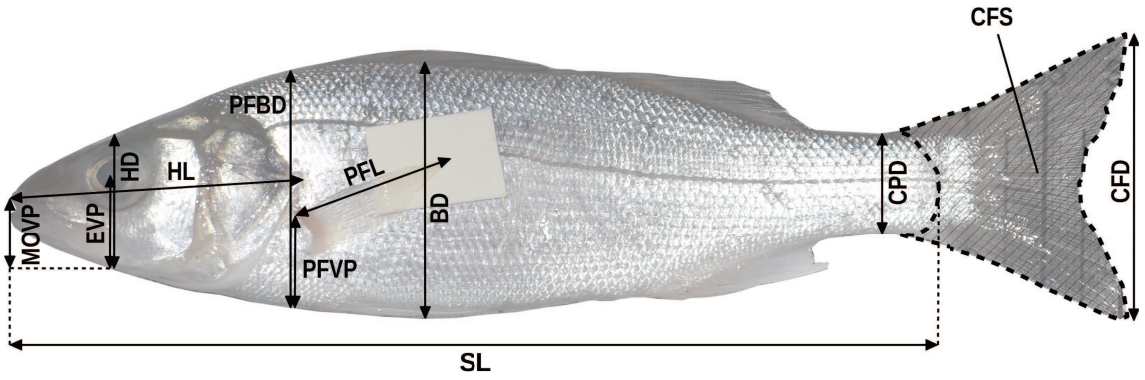
The functional identity ($CWMs$) of the fish assemblages was ordinated in a reduced space using non-metric multidimensional scaling (NMDS) for a post-hoc comparison with the naturalness gradient of intertidal habitats. The grouping of assemblages with respect to their position along the naturalness gradient was displayed using convexe envelopes. The NMDS was carried out from the dissimilarity matrix $(1-S_{Gower})$ where S_{Gower} is the Gower similarity matrix (Gower, 1971) computed from the $CWMs$ for each $site \times sampling\,session$. The NMDS axes were rotated *a posteriori* so that the first axis best discriminated habitat type (i.e., position along the naturalness gradient). The NMDS analysis was carried out using R software (R Core Team, 2017) and the $metaMDS$ function of the 'vegan' package.

2.4 Functional characterization of the fish ecophases

The food spectrum of the fish ecophases was characterized from a literature review encompassing an extensive range of ecosystem and habitat types where the species occur (Funk et al., 2008). The food spectrum was described as the relative importance of eight food categories. Each food category was treated as a three-level ordinal variable : $P1$, primary importance ; $P2$, secondary importance ; Ab, incidental importance or absence from the diet. A principal coordinates analysis (PCoA) was carried out from the ecophases' food spectrum matrix to reduce the dimensionality of the data set and to transform the ordinal variables into approximately continuous variables. The first three components of the PCoA ($DietAxis1$, $DietAxis2$, $DietAxis3$) were retained and considered as functional traits (Appendix B, section B.2).

The three diet-related functional traits were supplemented with seven ecomorphological traits related to food acquisition, swimming capacity and behaviour. The ecomorphological traits were measured on a set of 283 individuals belonging to the 62 sampled ecophases. Median number of measured individuals per ecophase was 4 ($min = 1$; $max = 17$). Most of the fish were collected *a*

posteriori from the Gironde estuary or from nearby marine or continental hydrosystems. Morphological characteristics (Fig. 3) were measured in the laboratory on fresh or defrosted individuals.



SL: Standard length
BD: Body depth
HL: Head length
HD: Head depth
EVP: Eye vertical position
MOVP: Vertical position of mouth opening
PFVP: Vertical position of pectoral fin
PFBD: Body depth at pectoral fin insertion
PFL: Pectoral fin length
CFD: Caudal fin depth
CFS: Caudal fin surface

Figure 3 – The morphological measurements on the fish ecophases.

Additional ecomorphological traits were initially measured but removed so that Spearman correlation coefficient (ρ) between any pair of functional traits did not exceed 0.60 (Appendix B, sections B.3 and B.4). The 10 retained functional traits covered two axes of the fish functional niche, i.e. food acquisition (including diet) and swimming behaviour (Table 2). The whole set of functional traits were dimensionless and treated as continuous variables. Trait values were neither centered nor scaled prior to the computation of the functional structure indices.

2.5 Factoring out covarying abiotic factors

Our main aim was to assess the change in functional structure and patterns of community assembly with increasing naturalness of intertidal habitats. Therefore, the covarying abiotic variables which were not intrinsically linked with a change in naturalness were treated as confusing factors.

In our sampling strategy, all sites were evenly sampled at different periods of the year, downplaying the potential bias of season. Water temperature and salinity were measured at the beginning and the end of each sampling time and for each site. Water temperature did not differ significantly between the five types of habitat spread along the naturalness gradient (Kruskal-Wallis one-way analysis of variance ; $p = 0.12$).

Table 2 – The 10 selected functional traits and their ecological interpretation. An increase in the functional trait value affects positively (+) or negatively (−) a type of ecological performance.

Niche axis	Functional trait	Abbreviation	Computation	Ecological performance	References
Diet and food acquisition	Relative head length	*HLpSL*	$\frac{HL}{SL}$	Succion capacity (+) Filtration capacity (+) Maximum size of ingested animal prey (+) Share of plants and detritus in the diet (−)	Gatz (1979) ; Piet (1998) ; Sibbing and Nagelkerke (2001)
	Vertical position of mouth opening	*MOVPpHD*	$\frac{MOVP}{HD}$	Vertical position of food in the water column (+)	Villéger (2008) ; Schleuter et al. (2012)
	Axis 1 of food spectrum	*DietAxis1*	*PCoA, axis 1*	Micro-sized animal prey (microinvertebrates) (+) Medium- and larger-sized animal prey (−)	This study (Appendix B, section B.2)
	Axis 2 of food spectrum	*DietAxis2*	*PCoA, axis 2*	Vegetal and detrital food (−) Soft-bodied animal prey (+)	This study (Appendix B, section B.2)
	Axis 3 of food spectrum	*DietAxis3*	*PCoA, axis 3*	Larger-sized mobile prey (+) Low-mobility, medium-sized benthic prey (−)	This study (Appendix B, section B.2)
Swimming capacity and passive behaviour	Vertical position of the eye	*EVPpHD*	$\frac{EVP}{HD}$	Vertical position of the fish in the water column (−) Amount of swimming (mobile *vs.* sedentary behaviour) (−)	Gatz (1979)
	Relative length of the pectoral fin	*PFLpSL*	$\frac{PFL}{SL}$	Current velocity in the habitat (−) Maneuvering capacity (+)	Gatz (1979)
	Vertical insertion of the pectoral fin	*PFVPpPFBD*	$\frac{PFVP}{PFBD}$	Turning capacity (+)	Dumay et al. (2004) *in* Villéger et al. (2010) ; Schleuter et al. (2012)
	Relative depth of the caudal fin	*CFDpBD*	$\frac{CFD}{BD}$	Energetic cost of sustained swimming (−)	Gatz (1979)
	Aspect ratio of the caudal fin	*sqCFDpCFS*	$\frac{CFD^2}{CFS}$	Energetic cost of sustained swimming (−) Acceleration capacity (−) Maneuvering capacity (−)	Keast and Webb (1966) ; Gatz (1979) ; Mahon (1984) ; Villéger (2008)

Contrastingly, significant differences in salinity values were observed among types of habitat (Kruskal-Wallis one-way analysis of variance ; $p < 0.001$). In addition, a strong monotonic correlation was found between salinity and the naturalness gradient ($\rho = 0.63$; $p < 0.001$). Collinearity between salinity and intertidal naturalness was considered a bias resulting from our sampling strategy. Consequently, we used semipartial correlation (Kim, 2015). Considering a response variable Y and two explanatory variables X_i and X_j, the semipartial correlation of Y with X_i given X_j corresponds to the total amount of variation explained uniquely by X_i in relation to the total amount of variation in Y instead of the total amount of variation left to be explained once X_j was taken into account, which is the case of partial correlation (Leibold et al., 2010). Using Spearman correlation coefficient (ρ), the semipartial correlation of Y with X_i given X_j is :

$$\rho_{Y(X_i|X_j)} = \frac{\rho_{X_i,Y} - \rho_{Y,X_j}\rho_{X_i,X_j}}{\sqrt{1-\rho^2_{X_i,X_j}}} \qquad \text{(Kim, 2015)}$$

Computing semipartial correlation of each functional index with intertidal naturalness given salinity measured a pure effect of increasing naturalness on the functional structure of communities. We used package 'ppcor' (Kim, 2015) of R software to compute Spearman semipartial coefficient (ρ_{sp}) and the corresponding p-value. The magnitude of the salinity effect was highlighted by substracting the raw correlation coefficients (i.e. without partialling out salinity) to the semipartial correlation coefficients.

The functional response of fish communities to increasing naturalness was displayed using principal component analysis (PCA) from the semi-partial correlation matrix (ρ_{sp}) of the functional indices other than functional identity (i.e., richness, evenness, dispersion, specialization and originality). Unsupervised classification was performed based on the same ρ_{sp} matrix using Euclidean distance and Ward's method. Data (ρ_{sp}) were neither centered nor scaled prior to the PCA nor the classification analysis.

2.6 Community assembly patterns along the naturalness gradient

Three types of null models were used to identify the trait-based assembly processes operating at different spatial scales. The first null model (NM1) was the trial swap null model of Gotelli and Entsminger (2001). The NM1 randomly reallocated ecophases presence-absence within the community matrix while keeping the marginal sums constant. This was equivalent to randomly draw, for each community, a fixed number of ecophases (equal to the actually observed number) from the total pool sampled across the 13 sites while controlling for the occurrence of the ecophases across communities. A common criticism to the NM1 is that drawing from an 'extended pool' generates overly diverse communities comprised of ecophases that are unlikely to co-occur in real communities (De Bello, 2012 ; Chalmandrier et al., 2013). Most obviously, pooling ecophases across communities in our data set overrode the physiological and evolutionary boundaries between freshwater and saline ecosystems.

To overcome the shortcomings of the NM1, we developed a second null model (NM2) which allowed communities to be assembled from a 'reduced pool' of ecophases accounting for the species' tolerance to salinity. Fish species tolerance to salinity was described from an external fish database used to assess the ecological status of french estuaries (Delpech et al., 2010 ; Teichert et al., 2017). Species tolerance to salinity was characterized from the species' frequency of occurrence (FO) among four predefined salinity classes. The tolerance of a species for each class

was expressed as a binary variable using a simple decision rule : tolerance was positive if the FO in the salinity class was equal or higher than an arbitrary percentage (10%) of the FO in the salinity class of highest occurrence, and negative in the opposite case (Appendix D). In the NM2, the ecophases of a community were randomly replaced by an equal number of ecophases able to cope with the salinity measured during the sampling event. In order to account for spatial mass effects (Mason et al., 2008b), ecophases occurring at salinities remote from their putative preferenda were randomly replaced by an equal number of ecophases sharing the same pattern of salinity tolerance. Although the number of ecophases was kept constant between observed and simulated communities, the NM2 (unlike NM1) did not control for the number of ecophases' occurrences across simulated communities. Compared with the NM1, the NM2 was intended to dampen the effects of dispersal limitations and strong abiotic gradients (salinity) and to focus on smaller-scale environmental filtering (Chalmandrier et al., 2013). Functional richness (Tr) was computed from the communities simulated under the NM1 and the NM2.

The null model 3 (NM3) randomly reallocated relative abundances among co-occurring ecophases within observed communities (Mason et al., 2008a ; Astor et al., 2014). Functional dispersion ($FDis$) was computed for each community simulated under the NM3.

For each null model, 9999 communities were simulated. Following Bernard-Verdier et al. (2012), we computed the effect size (ES) of an index as the proportion of the simulated values which were lower than the actual value (see Appendix C for exact calculation). ES values were scaled to vary between -1 and 1. Values close to 0 matched the null expectation. The retained ES was preferred to the standardized effect size (SES ; Gotelli and McCabe, 2002) because the latter is measured in units of standard deviation from the mean and relies on a normal distribution of simulated values after centering and scaling, an assumption that is not always met (e.g., Bernard-Verdier et al., 2012).

The effect size of Tr ($TrES$) under the NM1 and the NM2 transformed Tr into a pure measure of functional richness (Mason et al., 2013), controlling for the effect of ecophases' richness (Böhnke et al., 2014). Likewise, the effect size of $FDis$ ($FDisES$) under the NM3 turned $FDis$ into a pure measure of functional divergence (Mason et al., 2013). Changes in patterns of community assembly along the naturalness gradient were investigated based on the correlation strength and significance between naturalness levels and the values of pure functional richness ($TrES$) and divergence ($FDisES$). In addition, assembly patterns were tested at three positions along the naturalness gradient, i.e. for dyked marshes, tidally restored marshes and natural intertidal habitats. The five initial groups of sites were reduced to three in order to limit site effects. At each position, two-tailed Wilcoxon signed-rank tests were performed to detect a significant deviation of $TrES$ and $FDisES$ from null expectations. Environmental filtering was evidenced where $TrES$ was lower (i.e.,

trait range was narrower) than expected under the NM1 or the NM2. Higher-than-expected $FDisEs$ (i.e., trait divergence) revealed limiting similarity processes whereas lower-than-expected $FDisES$ (i.e., trait convergence) was indicative of local optimum trait values.

In this study, biomasses (BPUE) rather than numbers (CPUE) were used for the weighting of all abundance-based functional structure indices although Gagic et al. (2015) found that multiple-trait indices performed equally good irrespective of the type of abundance (biomasses or numbers) used for the weighting of the traits' values.

3 Results

Sixty-two ecophases corresponding to 34 fish species were sampled across all sites, with the two types of double fyke nets. In total, 200 918 individuals were captured, for a total weight of 68 703 g. In the dyked marshes, the species *Pseudorasbora parva* and *Gasterosteus aculeatus* made up 51.1% and 41.8% of the total fish numbers, respectively ; the biomass was dominated by *Anguilla anguilla*, *Gasterosteus aculeatus* and *Cyprinus carpio* (36.3%, 17.6% and 17.6%, respectively). In the tidally restored marshes, *Pomatoschistus microps* (72.9%), *Liza ramada* (12.6%) and *Pomatoschistus minutus* (8.3%) were the most numerous species. *L. ramada* dominated biomass (76.9%), followed by *A. Anguilla* (11.4%). In the natural intertidal habitats, *P. microps* was by the far the most important contributor in terms of numbers (96.0%), whereas biomasses were more evenly spread among seven species : *P. microps* (28.3%), *A. anguilla* (15.9%), *L. ramada* (13.2%), *Solea solea* (12.2%), *Platichthys flesus* (11.4%), *Dicentrarchus labrax* (9.2%) and *Argyrosomus regius* (5.5%).

3.1 Functional identity along the gradient of intertidal habitat naturalness

Ordination of the functional identity of fish communities in a 2D-NMDS supported the *a priori* ordering of habitat types along the gradient of intertidal habitat naturalness (Fig. 4). Although the stress value was quite high (0.17), the 2D-ordination still provided a usable picture. A clear difference appeared along the first axis of the ordination between young (TRYO) and older (TRMA) restored marshes (i.e., non-overlapping convexe enveloppes).

3.2 Change in functional structure with increasing naturalness

The functional identity (CWM) of six functional traits showed significant correlations with the naturalness gradient (Table 3). Semipartial correlation was strong ($|\rho_{sp}| \geq 0.60$) for $sqCFDpCFS$,

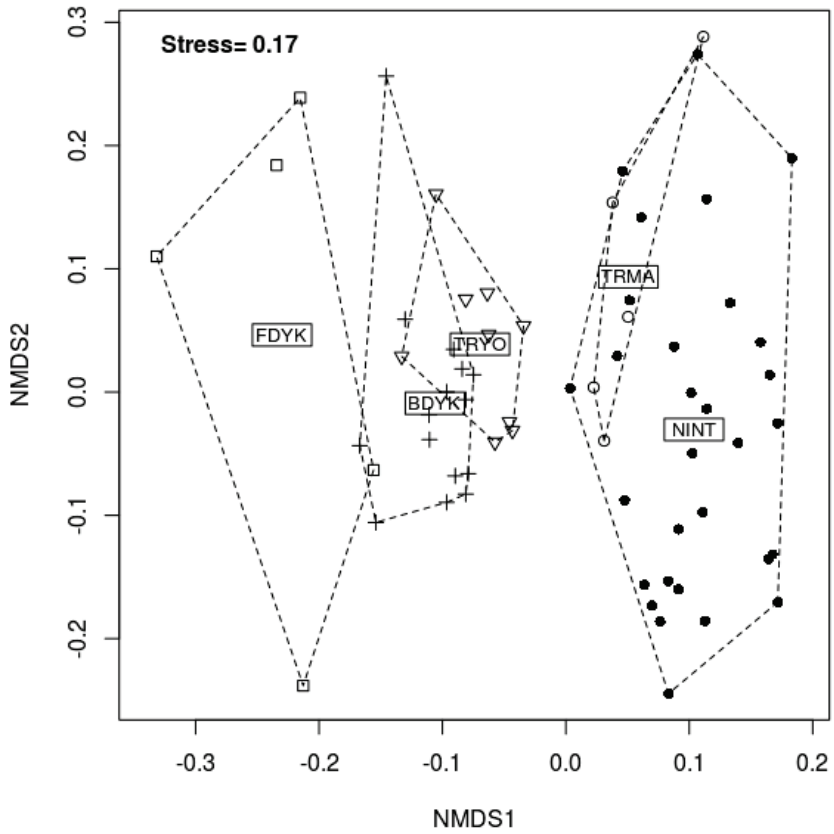


Figure 4 – Two-dimensional non-metric multidimensional scaling (2D-NMDS) of the fish community-weighted means ($CWMs$) among five groups of habitats clustered with respect to their naturalness. Abbreviations for habitat groups : FDYK, Freshwater dyked marshes (one site) ; BDYK, Brackish dyked marshes (three sites) ; TRYO, Young tidally restored marsh (two sites) ; TRMA, Middle age tidally restored marsh (one site) ; NINT, Natural intertidal habitats (six sites).

moderate ($0.40 \leq |\rho_{sp}| < 0.60$) for $EVPpHD$, $DietAxis2$ and $DietAxis3$ and weak ($0.20 \leq |\rho_{sp}| < 0.40$) for $PFVPpPFBD$ and $DietAxis1$. The significant correlations in the $CWMs$ of $HLpSL$ and $MOVPpHD$ were no longer detected after salinity was partialled out. Conversely, the significant negative correlation for the CWM of $DietAxis3$ only appeared when the effect of salinity was controlled for.

Indices related to functional richness (Tr), dispersion ($FDis$) and specialization ($wFSpe$) showed a coordinated response to increasing naturalness (Table 3 and Fig. 5). Likewise, trends in evenness (FRO) and originality indices ($wMNND$) were correlated. The first component axis of the PCA captured most of the total variance (76.8%) and was mainly drawn by $wFSpe$ and, to a lesser extent, by $FDis$ and Tr. The second component axis (17.7% of total inertia) discriminated functional traits according to the response of FRO and $wMNND$ to increasing naturalness. Compared with $wFSpe$ and Tr, the orthogonal response of FRO and $wMNND$ indicated that the latter indices captured a complementary dimension of the functional response of communities to

Table 3 – Monotonic response of the functional structure of fish communities to increasing intertidal naturalness after factoring out salinity. Values correspond to Spearman semipartial correlation coefficients (ρ_{sp}). Positive values indicate an increase with the naturalness gradient and negative values indicate a decrease. Numbers in italic type are the arithmetic differences between Spearman semi-partial (ρ_{sp}) and raw (ρ) correlation coefficients. Significance values associated with ρ_{sp} : *, $0.01 < p \leq 0.05$; **, $0.001 < p \leq 0.01$; ***, $p \leq 0.001$.

	Index	*HLpSL*	*MOVPpHD*	*DietAxis1*	*DietAxis2*	*DietAxis3*	*CFDpBD*	*sqCFDpCFS*	*PFLpSL*	*PFVPpPFBD*	*EVPpHD*
Functional identity	*CWM*	+0.09 (−0.22)	−0.24 (+0.19)	+0.31* (+0.04)	+0.50*** (−0.11)	−0.40** (−0.33)	−0.09 (−0.08)	−0.60*** (+0.27)	+0.03 (−0.05)	+0.37** (−0.03)	+0.53*** (−0.27)
Functional richness	*Tr*	−0.22 (−0.03)	+0.28* (−0.18)	+0.26* (−0.02)	−0.18 (−0.011)	+0.25 (−0.37)	−0.11 (0.13)	+0.04 (−0.04)	+0.11 (−0.02)	+0.43*** (−0.27)	+0.40** (−0.23)
Functional evenness	*FRO*	−0.23 (+0.14)	−0.43*** (+0.12)	−0.22 (+0.29)	−0.40** (+0.19)	−0.24 (+0.03)	+0.15 (+0.06)	+0.03 (+0.06)	+0.25 (−0.08)	−0.08 (+0.10)	−0.26* (+0.15)
Functional dispersion	*FDis*	−0.17 (+0.21)	+0.34** (−0.20)	+0.60*** (−0.10)	−0.28* (+0.17)	+0.27* (−0.32)	−0.21 (+0.23)	+0.17 (+0.04)	−0.03 (+0.17)	+0.42*** (−0.23)	+0.31* (−0.28)
Functional originality	*wMNND*	−0.41** (+0.13)	−0.11 (−0.008)	−0.24 (+0.013)	−0.26* (+0.08)	−0.02 (−0.08)	+0.03 (+0.07)	−0.17 (+0.10)	+0.22 (−0.03)	+0.007 (+0.009)	−0.20 (+0.003)
Functional specialization	*wFSpe*	−0.29* (+0.23)	+0.44*** (−0.26)	+0.52*** (−0.30)	−0.11 (+0.19)	+0.41** (−0.24)	−0.20 (+0.22)	+0.46*** (−0.13)	+0.004 (+0.18)	+0.69*** (−0.18)	+0.60*** (−0.21)

increasing naturalness.

Three groups of functional traits were identified from the clustering of the traits responses (functional richness, evenness, dispersion, originality and specialization) to increasing naturalness (Fig. 6). Group 1 includes traits related to the vertical dimension of the habitat ($EVPpHD$ and $MOVPpHD$), the size and mobility of animal prey organisms ($DietAxis1$ and $DietAxis3$), the amount of swimming ($EVPpHD$, $sqCFDpCFS$) and the maneuvering capacity ($PFVPpPFBD$). Traits clustered in group 2 describe the relative importance of vegetal and detrital *vs.* animal components in the diet ($HLpSL$ and $DietAxis2$). Group 3 relates to the swimming capacity (sustained swimming ; $CFDpBD$) and the current velocity in the habitat ($PFLpSL$).

For traits of group 1, positive correlations with naturalness were substantiated for functional richness, dispersion and specialization. Functional specialization showed a moderate to strong ($0.41 \leq \rho_{sp} \leq 0.69$) significant positive correlation with naturalness ; functional dispersion, a weak to strong positive correlation ($0.17 \leq \rho_{sp} \leq 0.60$) ; and functional richness, a weak to moderate positive correlation ($0.04 \leq \rho_{sp} \leq 0.43$).

In contrast, functional specialization ($-0.29 \leq \rho_{sp} \leq 0.004$), dispersion ($-0.28 \leq \rho_{sp} \leq -0.03$) and richness ($-0.22 \leq \rho_{sp} \leq 0.11$) did not show significant positive correlations with naturalness for traits belonging to groups 2 and 3. For traits of group 2, functional evenness ($-0.23 \leq \rho_{sp} \leq -0.40$) and originality ($-0.26 \leq \rho_{sp} \leq -0.41$) showed weak to moderate negative correlations. For traits of group 3, evenness ($0.15 \leq \rho_{sp} \leq 0.25$) and originality ($0.03 \leq \rho_{sp} \leq 0.22$) showed weak, non-significant positive correlations.

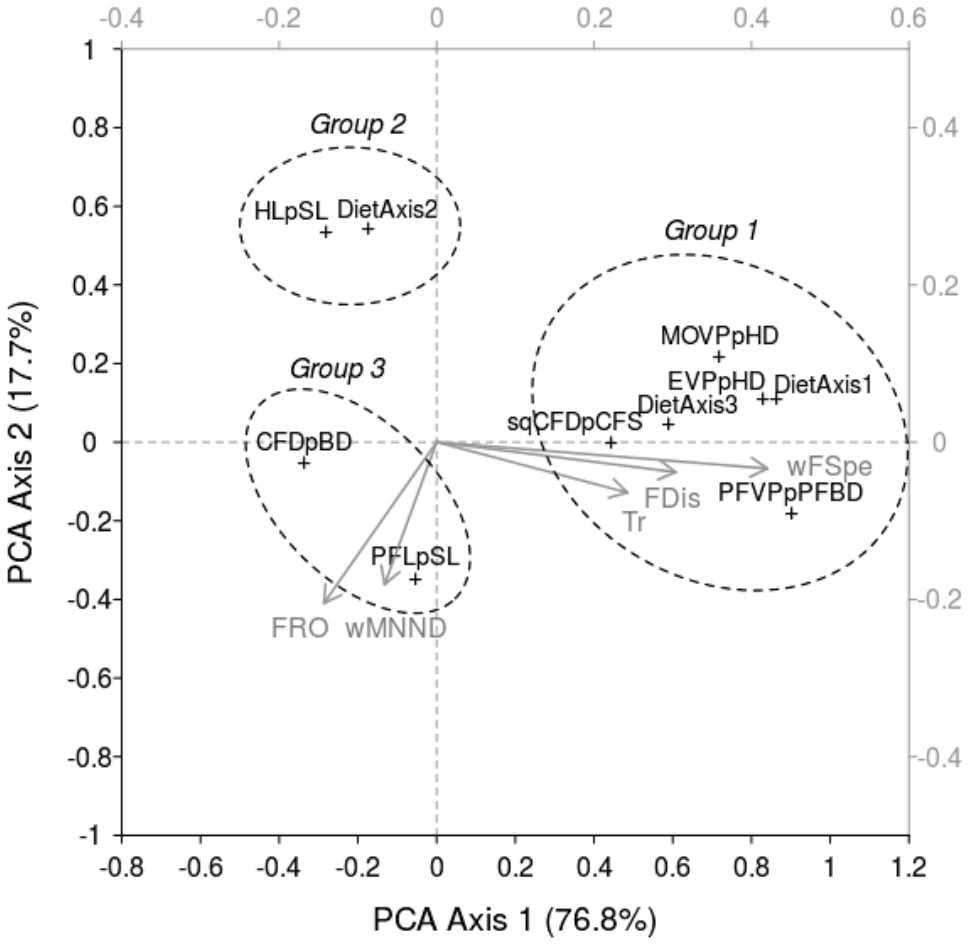


Figure 5 – Principal component analysis (PCA) biplot of the response of functional structure indices (other than functional identity) to increasing naturalness of intertidal habitats. The response of functional structure indices was measured using Spearman semipartial correlation (ρ_{sp}). The top and right axes (grey color) show the loadings of the variables. Ellipses correspond to the groups of functional traits identified from the clustering analysis (Fig.6). See Table 2 for the abbreviations of functional traits. Codes of functional indices : Tr, functional richness ; FRO, functional evenness ; $FDis$, functional dispersion ; $wMNND$, functional originality ; $wFSpe$, functional specialization.

3.3 Patterns of community assembly along the naturalness gradient

The effect sizes of Tr ($TrES$) under each of the NM1 and the NM2 showed significant correlations with naturalness for seven functional traits (Table 4). The balanced number of significant positive and negative correlations indicated that the abiotic factors governing the local occurrence of fish ecophases shifted between both ends of the naturalness gradient. Under the NM1, four traits exhibited weak ($0.20 < \rho \leq 0.40$; $MOVPpHD$), moderate ($0.40 < \rho \leq 0.60$; $EVPpHD$, $DietAxis3$) or strong ($\rho > 0.60$; $PFVPpPFBD$) positive correlations. Three traits ($HLpSL$, $CFDpBD$ and $DietAxis2$) showed moderate negative correlations ($-0.60 \leq \rho < 0.40$). Compared to the NM1, no significant correlation was detected for $DietAxis2$ under the NM2 whereas a significant negative correlation was found for $PFLpSL$. In the subsequent analyses, we only considered the results of

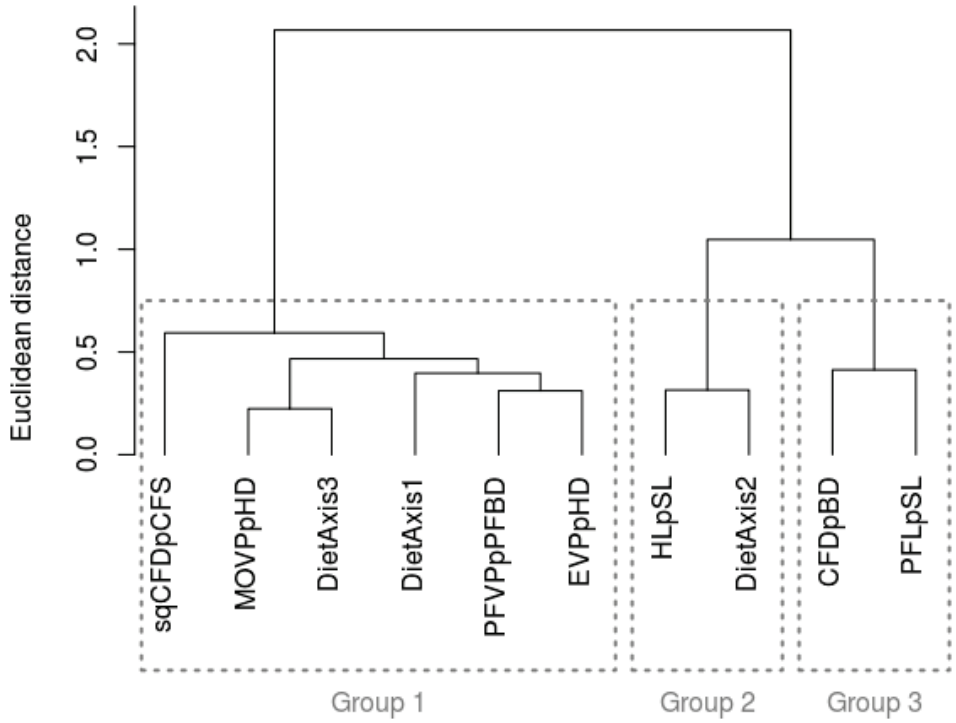


Figure 6 – Clustering of the functional traits according to the response (Spearman semipartial correlation, ρ_{sp}) of their functional structure indices (richness, evenness, dispersion, originality and specialization) to increasing naturalness of intertidal habitats.

the NM2, which accounted for finer processes of environmental filtering.

Table 4 – Effect sizes of functional richness ($TrES$) and dispersion ($FDisES$) along the gradient of intertidal habitat naturalness.

Index	Null model	*HLpSL*	*MOVPpHD*	*DietAxis1*	*DietAxis2*	*DietAxis3*	*CFDpBD*	*sqCFDpCFS*	*PFLpSL*	*PFVPpPFBD*	*EVPpHD*
TrES	NM1	-0.41^{***}	$+0.32$	$+0.18$	-0.41^{***}	$+0.55^{***}$	-0.49^{***}	-0.10	-0.02	$+0.66^{***}$	$+0.44^{***}$
TrES	NM2	-0.55^{***}	$+0.28^{*}$	$+0.10$	-0.20	$+0.42^{***}$	-0.55^{***}	-0.03	-0.32^{**}	$+0.64^{***}$	$+0.32^{*}$
FDisES	NM3	-0.17	$+0.35^{**}$	$+0.41^{***}$	-0.04	$+0.13$	-0.25^{*}	$+0.30^{*}$	$+0.17$	$+0.10$	-0.23

Values are Spearman correlation coefficients. Positive values indicate an increase along the naturalness gradient and negative values indicate a decrease. Null model 1 (NM1) was the traditional matrix swap null model. Null model 2 (NM2) reshuffled ecophase presence-absence with respect to the species' tolerance to salinity. Null model 3 (NM3) randomly reallocated abundances among ecophases within observed communities (see material and methods for further details). Significance values : *, $0.01 < p \leq 0.05$; **, $0.001 < p \leq 0.01$; ***, $p \leq 0.001$.

Significant correlations between $FDisES$ and naturalness were detected for four functional traits : three traits ($DietAxis1$, $MOVPpHD$ and $sqCFDpCFS$) showed positive correlations, reflecting increased divergence or decreased convergence with naturalness ; and one trait ($CFDpBD$) showed a negative correlation. Correlation strength was weak ($MOVPpHD$, $sqCFDpCFS$, $CFDpBD$)

to moderate ($DietAxis1$). Regarding $DietAxis2$, no significant correlation with naturalness was detected for $TrES$ nor for $FDisES$. Significant correlations for both $TrES$ and $FDisES$ were found for $MOVPpHD$ and $CFDpBD$.

Patterns of community assembly (environmental filtering, trait convergence, trait divergence) at three positions along the naturalness gradient are summarized in figure 7 (see also Appendix E, Fig. E.1 for the results with the NM1). Under the NM2, the number of traits for which environmental filtering (i.e. lower-than-expected $TrES$) was detected decreased from six in dyked marshes to four in natural intertidal habitats, with the minimum number (one trait) recorded in tidally restored marshes. Environmental filtering was detected for $MOVPpHD$ throughout the naturalness gradient. With increasing naturalness, environmental filtering appeared for $HLpSL$ and $CFDpBD$ and disappeared for $EVPpHD$, $DietAxis3$ and $PFVPpPFBD$. Under the NM1, environmental filtering was detected for a higher number of trait (three) in the tidally restored marshes. Contrary to the NM2, environmental filtering appeared for $DietAxis2$ with increasing naturalness and disappeared for $MOVPpHD$ and $DietAxis1$.

Trait convergence (i.e. lower-than-expected $FDisES$) disappeared with increasing naturalness. In fact, the number of underdispersed traits dropped from three in dyked marshes ($MOVPpHD$, $DietAxis1$, $sqCFDpCFS$) and in restored marshes ($MOVPpHD$, $sqCFDpCFS$, $PFVPpPFBD$) to none in natural intertidal habitats.

Trait divergence (i.e. higher-than-expected $FDisES$) was evidenced all along the naturalness gradient, with an equal number of three overdispersed traits in dyked and natural habitats and a maximum number of five overdispersed traits in the tidally restored marshes. Trait divergence appeared for $PFLpSL$, disappeared for $CFDpBD$ and persisted throughout the naturalness gradient for $HLpSL$.

4 Discussion

In our study, we used a naturalness gradient encompassing artificialized, restored and natural sites as a surrogate for restoration time. We identified significant changes in the functional structure and the patterns of community assembly with increasing naturalness of intertidal habitats. Although we did not account for inter-individual variability, we accounted, for the first time at a community level, for ontogenic shifts in the fish functional niche by subdividing species into several ecophases.

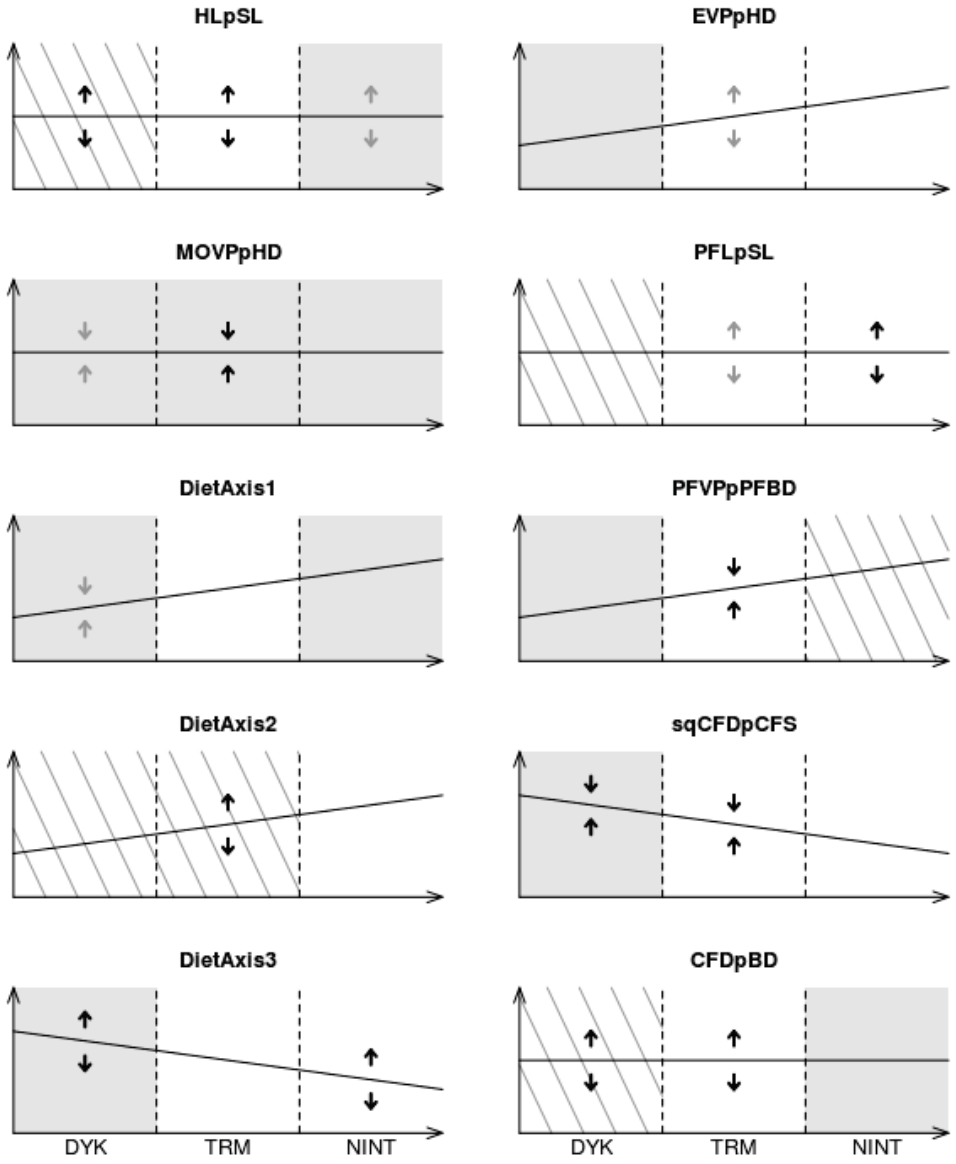


Figure 7 – Patterns of community assembly along the naturalness gradient and monotonic trends in community-weighted means ($CWMs$). The X-axis represents the gradient of intertidal habitat naturalness (DYK, dyked marshes ; TRM, tidally restored marshes ; NINT, natural intertidal habitats) and the Y-axis represents the CWM. Trends related to the $CWMs$ were corrected for salinity using Spearman semipartial correlation. Ascending and descending straight lines represent, respectively, significant positive and negative correlation between the $CWMs$ and intertidal naturalness. Horizontal straight lines indicate lack of significant correlation. Grey areas correspond to parts of the gradient where environmental filtering (i.e., lower-than-expected trait range) was detected under the null model 2. Striped areas indicate higher-than-expected trait range. Double arrows indicate either trait convergence (convergent arrows) or divergence (divergent arrows). Grey arrows indicate both lower significavity ($0.01 < p \leq 0.05$) and lower effect sizes ($-0.5 < median\,ES < 0.5$). Adapted from Bernard-Verdier et al. (2012).

4.1 Changes in functional structure

Significant correlations between functional indices and naturalness gradient highlighted that changes in functional structure occurred along the naturalness gradient. Those changes were mainly trait-dependent accrediting the single-trait approach recommended by Spasojevic and Su-

ding (2012).

Functional identity, specialization and dispersion were the dimensions of the functional structure that most responded to increasing naturalness. The functional identity of communities was previously shown to change along environmental gradients (Bernard-Verdier et al., 2012 ; Spasojevic and Suding, 2012) and ecological trajectories such as habitat degradation (van der Linden et al., 2016) or habitat restoration (Hedberg et al., 2013). In our study, the significant trends in the community-weighted means ($CWMs$) of most traits along the naturalness gradient were associated with increasing functional specialization and, to a lesser extent, with increasing functional dispersion. The changes in $CWMs$ resulted more from the increasing abundances of specialized ecophases within communities than from changes in trait range (functional richness). Indeed, although functional specialization, dispersion and richness showed a coordinated response to increasing naturalness, the responses of functional specialization and dispersion were of higher amplitude.

We found that six of the seven significant monotonic changes in functional specialization were increasing trends, reflecting an overall increase in specialization along the naturalness gradient. For most traits, the increase in functional specialization was driven by ecophases of gobies (*Pomatoschistus microps*, *Pomatoschistus minutus*) and soles (*Solea solea*, *Solea senegalensis*). The larger ecophases of *Dicentrarchus labrax* and *Argyrosomus regius* were responsible for the increased specialization of the trait related to prey mobility and vertical position (i.e., $DietAxis3$). The three ecophases of *Platichthys flesus* contributed to the increased specialization of traits related to the vertical use of the habitat (i.e., $MOVPpHD$ and $EVPpHD$).

Specialization increased along contrasted axes of the ecophases functional niche (e.g., the vertical use of the habitat or the size and mobility of animal prey) meaning that restored and natural intertidal habitats supplied fish with several specific foraging and dwelling conditions absent from the dyked marshes. Consistently, Moreno-Valcárcel et al. (2016) substantiated that tidal restriction resulted in the biotic homogenization of marshlands as fish assemblages of dyked marshes were mostly comprised of generalist species (i.e., with common trait values). On a larger scale, the functional specialization in locomotion and food acquisition decreased in fish communities following habitat degradation in a tropical estuary (Villéger et al., 2010). Conversely, we showed that the share of fish with specialized food and habitat requirements raised with increasing intertidal habitat naturalness. This finding is in contrast with the common statement that estuarine communities are mostly comprised of generalist species (Elliott and Whitfield, 2011). This apparent contradiction possibly results from inconsistent references for the comparison. In fact, whereas estuarine fish species may be described as generalists when compared to marine (non estuarine) species, intertidal species may still be more specialized than the ones dwelling in dyked marshes. Another

explanation is that a generalist species in terms of the classical hutchinsonian niche is not necessarily generalist in terms of functional niche. For example, Violle et al. (2007) consider that traits related to physiological tolerance are not functional traits.

In our study, the four significant changes in functional richness along the naturalness gradient were increasing trends further substantiating the broader availability of ecological resources. Collectively, those results validated our first hypothesis, i.e., that functional richness and specialization increase in the course of tidal marsh restoration, although the significant trends concerned a limited subset of the functional traits.

The few significant trends detected in functional evenness (three traits) and originality (two traits) were decreasing trends, meaning that the dominating ecophases tended to be more similar with increasing naturalness. Böhnke et al. (2014) showed that woody plant species became more similar to each other with successional time. High functional redundancy (i.e. low functional originality) is considered a desirable property of ecosystems, granting them higher stability or resiliency (Funk et al., 2008 ; Brandl et al., 2016 ; Dolbeth et al., 2016).

4.2 Patterns of community assembly

Comparing actual fish communities with communities assembled under null models revealed ecological determinism in community assembly along the naturalness gradient of intertidal habitats. In our study, the effect sizes of two functional diversity indices (i.e., Tr for functional richness and $FDis$ for functional dispersion) were used to detect assembly patterns at three positions along the naturalness gradient : trait range narrowing (i.e. environmental filtering) was evidenced by lower-than-expected Tr (i.e. significantly negative $TrES$) ; trait divergence (i.e. limiting similarity), by higer-than-expected functional dispersion (i.e. significantly positive $FDisES$) ; and trait convergence, by lower-than-expected functional dispersion (i.e. significantly negative $FDisES$). In addition, significant correlations between $TrES$ or $FDis$ and naturalness revealed monotonic changes in the strength of environmental filtering and in the functional dispersion effect of biotic interactions, respectively.

Environmental filtering, trait divergence and convergence all shaped the functional structure of fish communities at least at some points of the naturalness gradient. The rules governing functional structure were largely trait-dependent corroborating the assumption that contrasted assembly processes may operate simultaneously along different niche axes. We found cases where trait divergence and convergence occurred simultaneously, as previously observed in terrestrial invertebrate communities (Astor et al., 2014),

Overall, environmental filtering had a moderately weaker effect on community assembly with increasing naturalness. More importantly, we evidenced a strong shift in the traits affected by environmental filtering between the two ends of the naturalness gradient. This implies that the abiotic drivers of fish ecophases' exclusion were not the same between dyked and natural intertidal habitats. In dyked marshes, environmental filtering affected traits related to food acquisition and swimming ability whereas in natural and restored intertidal habitats, most of the traits affected were related to food acquisition.

Trait convergence (i.e. local optimum trait values) disappeared with increasing naturalness. The decreasing importance of trait convergence with increasing naturalness most likely resulted from an increased provision of suitable habitat and food resources (i.e., thoses resources were no longer limiting). Bernard-Verdier et al. (2012) interpreted the absence of trait convergence as a relaxation of both biotic and abiotic constraints allowing the coexistence of a wider range of functional strategies.

Trait divergence (i.e. limiting similarity) was evidenced all along the naturalness gradient, with the maximum number of overdispersed traits in the tidally restored marshes. Consequently, the assumption that trait divergence increases with naturalness (as in ecological succession) was not met. In tidally restored marshes, the high number of overdispersed traits was possibly due to processes disrupting the trait-environment relationships such as habitat micro-heterogeneity (Raevel et al., 2012) and historical contingency (White and Jentsch, 2001 ; Hobbs et al., 2008 ; Mason et al., 2013). Indeed, the intertwining between the previous topographical and hydrographical features of the dyked marshlands and the dynamic hydromorphological processes caused by the return of the tide (i.e. sediment deposition, incision of a tidal channel network and reestablishment of halophytic vegetation) increases habitat heterogeneity in tidally restored sites (Lafon et al., 2014). Besides, incomplete drainage in the early stages of tidal restoration favours certainly the temporary persistence of pre-restoration fish species in the ponding areas, leading to historical contingency effects. Both historical contingency effects and habitat micro-heterogeneity may have promoted the (at least temporary) coexistence of functionally dissimilar ecophases in tidally restored marshes.

4.3 Change in ecological functioning

4.3.1 Vertical use of the habitat

Environmental filtering disappeared and functional identity (CWM) significantly changed for the traits related to the vertical position of the fish in the water column ($EVPpHD$) and to the amount of low-mobility benthic prey in the diet ($DietAxis3$), with increasing naturalness. Besides, the decrease in the CWM of the trait associated with the vertical position of the food ($MOVPpHD$) was only

marginally non significant. Those combined results indicated that (1) dyked marshes were depleted in fish ecophases dwelling and feeding on or close to the bottom, and (2) the use of the water column was progressively extended towards the bottom with increasing naturalness. Several hypotheses potentially account for the avoidance of the bottom in dyked marshes including unsuitable sediment texture, harsh abiotic conditions (e.g., due to oxygen depletion) and low abundance of benthic prey (Raposa and Roman, 2003). In contrast, natural intertidal habitats (marshes, mudflats) provide fish with high amounts of benthic prey (Salgado et al., 2004 ; Salgado et al., 2007 ; Green et al., 2009).

4.3.2 Types of food resources used

The increase in the CWM of the main trait related to the vegetal and detrital *vs.* animal components of the diet ($DietAxis2$) revealed a decreasing reliance on microphytes and living or dead plant materials with increasing naturalness of intertidal habitats.

Two functional traits ($DietAxis1$, $DietAxis3$) associated with animal prey size and mobility showed increased functional specialization with increasing naturalness, indicating higher specialization in animal food acquisition strategies. The increase in the CWM of $DietAxis1$ reflected a growing intake of microinvertebrates. In addition, trait convergence was evidenced only in dyked marshes for $DietAxis1$, meaning that microinvertebrates were potentially a limiting food resource in those habitats. The CWM of $DietAxis3$ decreased with increasing naturalness indicating that the dominant ecophases fed more extensively on benthic non-mobile prey such as annelids and shelled molluscs, and neglected non-benthic mobile organisms (fish). This finding is in agreement with previous studies on the macrozoobenthic communities of created marshes, substantiating that large-bodied molluscs were more common within older systems and that the importance of polychaetes increased after 15 years (Levin and Talley, 2000). Besides, lower incidence of piscivorous predators with increasing naturalness is consistent with the widely assumed nursery value of natural intertidal habitats (Mathieson et al., 2000 ; Salgado et al., 2004).

4.3.3 Swimming ability and behaviour

Three of the five morphological traits related to fish swimming ability and behaviour ($sqCFDpCFS$, $PFVPpPFBD$ and $EVPpHD$) showed monotonic trends in functional identity and increasing trends in specialization. The inclusion of specialized morphologies and swimming behaviours probably accounted for the shifts in $CWMs$ in the increasingly natural habitats. With increasing naturalness, fish assemblages were comprised of a growing proportion of ecophases with sedentary lifestyles, living closer to the bottom ($EVPpHD$) or more fitted for maneuvering and burst swim-

ming than for sustained swimming ($sqCFDpCFS$, $PFVPpPFBD$). Environmental filtering affected swimming traits in the dyked marshes, excluding ecophases with sedentary lifestyles and high maneuvering capacity. Contrastingly, the restored and natural intertidal habitats did not filter out fish based on their swimming behaviour. Overall, free-swimming strategists (i.e. endurance/cruising specialists) tended to be increasingly accompanied by swimming generalists and shelter-seeking strategists with increasing naturalness of intertidal habitats.

4.4 Partialling out of salinity

As freshwater and marine fish species are subjected to different selective pressures and dispersal constraints (Griffiths, 2006) resulting in specific traits values and combinations (Flynn et al., 2011 ; Henriques et al., 2017), partialling out salinity is an important step when comparing the functional structure of fish communities originating from freshwater, brackish and marine ecosystems. We found that disentangling the effects of salinity and naturalness revealed, or discarded, significant trends in the functional structure indices, depending on the trait under scrutiny. After controlling for the effect of salinity, environmental filtering was no longer detected in natural intertidal habitats for the trait related to the vegetal and detrital *vs.* animal component of the diet ($DietAxis2$) meaning that the depletion in ecophases feeding on plants and detritus resulted from the lower share of omnivorous and herbivorous species among the higher-salinity species' pool compared to the lower-salinity species' pool. This finding is consistent with previous studies showing the prevalence of macrocarnivorous and planktivorous diets among marine fish species and the prevalence of omnivorous, herbivorous and detritivorous diets among freshwater and brackish fish species (Henriques et al., 2017). Still, the increasing trend in the CWM of $DietAxis2$ remained significant after partialling out salinity meaning that the increasing reliance on animal food was a pure effect of increasing naturalness. It is therefore crucial to take collinearity issues into account when investigating for changes in functional structure and assembly patterns along environmental gradients.

5 Conclusions

Our results revealed that the functional structure of fish communities is strongly affected by the naturalness level of intertidal habitats in estuaries. For most functional traits, the mean community values shifted and functional specialization, dispersion and richness increased with intertidal naturalness. Environmental filtering, trait divergence and convergence were shown to shape at different degrees fish assemblages of dyked, restored and natural habitats. Patterns of community assembly differed at both ends of the naturalness gradient, with dyked marshes being more affected by

trait convergence due to limiting resources. Environmental filtering acted all along the naturalness gradient but changed in nature and tended to decrease in restored and natural intertidal habitats ; and this, despite the harsh abiotic conditions characteristic of estuarine environments. Restored and natural habitats allowed more functionally dissimilar fish ecophases to coexist.

Overall, increasing naturalness restored the attractivity of benthic habitats as feeding or settling grounds, promoted shelter-seeking *vs.* free-swimming strategists and favoured fish ecophases with carnivorous diets, feeding on microinvertebrates and benthic non-mobile prey such as annelids and molluscs.

Acknowledgements

The study was funded by the Region Nouvelle-Aquitaine, the General Council of Gironde, the Adour-Garonne Water Agency and the French Agency for Biodiversity. The General Council of Gironde provided technical assistance in field work on the Nouvelle island. Funders had no role in study design, data analysis, decision to publish or preparation of the manuscript. We are indebted to many colleagues of Irstea (Jérémy Don, Stéphane Bons, Romaric Le Barh, Debora Heroin) involved in data collection. We would like to acknowledge the Ferme Marine du Douhet (Dimitri Lassalle, Mylène Colleville) for providing juvenile fish. We also thank the Freschco Team (Irstea Aix-en-Provence, UR RECOVER) for providing some valuable fish pictures.

References

Aiba, M., Katabuchi, M., Takafumi, H., Matsuzaki, S.S., Sasaki, T., Hiura, T., 2013. Robustness of trait distribution metrics for community assembly studies under the uncertainties of assembly processes. Ecology 94, 2873–2885. doi :10.1890/13-0269.1

Astor, T., Strengbom, J., Berg, M.P., Lenoir, L., Marteinsdóttir, B., Bengtsson, J., 2014. Underdispersion and overdispersion of traits in terrestrial snail communities on islands. Ecol Evol 4, 2090–2102. doi :10.1002/ece3.1084

Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A., Garnier, E., 2012. Community assembly along a soil depth gradient : contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. J Ecol 100, 1422–1433. doi :10.1111/1365-2745.12003

Böhnke, M., Kröber, W., Welk, E., Wirth, C., Bruelheide, H., 2014. Maintenance of constant functional diversity during secondary succession of a subtropical forest in China. J Veg Sci 25, 897–911. doi :10.1111/jvs.12114

Brancalion, P.H.S., Holl, K.D., 2016. Functional composition trajectory : a resolution to the debate between Suganuma, Durigan, and Reid. Restor Ecol 24, 1–3. doi :10.1111/rec.12312

Brandl, S.J., Emslie, M.J., Ceccarelli, D.M., 2016. Habitat degradation increases functional originality in highly diverse coral reef fish assemblages. Ecosphere 7, n/a-n/a. doi :10.1002/ecs2.1557

Buisson, L., Grenouillet, G., Villéger, S., Canal, J., Laffaille, P., 2013. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. Glob Change Biol 19, 387–400. doi :10.1111/gcb.12056

Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotchnick, N., 2011. Beyond species : functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. Journal of Applied Ecology 48, 1079–1087.

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

Chalmandrier, L., Münkemüller, T., Gallien, L., Bello, F., Mazel, F., Lavergne, S., Thuiller, W., 2013. A family of null models to distinguish between environmental filtering and biotic interactions in functional diversity patterns. Journal of Vegetation Science 24, 853–864.

Chang, C., HilleRisLambers, J., 2016. Integrating succession and community assembly perspectives. F1000Res 5. doi :10.12688/f1000research.8973.1

Chesson, P., 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 31, 343–366. doi :10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343

Clavel, J., Julliard, R., Devictor, V., 2011. Worldwide decline of specialist species : toward a global functional homogenization ? Frontiers in Ecology and the Environment 9, 222–228. doi :10.1890/080216

Comte, L., Cucherousset, J., Boulêtreau, S., Olden, J.D., 2016. Resource partitioning and functional diversity of worldwide freshwater fish communities. Ecosphere 7, n/a-n/a. doi :10.1002/ecs2.1356

de Bello, F., 2012. The quest for trait convergence and divergence in community assembly : are null-models the magic wand ? Global Ecology and Biogeography 21, 312–317. doi :10.1111/j.1466-8238.2011.00682.x

de Bello, F., Carmona, C.P., Lepš, J., Szava-Kovats, R., Pärtel, M., 2016. Functional diversity through the mean trait dissimilarity : resolving shortcomings with existing paradigms and algorithms. Oecologia 180, 933–940. doi :10.1007/s00442-016-3546-0

de Bello, F., Price, J.N., Münkemüller, T., Liira, J., Zobel, M., Thuiller, W., Gerhold, P., Götzenberger, L., Lavergne, S., Lepš, J., Zobel, K., Pärtel, M., 2012. Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. Ecology 93, 2263–2273. doi :10.1890/11-1394.1

Delpech, C., Courrat, A., Pasquaud, S., Lobry, J., Le Pape, O., Nicolas, D., Boët, P., Girardin, M., Lepage, M., 2010. Development of a fish-based index to assess the ecological quality of transitional waters : The case of French estuaries. Marine Pollution Bulletin 60, 908–918. doi :10.1016/j.marpolbul.2010.01.001

Dionne, M., Short, F.T., Burdick, D.M., 1999. Fish utilization of restored, created, and reference salt-marsh habitat in the Gulf of Maine, in : American Fisheries Society Symposium. Presented at the Essential Fish Habitat and Rehabilitation, Hartford, Connecticut, USA, pp. 384–404.

Dolbeth, M., Vendel, A.L., Pessanha, A., Patrício, J., 2016. Functional diversity of fish communities in two tropical estuaries subjected to anthropogenic disturbance. Marine Pollution Bulletin 112, 244–254. doi :10.1016/j.marpolbul.2016.08.011

Dumay, O., Tari, P.S., Tomasini, J.A., Mouillot, D., 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. Journal of Fish Biology 64, 970–983. doi :10.1111/j.1095-8649.2004.00365.x

Elliott, M., Quintino, V., 2007. The Estuarine Quality Paradox, Environmental Homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. Marine Pollution Bulletin 54, 640–645.

Elliott, M., Whitfield, A.K., 2011. Challenging paradigms in estuarine ecology and management. Estuarine, Coastal and Shelf Science 94, 306–314. doi :10.1016/j.ecss.2011.06.016

Feunteun, E., Rigaud, C., Elie, P., Lefeuvre, J.C., 1992. Le marais doux endigué de Bourgneuf-Machecoul (Pays de Loire) Premier éléments de connaissance du peuplement piscicole. Relation ichtyofaune-habitat et problèmes majeurs

de gestion (Maroc). Revue des sciences de l'eau 5, 509–528.

Fitzgerald, D.B., Winemiller, K.O., Sabaj Pérez, M.H., Sousa, L.M., 2017. Seasonal changes in the assembly mechanisms structuring tropical fish communities. Ecology 98, 21–31. doi :10.1002/ecy.1616

Flynn, D.F.B., Mirotchnick, N., Jain, M., Palmer, M.I., Naeem, S., 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem-function relationships. Ecology 92, 1573–1581. doi :10.1890/10-1245.1

Funk, J.L., Cleland, E.E., Suding, K.N., Zavaleta, E.S., 2008. Restoration through reassembly : plant traits and invasion resistance. Trends in Ecology & Evolution 23, 695–703. doi :10.1016/j.tree.2008.07.013

Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E.M., Steffan-Dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S.G., Tscharntke, T., Weisser, W., Bommarco, R., 2015. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences 282, 20142620. doi :10.1098/rspb.2014.2620

Garnier, E., Navas, M.-L., 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology : concepts, methods and applications for agroecology. A review. Agron. Sustain. Dev. 32, 365–399. doi :10.1007/s13593-011-0036-y

Gatz, A.J., 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. Ecology 60, 711–718.

Goeldner-Gianella, L., 2007. Dépoldériser en Europe occidentale. Annales de Géographie 339–360.

Gotelli, N.J., Entsminger, G.L., 2001. Swap and fill algorithms in null model analysis : rethinking the knight's tour. Oecologia 129, 281–291. doi :10.1007/s004420100717

Gotelli, N.J., McCabe, D.J., 2002. Species Co-Occurrence : A Meta-Analysis of J. M. Diamond's Assembly Rules Model. Ecology 83, 2091–2096. doi :10.1890/0012-9658(2002)083[2091 :SCOAMA]2.0.CO ;2

Gower, J.C., 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. Biometrics 857–871.

Green, B.C., Smith, D.J., Earley, S.E., Hepburn, L.J., Underwood, G.J.C., 2009. Seasonal changes in community composition and trophic structure of fish populations of five salt marshes along the Essex coastline, United Kingdom. Estuarine, Coastal and Shelf Science 85, 247–256.

Griffiths, D., 2006. Pattern and process in the ecological biogeography of European freshwater fish. Journal of Animal Ecology 75, 734–751. doi :10.1111/j.1365-2656.2006.01094.x

Harrington, R.W., Harrington, E.S., 1982. Effects on Fishes and their Forage Organisms of Impounding a Florida Salt Marsh to Prevent Breeding by Salt Marsh Mosquitoes. Bulletin of Marine Science 32, 523–531.

Hedberg, P., Saetre, P., Sundberg, S., Rydin, H., Kotowski, W., 2013. A functional trait approach to fen restoration analysis. Appl Veg Sci 16, 658–666. doi :10.1111/avsc.12042

Henriques, S., Cardoso, P., Cardoso, I., Laborde, M., Cabral, H.N., Vasconcelos, R.P., 2017. Processes underpinning fish species composition patterns in estuarine ecosystems worldwide. J. Biogeogr. 44, 627–639. doi :10.1111/jbi.12824

HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M., Mayfield, M.M., 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 43, 227–248. doi :10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411

Hobbs, R.J., Jentsch, A., Temperton, V., 2008. Restoration as a Process of Assembly and Succession Mediated by Disturbance.

Kapsimalis, V., Massé, L., Tastet, J.P., 2004. Tidal impact on modern sedimentary facies in the Gironde Estuary, southwestern France. Journal of Coastal Research 1–11.

Keast, A., Webb, D., 1966. Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. Journal of the Fisheries Board of Canada 23, 1845–1874.

Kim, S., 2015. ppcor : An R Package for a Fast Calculation to Semi-partial Correlation Coefficients. Commun Stat

Appl Methods 22, 665–674. doi :10.5351/CSAM.2015.22.6.665

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

Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S., Levine, J.M., 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. Funct Ecol 29, 592–599. doi :10.1111/1365-2435.12345

Lafon, V., Kervella, S., Lechene, A., Sottolichio, A., Rimond, F., Fourcade, S., Cardonnel, S., Alard, D., 2014. Restauration écologique d'un marais intertidal : exemple de la renaturation par dépoldérisation de l'île Nouvelle (estuaire de la Gironde, Aquitaine, France). Presented at the XIIIèmes Journées Nationales Génie Côtier - Génie Civil, Editions Paralia, Dunkerque, pp. 809–816. doi :10.5150/jngcgc.2014.089

Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology 91, 299–305. doi :10.1890/08-2244.1

Lechêne, A., Boët, P., Laffaille, P., Lobry, J., In Press. Nekton communities of tidally restored marshes : A whole-estuary approach. Estuarine, Coastal and Shelf Science. doi :10.1016/j.ecss.2017.08.038

Leibold, M.A., Economo, E.P., Peres-Neto, P., 2010. Metacommunity phylogenetics : separating the roles of environmental filters and historical biogeography. Ecology Letters 13, 1290–1299. doi :10.1111/j.1461-0248.2010.01523.x

Leitão, R.P., Zuanon, J., Villéger, S., Williams, S.E., Baraloto, C., Fortunel, C., Mendonça, F.P., Mouillot, D., 2016. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. Proc. R. Soc. B 283, 20160084. doi :10.1098/rspb.2016.0084

Lepš, J., de Bello, F., Lavorel, S., Berman, S., 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities : Practical considerations matter. Preslia 78, 481–501.

Levin, L.A., Talley, T.S., 2000. Influences of Vegetation and Abiotic Environmental Factors on Salt Marsh Invertebrates, in : Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 661–707. doi :10.1007/0-306-47534-0_30

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 3ème cycle). Université Bordeaux I, Ecole Doctorale Siences du Vivant, Géosciences, Sciences de l'Environnement, Bordeaux.

Mahon, R., 1984. Divergent structure in fish taxocenes of north temperate streams. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 41, 330–350.

Mason, N.W.H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S., Dray, S., 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. J Veg Sci 24, 794–806. doi :10.1111/jvs.12013

Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Wilson, J.B., Argillier, C., 2008 (a). Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities ? A new method incorporating functional traits. Journal of Animal Ecology 77, 661–669. doi :10.1111/j.1365-2656.2008.01379.x

Mason, N.W.H., Irz, P., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Argillier, C., 2008 (b). Evidence that niche specialization explains species–energy relationships in lake fish communities. Journal of Animal Ecology 77, 285–296. doi :10.1111/j.1365-2656.2007.01350.x

Mason, N.W.H., MacGillivray, K., Steel, J.B., Wilson, J.B., 2003. An index of functional diversity. Journal of Vegetation Science 14, 571–578. doi :10.1658/1100-9233(2003)014[0571 :AIOFD]2.0.CO ;2

Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2013. Functional Diversity Measures, in : Encyclopedia of Biodiversity, Second Edition. Levin S.A., pp. 597–608.

Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional

divergence : the primary components of functional diversity. Oikos 111, 112–118. doi :10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x

Mathieson, S., Cattrijsse, A., Costa, M.J., Drake, P., Elliott, M., Gardner, J., Marchand, J., 2000. Fish assemblages of European tidal marshes : A comparison based on species, families and functional guilds. Marine Ecology Progress Series 204, 225–242.

McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology & Evolution 21, 178–185. doi :10.1016/j.tree.2006.02.002

Moreno-Valcárcel, R., Oliva-Paterna, F.J., Arribas, C., Fernández-Delgado, C., 2013. Fish composition and assemblage in the anthropogenic-modified tidally-restricted Doñana (Spain) marshlands. Estuarine, Coastal and Shelf Science 119, 54–63. doi :10.1016/j.ecss.2012.12.012

Moreno-Valcárcel, R., Oliva-Paterna, F.J., Bevilacqua, S., Terlizzi, A., Fernández-Delgado, C., 2016. Long-term effects of tidal restriction on fish assemblages in east Atlantic coastal marshlands. Marine Ecology Progress Series 543, 209–222.

Mouchet, M.A., Burns, M.D.M., Garcia, A.M., Vieira, J.P., Mouillot, D., 2013. Invariant scaling relationship between functional dissimilarity and co-occurrence in fish assemblages of the Patos Lagoon estuary (Brazil) : environmental filtering consistently overshadows competitive exclusion. Oikos 122, 247–257. doi :10.1111/j.1600-0706.2012.20411.x

Mouillot, D., Dumay, O., Tomasini, J.A., 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. Estuarine, Coastal and Shelf Science 71, 443–456. doi :10.1016/j.ecss.2006.08.022

Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. Trends in Ecology & Evolution 28, 167–177. doi :10.1016/j.tree.2012.10.004

Mouillot, D., Mason, W.H.N., Dumay, O., Wilson, J.B., 2005. Functional regularity : a neglected aspect of functional diversity. Oecologia 142, 353–359. doi :10.1007/s00442-004-1744-7

Passos, C.V.B., Fabré, N.N., Malhado, A.C.M., Batista, V.S., Ladle, R.J., 2016. Estuarization increases functional diversity of demersal fish assemblages in tropical coastal ecosystems. J. Fish Biol. 89, 847–862. doi :10.1111/jfb.13029

Pavoine, S., Bonsall, M.B., 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly : a unified approach. Biological Reviews 86, 792–812. doi :10.1111/j.1469-185X.2010.00171.x

Pecuchet, L., Törnroos, A., Lindegren, M., 2016. Patterns and drivers of fish community assembly in a large marine ecosystem. Marine Ecology Progress Series 546, 239–248.

Persson, L., Crowder, L.B., 1998. Fish-Habitat Interactions Mediated via Ontogenetic Niche Shifts, in : Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M., Christoffersen, K. (Eds.), The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes, Ecological Studies. Springer New York, pp. 3–23. doi :10.1007/978-1-4612-0695-8_1

Piet, G.J., 1998. Ecomorphology of a size-structured tropical freshwater fish community. Environmental Biology of Fishes 51, 67–86. doi :10.1023/A :1007338532482

Purschke, O., Schmid, B.C., Sykes, M.T., Poschlod, P., Michalski, S.G., Durka, W., Kühn, I., Winter, M., Prentice, H.C., 2013. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession : insights into assembly processes. J Ecol 101, 857–866. doi :10.1111/1365-2745.12098

R Core Team, 2017. R : A Language and Environment for Statistical Computing.

Raevel, V., Violle, C., Munoz, F., 2012. Mechanisms of ecological succession : insights from plant functional strategies. Oikos 121, 1761–1770. doi :10.1111/j.1600-0706.2012.20261.x

Rao, C.R., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients : A unified approach. Theoretical Population Biology 21, 24–43. doi :10.1016/0040-5809(82)90004-1

Raposa, K.B., Roman, C.T., 2003. Using gradients in tidal restriction to evaluate nekton community responses to salt

marsh restoration. Estuaries and Coasts 26, 98–105.

Roscher, C., Schumacher, J., Gerighausen, U., Schmid, B., 2014. Different assembly processes drive shifts in species and functional composition in experimental grasslands varying in sown diversity and community history. PLoS ONE 9, e101928. doi :10.1371/journal.pone.0101928

Russo, T., Costa, C., Cataudella, S., 2007. Correspondence between shape and feeding habit changes throughout ontogeny of gilthead sea bream Sparus aurata L., 1758. Journal of Fish Biology 71, 629–656. doi :10.1111/j.1095-8649.2007.01528.x

Sagouis, A., Jabot, F., Argillier, C., 2016. Taxonomic versus functional diversity metrics : how do fish communities respond to anthropogenic stressors in reservoirs ? Ecol Freshw Fish n/a-n/a. doi :10.1111/eff.12306

Salgado, J., Costa, M.J., Cabral, H., Deegan, L., 2004. Comparison of the fish assemblages in tidal salt marsh creeks and in adjoining mudflat areas in the Tejo estuary (Portugal). Cahiers de Biologie Marine 45, 213–224.

Salgado, J.P., Cabral, H.N., Costa, M.J., 2007. Spatial and temporal distribution patterns of the macrozoobenthos assemblage in the salt marshes of Tejo estuary (Portugal). Hydrobiologia 587, 225–239. doi :10.1007/s10750-007-0685-7

Schleuter, D., Daufresne, M., Veslot, J., Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Brosse, S., Beauchard, O., Argillier, C., 2012. Geographic isolation and climate govern the functional diversity of native fish communities in European drainage basins. Global Ecology and Biogeography 21, 1083–1095. doi :10.1111/j.1466-8238.2012.00763.x

Sibbing, F.A., Nagelkerke, L.A.J., 2001. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. Reviews in Fish Biology and Fisheries 10, 393–437. doi :10.1023/A :1012270422092

Spasojevic, M.J., Suding, K.N., 2012. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns : the importance of multiple assembly processes. Journal of Ecology 100, 652–661. doi :10.1111/j.1365-2745.2011.01945.x

Teichert, N., Pasquaud, S., Borja, A., Chust, G., Uriarte, A., Lepage, M., 2017. Living under stressful conditions : Fish life history strategies across environmental gradients in estuaries. Estuarine, Coastal and Shelf Science 188, 18–26. doi :10.1016/j.ecss.2017.02.006

Telesh, I.V., Khlebovich, V.V., 2010. Principal processes within the estuarine salinity gradient : A review. Marine Pollution Bulletin, Estuarine Ecosystems : Structure, Function and Management (ECSA-42 Symposium in Russia) 61, 149–155. doi :10.1016/j.marpolbul.2010.02.008

Troia, M.J., Gido, K.B., 2015. Functional strategies drive community assembly of stream fishes along environmental gradients and across spatial scales. Oecologia 177, 545–559. doi :10.1007/s00442-014-3178-1

van der Linden, P., Marchini, A., Dolbeth, M., Patrício, J., Veríssimo, H., Marques, J.C., 2016. The performance of trait-based indices in an estuarine environment. Ecological Indicators 61, Part 2, 378–389.

Villéger, S., 2008. Dynamique de la diversité fonctionnelle des communautés de poissons (lagune de Terminos, Mexique). Montpellier SupAgro.

Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2008. New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. Ecology 89, 2290–2301. doi :10.1890/07-1206.1

Villéger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F., Mouillot, D., 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. Ecological Applications 20, 1512–1522. doi :10.1890/09-1310.1

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional ! Oikos 116, 882–892. doi :10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x

Warren, R.S., Fell, P.E., Rozsa, R., Brawley, A.H., Orsted, A.C., Olson, E.T., Swamy, V., Niering, W.A., 2002. Salt

Marsh Restoration in Connecticut : 20 Years of Science and Management. Restoration Ecology 10, 497–513.

White, P.S., Jentsch, A., 2001. The Search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics, in : Progress in Botany, Progress in Botany. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 399–450. doi :10.1007/978-3-642-56849-7_17

Wilfahrt, P.A., Collins, B., White, P.S., 2014. Shifts in functional traits among tree communities across succession in eastern deciduous forests. Forest Ecology and Management 324, 179–185. doi :10.1016/j.foreco.2014.01.018

Wilson, J.G., 2002. Productivity, Fisheries and Aquaculture in Temperate Estuaries. Estuarine, Coastal and Shelf Science 55, 953–967. doi :10.1006/ecss.2002.1038

Wolters, M., Garbutt, A., Bakker, J.P., 2005. Salt-marsh restoration : evaluating the success of de-embankments in north-west Europe. Biological Conservation 123, 249–268.

Zhang, H., Qi, W., John, R., Wang, W., Song, F., Zhou, S., 2015. Using functional trait diversity to evaluate the contribution of multiple ecological processes to community assembly during succession. Ecography 38, 1176–1186. doi :10.1111/ecog.01123

Zhao, T., Villéger, S., Lek, S., Cucherousset, J., 2014. High intraspecific variability in the functional niche of a predator is associated with ontogenetic shift and individual specialization. Ecology and Evolution 4, 4649. doi :10.1002/ece3.1260

Appendices

A Description of the sampling sites

Table A.1 – Description of the 13 fish sampling sites.

Sites group	Site code	Habitat type	Salinity			Temperature (°C)		
			Mean	Min.	Max.	Mean	Min.	Max.
Natural Intertidal Habitats (NINT)	IM1	Intertidal mudflat	**2.65**	0.12	8.06	**17.26**	5.19	23.78
	IM2	Intertidal mudflat	**6.86**	0.91	14.14	**17.61**	5.69	25.07
	IM3	Intertidal mudflat	**11.86**	3.71	19.63	**16.92**	5.09	24.30
	IM4	Intertidal mudflat	**18.46**	7.25	26.93	**17.16**	4.61	25.33
	IM5	Intertidal mudflat	**18.71**	11.16	27.98	**16.06**	7.62	22.24
	ICH	Intertidal channel	**13.16**	9.40	18.97	**17.06**	7.63	23.55
Tidally Restored Marshes (TRM)	TRM1	Tidally restored marsh (12-year-old)	**13.77**	6.04	19.85	**18.21**	9.06	25.15
	TRM2a	Tidally restored marsh (1-year-old)	**4.57**	0.42	7.08	**21.29**	14.46	24.69
	TRM2b	Tidally restored marsh (1-year-old)	**3.86**	0.36	5.83	**21.37**	11.90	28.83
Dyked marshes (DYK)	FDM	(Freshwater) Dyked marsh	**0.32**	0.18	0.37	**16.71**	8.83	22.47
	BDM1	(Brackish) Dyked marsh	**3.47**	1.93	5.51	**21.26**	10.36	27.56
	BDM2	(Brackish) Dyked marsh	**4.24**	1.35	5.61	**16.58**	10.06	20.36
	BDM3	(Brackish) Dyked marsh	**3.81**	0.51	6.70	**20.62**	10.62	28.87

B Functional characterization of the fish ecophases

The functional characterization of fish ecophases was based on a multi-step procedure (Fig B.1). For each species sampled, ontogenic changes in the functional niche were identified based on the diet shifts reported during growth (section B.1). The food spectra of the fish ecophases were documented from published studies encompassing varied environments and summarized by a reduced number of synthetic, continuous variables (section B.2). The diet-related functional traits were supplemented with ecomorphological traits related to food acquisition and swimming ability (section B.3). Some functional traits were discarded *a posteriori* from the initial set to minimize redundancy in the functional characterization (section B.4).

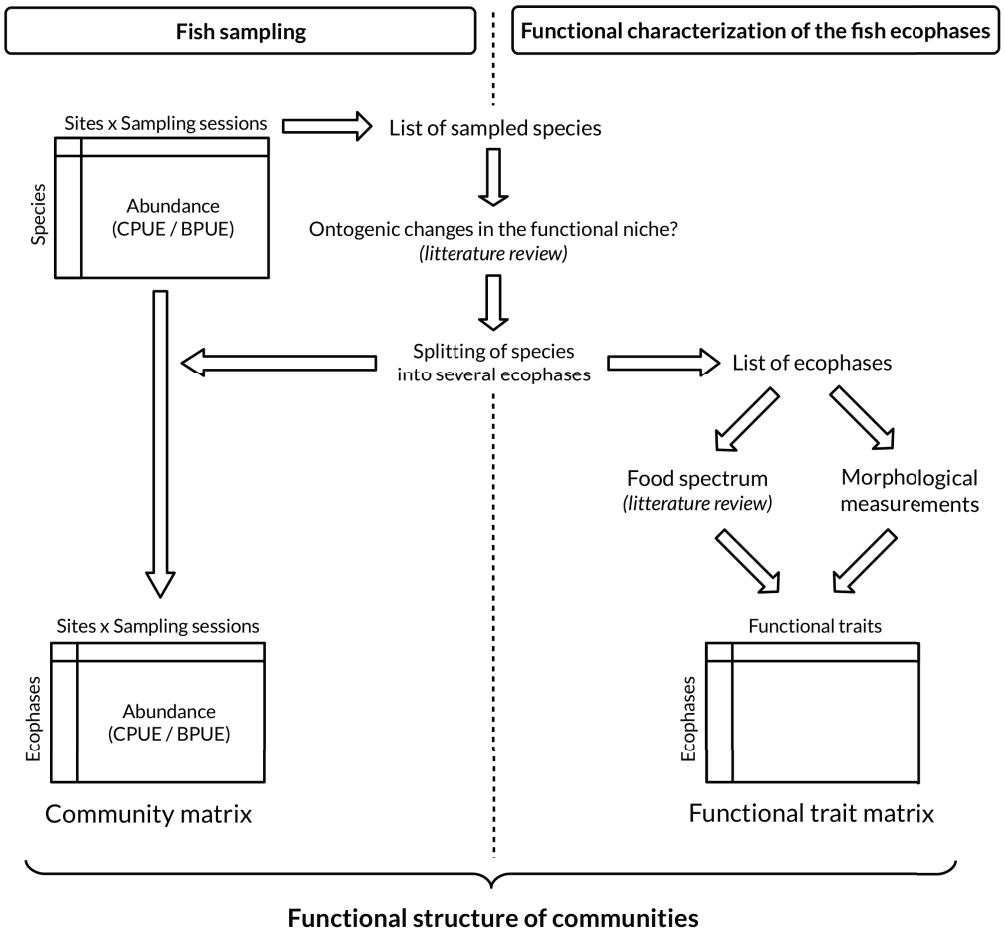


Figure B.1 – Steps in the functional characterization of the fish ecophases.

B.1 Ontogenic changes in the functional niche

Fish species were subdivided into several ecophases to account for major ecological changes occurring during growth.

Diet and morphological shifts were shown to occur concurrently in the course of ontogeny for

several fish species (Hjelm et al., 2003 ; Russo et al., 2007 ; Zhao et al., 2014) and to be associated with broader ecological changes including swimming capacity and habitat selection (Russo et al., 2007). Compared to morphology, change in diet with size is rather well documented for numerous species. Therefore, we used diet shifts as proxys for more general ecological changes occurring during fish growth.

For each species, we only considered the size range sampled during our study. For example, changes in functional niche occurring in the wels catfish (*Silurus glanis*) larger than 300 mm were not reported because the maximum total length recorded in our data set was 163 mm.

The list and size limits of the sampled fish ecophases are reported in Table B.1. The references supporting the splitting of species according to diet shifts are provided in the same table.

B.2 Functional characterization of the food spectrum

The food spectrum of the ecophases was described from a review of the fish species' diets in varied environments. Most studies were based on stomach content analyses.

Our litterature review was not restricted to estuarine environments in agreement with the fact that functional traits are, by definition, independent from the environment (Violle et al., 2007). Therefore, the food spectrum of the ecophases was described based on the widest possible range of aquatic environments accounting for the ecophases plasticity in food resource exploitation (Funk et al., 2008 ; Comte et al., 2016).

B.2.1 The list of fish ecophases considered

The analysis of the food spectrum was carried out from 74 ecophases sampled in 2011-2012 as part of the 'Capalest' survey (Rimond, 2013 ; Selleslagh et al., 2016). Those included the 62 ecophases recorded in the 13 dyked and intertidal habitats and an additional set of 12 ecophases that were solely sampled in the subtidal channel of the Gironde estuary. Subtidal sampling equipements included a beam trawl, a dragnet towed 0.2m above the bottom and two rectangular frame nets fishing near the surface (Selleslagh et al., 2015).

B.2.2 Characterization of the food spectrum

Although a certain amount of subjectivity is inevitable when quantifying the importance of food items in the diet of a species from heterogenous methodologies, the following guidelines were adopted. The share of every food category in the diet of the fish ecophases was described according to three modalities : $P1$: primary importance ; $P2$: secondary importance ; Ab : accessory importance

Table B.1 – Identity and size class of the fish ecophases.

Species name	Ecophase	Ecophase code	Occurrence in data set	Length type	Min. length (mm)	Max. length (mm)	References
Abramis brama	Ecophase 1	AbrBraE1	+	FL	15	100	Giles et al., 1990; Kangur et al., 1999; Kakareko, 2001; Persson and Brönmark, 2002; Vašek et al., 2006; Specziár and Rezsu, 2009; Keith et al., 2011; Zapletal et al., 2012
Abramis brama	Ecophase 2	AbrBraE2	+	FL	100	260	
Alosa alosa	Ecophase 1	AloAloE1	(subtidal only)	FL	27	443	Taverny and Elie, 2001; Aprahamian et al., 2003
Alosa fallax	Ecophase 1	AloFalE1	+	FL	-	36	Aprahamian, 1989; Taverny and Elie, 2001; Aprahamian et al., 2003; Pasquaud, 2006
Alosa fallax	Ecophase 2	AloFalE2	+	FL	36	178	
Ameiurus melas	Ecophase 2	AmeMelE2	+	TL	50	250	Boët, 1981; Leunda et al., 2008; Keith et al., 2011
Ameiurus melas	Ecophase 3	AmeMelE3	+	TL	250	-	
Ammodytes tobianus	Ecophase 1	AmmTobE1	(subtidal only)	FL	53	189	Hostens and Mees, 1999; Kellnreitner et al., 2012
Anguilla anguilla	Ecophase 1	AngAngE1	+	TL	60	175	CTGREF, 1979; Lecomte-Finiger, 1983; Pasquaud, 2006
Anguilla anguilla	Ecophase 2	AngAngE2	+	TL	175	400	
Anguilla anguilla	Ecophase 3	AngAngE3	+	TL	400	-	
Aphia minuta	Ecophase 1	AphMinE1	(subtidal only)	TL	-	-	Baldó and Drake, 2002; La Mesa et al., 2005
Argyrosomus regius	Ecophase 1	ArgRegE1	+	TL	-	50	Cabral and Ohmert, 2001; Baldó and Drake, 2002; Pasquaud, 2006
Argyrosomus regius	Ecophase 2	ArgRegE2	+	TL	50	-	
Barbus barbus	Ecophase 2	BarBarE2	(subtidal only)	FL	118	-	Bischof and Freyhof, 1999; Cherghou et al., 2002; Piria et al., 2005
Belone belone	Ecophase 2	BelBelE2	(subtidal only)	FL	48	-	Dorman, 1988; Dorman, 1991; Hostens and Mees, 1999; Sever et al., 2009
Blicca bjoerkna	Ecophase 1	BliBjoE1	+	FL	-	69	Specziár et al., 1997; Martyniak et al., 1999; Specziár et Rezsu, 2009; Keith et al., 2011
Blicca bjoerkna	Ecophase 2	BliBjoE2	+	FL	69	-	
Carassius gibelio	Ecophase 2	CarGibE2	+	FL	94	468	Specziár and Rezsu, 2009
Chelon labrosus	Ecophase 1	CheLabE1	+	FL	-	45	Cambrony, 1983; Gisbert et al., 1996; Cardona, 2001; Vandendriessche et al., 2007
Ciliata mustela	Ecophase 1	CilMusE1	+	TL	-	45	Costa, 1988; Hostens and Mees, 1999; Vandendriessche et al., 2007; Dolbeth et al., 2008
Ciliata mustela	Ecophase 2	CilMusE2	(subtidal only)	TL	45	-	
Conger conger	Ecophase 2	ConConE2	+	TL	200	-	Costa, 1988; Morato et al., 1999; Anastasopoulou et al., 2003; O'Sullivan et al., 2004; Xavier et al., 2010; Abi-Ayad et al., 2011; Matić-Skoko et al., 2012
Cyprinus carpio	Ecophase 2	CypCarE2	+	FL	22	132	Vilizzi and Walker, 1999; García-Berthou, 2001; Baldó and Drake, 2002; Khan, 2003; Nunn et al., 2007; Specziár and Rezsu, 2009
Cyprinus carpio	Ecophase 3	CypCarE3	+	FL	132	-	
Dicentrarchus labrax	Ecophase 1	DicLabE1	+	FL	-	40	Audouset, 1978; CTGREF, 1979; Barnabé, 1980; Ferrari and Chieregato, 1981; Laffaille et al., 2001; Hampel et al., 2005; Pasquaud, 2006; Dolbeth et al., 2008 ; Martinho et al., 2008; Fonseca et al., 2011; Green et al., 2012
Dicentrarchus labrax	Ecophase 2	DicLabE2	+	FL	40	115	
Dicentrarchus labrax	Ecophase 3	DicLabE3	+	FL	115	-	
Dicentrarchus punctatus	Ecophase 1	DicPunE1	+	FL	-	37	Baldó and Drake, 2002; Pasquaud, 2006; Pasquaud et al., 2008; Gushchin, 2013
Dicentrarchus punctatus	Ecophase 2	DicPunE2	+	FL	37	111	
Dicentrarchus punctatus	Ecophase 3	DicPunE3	+	FL	111	-	
Engraulis encrasicolus	Ecophase 1	EngEncE1	+	FL	-	-	Tudela and Palomera, 1997; Baldó and Drake, 2002; Pasquaud, 2006; Borme et al., 2009; Morote et al., 2010
Gambusia holbrooki	Ecophase 1	GamHolE1	+	TL	-	-	Mansfield and Mcardle, 1998; Cabral et al., 1999; García-Berthou, 1999; Blanco et al., 2004; Specziár, 2004; Pyke, 2005; Gkenas et al., 2012; Erguden, 2013
Gasterosteus aculeatus	Ecophase 1	GasAcuE1	+	TL	-	20	Hynes, 1950; Moore and Moore, 1976; Bergersen 1996; Sánchez-Gonzáles et al., 2001; Peltonen et al., 2004; McIntyre et al., 2006; Nunn et al., 2007; Dukowska et al., 2009; Niksirat et al., 2010; Spilseth and Simenstad, 2011; Kellnreitner et al., 2012; Nunn et al., 2012
Gasterosteus aculeatus	Ecophase 2	GasAcuE2	+	TL	20	75	
Gymnocephalus cernuus	Ecophase 2	GymCerE2	+	FL	35	140	Bergman, 1991; Bergman and Greenberg, 1994; Werner et al., 1996; Hölker and Thiel, 1998; Ogle et al., 2004; Rezsu and Specziár, 2006; Lorenzoni et al., 2007; Schleuter and Eckmann, 2008; Parvainen et al., 2008; Specziár and Rezsu, 2009
Hippocampus hippocampus	Ecophase 1	HipHipE1	(subtidal only)	TL	69	104	Kitsos et al., 2008; Foster and Vincent, 2004
Lepomis gibbosus	Ecophase 1	LepGibE1	+	FL	-	35	Godinho et al., 1997; Wolfram-Wais et al., 1999; García-Berthou and Moreno-Amich, 2000; Declerck et al., 2002; Rezsu and Specziár, 2006; Specziár and Rezsu, 2009; Maazouzi et al., 2011
Lepomis gibbosus	Ecophase 2	LepGibE2	+	FL	35	118	
Lepomis gibbosus	Ecophase 3	LepGibE3	+	FL	118	-	
Liza ramada	Ecophase 1	LizRamE1	+	FL	-	42.5	CTGREF, 1979; Ferrari and Chieregato, 1981; Cambrony, 1983; Almeida et al., 1993; Gisbert et al., 1996; Cardona, 2001; Laffaille et al., 2002; Pasquaud, 2006
Liza ramada	Ecophase 2	LizRamE2	+	FL	42.5	-	
Platichthys flesus	Ecophase 1	PlaFleE1	+	TL	-	45	CTGREF, 1979; Pihl, 1985; Costa, 1988; Aarnio et al., 1996; Andersen et al., 2005; Hampel et al., 2005; Pasquaud, 2006; Nissling et al., 2007; Martinho et al., 2008; Pasquaud et al., 2010; Mendes et al., 2014
Platichthys flesus	Ecophase 2	PlaFleE2	+	TL	45	100	
Platichthys flesus	Ecophase 3	PlaFleE3	+	TL	100	-	
Pomatoschistus microps	Ecophase 1	PomMicE1	+	TL	-	40	Magnhagen and Wiederholm, 1982; Pihl, 1985; Doornbos and Twisk, 1987; Baldó and Drake, 2002; Hampel and Cattrijsse, 2004; Salgado et al., 2004; Pasquaud, 2006; Dolbeth et al., 2008; Kellnreitner et al., 2012
Pomatoschistus microps	Ecophase 2	PomMicE2	+	TL	40	-	
Pomatoschistus minutus	Ecophase 1	PomMinE1	+	TL	-	42.5	Pihl, 1985; Doornbos and Twisk, 1987; Costa, 1988; Hamerlynck and Cattrijsse, 1994; Hostens and Mees, 1999; Salgado et al., 2004; Pasquaud, 2006; Dolbeth et al., 2008
Pomatoschistus minutus	Ecophase 2	PomMinE2	+	TL	42.5	-	
Pseudorasbora parva	Ecophase 1	PseParE1	+	FL	-	28	Wolfram-Wais et al., 1999; Xie et al., 2000; Declerck et al., 2002; Park and Park, 2005; Xie et al., 2005; Cozlan et al., 2010; Shoniya et al., 2011; Bo et al., 2012
Pseudorasbora parva	Ecophase 2	PseParE2	+	FL	28	40	
Pseudorasbora parva	Ecophase 3	PseParE3	+	FL	40	-	
Raja clavata	Ecophase 1	RajClaE1	(subtidal only)	TL	-	-	Holden and Tucker, 1974; Pasquaud, 2006
Rutilus rutilus	Ecophase 2	RutRutE2	+	FL	40	120	Bohl, 1979; Persson, 1983; Jamet, 1994; Declerck et al., 2002; Hjelm et al., 2003; Lappalainen et al., 2004; Nunn et al., 2007; Horppila and Nurminen, 2009; Specziár and Reszu, 2009; Nurminen et al., 2010; Zapletal et al., 2014
Rutilus rutilus	Ecophase 3	RutRutE3	+	FL	120	-	
Salmo salar	Ecophase 1	SalSalE1	(subtidal only)	FL	91	182	Gamås and Hvidsten, 1985; Haugland et al., 2006; Jutila and Jokikokko, 2008; Keith et al., 2011; Shustov and Belyakova, 2012; Thorstad et al., 2012
Sander lucioperca	Ecophase 1	SanLucE1	+	FL	-	29	Popova and Sytina, 1977; Campbell, 1992; Hansson et al., 1997; Balik, 1999; Sutela and Hyvärinen, 2002; Peterka et al., 2003; Specziár, 2005; Persson and Brönmark, 2008; Specziár and Rezsu, 2009; Ginter et al., 2011; Keith et al., 2011; Argillier et al., 2012; Pérez-Bote and Roso, 2012; Yağci et al., 2014
Scardinius erythrophthalmus	Ecophase 1	ScaEryE1	+	FL	-	24	Prejs, 1984 *in* Kapuscinski et al., 2012; García-Berthou and Moreno-Amich, 2000; Horppila and Nurminen, 2009; Specziár and Rezsu, 2009; Keith et al., 2011; Kapuscinski et al., 2012; Nunn et al., 2012
Scardinius erythrophthalmus	Ecophase 2	ScaEryE2	+	FL	24	115	
Scardinius erythrophthalmus	Ecophase 3	ScaEryE3	+	FL	115	-	
Silurus glanis	Ecophase 3	SilGlaE3	+	TL	40	300	Carol et al., 2009; Copp et al., 2009
Solea senegalensis	Ecophase 2	SolSenE2	+	TL	50	-	Garcia Franquesa et al., 1996; Cabral, 2000
Solea solea	Ecophase 1	SolSolE1	+	TL	-	50	Braber and de Groot, 1973; CTGREF, 1979; Costa, 1988; Hostens and Mees, 1999; Cabral, 2000; Amara et al., 2001; Pasquaud, 2006; Dolbeth et al., 2008; Martinho et al., 2008; Pasquaud et al., 2010
Solea solea	Ecophase 2	SolSolE2	+	TL	50	-	
Sparus aurata	Ecophase 1	SpaAurE1	+	FL	-	24	Ferrari and Chieregato, 1981; Tancioni et al., 2003; Russo et al., 2007
Sparus aurata	Ecophase 2	SpaAurE2	+	FL	24	64	
Sparus aurata	Ecophase 3	SpaAurE3	+	FL	64	-	
Sprattus sprattus	Ecophase 1	SprSprE1	+	FL	-	-	Thiel et al., 1996; Tičina et al., 2000; Peltonen et al., 2004; Pasquaud, 2006; Kellnreitner et al., 2012
Squalius cephalus	Ecophase 1	SquCepE1	+	FL	-	150	Hellawell, 1971; Mann, 1976; Piria et al., 2005; Balestrieri et al., 2006; Keith et al., 2011; Ünver and Erkakan, 2011
Syngnathus acus	Ecophase 1	SynAcuE1	(subtidal only)	TL	-	150	Kendrick and Hyndes, 2005; Zupo and Stübing, 2010
Syngnathus rostellatus	Ecophase 1	SynRosE1	(subtidal only)	TL	-	80	Vandendriessche et al., 2007; Girardin and Castelnaud, 2013; Froese and Pauly, 2014
Syngnathus rostellatus	Ecophase 2	SynRosE2	+	TL	80	-	
Tinca tinca	Ecophase 2	TinTinE2	+	FL	140	-	Kennedy and Fitzmaurice, 1970; Giles et al., 1990; Michel and Oberdorff, 1995; Petridis, 1990; Benzer et al., 2007
Umbrina spp	Ecophase 2	UmbSppE2	(subtidal only)	FL	67	164	Zahorcsak et al., 2000; Froese and Pauly, 2014

'+' indicates that the ecophase was collected among the 13 sampling sites (i.e. dyked, restored or natural intertidal habitat) in 2011-2012 ; 'subtidal only' indicates that the ecophase was only collected in the subtidal parts of the Gironde estuary during concurrent sampling sessions. Abbreviations for length types : FL, Fork length ; TL, Total length.

or absence from the diet. The food categories were treated as ordinal, semi-quantitative variables so that $Ab < P2 < P1$. $P1$ was attributed to food items of first rank importance in terms of biomass or volume. $P2$ was attributed to food items that represented 10% or more of the volume or biomass of total ingested food without reaching first rank importance. Ab was attributed to the remainder of the food taxa. For every food category, we retained the maximum contribution to the diet ($P1$, $P2$ or Ab) reported across studies ; however, the results considered as abnormal or aberrant by their authors were discarded.

As resolution or accuracy in taxonomic description differed substantially among studies and fish species, food taxa were pooled *a posteriori* into a reduced number of common food categories. When two or more food taxa were pooled, the contribution level of the most important taxon (i.e. Ab, $P2$ or $P1$) was affected to the aggregated category. A disadvantage of this aggregation rule is that it prevented the contribution categories to step up from lower to higher levels ; however, it was considered superior to any other automatic pooling procedure.

In total, eight aggregated food categories were considered : (1) microinvertebrates ; (2) eggs and macrofaunal larvae (teleost fish and macroinvertebrates) ; (3) annelids ; (4) arthropods (insects, collembolans, arachnids, eucarids, peracarids) ; (5) shelled molluscs ; (6) teleost fish (and cephalopods) ; (7) microphytes ; (8) macrophytes and detritus.

The food spectrum of the 74 fish ecophases is described in Table B.2. A dimensionality reduction procedure was carried out to extract a reduced number of approximately continuous, ecologically interpretable variables from the food spectrum matrix.

B.2.3 Computation of the dissimilarity matrix

A Gower similarity matrix (S_{Gower}) was computed from the food spectrum matrix using the metric, asymmetric extension of Gower similarity to semi-quantitative variables (Podani, 1999). The formula corresponds to equation (3) in Podani (1999). We used the assymetric version of Gower similarity so that a food category simultaneously absent from the diet of two compared ecophases did not increase the similarity between those two ecophases.

The Gower dissimilarity (D_{Gower}) was computed as $\sqrt{1 - S_{Gower}}$ because $(1 - S_{Gower})$ yielded negative eigenvalues in the subsequent principal coordinates analysis. With the square-root transformation, the eigenvalues of D_{Gower} were all positive. This is the first transformation recommended by Legendre and Legendre (1998) when $(1 - S_{Gower})$ produces negative eigenvalues.

Table B.2 – Food spectrum of the fish ecophases. Abbreviations : $P1$, Food item of primary importance ; $P2$, Food item of secondary importance ; $-$, Absent or negligible food item.

Ecophase	Microinvertebrates	Eggs and macrofaunal larvae	Annelids	Arthropods	Shelled molluscs	Teleost fish and cephalopods	Microphytes	Macrophytes and detritus
AbrBraE1	P1	-	-	-	-	-	-	-
AbrBraE2	P1	-	-	P1	P2	-	-	P2
AloAloE1	P1	P1	-	P1	-	P1	-	-
AloFalE1	P1	-	-	-	-	-	-	P1
AloFalE2	P1	-	-	P1	-	P1	-	P1
AmeMelE2	-	-	P1	P1	-	P2	-	P1
AmeMelE3	-	-	-	P1	-	P1	-	P1
AmmTobE1	P1	P1	-	P2	-	-	-	-
AngAngE1	-	-	P1	P1	-	-	-	-
AngAngE2	-	-	P1	P1	-	-	-	-
AngAngE3	-	-	-	P1	-	-	-	-
AphMinE1	P1	P1	-	P1	-	-	-	-
ArgRegE1	-	-	-	P1	-	-	-	-
ArgRegE2	-	-	-	P1	-	P2	-	-
BarBarE2	-	-	-	P1	P1	-	P1	P1
BelBelE2	P2	P2	P2	P1	P2	P1	-	-
BliBjoE1	P1	-	-	-	-	-	-	-
BliBjoE2	P2	-	-	P1	P1	-	-	P1
CarGibE2	P1	-	-	-	-	-	P2	P1
CheLabE1	P1	P1	P1	P1	-	-	-	-
CilMusE1	P1	P2	-	P2	-	-	-	-
CilMusE2	-	-	-	P1	-	P2	-	-
ConConE2	-	-	-	P2	-	P1	-	-
CypCarE2	P1	-	P2	P1	P2	-	-	-
CypCarE3	P2	-	P1	P1	P1	-	-	P1
DicLabE1	P1	P1	-	P2	-	-	-	-
DicLabE2	P2	-	P1	P1	-	P2	-	-
DicLabE3	-	-	-	P1	-	P1	-	-
DicPunE1	P1	-	-	P1	-	-	-	-
DicPunE2	-	P1	P2	P1	-	P2	-	-
DicPunE3	-	-	-	P1	-	P1	-	-
EngEncE1	P1	P1	-	P1	-	-	-	-
GamHolE1	P1	-	-	P1	-	-	P2	P2
GasAcuE1	P1	-	-	-	-	-	-	-
GasAcuE2	P1	-	P2	P1	-	-	-	-
GymCerE2	P2	-	-	P1	P2	P2	-	-
HipHipE1	-	-	-	P1	-	-	-	P2
LepGibE1	P1	-	-	P2	-	-	-	-
LepGibE2	P2	-	-	P1	-	-	-	-
LepGibE3	-	-	-	P1	P1	P1	-	-
LizRamE1	P1	P1	P1	P1	-	-	P2	-
LizRamE2	P1	-	-	-	-	-	P1	P1
PlaFleE1	P1	-	P1	P1	-	-	-	-
PlaFleE2	-	-	P1	P1	-	-	-	-
PlaFleE3	-	-	P1	P1	P1	P2	-	-
PomMicE1	P1	P2	-	-	-	-	-	-
PomMicE2	P2	-	P1	P1	P1	-	-	-
PomMinE1	P1	-	P2	P2	-	-	-	-
PomMinE2	-	-	P1	P1	P1	-	-	-
PseParE1	P1	-	-	-	-	-	-	-
PseParE2	P1	-	-	P1	-	-	-	-
PseParE3	P2	-	-	P1	-	-	P2	P2
RajClaE1	-	-	P2	P1	-	P2	-	-
RutRutE2	P1	-	-	P1	P1	-	P1	P1
RutRutE3	-	-	-	P1	P1	-	P1	P1
SalSalE1	-	P1	-	P1	-	P1	-	-
SanLucE1	P1	-	-	-	-	-	-	-
ScaEryE1	P1	-	-	P1	-	-	-	-
ScaEryE2	-	-	-	P1	P2	-	P1	P1
ScaEryE3	-	-	-	P2	P2	P2	P1	P1
SilGlaE3	-	-	P1	P1	-	P1	-	P2
SolSenE2	-	-	P1	P1	P2	-	-	-
SolSolE1	P1	-	-	P2	-	-	-	-
SolSolE2	-	-	P1	P1	P2	-	-	-
SpaAurE1	P1	P1	P1	P2	-	-	-	-
SpaAurE2	-	-	P1	P1	-	-	-	-
SpaAurE3	-	-	P1	P1	P1	P2	-	-
SprSprE1	P1	P1	-	-	-	-	-	-
SquCepE1	P2	-	-	P1	-	-	P1	-
SynAcuE1	P1	-	P2	P1	-	-	-	-
SynRosE1	P1	-	-	-	-	-	-	-
SynRosE2	P1	P1	-	-	-	-	-	-
TinTinE2	P2	-	-	P1	P1	-	-	P2
UmbSppE2	-	-	-	P1	-	-	-	-

B.2.4 Principal coordinates analysis

The principal coordinates analysis (PCoA) was carried out on R software using the function $pcoa$ of the 'ape' package.

The relative eigenvalues of the PCoA are plotted on Fig. B.2. The first axis of the PCoA accounted for 25.8% of the cumulative sum of eigenvalues. The sum of the relative eigenvalues of the first

three axes amounted to 48.0%. Three axes were retained to summarize the food spectrum of the ecophases.

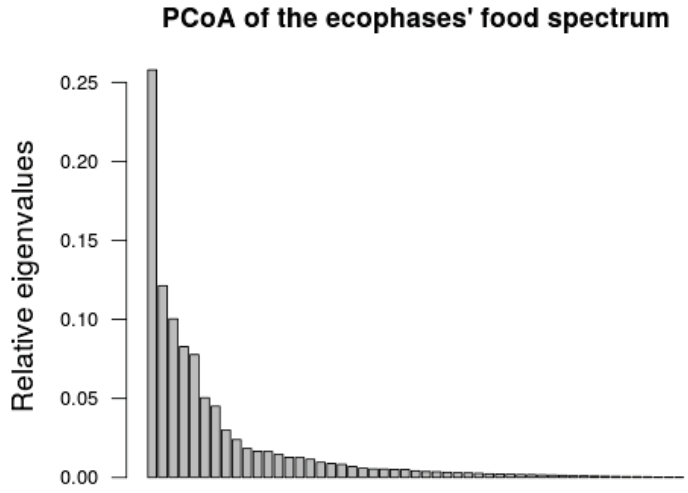


Figure B.2 – Relative eigenvalues of the PCoA based on the food spectrum of the fish ecophases.

The ecophases and the variables describing the food spectrum were plotted according to the first three axes of the PCoA ordination (Fig. B.3 and B.4). The contribution of each original variable (i.e. food category) to a given PCoA axis was measured by the magnitude of the Spearman correlation coefficient between the (ordinal) variable and the ecophases coordinates along the PCoA axis.

The correlation strength between the ecophases coordinates on the PCoA axes and each of the eight food categories were computed *a posteriori* using Spearman correlation coefficient (Fig. B.5).

B.2.5 Ecological interpretation of the first axes of the PCoA

Two groups of food categories were clearly separated along axis 1 (Fig. B.5) : (1), microinvertebrates ($\rho = 0.88$) and, to a lesser extent, eggs and macrofaunal larvae ($\rho = 0.36$; positive values of the axis) ; (2), arthropods ($\rho = -0.75$) and, to a lesser extent, annelids ($\rho = -0.48$), shelled molluscs and fish ($\rho = -0.40$; negative values of the axis). We interpreted axis 1 as a gradient of animal prey size, opposing small-sized prey (mainly, microinvertebrates) to medium- and large-sized prey.

The second axis mainly segregated two groups of food categories : (1), macrophytes and detritus ($\rho = -0.74$) and microphytes ($\rho = -0.52$; negative values of the axis) ; (2), annelids ($\rho = 0.59$) and eggs and macrofaunal larvae ($\rho = 0.44$; positive values of the axis). At its most basic, the second axis of the PCoA corresponded to a detrital and vegetal vs. animal food components in the diet. The most extreme values on the animal side of the axis are occupied by soft-bodied prey.

The third axis separated fish ($\rho = 0.61$) from annelids ($\rho = -0.57$) and shelled molluscs ($\rho =$

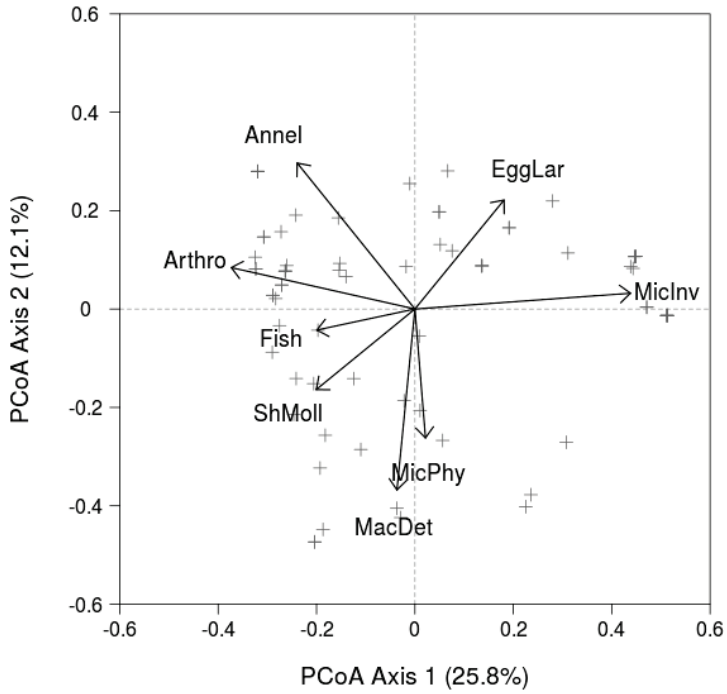


Figure B.3 – Ordination of the fish ecophases according to their food spectrum along the axes 1 and 2 of the PCoA. The percentage values are the relative eigenvalues of the PCoA axes. The grey crosses represent individual ecophases. The coordinates of the tip of the arrows are proportional to the variable positive or negative correlation (Spearman's rho) with the ecophases scores on the PCoA axes. The absolute length of the arrows is meaningless. Abbreviations for food categories : $MicInv$, Microinvertebrates ; $EggLar$, Eggs and macrofaunal larvae ; $Annel$, Annelids ; $Arthro$, Arthropods ; $ShMoll$, Shelled molluscs ; $Fish$, Teleost fish and cephalopods ; $MicPhy$, Microphytes ; $MacDet$, Macrophytes and detritus.

-0.41). Thus, the third axis opposed large-sized mobile prey (fish) to medium-sized, low-mobility benthic prey. Fish ecophases with high positive values along axis 3 are potential predators.

B.3 Functional traits based on morphological measurements

B.3.1 General considerations

Nine ecomorphological (functional) traits were selected to describe fish feeding and swimming behaviour (Table B.4). Those functional traits were based on 12 morphological measurements (Fig B.6 and Table B.3). The ecological performances associated with the functional traits are summarized in Table B.4.

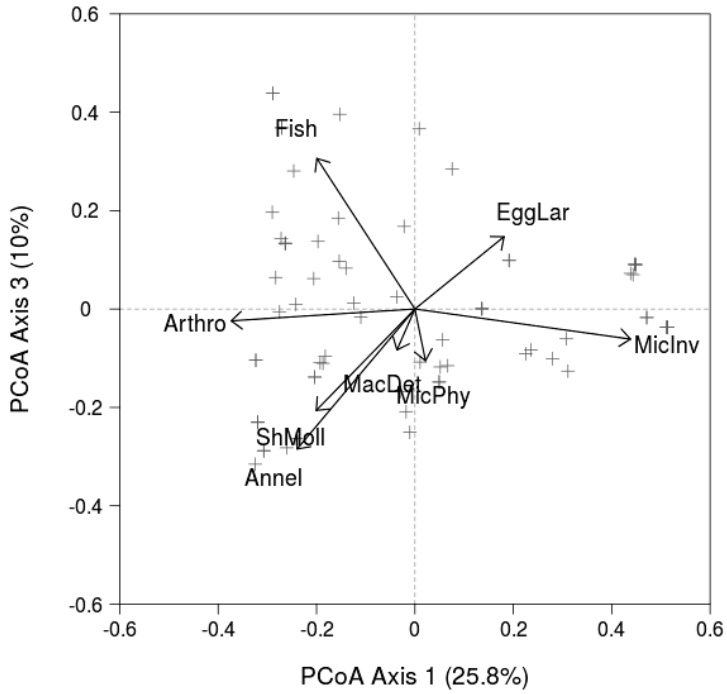


Figure B.4 – Ordination of the fish ecophases according to their food spectrum along the axes 1 and 3 of the PCoA. The percentage values are the relative eigenvalues of the PCoA axes. The grey crosses represent individual ecophases. The coordinates of the tip of the arrows are proportional to the variable positive or negative correlation (Spearman's rho) with the ecophases scores on the PCoA axes. The absolute length of the arrows is meaningless. Abbreviations for food categories : $MicInv$, Microinvertebrates ; $EggLar$, Eggs and macrofaunal larvae ; $Annel$, Annelids ; $Arthro$, Arthropods ; $ShMoll$, Shelled molluscs ; $Fish$, Teleost fish and cephalopods ; $MicPhy$, Microphytes ; $MacDet$, Macrophytes and detritus.

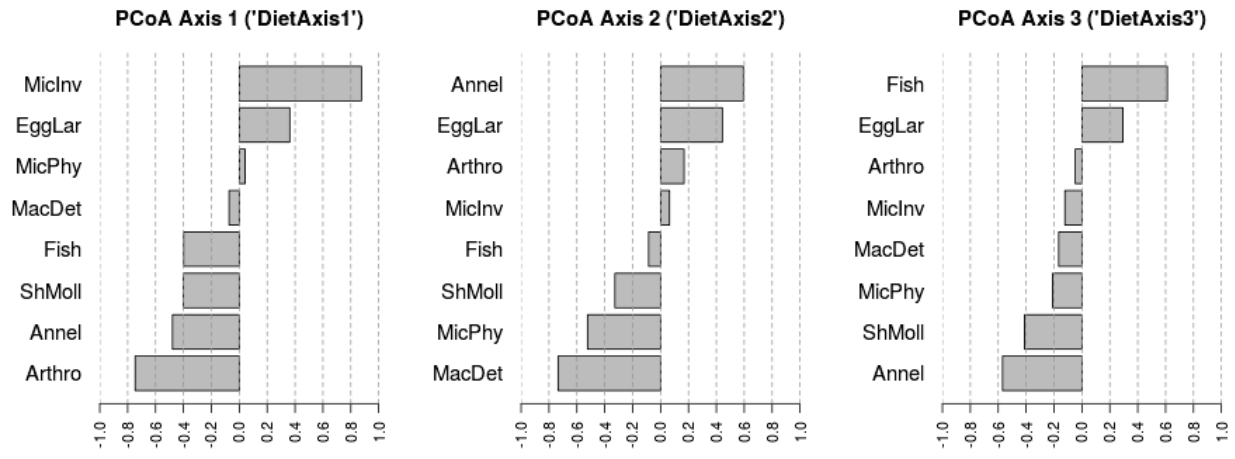
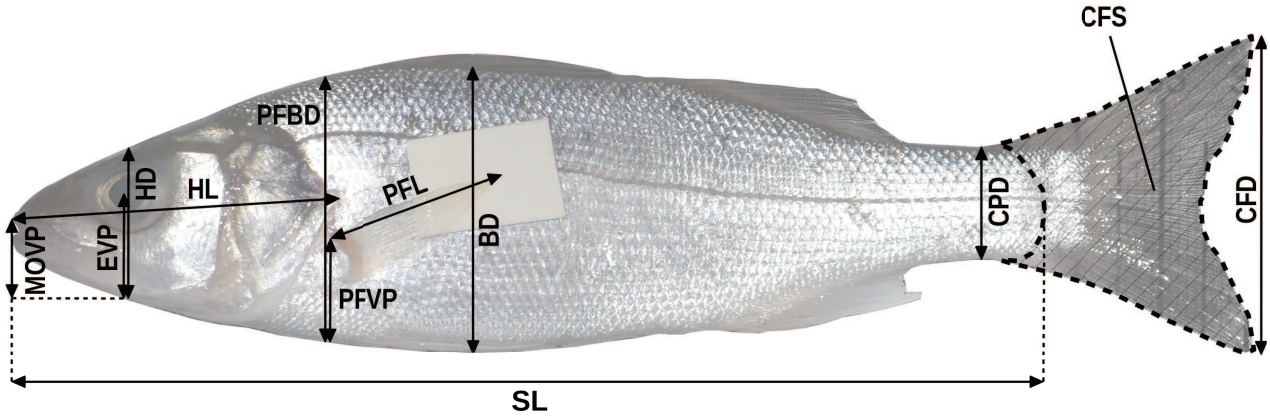


Figure B.5 – Correlation between the first axes of the PCoA and each of the eight food categories. Abbreviations for food categories : $MicInv$, Microinvertebrates ; $EggLar$, Eggs and macrofaunal larvae ; $Annel$, Annelids ; $Arthro$, Arthropods ; $ShMoll$, Shelled molluscs ; $Fish$, Teleost fish and cephalopods ; $MicPhy$, Microphytes ; $MacDet$, Macrophytes and detritus.



SL: Standard length
BD: Body depth
HL: Head length
HD: Head depth
EVP: Eye vertical position
MOVP: Vertical position of mouth opening
PFVP: Vertical position of pectoral fin
PFBD: Body depth at pectoral fin insertion
PFL: Pectoral fin length
CPD: Caudal peduncle depth
CFD: Caudal fin depth
CFS: Caudal fin surface

Figure B.6 – Morphological measurements on fish ecophases

Table B.3 – Definition of morphological measurements. Distances are straight line distances. Abbr., Abbreviation.

Morphological measurement	Abbr.	Definition	References
Standard length	SL	Horizontal distance from the anteriormost part of the snout to the end of the terminal vertebra.	Nakamura (1985)
Body depth	BD	Maximum body depth.	Gatz (1979), Dumay (2003), Villéger (2008)
Head length	HL	Oblique distance from the anteriormost part of the head (jaws closed) to the posteriormost point of the opercular bone, excluding spines and the gill membrane.	Holčik et al. (1989)
Head depth	HD	Head depth along the vertical axis crossing eye position. For flatfish, vertical axis crossing the center of the pupil of the lower eye.	Winemiller (1991), Villéger (2008)
Vertical position of the eye	EVP	Vertical distance between the center of pupil and the ventral side of the head.	Winemiller (1991), Villéger (2008)
Vertical position of mouth opening	MOVP	Vertical distance between the (lower part of the) anterior tip of the upper jaw and the ventral side of the head along the vertical axis crossing eye position.	Villéger (2008)
Vertical position of pectoral fin	PFVP	Vertical distance from the ventral side to the insertion of the pectoral fin.	Adapted from Schleuter et al. (2012)
Body depth at pectoral fin insertion	PFBD	Body depth at the insertion of the pectoral fin.	Schleuter et al. (2012)
Pectoral fin length	PFL	Oblique distance from the base of the pectoral fin to the extreme tip of the fin at its longest point.	Gatz (1979), Villéger (2008)
Caudal peduncle depth	CPD	Least vertical distance along a straight line between the dorsal and the ventral surfaces of the caudal peduncle.	Holčik et al. (1989), Winemiller (1991)
Caudal fin depth	CFD	Vertical dimension of the smallest rectangle in which the splayed (but not stretched) caudal fin can be entirely contained.	Adapted from Gatz (1979)
Caudal fin surface	CFS	Surface of the caudal fin including scale cover.	Gatz (1979)

Table B.4 – Functional traits selected *a priori*. Morphological measurements are detailed in Fig. B.6 and Table B.3.

Niche axis	Functional trait	Abbreviation	Computation	Ecological performance	References
Diet and food acquisition	Relative head length	*HLpSL*	$\frac{HL}{SL}$	Succion capacity (+) Filtration capacity (+) Maximum size of ingested animal prey (+) Share of plants and detritus in the diet (−)	Gatz (1979) ; Piet (1998) ; Sibbing and Nagelkerke (2001)
	Vertical position of mouth opening	*MOVPpHD*	$\frac{MOVP}{HD}$	Vertical position of food in the water column (+)	Villéger (2008) ; Schleuter et al. (2012)
	Axis 1 of food spectrum	*DietAxis1*	*PCoA, axis 1*	Micro-sized animal prey (microinvertebrates) (+) Medium- and larger-sized animal prey (−)	This study (Appendix B, section B.2)
	Axis 2 of food spectrum	*DietAxis2*	*PCoA, axis 2*	Vegetal and detrital food (−) Soft-bodied animal prey (+)	This study (Appendix B, section B.2)
	Axis 3 of food spectrum	*DietAxis3*	*PCoA, axis 3*	Larger-sized mobile prey (+) Low-mobility, medium-sized benthic prey (−)	This study (Appendix B, section B.2)
Swimming capacity and passive behaviour	Vertical position of the eye	*EVPpHD*	$\frac{EVP}{HD}$	Vertical position of the fish in the water column (−) Amount of swimming (mobile *vs.* sedentary behaviour) (−)	Gatz (1979)
	Relative body depth	*BDpSL*	$\frac{BD}{SL}$	Acceleration capacity (+), Maneuvering capacity (+), Energetic cost of sustained swimming (+) Current velocity in the habitat (−) Vulnerability to predation (−)	Nikolski, 1933 ; Gatz, 1979 ; Webb, 1984 ; Vøllstad et al., 2004 ; Nilsson et al., 1995
	Relative length of the pectoral fin	*PFLpSL*	$\frac{PFL}{SL}$	Current velocity in the habitat (−) Maneuvering capacity (+)	Gatz (1979)
	Vertical insertion of the pectoral fin	*PFVPpPFBD*	$\frac{PFVP}{PFBD}$	Turning capacity (+)	Dumay et al. (2004) *in* Villéger et al. (2010) ; Schleuter et al. (2012)
	Throttling of the caudal peduncle	*CFDpCPD*	$\frac{CFD}{CPD}$	Acceleration capacity (−) Energetic cost of sustained swimming (−)	Blake (2004) *in* Villéger (2008) ; Webb (1984, 1988) *in* Sibbing and Nagelkerke (2001)
	Relative depth of the caudal fin	*CFDpBD*	$\frac{CFD}{BD}$	Energetic cost of sustained swimming (−)	Gatz (1979)
	Aspect ratio of the caudal fin	*sqCFDpCFS*	$\frac{CFD^2}{CFS}$	Energetic cost of sustained swimming (−) Acceleration capacity (−) Maneuvering capacity (−)	Keast and Webb (1966) ; Gatz (1979) ; Mahon (1984) ; Villéger (2008)

B.3.2 Conventions for peculiar morphologies

The computation of some ecomorphological traits was adjusted to account for peculiar morpho-
1030 logies following Villéger (2008) and Villéger et al. (2010).

Lateralized swimming and settling behaviour in Pleuronectiform species (*Solea solea*, *Solea senegalensis* and *Platichthys flesus*) required adjustments in the computation of the vertical position of the mouth opening ($MOVPpHD$), the vertical position of the eye ($EVPpHD$), the relative body

depth ($BDpSL$) and the vertical insertion of the pectoral fin ($PFVPpPFBD$). Body depth (BD) was replaced by body width (i.e. the maximum vertical distance between the eyed and the blind side) in the computation of $BDpSL$. As eyes are positioned on the uppermost side the body, $EVPpHD$ was set to 1. $MOVPpHD$ was set to 0. Given the low manoeuvering and turning capacity of flatfish, we solely considered the pectoral fin of the blind side when computing $PFVPpPFBD$ (i.e., $PFVPpPFBD$ was set to 0).

The caudal fin in Anguilliform species (*Anguilla anguilla*, *Conger conger*) is not distinct from dorsal and anal fins (Villéger, 2008). The relative depth of the caudal fin ($CFDpBD$) was set to 0 emphasizing its extreme shortening in Anguilliform species. $CFDpCPD$ was set to 1 in the absence of caudal peduncle. The aspect ratio of the caudal fin ($sqCFDpCFS$) was ascribed the intermediary value (among the pool of sampled ecophases) of 2.30 because Anguilliform species are neither free-swimming fish nor acceleration specialists.

B.3.3 Documenting the functional trait matrix

The ecomorphological traits were measured on a set of 283 individuals belonging to the 62 ecophases (34 species) sampled in the 13 dyked and intertidal habitats. The median number of measured individuals per ecophase was 4 ($min = 1$; $max = 17$). Eighty-four individuals were measured from pictures, of which 47 originated from Iglésias (2013) and 30 from Lanoiselée (2004). Twenty-two early juveniles of gilt-head sea bream *Sparus aurata* were collected from a hatchery. The remainder of the fish (177) were collected *a posteriori* in the Gironde estuary or in adjoining marine or continental hydrosystems. The morphological characteristics were measured in the laboratory on fresh or defrosted individuals.

The ecomorphological traits were aggregated per ecophase using weighted medians. Individual measurements were weighted to account for the integrity of the fish body parts and the quality of the source pictures. The filled functional trait matrix is supplied in Table B.5.

B.4 Minimizing redundancy in the functional characterization

Redundancy in the functional characterization of the fish ecophases was assessed based on the Spearman correlation coefficients between the pairwise combinations of traits (Fig. B.7). Two traits ($BDpSL$ and $CFDpCPD$) were discarded so that the correlation coefficient between any pair of traits did not exceed 0.60.

Table B.5 – Functional trait values. n : number of measured individuals (morphological measurements).

Ecophase code	n	HLpSL	MOVPpHD	DietAxis1	DietAxis2	DietAxis3	EVPpHD	BDpSL	PFLpSL	PFVPpPFBD	CFDpCPD	CFDpBD	sqCFDpCFS
AbrBraE1	2	0.251	0.430	0.512	-0.013	-0.037	0.512	0.312	0.205	0.222	4.003	1.296	3.808
AbrBraE2	3	0.234	0.452	0.010	-0.206	-0.108	0.559	0.389	0.217	0.252	3.707	1.131	3.485
AloFalE1	3	0.307	0.558	0.308	-0.271	-0.061	0.573	0.267	0.191	0.151	4.013	1.598	4.590
AloFalE2	2	0.271	0.642	-0.022	-0.186	0.168	0.630	0.266	0.171	0.159	2.764	1.037	2.498
AmeMelE2	6	0.272	0.567	-0.275	-0.034	-0.005	0.769	0.255	0.177	0.442	2.694	1.306	2.038
AmeMelE3	1	0.338	0.438	-0.246	-0.214	0.281	0.780	0.301	0.182	0.592	2.676	1.117	2.046
AngAngE1	3	0.120	0.548	-0.320	0.280	-0.230	0.783	0.064	0.030	0.447	1.000	0.000	2.300
AngAngE2	4	0.117	0.563	-0.320	0.280	-0.230	0.779	0.071	0.044	0.547	1.000	0.000	2.300
AngAngE3	4	0.111	0.580	-0.264	0.077	0.133	0.753	0.069	0.047	0.561	1.000	0.000	2.300
ArgRegE1	6	0.323	0.530	-0.264	0.077	0.133	0.735	0.311	0.216	0.413	2.415	0.798	1.057
ArgRegE2	5	0.296	0.419	-0.271	0.049	0.368	0.701	0.315	0.201	0.375	2.243	0.734	1.151
BliBjoE1	9	0.260	0.515	0.512	-0.013	-0.037	0.527	0.300	0.187	0.229	3.675	1.309	3.189
BliBjoE2	5	0.248	0.415	-0.193	-0.323	-0.109	0.522	0.364	0.209	0.223	4.056	1.263	3.699
CarGibE2	2	0.243	0.540	0.236	-0.378	-0.083	0.569	0.419	0.188	0.197	2.920	1.097	2.735
CheLabE1	1	0.286	0.595	0.067	0.281	-0.115	0.549	0.203	0.170	0.731	2.948	1.452	2.080
CilMusE1	5	0.221	0.288	0.438	0.086	0.072	0.561	0.168	0.152	0.695	2.561	0.888	1.228
ConConE2	2	0.150	0.510	0.009	-0.055	0.366	0.774	0.068	0.054	0.556	1.000	0.000	2.300
CypCarE2	2	0.343	0.404	-0.018	0.086	-0.209	0.598	0.358	0.212	0.172	2.954	1.090	2.640
CypCarE3	5	0.293	0.463	-0.241	-0.141	-0.263	0.710	0.340	0.192	0.195	3.147	1.251	2.850
DicLabE1	6	0.325	0.563	0.449	0.107	0.090	0.603	0.226	0.137	0.378	2.378	1.153	1.671
DicLabE2	4	0.326	0.539	-0.242	0.191	0.009	0.637	0.252	0.170	0.353	2.678	1.111	2.126
DicLabE3	5	0.308	0.522	-0.289	0.028	0.438	0.691	0.273	0.188	0.407	2.883	1.098	2.471
DicPunE1	3	0.338	0.556	0.136	0.088	0.001	0.599	0.250	0.181	0.336	2.613	1.261	2.363
DicPunE2	7	0.321	0.584	-0.156	0.185	0.185	0.657	0.280	0.167	0.356	2.434	1.025	1.928
DicPunE3	2	0.313	0.685	-0.289	0.028	0.438	0.725	0.269	0.160	0.357	2.981	1.316	2.477
EngEncE1	3	0.255	0.446	0.191	0.165	0.099	0.623	0.175	0.105	0.222	3.276	1.500	3.540
GamHolE1	7	0.252	0.676	0.056	-0.267	-0.063	0.569	0.237	0.228	0.488	1.662	0.992	1.083
GasAcuE1	3	0.293	0.514	0.512	-0.013	-0.037	0.581	0.228	0.146	0.484	3.754	0.860	1.721
GasAcuE2	8	0.293	0.590	0.049	0.198	-0.148	0.644	0.250	0.195	0.530	5.239	0.963	2.209
GymCerE2	12	0.324	0.324	-0.197	-0.043	0.138	0.752	0.272	0.221	0.428	3.377	1.132	2.373
LepGibE1	1	0.351	0.462	0.471	0.004	-0.017	0.648	0.386	0.262	0.371	2.050	0.691	1.734
LepGibE2	9	0.367	0.520	-0.140	0.066	0.083	0.650	0.412	0.298	0.346	2.735	0.854	2.234
LepGibE3	1	0.346	0.672	-0.290	-0.088	0.197	0.735	0.476	0.282	0.350	2.472	0.760	1.983
LizRamE1	8	0.277	0.660	0.051	0.131	-0.118	0.546	0.247	0.177	0.642	2.266	1.034	1.623
LizRamE2	10	0.267	0.617	0.225	-0.402	-0.091	0.488	0.216	0.182	0.591	2.543	1.275	1.895
PlaFleE1	7	0.310	0.000	-0.010	0.255	-0.251	1.000	0.105	0.110	0.000	2.848	0.683	1.669
PlaFleE2	3	0.309	0.000	-0.320	0.280	-0.230	1.000	0.104	0.125	0.000	2.698	0.639	1.543
PlaFleE3	5	0.276	0.000	-0.323	0.082	-0.104	1.000	0.109	0.141	0.000	3.181	0.703	1.797
PomMicE1	13	0.280	0.638	0.443	0.083	0.070	0.867	0.192	0.250	0.771	2.308	1.066	1.260
PomMicE2	1	0.264	0.661	-0.260	0.088	-0.282	0.851	0.166	0.210	0.726	2.305	1.067	1.077
PomMinE1	1	0.266	0.550	0.311	0.114	-0.126	0.865	0.161	0.188	0.724	2.587	1.325	1.680
PomMinE2	6	0.263	0.653	-0.325	0.105	-0.315	0.860	0.170	0.225	0.726	2.627	1.280	1.468
PseParE1	3	0.250	0.742	0.512	-0.013	-0.037	0.598	0.238	0.139	0.193	3.496	1.708	3.568
PseParE2	3	0.248	0.648	0.136	0.088	0.001	0.592	0.247	0.158	0.203	3.132	1.664	3.450
PseParE3	5	0.221	0.646	-0.110	-0.285	-0.016	0.548	0.244	0.180	0.231	3.526	1.627	3.137
RutRutE2	6	0.241	0.485	-0.029	-0.424	-0.168	0.541	0.281	0.187	0.237	4.147	1.484	3.611
RutRutE3	2	0.217	0.418	-0.204	-0.473	-0.138	0.537	0.302	0.188	0.221	3.762	1.216	2.983
SanLucE1	2	0.321	0.569	0.512	-0.013	-0.037	0.628	0.223	0.132	0.418	2.469	1.172	1.551
ScaEryE1	1	0.317	0.615	0.136	0.088	0.001	0.594	0.234	0.128	0.214	2.285	0.909	1.869
ScaEryE2	4	0.247	0.669	-0.187	-0.448	-0.110	0.517	0.330	0.218	0.208	3.534	1.207	3.462
ScaEryE3	4	0.227	0.577	-0.037	-0.405	0.025	0.543	0.354	0.209	0.222	3.543	1.078	3.381
SilGlaE3	1	0.181	0.584	-0.283	0.021	0.064	0.759	0.198	0.152	0.573	2.522	0.623	1.333
SolSenE2	4	0.202	0.000	-0.307	0.147	-0.288	1.000	0.070	0.090	0.000	1.817	0.570	1.559
SolSolE1	1	0.229	0.000	0.471	0.004	-0.017	1.000	0.073	0.069	0.000	1.304	0.334	0.939
SolSolE2	13	0.214	0.000	-0.307	0.147	-0.288	1.000	0.081	0.067	0.000	1.621	0.446	1.302
SpaAurE1	6	0.294	0.358	0.280	0.220	-0.101	0.554	0.281	0.211	0.408	2.863	1.115	1.750
SpaAurE2	17	0.335	0.310	-0.320	0.280	-0.230	0.592	0.327	0.233	0.406	3.224	1.072	2.150
SpaAurE3	2	0.305	0.387	-0.323	0.082	-0.104	0.700	0.404	0.336	0.352	3.900	0.864	2.774
SprSprE1	4	0.261	0.678	0.446	0.107	0.090	0.611	0.240	0.144	0.204	2.826	1.193	2.946
SquCepE1	1	0.246	0.623	-0.124	-0.141	0.012	0.695	0.213	0.179	0.289	2.953	1.386	2.497
SynRosE2	7	0.140	0.676	0.446	0.107	0.090	0.685	0.040	0.026	0.681	8.798	1.707	2.029
TinTinE2	2	0.267	0.546	-0.182	-0.257	-0.096	0.681	0.316	0.201	0.187	2.157	1.115	2.102

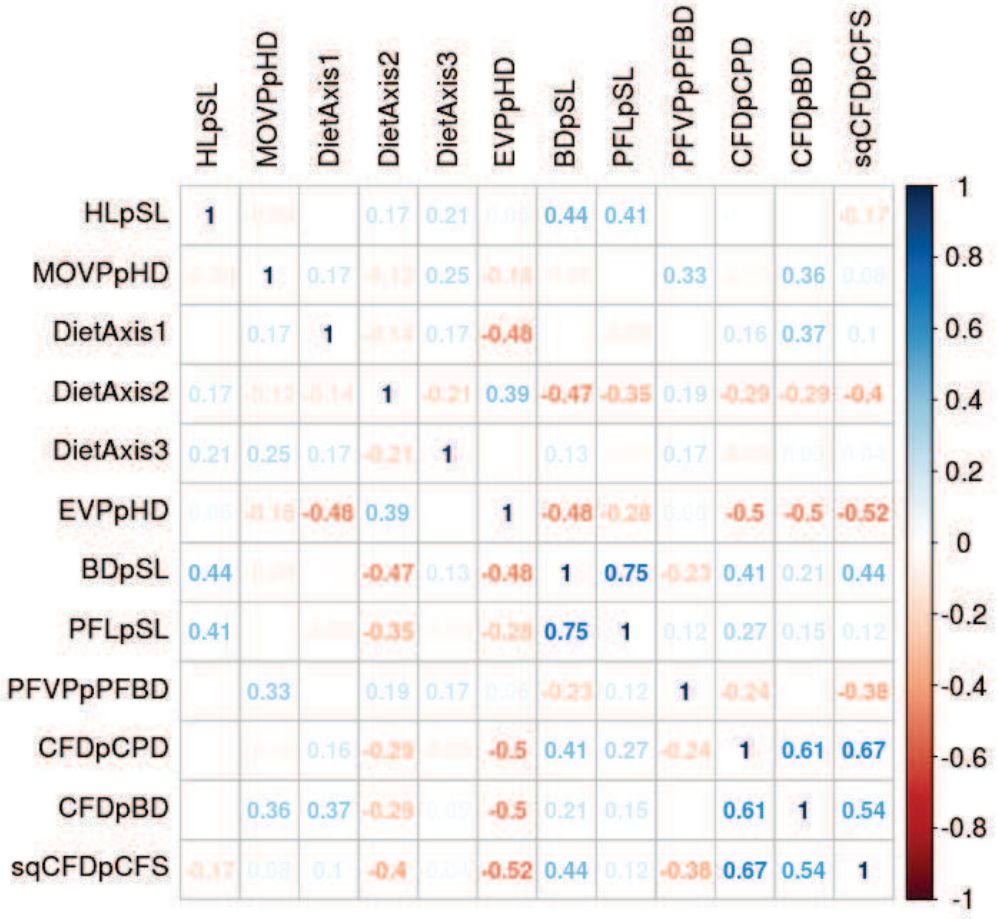


Figure B.7 – Correlation between functional traits. Values are Spearman correlation coefficients.

C Computation of the effect size

'Effect size' is a way to measure the magnitude of the difference between two groups (Coe, 2002). Here, the purpose was to compare the functionnal diversity between an observed community and a set of simulated communities.

A popular method to express an effect size is the 'standardized effect size' (SES; Gotelli and McCabe, 2002). Let FD be an index of functional diversity and n_{sim} the number of communities simulated under a null model. The standardized effect size (SES) is measured as follows :

$$SES = \frac{FD_{obs} - \overline{FD_{sim}}}{sd(FD_{sim})}$$

where $\overline{FD_{sim}}$ and $sd(FD_{sim})$ are the mean and the standard deviation of the simulated FD values, respectively.

Assigning a significance value to the SES relies on a normal distribution of the simulated values after centering and scaling. However, this condition is not always fulfilled (e.g., Bernard-Verdier et al., 2012).

Following Bernard-Verdier et al. (2012), we computed the effect size (ES) as :

$$ES = 2 \times (P - 0.5)$$

where :

$$P = \frac{\sum_{i=1}^{n_{sim}} \mathbf{1}_{FD_i < FD_{obs}} + \frac{\sum_{i=1}^{n_{sim}} \mathbf{1}_{FD_i = FD_{obs}}}{2}}{n_{sim} + 1}.$$

and $\mathbf{1}$ is the indicator function.

With this formula, ES varies between -1 and 1. Values close to 0 indicate non-significant differences between the observed and the simulated values.

D A null model to account for the species tolerance to salinity

The well-known trial swap null model (null model 1) reshuffles species occurrences from a pool of species irrespective of the abiotic factors that prevent random reassembly, which may lead to overly diverse communities. A second null model (the null model 2, NM2) was developped to simulate more realistic communities based on an abiotic factor (i.e. salinity) that strongly shapes fish occurrence and abundance within estuaries. Salinity tolerance was assessed at the species level from an external fish database.

D.1 Defining the salinity tolerance of fish species

D.1.1 A database on fish in French lagoons and estuaries

Beam trawl surveys have been carried out since 2005 in the transitional waters of metropolitan France to assess their ecological status as required by the European Water Framework Directive 2000/60/EC (Delpech et al., 2010 ; Teichert et al., 2017). The transitional waters include mainly estuaries of the Atlantic and the Channel coasts. The largest transitional hydrosystems (the Gironde, Loire and Seine estuaries) are subdivided into several 'waterbodies' based on average salinity values. Salinity was measured at the end of every beam haul.

D.1.2 Characterization of the salinity tolerance

The salinity tolerance was not assessed at the ecophase level but only at the species level mainly because the smaller ecophases were not sampled efficiently with the fishing protocol. A species tolerance to salinity was characterized from the species frequency of occurrence among four predefined salinity classes : freshwater ($sal. < 0.5$), oligohaline ($0.5 \leq sal. < 5$), mesohaline ($5 \leq sal. < 18$), poly- and euhaline ($sal. \geq 18$). The assessment of salinity tolerance was based on a multi-step procedure (Fig. D.1).

The pattern of salinity tolerance of the 34 fish species sampled in the 13 dyked and intertidal sites is supplied in Table D.1. The tolerance of *Dicentrarchus punctatus* to salinity was corrected *a posteriori* to match the pattern of *Dicentrarchux labrax* : the salinity class '<0.5' was removed from the tolerated classes of *D. punctatus* although the FO in this class was higher (12.8%) than 10% of the maximum FO.

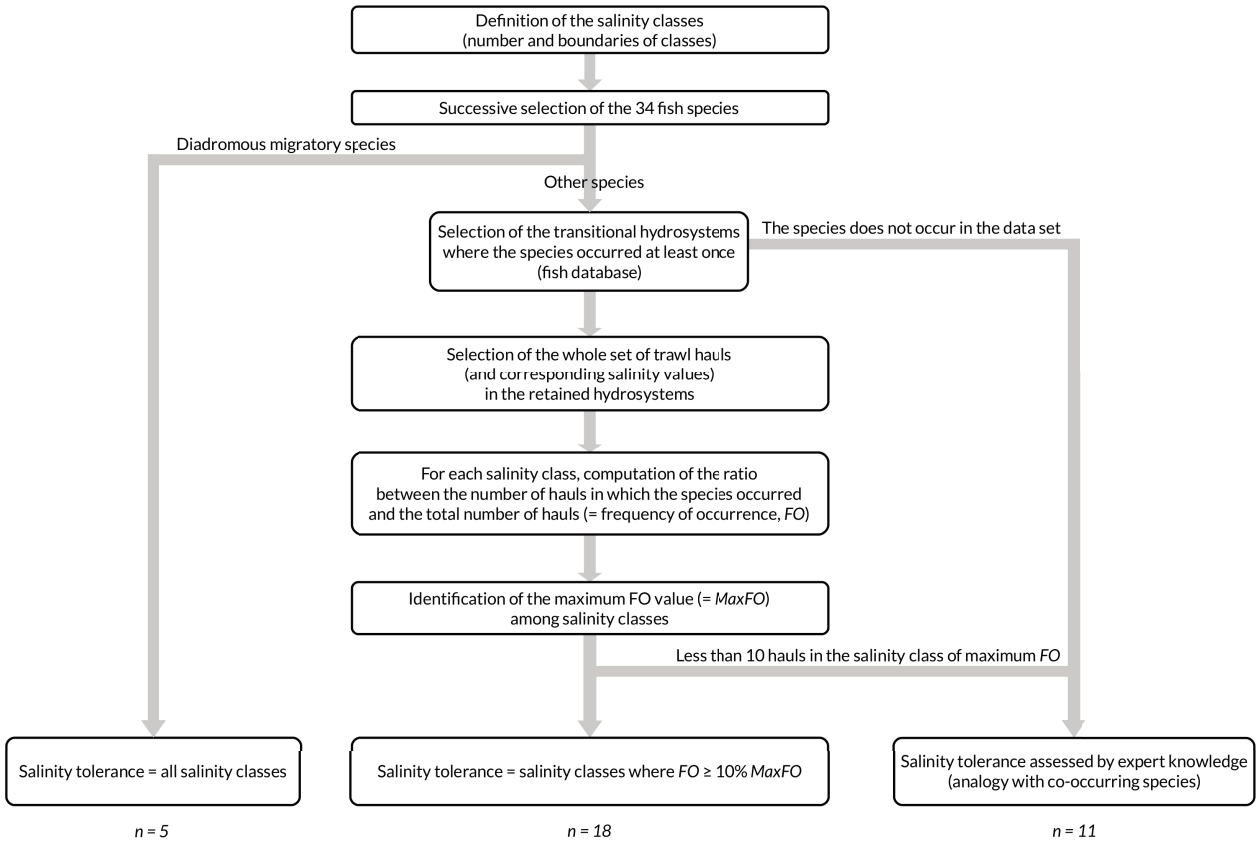


Figure D.1 – Assessment of the salinity tolerance of fish species. n is the number of fish species evaluated in each of the three pathways.

D.2 Community simulation

Communities were simulated following the steps illustrated on Fig. D.2.

Table D.1 – The tolerance of fish species to salinity. The pattern of salinity tolerance was described based on minimum occurrence in four predefined salinity classes.

Species	Tolerated salinity classes				Method
	Freshwater	Oligohaline	Mesohaline	Poly- and euhaline	
Abramis brama	+	+	−	−	FO in salinity classes
Alosa fallax	+	+	+	+	Diadromous
Ameiurus melas	+	+	+	−	Expertise
Anguilla anguilla	+	+	+	+	Diadromous
Argyrosomus regius	−	−	+	+	FO in salinity classes
Blicca bjoerkna	+	+	+	−	FO in salinity classes
Carassius gibelio	+	+	−	−	Expertise
Chelon labrosus	−	+	+	+	Expertise
Ciliata mustela	−	+	+	+	FO in salinity classes
Conger conger	−	−	+	+	FO in salinity classes
Cyprinus carpio	+	+	+	−	Expertise
Dicentrarchus labrax	−	+	+	+	FO in salinity classes
Dicentrarchus punctatus	−	+	+	+	FO in salinity classes
Engraulis encrasicolus	−	+	+	+	FO in salinity classes
Gambusia holbrooki	+	+	+	+	Expertise
Gasterosteus aculeatus	+	+	+	+	Diadromous
Gymnocephalus cernuus	+	+	+	−	Expertise
Lepomis gibbosus	+	+	+	−	Expertise
Liza ramada	+	+	+	+	Diadromous
Platichthys flesus	+	+	+	+	Diadromous
Pomatoschistus microps	+	+	+	+	FO in salinity classes
Pomatoschistus minutus	+	+	+	+	FO in salinity classes
Pseudorasbora parva	+	+	+	−	Expertise
Rutilus rutilus	+	+	−	−	FO in salinity classes
Sander lucioperca	+	+	+	−	FO in salinity classes
Scardinius erythrophthalmus	+	−	−	−	Expertise
Silurus glanis	+	−	−	−	Expertise
Solea senegalensis	−	+	+	+	FO in salinity classes
Solea solea	−	+	+	+	FO in salinity classes
Sparus aurata	−	+	+	+	FO in salinity classes
Sprattus sprattus	−	+	+	+	FO in salinity classes
Squalius cephalus	+	+	−	−	FO in salinity classes
Syngnathus rostellatus	−	−	+	+	FO in salinity classes
Tinca tinca	+	+	−	−	Expertise

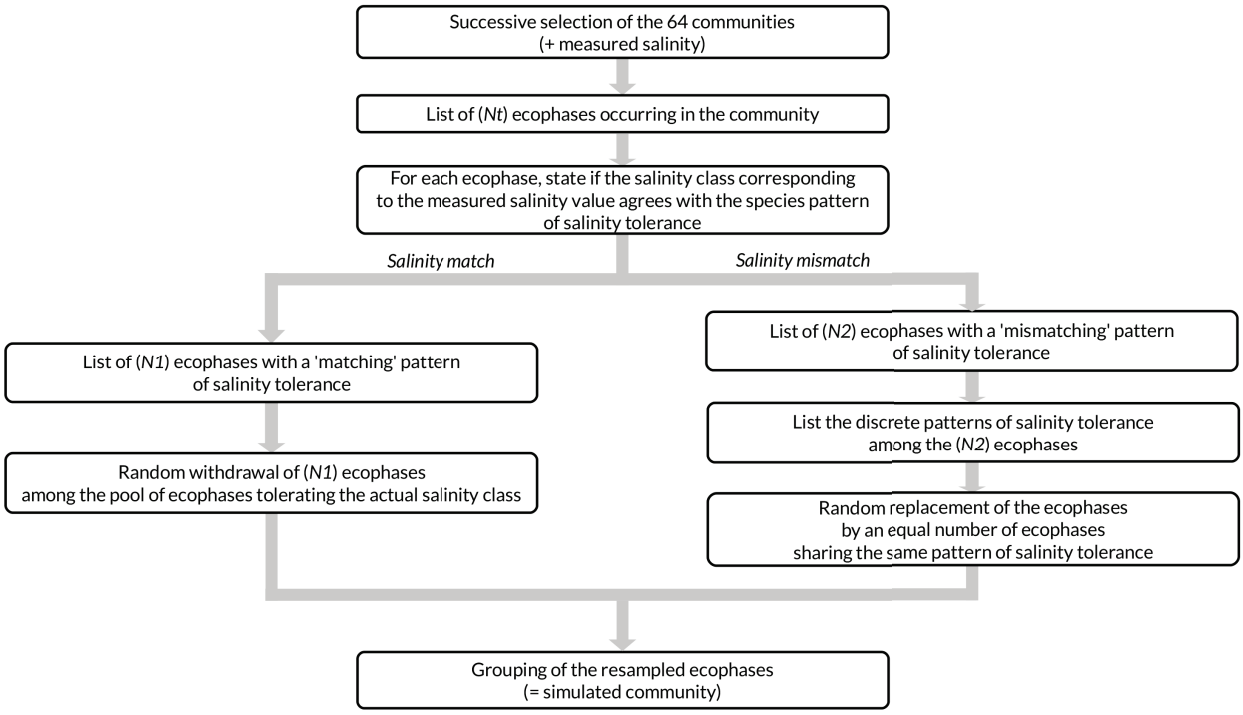


Figure D.2 – Simulation of communities under the null model 2 accounting for the species tolerance to salinity.

E Patterns of community assembly under the null model 1

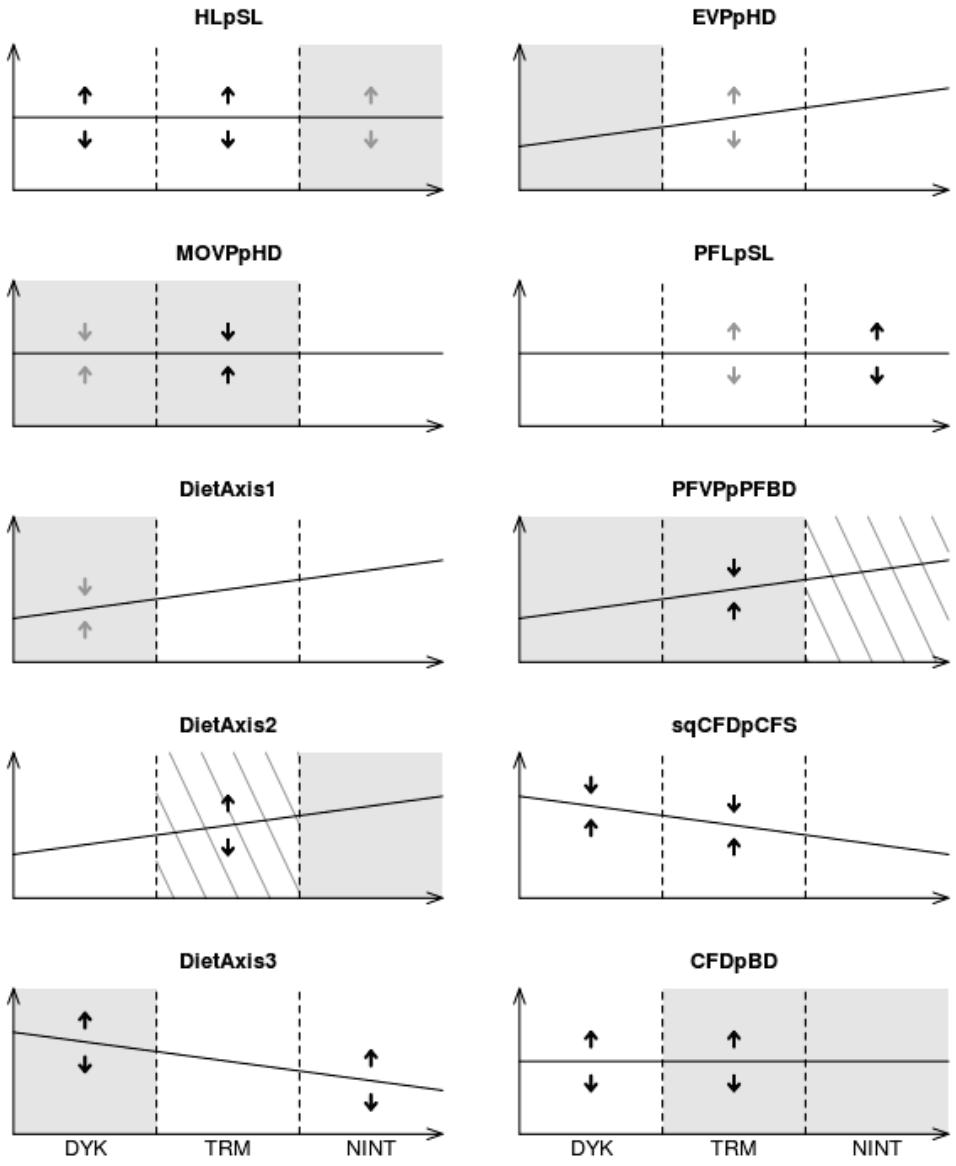


Figure E.1 – Patterns of community assembly along the naturalness gradient and monotonic trends in community-weighted means ($CWMs$). The X-axis represents the gradient of intertidal habitat naturalness (DYK, dyked marshes ; TRM, tidally restored marshes ; NINT, natural intertidal habitats) and the Y-axis represents the $CWMs$. Trends related to the $CWMs$ were corrected for salinity using Spearman semipartial correlation. Ascending and descending straight lines represent, respectively, significant positive and negative correlation between the $CWMs$ and intertidal naturalness. Horizontal straight lines indicate lack of significant correlation. Grey areas correspond to parts of the gradient where environmental filtering (i.e., lower-than-expected trait range) was detected under the null model 1 (trial swap). Striped areas indicate higher-than-expected trait range. Double arrows indicate either trait convergence (convergent arrows) or divergence (divergent arrows). Grey arrows indicate both lower significavity ($0.01 < p \leq 0.05$) and lower effect sizes ($-0.5 < median\, ES < 0.5$). Adapted from Bernard-Verdier et al. (2012).

Chapitre 6

Changements des communautés de necton dans les premiers temps de la dépoldérisation

1. Résumé en français

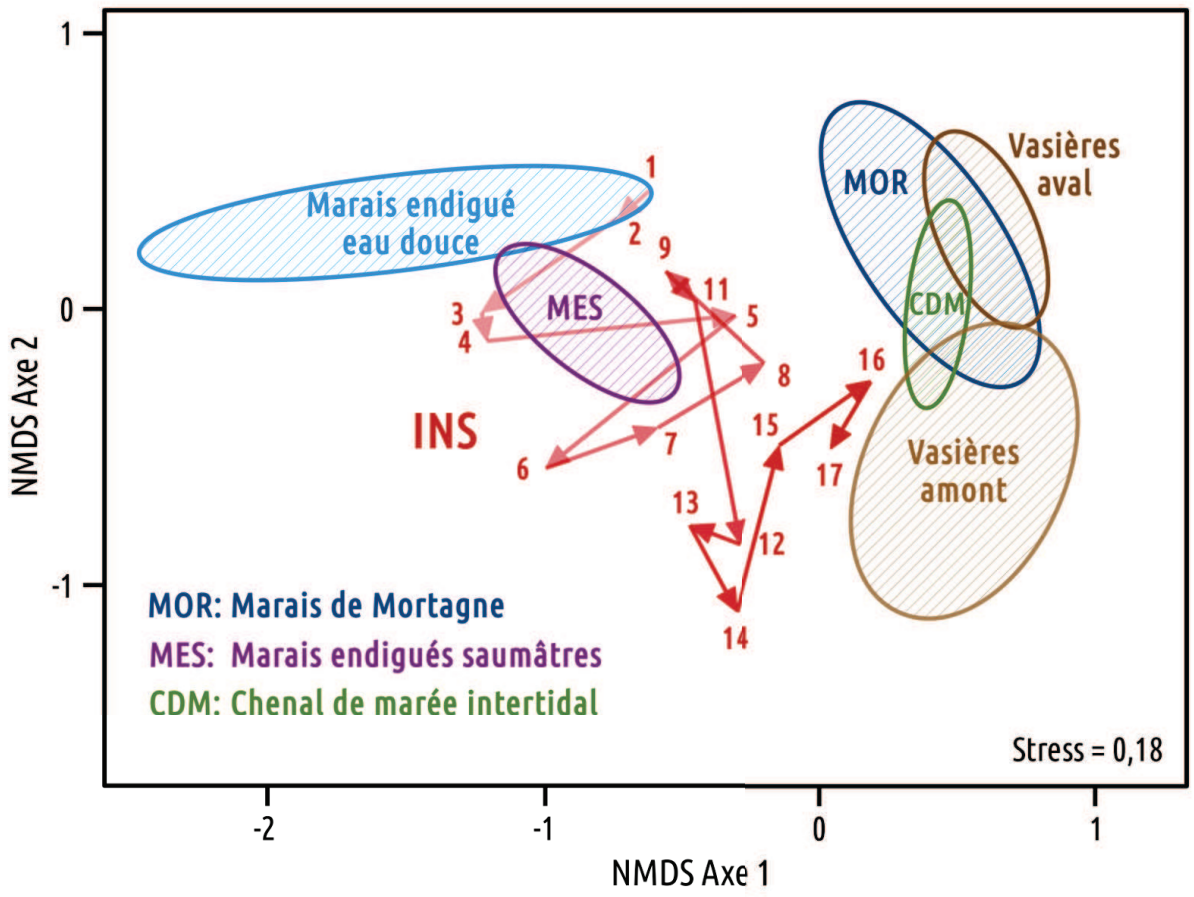
Au cours des dernières décennies, les projets de restauration se sont multipliés pour pallier la régression des marais intertidaux dans les estuaires et améliorer la défense contre les submersions marines (Goeldner-Gianella, 2007). S'agissant du necton, les études antérieures se sont principalement concentrées sur la recolonisation à court et à moyen terme des marais dépoldérisés, sans aborder spécifiquement les cinétiques de transformation des communautés dans les phases initiales de la restauration.

Nous avons étudié la dynamique précoce de transformation des communautés de necton dans un marais dépoldérisé (l'île Nouvelle) situé dans la zone oligohaline de l'estuaire de la Gironde (France). La dépoldérisation d'une zone d'environ 150 hectares s'est produite en février 2010, suite à la formation accidentelle d'une brèche dans la digue de ceinture. Les communautés de necton ont été décrites au niveau de deux stations d'échantillonnage : la station INS, située dans zone de rétention d'eau, et la station INS, située dans une zone bien drainée. Les suivis ont été réalisés pendant une période d'environ quatre ans après la dépoldérisation. Le principal objectif de la présente étude est d'identifier les tendances précoces dans la structure taxonomique et fonctionnelle des communautés de nectons au cours de la restauration d'un habitat intertidal.

Des analyses multivariées ont été menées pour identifier les changements de composition des communautés de necton au cours du temps. Les tendances temporelles relatives à l'abondance des espèces dominantes du necton et à la structure fonctionnelle des poissons (i.e. identité et diversité fonctionnelle) ont été étudiées au moyen d'une analyse factorielle dynamique (AFD).

Les résultats montrent que la composition du necton, initialement proche de celle des marais endigués, évolue graduellement vers la composition des habitats intertidaux naturels (notamment, vasières intertidales de l'amont de l'estuaire), sur l'ensemble de la période de suivi (Fig. 6.2). Ainsi, la restauration des marées semble amorcer une trajectoire de restauration.

Trois phases ont été identifiées au niveau de la station INS. Au cours de la première phase (12 mois), des espèces antérieures à la restauration se sont maintenues (*Anguilla anguilla*, *Ca-*



Codes des campagnes d'échantillonnage : (1) Décembre 2009 ; (2) Mai 2010 ; (3) Septembre 2010 ; (4) Décembre 2010 ; (5) Mai 2011 ; (6) Juillet 2011 ; (7) Septembre 2011 ; (8) Novembre 2011 ; (9) Janvier 2012 ; (11) Juin 2012 ; (12) Juillet 2012 ; (13) Octobre 2012 ; (14) Décembre 2012 ; (15) Mai 2013 ; (16) Août 2013 ; (17) Novembre 2013.

Figure 6.1 – Évolution temporelle de la composition des assemblages du necton à la station INS suite à la dépoldérisation de la partie nord de l'île Nouvelle (février 2010).

rassius gibelio) et ont même prospéré (*Ameiurus melas*, *Lepomis gibbosus* et *Cyprinus carpio*) dans les retenues d'eau permanentes. La deuxième phase (12 – 28 mois) a été caractérisée par le déclin de la plupart des espèces de poissons euryhalines d'eau douce et la progression concomitante des espèces estuariennes et diadromes (e.g., *Liza ramada*, *A. anguilla*), avec des captures particulièrement importantes de *L. ramada*. Pendant la troisième phase (28 – 45 mois), les espèces estuariennes (*Palaemon longirostris*) et diadromes (*A. anguilla*, *L. ramada*) ont dominé les assemblages du necton, bien que certaines espèces d'eau douce (*C. gibelio*, *C. carpio*) étaient encore présentes à de faibles niveaux d'abondance.

En comparaison avec la station INS, la composition du necton au niveau de la station INC a réagi plus rapidement à la restauration des marées. En effet, dès septembre 2011 (i.e. 18 mois après la dépoldérisation), les communautés à la station INS apparaissent assez similaires à celles des sites intertidaux naturels (i.e. vasières de l'amont).

L'AFD menée sur les abondances (i.e. captures par unité d'effort, ou CPUE) des espèces dominantes du necton à la station INS fait ressortir une période critique (fin 2011-début 2012) dans les séries chronologiques (Fig. 6.2). À cette période, les densités d'*A. melas* et de *L. gibbosus* atteignent à nouveau des valeurs faibles tandis que les abondances d'*A. anguilla* et de *P. longirostris* ont commencé à augmenter, et que celles de *L. ramada* se sont stabilisées.

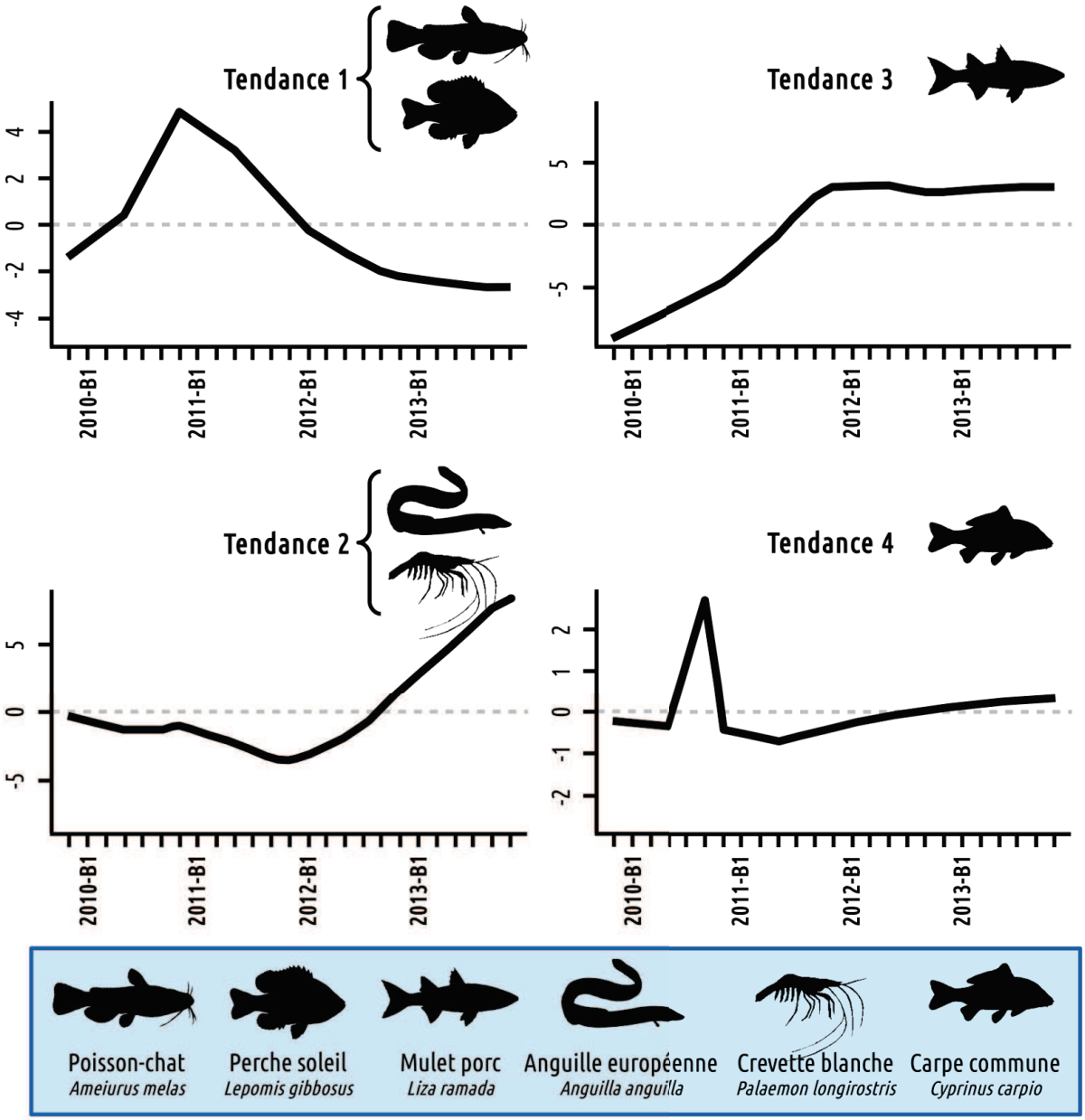


Figure 6.2 – Tendances temporelles des abondances (CPUE) des espèces dominantes du necton dans la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle (station INS), identifiées par l'analyse factorielle dynamique (AFD). L'axe des ordonnées représente les CPUE standardisées (i.e. centrées réduites).

Pour la plupart des traits fonctionnels (i.e. six sur huit), la diversité fonctionnelle ($FDis$) montre une tendance à la hausse au cours des troisième et quatrième années du suivi biologique (i.e., à partir du début de l'année 2012), au niveau de la station INS (Fig. 6.3). Cette tendance globale indique que les écophases de poissons coexistantes présentent des traits fonctionnels de plus en plus dissemblables, i.e., que l'habitat et la disponibilité des ressources augmentent, avec le temps de restauration. Par contraste, les tendances de l'indice $FDis$ varient considérablement selon les traits au cours des deux premières années (2010 et 2011) suivant le retour des marées. Ainsi, les premières phases de restauration n'ont pas favorisé une diversité fonctionnelle élevée au sein des assemblages de poissons à la station INS.

Dans la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle, l'analyse de l'évolution temporelle de la composition taxonomique et de l'abondance des espèces dominantes du necton indique une réponse

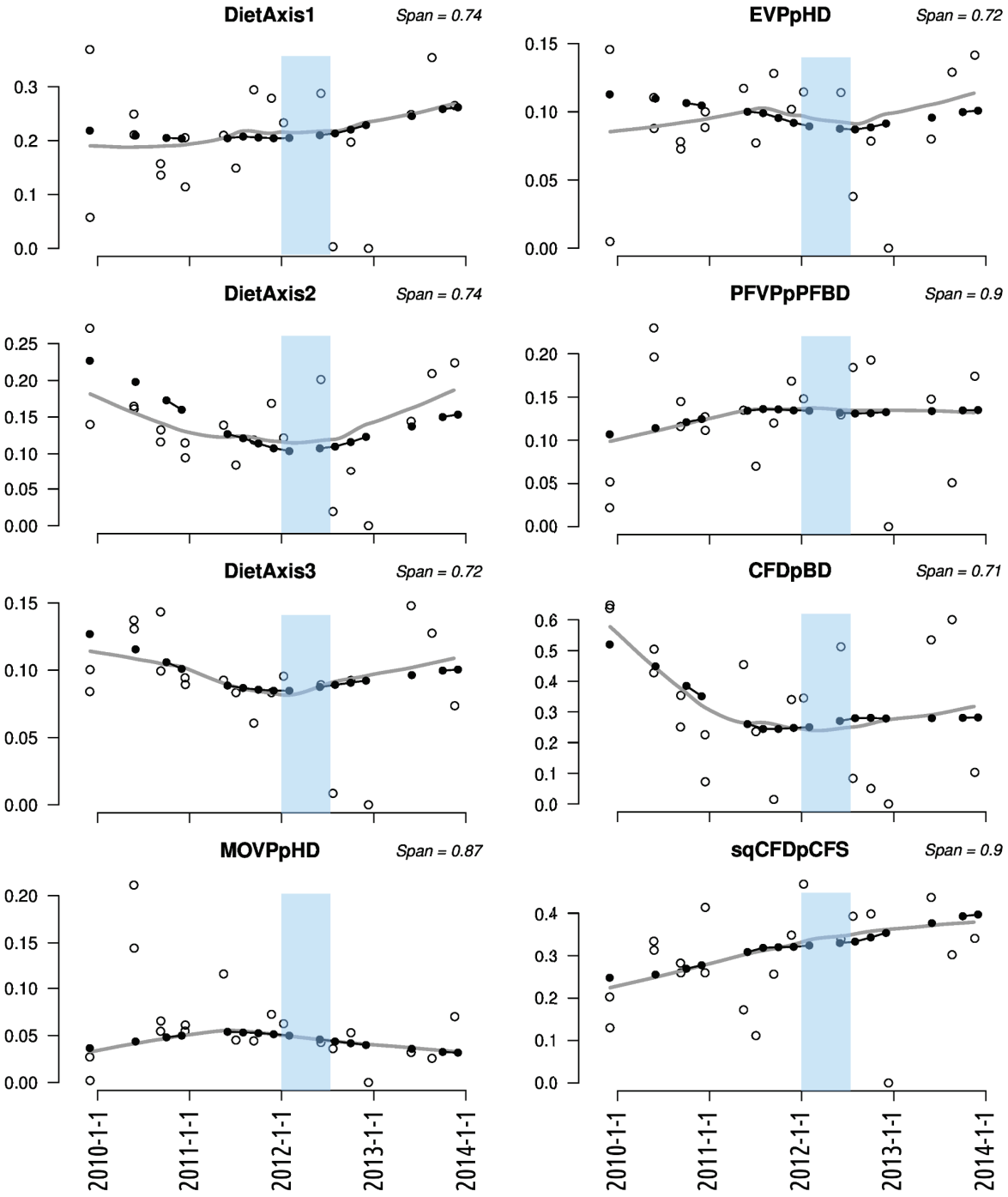


Figure 6.3 – Évolution de la diversité des traits fonctionnels au sein des communautés de poissons suite à la dépoldérisation de l'île Nouvelle (station INS). L'axe des ordonnées représente les valeurs de l'indice de diversité fonctionnelle ($FDis$). La colonne de gauche représente les traits fonctionnels associés à l'acquisition de la nourriture ($DietAxis1$, $DietAxis2$, $DietAxis3$ et $MOVPpHD$) ; la colonne de droite, les traits fonctionnels associés à la capacité de nage des poissons ($EVPpHD$, $PFVPpPFBD$, $CFDpBD$ et $sqCFDpCFS$). La zone bleutée correspond au premier semestre de l'année 2012, à partir duquel $FDis$ augmente pour six des huit traits fonctionnels. Légende : Points blancs, données brutes ; Line grise, données lissées ; Ligne et points noirs, ajustement produit par le modèle DFA retenu.

relativement lente des communautés à la restauration des marées. Au contraire, les études antérieures mettent majoritairement en évidence une réaction immédiate ou rapide du necton au rétablissement des submersions tidales (e.g. Brockmeyer et al., 1996 ; Taylor et al., 1998 ;

Able et al., 2002).

Plusieurs facteurs peuvent expliquer la faible cinétique de changement des communautés au niveau de la station INS, sur l'île Nouvelle. Tout d'abord, de vastes zones de rétention d'eau se sont formées dans la partie sud de la zone dépoldérisée peu après l'ouverture de la brèche en février 2010 (Lafon et al., 2014). Ces zones de rétention d'eau ont augmenté la superficie des habitats aquatiques pérennes disponibles pour le necton comparativement aux conditions antérieures à la restauration. Le drainage incomplet du site au cours des premières années de dépoldérisation a probablement favorisé la persistance des espèces présentes antérieurement. Par ailleurs, la dépoldérisation n'a pas entraîné une augmentation de la salinité de l'eau. Par conséquent, les espèces de poissons d'eau douce préexistantes n'ont pas été exclues sur la base de leur tolérance physiologique à la salinité. Or, l'extinction locale des espèces d'eau douce suite à l'émigration ou à la mortalité est un phénomène courant dans les premières phases de restauration des marées. Au niveau de la station INS, d'autres facteurs écologiques ont probablement contribué au renouvellement des espèces, comme le changement des conditions hydrodynamiques, les fluctuations des niveaux d'eau ou la forte turbidité (Hampel et al., 2003).

2. Projet d'article en anglais

Early trends in nekton communities during tidal marsh restoration

Authors

Alain Lechêne [1, a], Jérémy Lobry [a], Philippe Boët [a], Pascal Laffaille [b]

[1] Corresponding author ; E-mail address : alain.lechene@irstea.fr

[a] Irstea, UR EABX, centre de Bordeaux, 50 avenue de Verdun, F-33612 Cestas cedex, France

[b] EcoLab, Université de Toulouse, INP, UPS, ENSAT, Castanet-Tolosan, France

Abstract

Tidal restoration projects have been increasingly implemented to counteract the loss of intertidal wetlands in estuaries. Previous studies have mainly focused on short- and mid-term nekton use of tidally restored marshes, with little emphasis on rates and drivers of species turnover in early phases of restoration. We conducted a study based on a storm-breach tidally restored marsh located in the oligohaline zone of the Gironde estuary (France). Netkon communities were described at two sampling sites (i.e., a ponding area and a well flushed site) during a nearly 4-year period following tide restoration in February 2010. Our main objective was to identify early trends in the taxonomic and functional structure of nekton communities in the course of intertidal habitat development. Unconstrained multivariate techniques were used to identify change in nekton community composition through time. Temporal trends in the abundance of dominant nekton species and in the fish functional structure (i.e., identity and diversity) were investigated through dynamic factor analysis (DFA). Our results showed that nekton community composition gradually shifted from a dyked marsh community to a nearly natural intertidal habitat community, substantiating that tidal restoration initiated a recovery trajectory. Three phases were identified at the ponding site. During the first phase (December 2009 – December 2010), *Cyprinus carpio* (70.4% CPUE ; 63.4% BPUE) dominated nekton. In the second phase (May 2011 – June 2012), high numbers (83.9% CPUE) and biomass (78.9% CPUE) of *Liza ramada* stood out as a striking feature. During the third phase (July 2012 – November 2013), *Palaemon longirostris* (36.8% CPUE) and *Anguilla anguilla* (50.5%

BPUE) were the most abundant species in terms of numbers and biomass, respectively. DFA emphasized on a major turning point (i.e., late 2011-early 2012) in the time series of the dominant nekton species. Temporal trends in fish functional identity revealed that fish foraged less on low-mobility benthic prey and more on larger-sized mobile prey in the ponding areas with restoration time ; free-swimming strategists that thrived in a first phase were increasingly replaced by fish with high maneuvering and accelerating capacities. Temporal trends in functional diversity showed that the first two years of restoration did not clearly promote the coexistence of functionally dissimilar species. However, functional diversity increased during the third and fourth years of the monitoring, meaning that habitat and resource availability showed a delayed increase after tidal restoration. The persistence of vast ponding areas in early restoration phases and the more complete drainage of the site with restoration time clearly affected species turnover and the observed trends in functional identity and diversity.

Keywords

Restoration ecology ; Dynamic factor analysis ; Wetland restoration ; Intertidal environments ; Fish.

1 Introduction

Tidal restoration projects have been increasingly implemented to counteract the loss of intertidal wetlands in estuaries (Craft et al., 1999 ; Bakker et al., 2002 ; Wolters et al., 2005 ; Goeldner-Gianella, 2007). Re-establishing tidal submersion on formerly dyked marshlands initiates recovery trajectories towards natural intertidal habitats (Warren et al., 2002 ; Able et al., 2008). Biotic communities (i.e., vegetal and animal organisms) respond to tidal restoration at different rates. Estuarine nektonic and benthic organisms quickly disperse into tidally restored sites (Neckles et al., 2002). For these taxonomic groups, some community-level attributes (e.g., species richness, total density or biomass) may reach or exceed natural reference values within the first months of restoration while other attributes (e.g., species and functional group composition) recover at a slower rate (Levin et al., 1996 ; Roman et al., 2002 ; Able et al., 2008). Likewise, microphytobenthic production increases rapidly after tidal restoration exceeding the production of natural intertidal habitats, although benthic microalgal community composition restores at a slower rate (Zheng et al., 2004). Constrastingly, it takes much longer for vascular plant communities to restore to natural conditions (Babtie Group, 2001 ; Warren et al., 2002). In the best case, vascular plant cover reaches the values

observed in reference intertidal marshes within five years. A 12-year period was used as a guideline for the restoration of marsh vegetation cover in Delaware Bay (Teal and Weishar, 2005). However, fully natural vegetation structure may not be recovered even after a century (Babtie Group, 2001 ; Moreno-Mateos et al., 2012).

Temporal change in marsh use by nekton may be a good marker of ecosystem recovery. In fact, nekton organisms (i.e. teleost fish and decapod crustaceans) display a wide range of morphologies and use diverse habitats and food resources (Neckles et al., 2002). Because of their high position in intertidal food webs, nekton are good integrators of low-level ecosystem processes (Neckles et al., 2002). In addition, nekton contribute to several ecosystem services associated with intertidal environments, e.g., secondary production and stock support for species of commercial importance (Boesch and Turner, 1984 ; Neckles et al., 2002 ; Barbier et al., 2011 ; Liquete et al., 2016).

Biological monotoring of restoring sites still widely relies on community records despite legitimate criticism on the use of structural attributes to account for ecosystem restoration (Palmer et al., 1997 ; Brancalion and Holl, 2016). In general, community records (including species number, total density, total biomass and absolute and relative abundance of species) are a cost-effective technique that can easily be replicated through time and space allowing the build-up of time series. However, identifying recovery patterns from nekton structural response to tide restoration is a complicated task, for at least three reasons. First, nekton assemblages are characterized by high interannual variability (Drake and Arias, 1991a ; Kneib, 1997), making it difficult to define stable reference structural attributes. Besides, nekton assemblages fluctuate considerably with season in temperate estuaries (Drake and Arias, 1991b ; Laffaille et al., 2000 ; Green et al., 2009). Second, nekton respond quickly to tide restoration ; conspicuous changes often occur within the first days or weeks after the return of tidal flow (Taylor et al., 1998) and structural equivalence with undisturbed intertidal habitats may be reached within a few months or seasonal cycles (Roman et al., 2002 ; Able et al., 2008). Consequently, restoration trajectory and seasonal cycles are intricately intertwined and can not be easily disentangled (Hobbs et al., 2008). Third, tidal restoration can lead to a substantial increase in salinity (Konisky et al., 2006), depending on the level of previous tidal restriction and the salinity of surrounding tidal waters. Salinity exerts a strong physiological filter on species excluding the less euryhaline taxa and driving much of the species turnover in some tidally restored sites (Lechêne et al., in press). However, species turnover based on salinity tolerance does not intrinsically account for the ecological processes associated with ecosystem development.

Structural approaches based on community attributes have been increasingly supplemented with functional approaches to report on the status of restoring habitats or ecosystems (Kollmann et al., 2016). In the case of tidal marsh restoration, functional approaches include the assessment of

habitat use and profitability based on species length-frequency distributions (Mitsch, 2000), condition factors (Able et al., 2008 ; Dibble and Meyerson, 2012 ; van Liefferinge et al., 2012), food intake and availability (James-Pirri et al., 2001 ; Neckles et al., 2002 ; Fonseca et al., 2011), secondary production (Able et al., 2008), predator-induced mortality, and bioenergetic modelling (David et al., 2014). Approaches based on functional traits' diversity have seldom been used in the context of restoration (Hedberg et al., 2013). Yet, they provide a mechanistic framework that bridges the gap between ecological (i.e. biotic and abiotic) factors and community composition. The average values of functional traits within communities (i.e. functional identity) are expected to shift in response to ecological changes, reflecting (trait-based) selection of the best performing individuals (i.e. with highest fitness ; Violle et al., 2007). The spreading of functional traits' values is expected to increase in the course of restoration, reflecting increasing use and availability of habitats and food resources.

To our knowledge, previous studies have mainly focused on short- and mid-term nekton use of tidally restored marshes, with little emphasis on rates and drivers of species turnover in early phases of restoration (see however Raposa, 2002 and Able et al., 2008). Data on European study sites are particularly scarce. The unpredictable nature of storm-breach tide restoration accounts for the scarcity of early monitorings in the case of unassisted restoration. We conducted a study based on storm-breach tidally restored marshes in the Gironde estuary (France). Our main objective was to identify early trends in the taxonomic and functional response of nekton communities to tide restoration. Unconstrained multivariate techniques were used to identify change in community taxonomic composition through time. Change in the abundance of dominant nekton species and change in fish functional structure (i.e., identity and diversity) were investigated based on time series analysis techniques.

2 Material and methods

2.1 Study sites

The Gironde (France ; Fig. 1) is one of the largest estuaries in Europe, which surface area is approximately 635 km^2 at high tide (Lobry et al., 2003). It is characterized by semi-diurnal macrotides ; tidal range near the mouth varies from 2.5 m to more than 5.5 m during spring tides (Kapsimalis et al., 2004). The intertidal zones represent 14% of the total surface of the estuary. Mudflats and marshes account for 79% and 21% of the intertidal area, respectively (Lobry, 2004). The surface area of dyked marshlands associated with the estuary islands and banks is approximately 400 km^2.

The main focus of our study was a storm-breached area located on the Nouvelle island. The

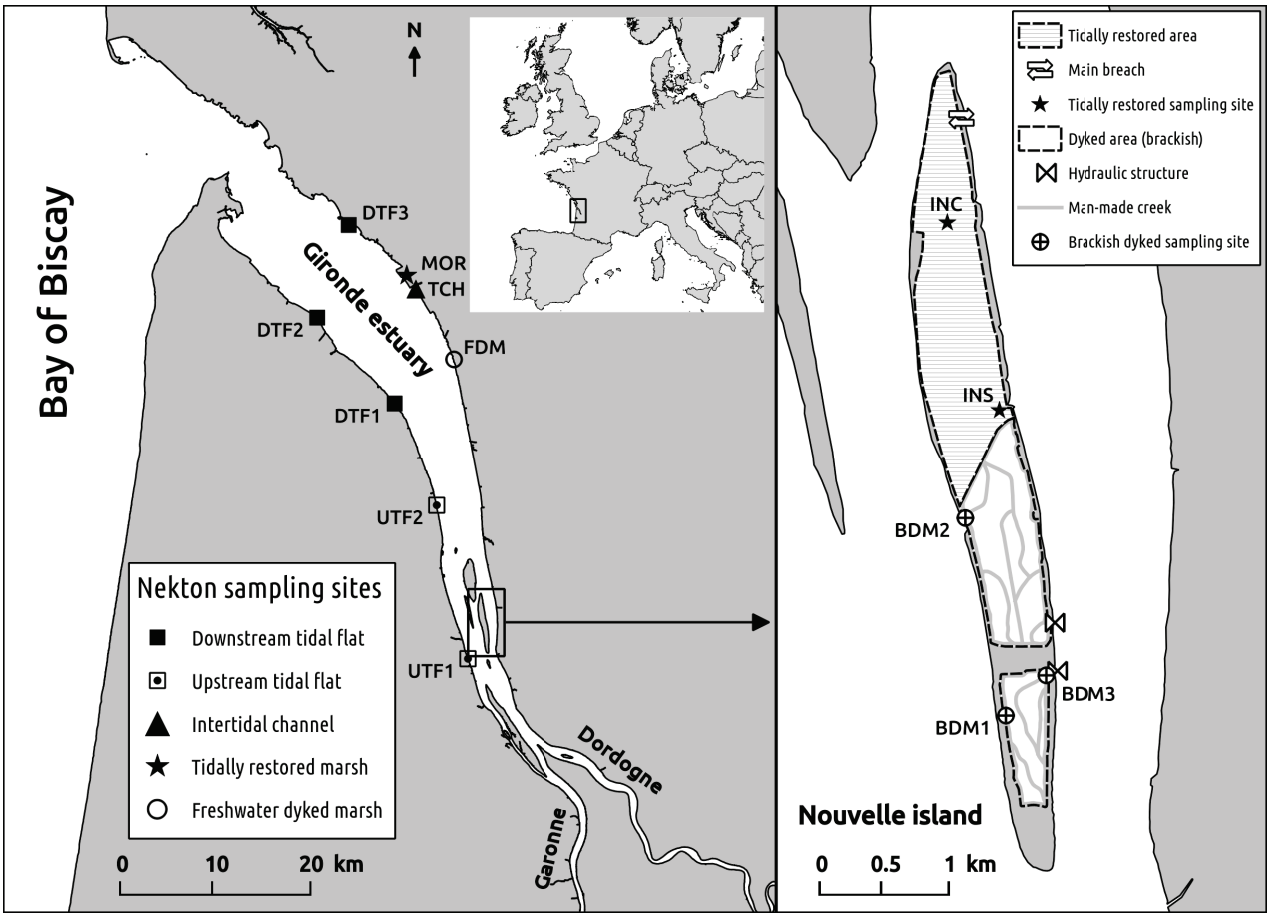


Figure 1 – Location of the Nouvelle island and the nekton sampling sites in the Gironde estuary. Abbreviations for sampling sites : UTF, Upstream tidal flats ; DTF, Downstream tidal flats ; TCH, Tidal channel ; MOR, Mortagne marsh ; INC and INS, Central (INC) and southern (INS) sampling sites in the tidally restored area of the Nouvelle island ; BDM, Brackish dyked marshes ; FDM : Freshwater dyked marsh.

Nouvelle island is an island 6.3 km long and 0.7 km wide located in the oligohaline zone of the estuary (Fig. 1). It was cultivated for wine for nearly a century, then for poplars (11 years) and cereals (19 years ; Bocheux, 2008). The nearly 150-ha northern part of the Nouvelle island has been tidally restored since storm Xynthia in February 2010. Tidal scour has led to the formation of a large channel developing from the breach. During the first years of the study, incomplete drainage of the site led to the persistence of large ponding areas far from the breach (Lafon et al., 2014). Two nekton sampling sites were set on the marsh surface at a central and southern locations of the tidally restored area (sites INC and INS, respectively). The location of the tidally flushed site INC was changed several times during the study because of the rapid evolution of the main scouring channel ; straight line distance from the breach thereby varied from 0.8 km in May 2011 to 1.4 km in December 2012. Site INS was set in a ponding area at the location of a former ditch ; straight line distance from the breach was 2.3 km.

In our study, we also included biological surveys conducted on a set of natural intertidal sites,

tidally restored marshes (including the Nouvelle island) and dyked marshlands, for comparative purposes (Fig. 1). The reference natural intertidal sites were comprised of one intertidal channel (TCH) and five tidal flats. The tidal flats were separated into upstream (UTF) and downstream sites (DTF) based on a previous estuarine nekton study (Lechêne et al., in press). The tidally restored sites included the Nouvelle island and the Mortagne marsh (MOR), a 191-ha former polder located in the mesohaline zone of the estuary. The Mortagne polder was cultivated, mainly with cereals, for more than 30 years. The dyke of the polder was breached during storm Martin in 1999. The natural restoration of tidal flooding has resulted in sediment deposition, incision of a tidal channel network and partial reestablishment of halophytic vegetation (Royant, 2001 ; Verger and Ghirardi, 2009). The dyked marshes covered freshwater (one site) and brackish environments (three sites). The three brackish sites (BDM1-3) were located in the southern part of the Nouvelle island. The brackish dyked marshes were managed with regular exchanges with the adjoining estuary, through a concrete monk and a manually-operated valve (Fig. 1). The freshwater dyked marsh (FDM) was exclusively supplied with freshwater inputs from terrestrial streams, an automatic flap sluice gate preventing saline water intrusion.

2.2 Field method

Nekton assemblages of the tidally restored area of the Nouvelle island were sampled 17 times over a 4-year period (from December 2009 to November 2013), i.e. three months before and nearly four years after the storm breached the dyke. The nekton time series was longer at site INS compared to site INC (Table 1). In the tidally restored Mortagne marsh, sampling took place between 2008 and 2016, i.e. from 9 to 17 years after the re-establishment of tidal flooding.

The same fishing protocol was used throughout the study period on the Nouvelle island. Nekton assemblages were sampled with a single type of double fyke net, named hereafter "standard fyke net". The leader net was 6 m long by 0.60 m deep. The two conic-shaped traps were 3 m long and comprised three funnel-shaped throats. The D-shaped hoops at the entrance of the traps were 0.60 m high by 0.65 m wide. The mesh size of the leader net was 17 x 17 mm. Mesh size decreased gradually from 17 mm at the front of the traps to 8 mm at the cod end. The standard fyke nets only sampled medium- and larger-sized nekton, i.e., small shrimp and fish were not effectively retained.

During the first sampling years on the Nouvelle island (i.e., 2009 and 2010), a single standard fyke net was set for 48 h at each sampling site, and retrieved every 24 h. From 2011 onwards, the fyke net was only set for a 24 h period.

Nekton organisms studied were limited to teleost fish and decapod crustaceans. Individuals

Table 1 – Nekton sampling times (months) at the study sites. For location of sampling sites, see Fig. 1.

Habitat type	Code of sampling site	Nekton sampling times						
		2008	2009	2010	2011	2012	2013	2016
Tidally restored marshes	INS	-	12	05, 09, 12	05, 07, 09, 11	01, 06, 07, 10, 12	05, 08, 11	-
	INC	-	-	-	05, 07, 09, 11	01, 03, 06, 07, 10, 12	05, 08, 11	-
	MOR	10	04, 09, 11	01, 02, 03, 04, 05, 06, 07, 08, 09, 10, 11, 12	05, 10	03, 05, 07	04, 06, 08	04, 05, 06, 07, 08
Upstream tidal flats (UTF)	UTF1	-	-	-	05, 10	03, 05, 07	-	-
	UTF2	-	-	-	05, 10	03, 05, 07	-	-
Downstream tidal flats (DTF)	DTF1	-	-	-	05, 10	03, 05, 07	-	-
	DTF2	-	-	-	05, 10	03, 05, 07	-	-
	DTF3	10	05, 09	-	05, 10	03, 05, 07	-	-
Intertidal channel (TCH)	TCH	-	-	01, 02, 03, 04, 05, 06, 07, 08, 09, 10, 11, 12	05, 10	03, 05, 07	-	-
Freshwater dyked marsh (FDM)	FDM	11	04, 09	-	05, 10	03, 05, 07	-	-
Brackish dyked marshes (BDM)	BDM1	-	07, 12	05, 09, 12	05, 07, 09	01, 03, 06, 07, 10, 12	-	-
	BDM2	-	07, 12	05, 09, 12	05, 07, 09, 11	01, 03, 06, 07, 10, 12	-	-
	BDM3	-	07, 12	05, 09, 12	05, 07, 09	01, 03, 06, 07, 10, 12	-	-

were identified, counted and weighed at the species level. Shrimp and fish smaller than 60 mm were subsampled for laboratory taxonomic identification. The other individuals were treated on the field and put back alive into the water. Length of fish (fork length for species with a forked tail ; total length for the other species) and crustaceans (post-orbital carapace length for shrimp ; maximum carapace width for crabs) was measured. For species caught in large numbers, length was measured on a random subset of at least 50 individuals. Missing weight values for species were estimated either from species length distribution and length-weight relationships, established for each species (e.g., Froese and Pauly, 2017), or from ratios of mean weight per individual. Mean species numbers and biomass were expressed as catch per unit effort (CPUE) and biomass per unit effort (BPUE). CPUE was expressed as mean number of individuals per double fyke net per hour. BPUE was expressed as mean weight (g) per double fyke net per hour.

Field surveys are summarized in Table 1. Variations in sampling effort (i.e. sampling duration and number of standard fyke nets) across years and sites were controlled for using CPUE and BPUE.

2.3 Data processing and analysis

2.3.1 Change in average salinities

Water salinity recorded at each sampling time was compared among the restored and dyked sites of the Nouvelle island to assess the effect of tidal flooding re-establishment. The three brackish dyked sites (i.e. BDM1, BDM2 and BDM3) were considered as a single salinity site (BDM). Pairwise comparisons were performed using Wilcoxon's signed ranked tests. We investigated for significant differences between sites INS and INC (two-tailed test) and tested whether salinity at these sites were higher than BDM (one-tailed tests).

2.3.2 Change in community abundance composition

Change in nekton composition (CPUE and BPUE) at the tidally restored sites was investigated by 2-dimensional non-metric multidimensional scaling (NMDS) based on the whole set of sampling sites (i.e. including dyked, restored and natural intertidal sites). Species' CPUE and BPUE in tidally restored sites were averaged with respect to sampling month. Sites other than tidally restored marshes were averaged by year. This allowed to reduce the number of observations included in the NMDS analysis (Field et al., 1982) and to give equal weight to each sampling year despite uneven sampling effort across years. CPUE and BPUE were fourth-root transformed prior to the computation of community dissimilarity in order to downplay the importance of dominant species (Field et al., 1982 ; Veiga et al., 2006). Dissimilarity was measured as the one's complement of Bray-Curtis similarity (Bray and Curtis, 1957).

NMDS ordinations were carried out using 'vegan' package (version 2.4-3) in R software (R Core Team, 2017). Ellipses were drawn to identify the main habitat types ; the confidence limits for ellipses were set to 0.60.

2.3.3 Functional characterization of the fish species

In this study, the functional characterization of nekton was limited to teleost fish. Fish species were subdivided into several ecophases to account for major ecological changes occurring during growth. For each species, diet shifts with fish size were used as proxys for more general ecological changes occurring during fish growth (Hjelm et al., 2003 ; Russo et al., 2007 ; Zhao et al., 2014).

All fish ecophases were described based on eight functional traits related to food acquisition and swimming behaviour (Table 2). Three traits ($DietAxis1$, $DietAxis2$ and $DietAxis3$) were based on a litterature review of species' diets in varied environments ; a dimensionality reduction procedure

was adopted to synthesize the eight initial food categories into three synthetic variables (see Appendix A for further details on methodology). Five traits ($MOVPpHD$, $EVPpHD$, $PFVPpPFBD$, $CFDpBD$ and $sqCFDpCFS$) were based on ecomorphological measurements. Most of the measured fish were collected from the Gironde estuary or from nearby marine or continental hydrosystems. All eight functional traits were dimensionless and treated as continuous variables. Trait values were neither centered nor scaled prior to the computation of the functional indices.

Table 2 – The eight selected functional traits and their ecological interpretation. An increase in the functional trait value affects positively (+) or negatively (−) a type of ecological performance.

Niche axis	Functional trait	Abbreviation	Computation	Ecological performance	References
Diet and food acquisition	Axis 1 of food spectrum	*DietAxis1*	*PCoA, axis 1*	Micro-sized animal prey (microinvertebrates) (−) Medium- and larger-sized animal prey (+)	This study (Appendix A)
	Axis 2 of food spectrum	*DietAxis2*	*PCoA, axis 2*	Vegetal and detrital food (−) Soft-bodied animal prey (+)	This study (Appendix A)
	Axis 3 of food spectrum	*DietAxis3*	*PCoA, axis 3*	Larger-sized mobile prey (−) Low-mobility, medium-sized benthic prey (+)	This study (Appendix A)
	Vertical position of mouth opening	*MOVPpHD*	$\frac{MOVP}{HD}$	Vertical position of food in the water column (+)	Villéger (2008) ; Schleuter et al. (2012)
Swimming capacity and passive behaviour	Vertical position of the eye	*EVPpHD*	$\frac{EVP}{HD}$	Vertical position of the fish in the water column (−) Amount of swimming (mobile *vs.* sedentary behaviour) (−)	Gatz (1979)
	Vertical insertion of the pectoral fin	*PFVPpPFBD*	$\frac{PFVP}{PFBD}$	Turning capacity (+)	Dumay et al. (2004) *in* Villéger et al. (2010) ; Schleuter et al. (2012)
	Relative depth of the caudal fin	*CFDpBD*	$\frac{CFD}{BD}$	Energetic cost of sustained swimming (−)	Gatz (1979)
	Aspect ratio of the caudal fin	*sqCFDpCFS*	$\frac{CFD^2}{CFS}$	Energetic cost of sustained swimming (−) Acceleration capacity (−) Maneuvering capacity (−)	Keast and Webb (1966) ; Gatz (1979) ; Mahon (1984) ; Villéger (2008)

The functional structure of fish assemblages was described based on two indices related to functional identity and diversity, respectively. Each trait was considered separately. Functional identity was measured by the community-weighted mean (CWM ; Ricotta and Moretti, 2011). The functional dispersion index ($FDis$) was used as a synthetic index encompassing the richness and divergence components of functional diversity (Spasojevic and Suding, 2012). The two functional indices were weighted with the ecophases' fourth-rooted CPUE (van der Linden et al., 2016).

2.3.4 Dynamic factor analysis

Dynamic factor analysis (DFA) is a dimensionality reduction technique designed for time series analysis (Zuur et al., 2003a ; Zuur et al., 2003b). This flexible method is well-fitted to study short

(with a minimum of 15 observations) non-stationary multiple time series and can handle missing values (Zuur et al., 2003b). However, it requires evenly sampled time series. In fact, DFA identifies interactions and a reduced number of common trends among a large number of time series (the response variables). DFA also investigates the effect of explanatory time-dependent variables (Shojaei et al., 2016). In a simple case without explanatory variables, the model can be written as :

N time series = Linear combination of M common trends + Constant + Noise

If time series are standardized, the constant parameters are 0 (Shojaei et al., 2016). The association strength of the initial time series with each common trend is expressed by a factor loading. The interpretation of the model requires a cutoff level be retained for absolute loading to determine whether a series is associated with a trend. We used a value of 0.2 (Zuur et al., 2003a) although different cutoff values have been retained elsewhere (e.g., Shojaei et al., 2016).

In our study, we focused on the temporal trends at the tidally restored site INS due to longer time series encompassing the earliest phases of tidal marsh restoration. We analyzed separately four sets of time series related to site INS : (1) the CPUE of the dominant nekton species ; (2) the BPUE of the dominant nekton species ; (3) the functional identity (i.e., CWM) of the fish assemblages ; (4) the functional diversity (i.e., $FDis$) of the fish assemblages. Dominant nekton species were defined as the most numerous species, i.e. with total catches exceeding 30 individuals. The same procedure was used for each data set. The time step was set to 2 months resulting in 25 periods between November-December 2009 and November-December 2013. The raw values were replaced by an equivalent 'smoothed' value. Smoothing procedures help identify underlying common trends against local peaks and then facilitate DFA (Zuur et al., 2003b ; Kuo and Lin, 2010 ; Nunn et al., 2010). In our case, smoothing was used to place greater emphasis on interannual trends, and less on seasonal variations. Local polynomial regression with automatic smoothing parameter selection (based on bias-corrected AIC criterion) was performed using package 'fANCOVA' (version 0.5-1) in R software : fitting was performed with a redescending M estimator based on Tukey's biweight function. The smoothed time series were then centered and scaled prior to DFA.

Fo each data set, several models were tested with 1 to N common trends, with N being the initial number of time series. Three types of noise components (i.e., three types of correlation structures of observation errors) were tested : 'diagonal and equal', 'diagonal and unequal', and 'equal variance covariance' (Holmes et al., 2012 ; Holmes et al., 2014). The model with the smallest AIC value was selected as the most satisfactory (Nunn et al., 2010). Raw, smoothed and fitted values were plotted against time to visually assess the smoothing procedure' and DFA performances. DFA was carried out using 'MARSS' package in R software (Holmes et al., 2014).

3 Results

In total, 51 nekton species distributed between 40 fish species (and 63 ecophases) and 11 decapod species were sampled among the set of dyked, restored and natural intertidal sites. As expected, smaller-sized nekton were poorly sampled with the standard fyke nets. This was especially the case for smaller shrimp (e.g., *Palaemonetes varians*) and some fish species (e.g., *Pomatoschitus spp*, *Gasterosteus aculeatus*, *Gambusia affinis* and *Pseudorasbora parva*).

Fifteen nekton species were recorded at the restored site INS between December 2009 and November 2013. At this site, 1 885 individuals were captured, for a total weight of 183 823 g. Average CPUE and BPUE values were 5.0 individuals.double fyke net^{-1}.h^{-1} and 544 g.double fyke net^{-1}.h^{-1}, respectively. *Liza ramada* and *Cyprinus carpio* were the most and second most important species in terms of numbers (54.5% and 21.0%, respectively) and biomass (61.6% and 15.5%, respectively). Other important species included *Ameiurus melas*, *Anguilla anguilla*, *Palaemon longirostris*, *Lepomis gibbosus* and *Carassius gibelio*.

Fourteen nekton species were sampled at the restored site INC between May 2011 and November 2013. In total, 1 192 individuals weighing 48 595 g were caught. Average CPUE and BPUE values were 8.4 individuals.double fyke net^{-1}.h^{-1} and 265 g.double fyke net^{-1}.h^{-1}, respectively. The shrimp *Palaemon longirostris* dominated numbers (59.4%), followed by *Liza ramada* (30.4%). Nekton biomass was dominated by *Liza ramada* (76.6%) and, to a lesser extent, *Anguilla anguilla* (17.0%).

3.1 Salinity regime in dyked *vs.* tidally restored sites

Mean water salinity did not differ significantly between site INS (4.25 ± 3.44) and INC (4.74 ± 3.71) within the restored part of the Nouvelle island (Wilcoxon's signed rank test ; $n = 12$; $p = 0.11$). Salinity within the brackish dyked sites (BDM) averaged 4.79 ± 2.26. Salinity at site INS (Wilcoxon's signed rank test ; $n = 13$; $p = 0.47$) and INC (Wilcoxon's signed rank test ; $n = 10$; $p = 0.19$) was not higher than BDM. Consequently, tidal restoration did not strongly affect salinity regime on the Nouvelle island.

3.2 Species number

Mean nekton species number increased from 2 to 4-5 species at site INS between December 2009 and mid-2011 (i.e. 16 months after tidal restoration). Species number leveled off from mid-2011 until the end of 2013 (Fig. 2). At the site INC, species numbers showed no clear pattern of variation between May 2011 and November 2013.

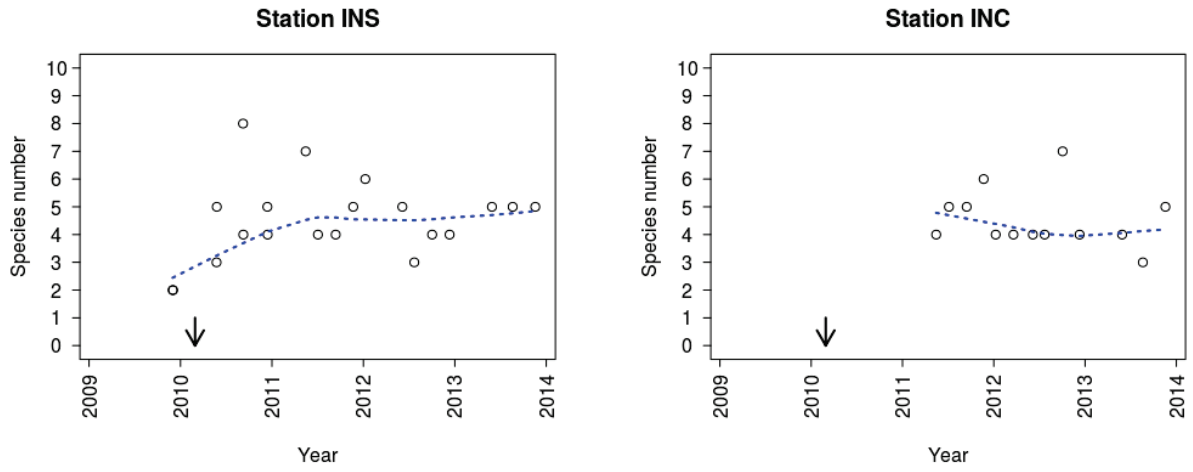
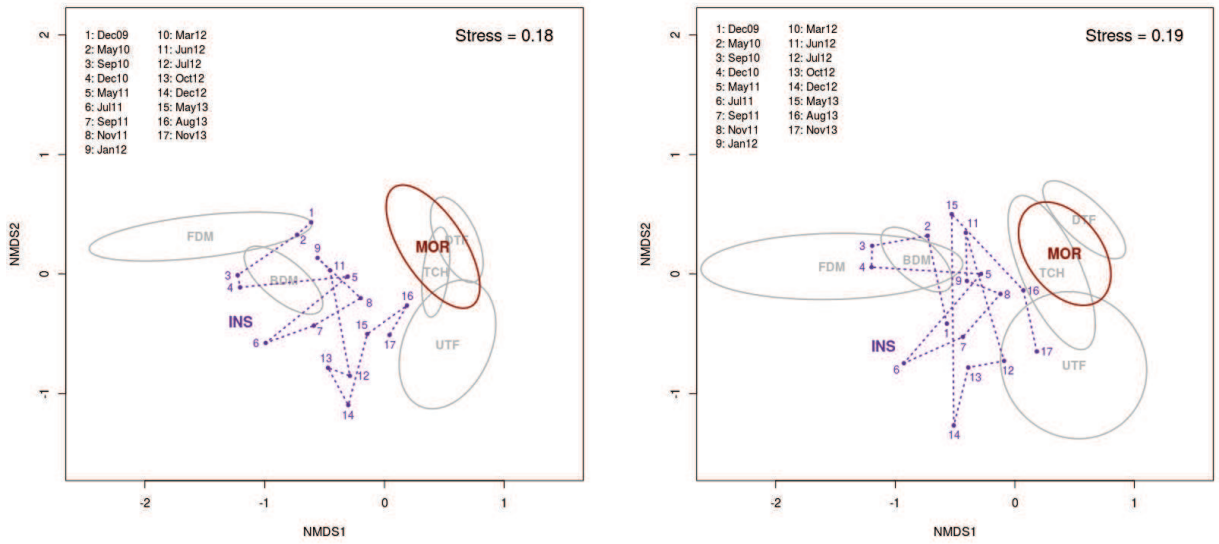


Figure 2 – Temporal trends in total nekton species numbers at sites INS and INC according to sampling date. Restoration event (February 2010) is indicated with an arrow. The dotted line represents the smoothing curve based on local polynomial regression with automatic smoothing parameter selection (see material and methods for further details).

3.3 Nekton composition

Nekton composition at site INS showed a clear shift from dyked marsh assemblages to intertidal assemblages, as evidenced by both CPUE (Fig. 3a) and BPUE ordinations (Fig. 3b). Three successive phases can be identified from the CPUE ordination. In the first phase (December 2009 – December 2010), nekton composition at site INS showed high similarity with dyked marsh assemblages. In the second phase (May 2011 – June 2012), nekton composition started to shift towards intertidal assemblages although it was still more similar to brackish dyked marshes. From July 2012 until November 2013 (i.e., the end of the time series), nekton assemblages at site INS showed greater similarity with the tidal flats of the upstream estuary, compared to the dyked marshes. BPUE ordination revealed a comparable temporal pattern, although it was obscured by contextual outliers (i.e., December 2009 and May 2013). The three phases identified from the CPUE ordination were also apparent.

During the first phase (December 2009 – December 2010), *Cyprinus carpio* (70.4% CPUE ; 63.4% BPUE) dominated nekton at site INS (Table 3) ; other important species included *Ameiurus melas* (17.1% CPUE), *Anguilla anguilla* (11.8% BPUE), *Ctenopharyngodon idella* (10.7% BPUE) and *Carassius gibelio* (8.9% BPUE). Except *C. idella*, all those species accounted for more than 10% of the average CPUE or BPUE in the brackish dyked marshes. In the second phase (May 2011 – June 2012), high numbers (83.9% CPUE) and biomass (78.9% CPUE) of *Liza ramada* stood out as a striking feature of site INS. *A. Anguilla* was the secondmost abundant species (5.5% CPUE ; 10.7% BPUE). Compared with the first phase, the abundance of *L. gibbosus* increased (CPUE and BPUE). Absolute BPUE of *A. melas* increased from 5.4 to 25.5 g.double fyke net^{-1}.h^{-1} although



(a) CPUE (b) BPUE

Figure 3 – Temporal trends in nekton communities (CPUE and BPUE) at site INS after tidal marsh restoration. The temporal trends of sites INS and INC were plotted on separate figures for sake of clarity, although the same set of observations was used for both ordination plots. No directional trend was identified for the Mortagne marsh (MOR) ; therefore, the corresponding communities were plotted as an ellipse. For codes of sampling sites, see Table 1.

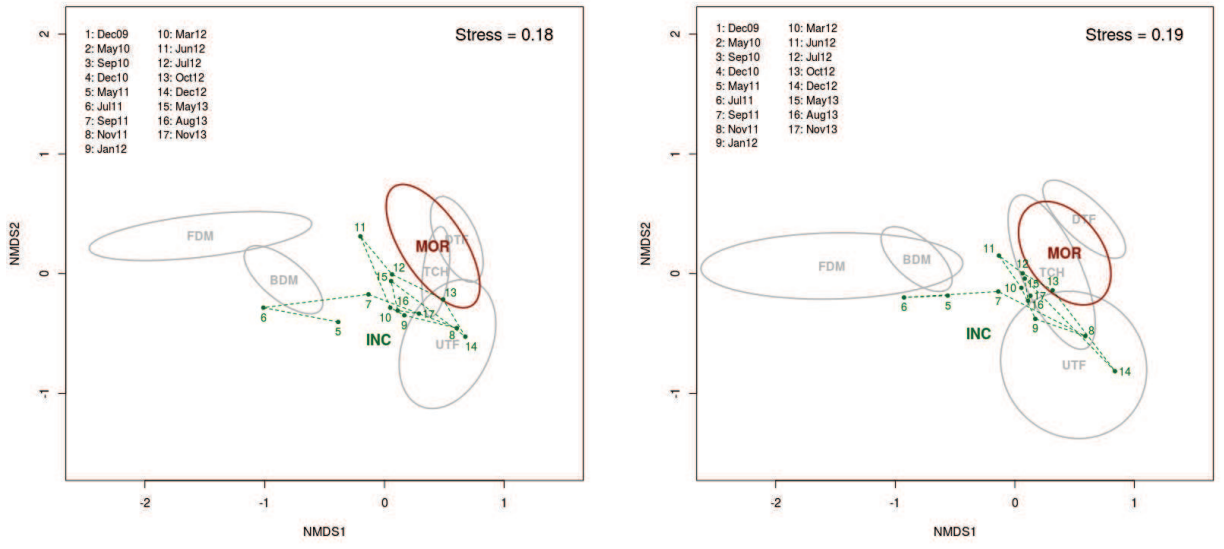
the relative BPUE declined from 3.2 to 2.5% to due to the high catches of *L. ramada*. During the third phase (July 2012 – November 2013), *L. ramada* dropped to the second rank in terms of CPUE (23.4%) and BPUE (36.9%). *Palaemon longirostris* was the most numerous species (36.8% CPUE) while *A. anguilla* was the thirdmost numerous species (21.4% CPUE) and the first in terms of biomass (50.5% BPUE). *P. longirostris*, *A. anguilla* and *L. ramada* contributed to the increased similarity between site INS and the upstream tidal flats ; however, abundances (number or biomass) of *Crangon crangon*, *Pomatoschistus microps*, *Pomatoschistus minutus*, *Argyrosomus regius* and *Platichthys flesus* were still higher on the upstream tidal flats.

Nekton composition at site INC appeared to shift between July and September 2011. The pattern was discernible from both CPUE (Fig. 4a) and BPUE ordinations (Fig. 4b). Higher similarity with the dyked marshes was observed until July 2011 (i.e. in May and July 2011). From September 2011 onwards, nekton assemblages were much alike between site INC and intertidal habitats (i.e. tidal channel and upstream tidal flats).

During the period May 2011 – July 2011, *Liza ramada* dominated CPUE (58.4%) and BPUE (85.9%) at site INC, as at site INS. Between July 2012 and November 2013, *Palaemon longirostris* dominated numbers (83.9% CPUE). Biomass distribution was quite similar to that of site INS with high contributions of *A. anguilla* (54.6%) and *L. ramada* (37.7%). Compared with site INS, nekton assemblages at site INC showed greater similarity with those of intertidal habitats around the end

Table 3 – Mean CPUE (number.double fyke net^{-1}.h^{-1}) and BPUE (g.double fyke net^{-1}.h^{-1}) of the main nekton species at different stages of tidal restoration at sites INS and INC, and comparison with reference sites (BDM : Brackish dyked marshes ; UTF : Upstream tidal flats). Italic grey numbers are the relative CPUE and BPUE values (expressed in %).

	CPUE							BPUE						
	BDM	INS Period1	INS Period 2	INS Period 3	INC Period 2	INC Period 3	UTF	BDM	INS Period1	INS Period 2	INS Period 3	INC Period 2	INC Period 3	UTF
Ameiurus melas	0.36	0.49	0.34	0.01	0.02	-	-	17.3	5.4	25.5	0.12	1.8	-	-
	26.9	*17.1*	*3.8*	*0.6*	*0.4*	-	-	*17.4*	*3.3*	*2.5*	*<0.1*	*0.5*	-	-
Anguilla anguilla	0.18	0.13	0.49	0.55	0.12	0.50	0.05	38.3	19.3	111	155	27.3	103	3.9
	13.3	*4.4*	*5.5*	*21.4*	*2.6*	*4.0*	*0.7*	*38.6*	*11.8*	*10.7*	*50.5*	*8.3*	*54.6*	*25.7*
Argyrosomus regius	<0.01	-	-	-	-	-	0.06	0.02	-	-	-	-	-	2.4
	<0.01	-	-	-	-	-	*0.8*	*<0.1*	-	-	-	-	-	*15.8*
Carassius gibelio	0.10	0.12	0.04	0.06	0.01	-	-	13.3	14.5	8.8	21.1	4.0	-	-
	7.6	*4.1*	*0.5*	*2.4*	*0.3*	-	-	*13.4*	*8.9*	*0.9*	*6.9*	*1.2*	-	-
Crangon crangon	-	-	-	-	0.08	0.73	2.7	-	-	-	-	0.04	0.25	0.40
	-	-	-	-	*1.6*	*5.8*	*36.4*	-	-	-	-	*<0.1*	*0.1*	*2.6*
Ctenopharyngodon idella	0.01	0.02	-	-	-	-	-	3.9	17.6	-	-	-	-	-
	0.5	*0.7*	-	-	-	-	-	*3.9*	*10.7*	-	-	-	-	-
Cyprinus carpio	0.34	2.0	0.07	0.04	0.04	-	0.01	19.1	104	61.2	12.4	9.2	-	0.50
	24.9	*70.4*	*0.8*	*1.6*	*0.8*	-	*0.1*	*19.2*	*63.4*	*5.9*	*4.0*	*2.8*	-	*3.3*
Eriocheir sinensis	0.01	-	0.03	0.11	0.05	-	0.02	0.82	-	2.1	3.6	1.6	-	1.3
	0.9	-	*0.4*	*4.1*	*1.0*	-	*0.2*	*0.8*	-	*0.2*	*1.2*	*0.5*	-	*8.6*
Lepomis gibbosus	0.14	0.04	0.38	-	-	-	-	2.3	0.32	8.4	-	-	-	-
	10.4	*1.3*	*4.2*	-	-	-	-	*2.3*	*0.2*	*0.8*	-	-	-	-
Liza ramada	0.02	0.01	7.5	0.60	2.8	0.47	0.03	2.1	0.23	817	113	284	71.2	1.8
	1.2	*0.2*	*83.9*	*23.4*	*58.4*	*3.8*	*0.4*	*2.1*	*0.1*	*78.9*	*36.9*	*85.9*	*37.7*	*11.6*
Palaemonetes varians	0.12	-	0.05	0.20	0.02	0.05	-	0.05	-	0.02	0.07	0.02	0.01	-
	9.1	-	*0.6*	*7.8*	*0.5*	*0.4*	-	*0.1*	-	*<0.1*	*<0.1*	*<0.1*	*<0.1*	-
Palaemon longirostris	0.02	-	0.01	0.94	1.6	10.5	2.7	0.03	-	0.01	1.3	2.1	13.7	2.1
	1.8	-	*0.1*	*36.8*	*33.3*	*83.9*	*35.7*	*<0.1*	-	*<0.1*	*0.4*	*0.6*	*7.3*	*13.9*
Platichthys flesus	<0.01	0.03	0.01	-	0.01	0.10	0.01	<0.01	0.14	0.54	-	0.02	0.46	1.9
	<0.1	*0.9*	*0.1*	-	*0.3*	*0.8*	*0.1*	*<0.1*	*0.1*	*0.1*	-	*<0.1*	*0.2*	*12.5*
Pomatoschistus microps	-	-	-	0.05	0.03	0.15	0.94	-	-	-	0.01	0.01	0.03	0.10
	-	-	-	*2.0*	*0.6*	*1.2*	*12.6*	-	-	-	*<0.1*	*<0.1*	*<0.1*	*0.7*
Others	0.04	0.03	0.01	<0.01	0.01	0.02	0.97	2.1	2.4	0.87	<0.01	0.54	<0.01	0.80
	3.4	*1.0*	*0.2*	*<0.1*	*0.4*	*0.1*	*12.8*	*1.9*	*1.5*	*0.1*	*<0.1*	*0.2*	*<0.1*	*5.2*



(a) CPUE (b) BPUE

Figure 4 – Temporal trends in nekton communities (CPUE and BPUE) at site INC after tidal marsh restoration. The temporal trends of sites INS and INC were plotted on separate figures for sake of clarity, although the same set of observations was used for both ordination plots. No directional trend was identified for the Mortagne marsh (MOR) ; therefore, the corresponding communities were plotted as an ellipse. For codes of sampling sites, see Table 1.

of the time series, as evidenced by NMDS ordinations.

3.4 Trends in dominant species (CPUE and BPUE) at site INS

The best DFA model based on the CPUE of the seven dominant nekton species at site INS was composed of four trends (Fig. 5). Late 2011-early 2012 is a turning point in three of the four common trends. The first trend shows a sharp increase until December 2010 followed by a marked decline until December 2011 and a slight decrease until November 2013. The second common trend decreases slightly until November 2011, and then increases markedly to the end of the series (November 2013). The third trend decreases steadily until reaching a plateau from November 2011 onwards. The fourth trend is mainly characterized by a peak value in September 2010, with a relatively stable period before and after. Six of the seven species were related to a single trend, based on the retained cutoff level. Factor loadings for *Carassius gibelio* were below the cutoff level for all four trends. *Ameiurus melas* and *Lepomis gibbosus* were associated with the first common trend with positive factors loadings. Likewise, *Anguilla anguilla* and *Palaemon longirostris* were associated with the second trend with positive loadings. *Liza ramada* was associated with the third trend with negative factor loading, meaning that the species CPUE varied according to the third trend mirrored along the x-axis. *Cyprinus carpio* was associated with the fourth trend with a high positive factor loading.

To summarize, the CPUE of three dominant species (*L. ramada*, *A. anguilla* and *P. longirostris*) showed overall increasing trends in the course of restoration whereas three other dominant species (*A. melas*, *L. gibbosus* and *C. carpio*) reached peak values within the first year of restoration and declined sharply after this. The CPUE of *C. carpio* increased slightly after the sharp decline at the end of 2010. Numbers of *L. ramada* increased soon after tidal restoration and leveled off from November 2011 onwards ; contrastingly, the CPUE of *A. anguilla* and *P. longirostris* showed a delayed increase starting from late 2011.

DFA modelling based on the BPUE of nekton species at site INS revealed three common trends (Fig. 6). Four nekton species were associated with one of the three common trends, meaning that the trends of the three remaining species – namely, *A. anguilla*, *C. gibelio* and *C. carpio* – did not clearly match one of the common trends. The second common trend was disregarded because the factor loadings of all nekton species were below the cutoff level. Visual examination of the fitted curves revealed poor fitting for *P. longirostris* (Appendix B). The first common trend increased sharply until December 2010, leveled off until May 2011, and decreased from then to the end of the series. The decrease was sharp until June 2012 and more gradual after this. The third trend was

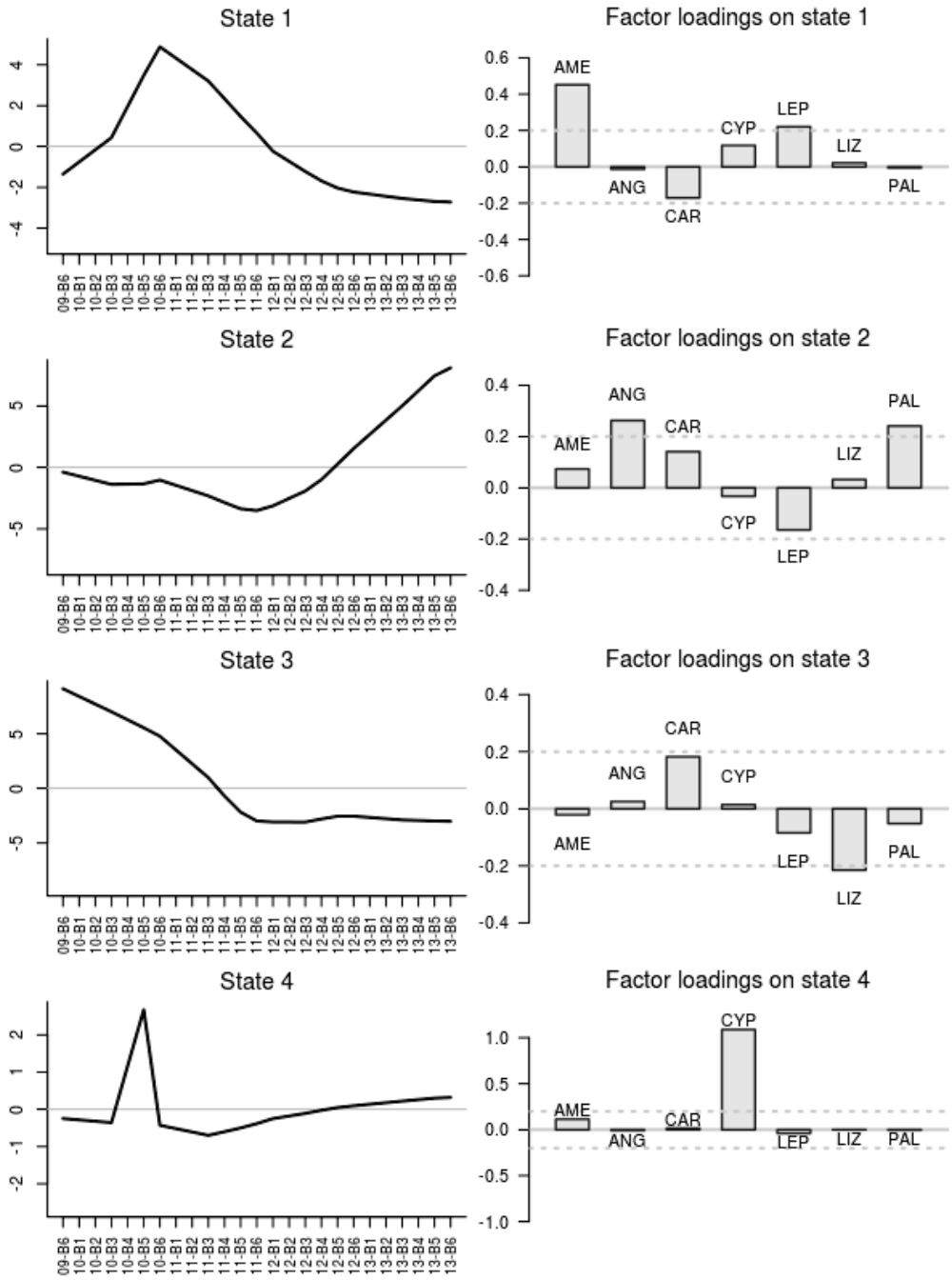


Figure 5 – Common trends ('states') identified by DFA based on the CPUE of the most abundant nekton species at site INS. Dotted lines represent the cutoff level. Abbreviations for species : AME, *Ameiurus melas* ; ANG, *Anguilla anguilla* ; CAR, *Carassius gibelio* ; CYP, *Cyprinus carpio* ; LEP, *Lepomis gibbosus* ; LIZ, *Liza ramada* ; PAL, *Palaemon longirostris*.

an inverted bell-shaped curve showing a sharp decrease between May 2010 and July 2011 and a dramatic rise between June 2012 and November 2013. The species *A. melas* and *L. gibbosus* were associated with the first common trend with positive loadings. *L. ramada* and *P. longirostris* were associated with the third trend ; factor loading was positive for *P. longirostris* and negative for *L. ramada*.

In brief, the BPUE of *A. melas* and *L. gibbosus* increased soon after tidal restoration and decreased sharply from September 2011, i.e., about 18 months after restoration. BPUE of *L. ramada*

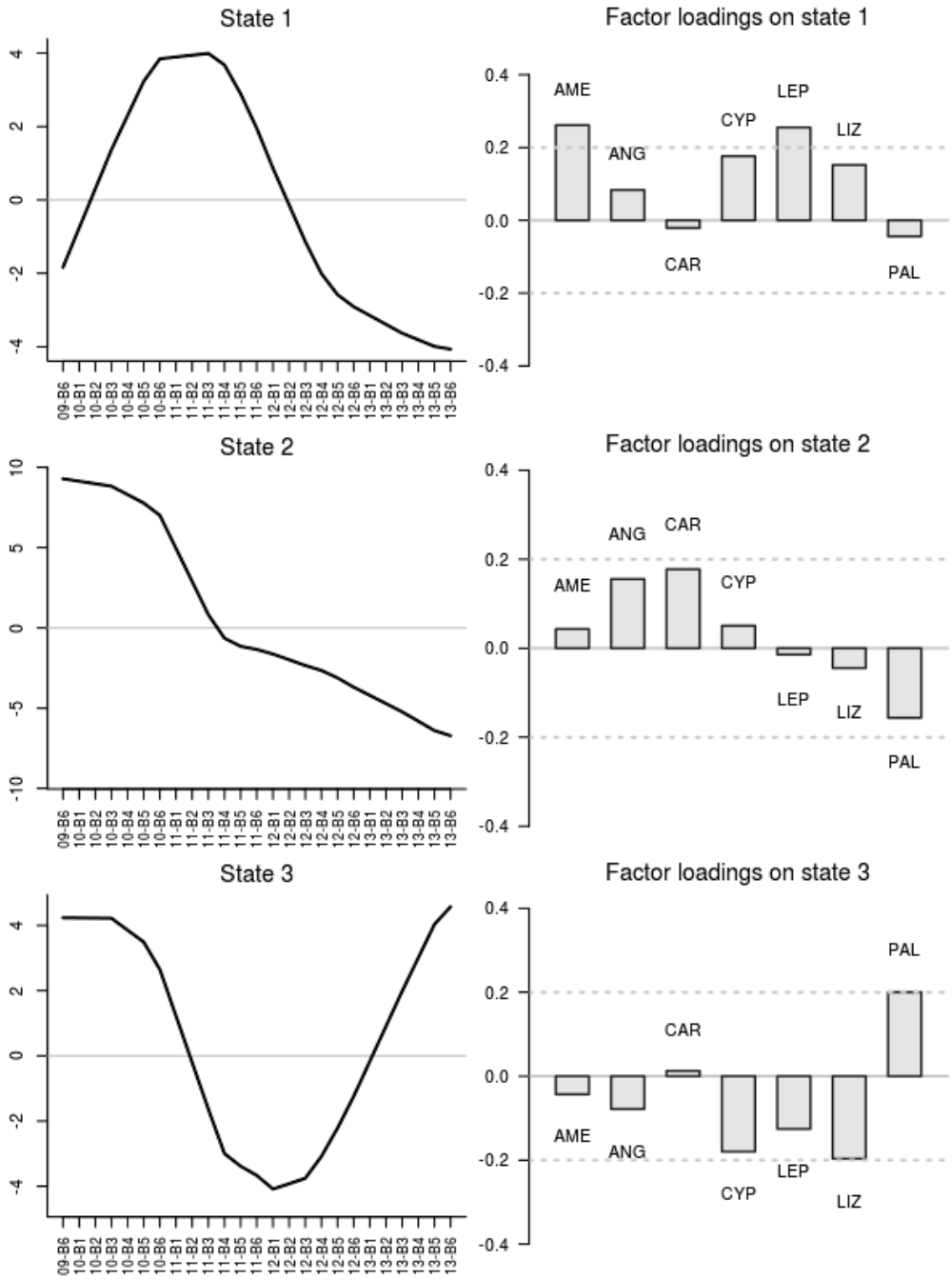


Figure 6 – Common trends ('states') identified by DFA based on the BPUE of the most abundant nekton species at site INS. Dotted lines represent the cutoff level. Abbreviations for species : AME, *Ameiurus melas* ; ANG, *Anguilla anguilla* ; CAR, *Carassius gibelio* ; CYP, *Cyprinus carpio* ; LEP, *Lepomis gibbosus* ; LIZ, *Liza ramada* ; PAL, *Palaemon longirostris*.

started to increase in September 2010 (i.e. 6 months after restoration), reached peak values in early 2012 and decreased markedly from mid 2012 onwards (i.e. 24 months after restoration).

3.5 Trends in functional identity and diversity at site INS

The best DFA model based the CWM of the fish assemblages at site INS comprised three common trends (Fig. 7). All three trends showed an inflection point in late 2011-early 2012. The first trend decreased dramatically between September 2010 and late 2011, and then more gra-

dually to the end of the series. The second common trend decreased sharply from December 2009 to late 2011, and then rose until November 2013 without reaching its initial level. The third trend was a monotic decrease from the beginning until the end of the time series, with a short stagnation in late 2011-early 2012. To summarize, the first and third common trends showed monotonic changes from mid-2010 until the end of the series while the second common trend showed a bell-shaped dynamics with a turning point in late 2011. Three functional traits were associated with the first trend, with positive ($sqCFDpCFS$) or negative ($MOVPpHD$, $PFVPpPFBD$) factor loadings. Traits $DietAxis2$ and $CFDpBD$ were associated with the second trend ; factor loading was positive for $DietAxis2$ and negative for $CFDpBD$. The absolute loading of trait $EVPpHD$ was marginally below the cutoff level. The CWM of $DietAxis3$ matched the third trend and was characterized by positive factor loading.

The best DFA model associated with functional diversity (i.e. $FDis$) of the eight functional traits yielded three common trends (Fig. 8). The first common trend increased monotonically along the time series. The second trend did not fluctuate much until July 2012, but then increased dramatically until the end of the series. The third trend increased from December 2009 to July 2011, then leveled off and decreased slightly from early 2012 onwards. Three traits were associated with the first trend ; factor loadings were positive for $DietAxis1$ and $sqCFDpCFS$ and negative for $MOVPpHD$. The two traits $DietAxis2$ and $EVPpHD$ were associated to the second trend with positive loadings. However, visual examination of the fitted curves revealed poor fitting for those two traits, especially between December 2009 and mid-2011 (Appendix B, section B.4). Two traits were associated with the third trend, with positive ($MOVPpHD$) and negative ($DietAxis3$) factor loadings. $PFVPpPFBD$ and $CFDpBD$ were marginally below the cutoff level with a positive and negative factor loading, respectively. The trait $MOVPpHD$ was associated with two common trends, complicating interpretation (Zuur et al., 2003a). Examination of the smoothing curve for this trait (Appendix B, section B.4) showed that $FDis$ increased until mid-2011 and then decreased approximately to its initial level.

The common trends of the selected DFA model, and the signs of the factor loadings, revealed increasing trends in $FDis$ for six of eight traits (i.e., $DietAxis1$, $DietAxis2$, $DietAxis3$, $EVPpHD$, $CFDpBD$ and $sqCFDpCFS$) between early or mid-2012 and November 2013 ; the visual examination of the smoothing curves (Appendix B, section B.4) provides a more direct overview of this phenomenon. Contrastingly, trends in $FDis$ varied greatly with respect to functional traits in the first two years ($2010 - 2011$) following tidal restoration.

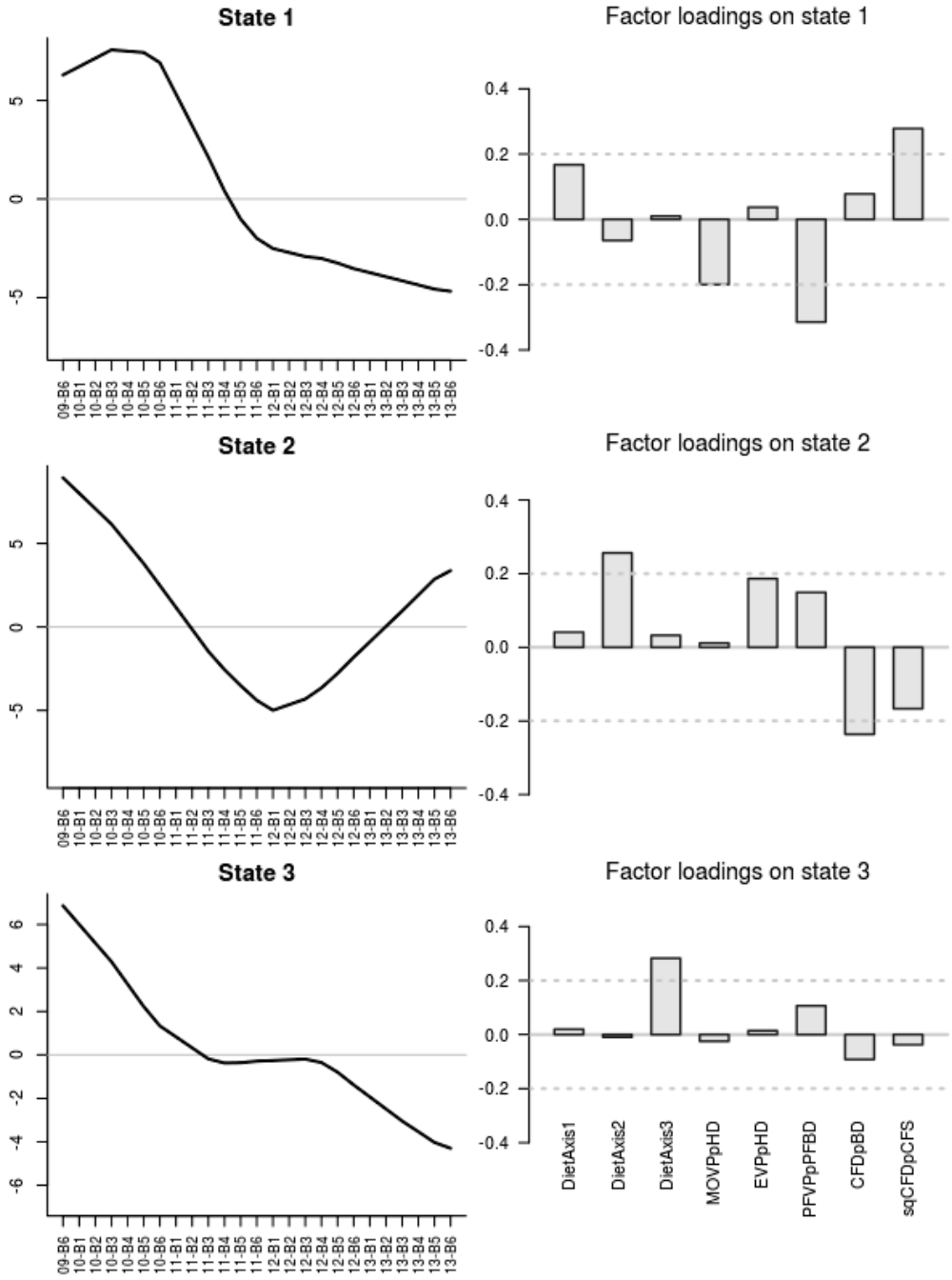


Figure 7 – Common trends ('states') identified by DFA based on the community-weighted means (CWM) of the eight functional traits at site INS. Dotted lines represent the cutoff level. See Table 2 for traits' abbrevations.

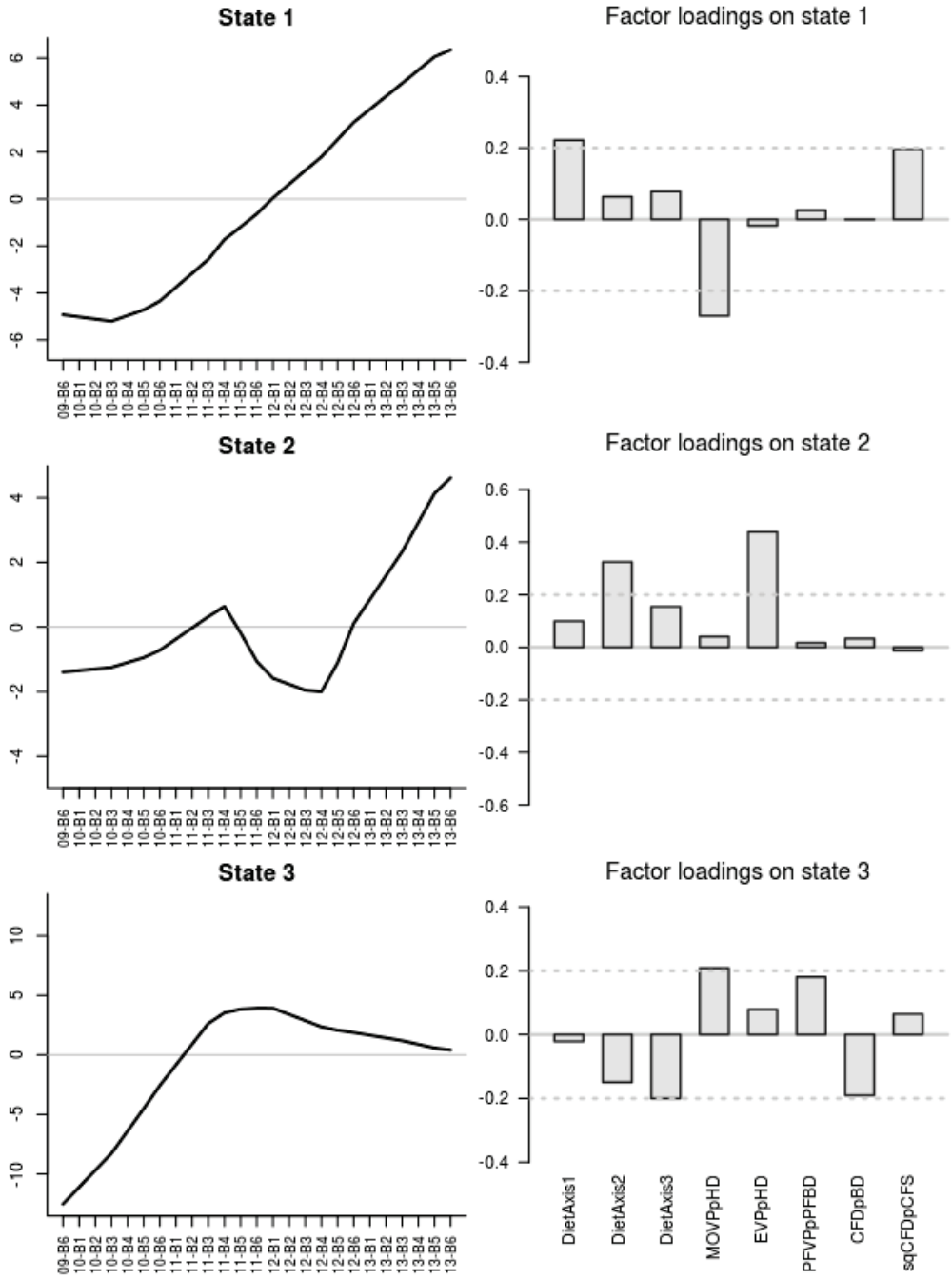


Figure 8 – Common trends ('states') identified by DFA based on the functional dispersion ($FDis$) of the eight functional traits at site INS. Dotted lines represent the cutoff level. See Table 2 for traits' abbrevations.

4 Discussion

We identified major changes in the taxonomic and functional structure of nekton communities at a developing intertidal site during a nearly 4-year period after storm-breach tide restoration. We showed that community composition at the two sampling sites (INS and INC) gradually shifted from a dyked marsh community to a nearly natural intertidal habitat community, substantiating that tidal restoration initiated a recovery trajectory on formerly dyked marshlands. Temporal trends at site INS were investigated through dynamic factor analysis (DFA). This technique highlighted common patterns and critical periods in the functional structure of fish communities and in the abundance (CPUE and BPUE) of dominant nekton species.

4.1 Early trends in functional structure during tidal restoration

Temporal trends in the functional identity (CWM) and diversity ($FDis$) of fish communities were identified with DFA and helped identify the main drivers of community change, at site INS. Time series at the tidally flushed site INC were not long enough to perform DFA. At site INS, the community-weighted mean (CWM) of most functional traits shifted with restoration time, meaning that the ecological (i.e. biotic and abiotic) factors governing the local occurrence and abundance of fish ecophases changed. Two main patterns of change (i.e. monotonic and bell-shaped) were identified for six of the eight functional traits.

Monotonic changes were evidenced in the CWM of four traits ($sqCFDpCFS$, $DietAxis3$, $PFVPpPFBD$ and $MOVPpHD$). With time, the aspect ratio of the caudal fin ($sqCFDpCFS$) decreased at the community level and the vertical insertion of the pectoral fin ($PFVPpPFBD$) increased, meaning that fish were characterized by higher maneuvering and accelerating capacities.

The decrease in the CWM of $DietAxis3$ indicated that fish foraged less on low-mobility benthic prey (e.g., annelids, molluscs) and more on larger-sized mobile prey (e.g., shrimp) with restoration time. Consistently, the increase in the CWM of $MOVPpHD$ revealed a decreased reliance on benthic food. Those results were quite unexpected ; in fact, intertidal habitats (marshes, mudflats) naturally support abundant benthic macroinvertebrate communities (Kneib, 1997 ; Salgado et al., 2007) and tidal restoration supposedly replenishes those resources (Mazik et al., 2007 ; Able et al., 2008). Several hypotheses might explain the decreasing reliance on benthic animal prey at site INS. First, sedimentation rates were very high at mid and high elevations in the tidally restored site in the first years of restoration (Lafon et al., 2014). Improper sediment texture may have precluded the settlement of benthic macroinvertebrates. Anoxic conditions at the water-sediment interface may have limited recolonization by macroinvertebrates. In fact, areas which are not well flushed by tides

have lower soil oxygen concentrations and higher concentrations of reduced compounds (Levin and Talley, 2000).

Bell-shaped temporal trends in the CWM of two traits ($DietAxis2$ and $CFDpBD$) were substantiated with DFA, with a turning point in late 2011 $-$ early 2012. The vegetal and detrital (*vs.* animal) food intake increased until late 2011 ($DietAxis2$), and decreased after this. Microphybenthos probably accounted for a high proportion of the vegetal component of fish diet at site INS. In fact, benthic microalgal production increases rapidly at the surface of tidally restored sites, unlike vascular plant production (Zheng et al., 2004 ; Able et al., 2008). Dense microphytobenthos cover was documented in the tidally restored area of the Nouvelle island in July 2012, based on high resolution satellite images (Lafon et al., 2014). From 2012 onwards, the more complete drainage of the site may have lowered access time to the microalgal production for their main consumer (i.e., *Liza ramada*) leading to the decreasing CWM of $DietAxis2$.

At the fish community level (CWM), the average performance for sustained swimming ($CFDpBD$) increased until late 2011 and decreased afterwards. The large and relatively deep pools that persisted in the early times of restoration certainly favoured sustained swimming among fish assemblages. Consistently, Hampel et al. (2003) observed higher densities of the clupeids *Clupea harengus* and *Sprattus sprattus* (i.e., fish species specialized in sustained swimming) in a tidally restored marsh with ponding areas, compared to a reference intertidal channel. Water retention within restored and created marshes was found to promote zooplanktonic organisms and pelagic fish with zooplanktivorous feeding modes (Havens et al., 1995). Later at site INS, high sedimentation rates and incision of a well-developed tidal network (i.e., enhanced tidal drainage) resulted in smaller and shallower pools selecting fish with higher maneuvering capacity.

For most functional traits (i.e., six of eight), functional diversity ($FDis$) showed an increasing trend during the third and fourth years of the biological monitoring (i.e. from early 2012 onwards), at site INS. This overall pattern indicated that the coexisting fish ecophases were increasingly dissimilar with respect to their functional traits, i.e., that habitat and resource availability increased, with restoration time. In constrast, trends in $FDis$ varied greatly with respect to trait during the first two years (2010 and 2011) following tidal restoration, meaning that the first phases of restoration did not clearly promote high functional diversity among fish assemblages. $FDis$ increased monotonically throughout the study period for traits related the size of animal prey (i.e. micro-sized *vs.* larger-sized ; $DietAxis1$) and the aspect ratio of the caudal fin ($sqCFDpCFS$). This latter increase revealed enhanced coexistence of fish with contrasted swimming abilities.

4.2 Early trends in taxonomic structure at sites INC and INS

Ordination analyses (NMDS) based on taxonomic composition and abundance of nekton species revealed three main phases in the course of restoration at the ponding sampling site INS. During the first phase (12 months), pre-restoration species persisted (*Anguilla anguilla*, *Carassius gibelio*) or even thrived (*Ameiurus melas*, *Lepomis gibbosus* and *Cyprinus carpio*) in the ponding areas. The second phase (12 − 28 months) was characterized by the concomitant decline of most freshwater euryhaline fish species and rise of estuarine and diadromous taxa (e.g., *L. ramada*, *A. anguilla*), with high catches of *L. ramada*. During the third phase (28 − 45 months), estuarine (*Palaemon longirostris*) and diadromous species (*A. anguilla*, *L. ramada*) dominated nekton assemblages, although some freshwater species (*C. gibelio*, *C. carpio*) were still present at low abundance levels. Dynamic factor analysis (DFA) emphasized on a major turning point (i.e. late 2011-early 2012) in the time series of the dominant nekton species. At that time, numbers of *A. melas* and *L. gibbosus* dropped to floor values whereas the numbers of *A. anguilla* and *P. longirostris* started to increase and those of *L. ramada* leveled off.

In contrast with the ponding site INS, nekton composition at the tidally flushed site INC responded more quickly to tidal restoration ; communities were much alike between site INC and natural intertidal sites (i.e., upstream tidal flats) from September 2011 onwards, i.e., 18 months after tidal restoration.

Overall, our results indicated a delayed response of nekton assemblages to tidal restoration, based on taxonomic composition and abundance of dominant nekton species. Some previous studies substantiated immediate or fast response of nekton to the re-establishment of tidal submersion (e.g., Brockmeyer et al., 1996 ; Taylor et al., 1998 ; Able et al., 2002). Several factors may have contributed to the slower rate of community change at site INS on the Nouvelle island. First, vast ponding areas were formed in the southern part of the restoring area soon after the dyked breached in February 2010 (Lafon et al., 2014). Those water retention areas expanded the perennial aquatic habitats available for nekton, compared to the pre-restoration conditions. Drainage of the site remained largely incomplete in the first years following restoration, which probably favoured the persistence of pre-restoration species. Second, restoration of tidal flooding did not increase water salinity. As a result, pre-existing freshwater fish species were not excluded based on their physiological tolerance to salinity. The extinction of freshwater species through emigration or mortality is a common phenomenon in early phases of tidal restoration. At site INS, other ecological factors probably drove species turnover, such as dynamic current regimes, fluctuating water levels or high turbidity (Hampel et al., 2003). However, our conclusions remain incomplete due to suboptimal sam-

pling equipment, i.e., the smaller-sized nekton organisms (e.g., *Palaemonetes varians*, *Palaemon longirostris*, *Pomatoschistus spp*) were not effectively sampled with the standard double fyke nets.

4.3 Tide restoration and successional pattern

In our study, we observed a sequential replacement of species following tidal restoration, a pattern that may be considered through the lens of successional theory (Odum, 1969 ; Prach et Walker, 2011). Previous works examined the link between infaunal community structure and stage of ecological succession in restoring marshes (e.g., Broome et al., 2000 ; Levin and Talley, 2000). However, nekton were seldom considered through that theoretical frame. In the case of tidal restoration, changes in nekton communities appear to be driven primarily by the hydromorphological processes generated by tides, not by the biota (Prach and Walker, 2011). From a broader perspective, it is widely assumed that tide is the 'engine' of intertidal habitat restoration, i.e., that the hydromorphological processes generated by tides drive the ecological processes of restoration (Eertman et al., 2002 ; Neckles et al., 2002 ; Warren et al., 2002 ; French, 2006).

From a hydromorphological perspective, unassisted tidal marsh restoration includes an initial phase with intense scouring (incision of the main intertidal channels and creeks) and accretion (sediment deposition). During that phase, draining of tidal waters remains incomplete leading to perennial water retention areas (Hampel et al., 2003 ; French, 2006). Later on, the development of the tidal creek network enhances the drainage of tidal waters and increases nekton access to the developing marsh surface. Water retention areas decline in surface and depth. Our results showed that incomplete drainage favoured the temporary persistence (in ponds) of fish species that usually dwell in lentic hydrosystems and that are not typical of tidal marsh habitats (e.g. *Ameiurus melas*, *Carassius gibelio*, *Lepomis gibbosus*). Large ponding areas may have delayed the recovery of microphytobenthic production and the increase in the abundance of the limnobenthofagous *L. ramada*. In Europe, *L. ramada* is one of the few fish species than can directly utilize marsh-associated production (Laffaille et al., 2002 ; Carpentier et al., 2014).

In our study, the late 2011-early 2012 period was identified as a critical period in the time series (DFA), probably corresponding the regression of vast ponding areas (Lafon et al., 2014). The draining and natural filling of the ponds lead to the local extinction of most pre-restoration species. Accretion on the marsh surface and the development of the tidal creek network reduced submersion duration, favouring vascular plant re-establishment and limiting the access of nekton to microphytenbic production. As a result, nekton were increasingly confined to channels, with smaller-sized estuarine species (e.g., *Palaemon longirostris*, *Pomatoschistus microps*) or eel-like fish (*A. anguilla*)

residing in shallow temporary or perennial pools.

5 Conclusion

We identified major changes in the taxonomic and functional structure of nekton communities at a developing intertidal site during a nearly 4-year period after storm-breach tide restoration. We showed that nekton community composition at two sampling sites (i.e., a ponding area and a tidally flushed site) gradually shifted from a dyked marsh community to a nearly natural intertidal habitat community, substantiating that tidal restoration initiated a recovery trajectory.

Water retention areas that formed in early phases of tide restoration due to incomplete drainage allowed pre-restoration species (mainly, freshwater fish species) to maintain during the first two years. With restoration time, fish foraged less on low-mobility benthic prey and more on larger-sized mobile prey, in the ponding areas ; free-swimming strategists that first thrived were increasingly replaced by fish with high maneuvering and accelerating capacities, probably due to the draining and the natural filling of the ponds. Although the first two years of restoration did not clearly promote high functional diversity among fish assemblages, functional diversity increased during the third and fourth years, meaning that habitat and resource availability showed a delayed increase after tidal restoration. Unassisted storm-breach tide restoration provides valuable information to assess the added value of human intervention in assisted tidal marsh restoration.

Acknowledgements

This study was founded by the General Council of Gironde, the Region Nouvelle-Aquitaine and the Adour-Garonne Water Agency. The General Council of Gironde provided technical assistance in field work on the Nouvelle island. Funders had no role in study design, data analysis, decision to publish or preparation of the manuscript. We are grateful to Xavier Chevillot and Maud Pierre for kindly sharing their knowledge in statistical analyses.

References

Able, K.W., Grothues, T.M., Hagan, S.M., Kimball, M.E., Nemerson, D.M., Taghon, G.L., 2008. Long-term response of fishes and other fauna to restoration of former salt hay farms : multiple measures of restoration success. Rev Fish Biol Fisheries 18, 65–97. doi :10.1007/s11160-007-9066-6

Able, K.W., Nemerson, D.M., Light, P.R., Bush, R.O., 2002. Initial Response of Fishes to Marsh Restoration at a Former Salt Hay Farm Bordering Delaware Bay, in : Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer, Dordrecht, pp. 749–773. doi :10.1007/0-306-47534-0_33

Babtie Group, 2001. Feasibility and Implications of Managed Realignment at Skinflats (Report to the Forth Estuary Forum No. BWA201374). Babtie Group in conjunction with Northern Ecological Services and Coastal Research Group, University of Glasgow.

Bakker, J.P., Esselink, P., Dijkema, K.S., van Duin, W.E., de Jong, D.J., 2002. Restoration of salt marshes in the Netherlands. Hydrobiologia 478, 29–51. doi :10.1023/A :1021066311728

Barbier, E.B., Hacker, S.D., Kennedy, C., Koch, E.W., Stier, A.C., Silliman, B.R., 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. Ecological Monographs 81, 169–193. doi :10.1890/10-1510.1

Bocheux, A., 2008. Histoire de l'île Nouvelle : naissance et évolution d'une île de l'estuaire de la Gironde. Association Océan, Mérignac.

Boesch, D., Turner, R., 1984. Dependence of fishery species on salt marshes : The role of food and refuge. Estuaries and Coasts 7, 460–468.

Brancalion, P.H.S., Holl, K.D., 2016. Functional composition trajectory : a resolution to the debate between Suganuma, Durigan, and Reid. Restor Ecol 24, 1–3. doi :10.1111/rec.12312

Bray, J.R., Curtis, J.T., 1957. An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. Ecological Monographs 27, 325–349. doi :10.2307/1942268

Brockmeyer, R.E., Rey, J.R., Virnstein, R.W., Gilmore, R.G., Earnest, L., 1996. Rehabilitation of impounded estuarine wetlands by hydrologic reconnection to the Indian River Lagoon, Florida (USA). Wetlands Ecol Manage 4, 93–109. doi :10.1007/BF01876231

Broome, S.W., Craft, C.B., Toomey, W.A., 2000. Soil Organic Matter (SOM) Effects on Infaunal Community Structure in Restored and Created Tidal Marshes, in : Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 737–747. doi :10.1007/0-306-47534-0_32

Carpentier, A., Como, S., Dupuy, C., Lefrançois, C., Feunteun, E., 2014. Feeding ecology of Liza spp. in a tidal flat : Evidence of the importance of primary production (biofilm) and associated meiofauna. Journal of Sea Research, Trophic significance of microbial biofilm in tidal flats 92, 86–91. doi :10.1016/j.seares.2013.10.007

Craft, C., Reader, J., Sacco, J.N., Broome, S.W., 1999. Twenty-five years of ecosystem development of constructed Spartina alterniflora (Loisel) marshes. Ecological Applications 9, 1405–1419.

David, A.T., Ellings, C.S., Woo, I., Simenstad, C.A., Takekawa, J.Y., Turner, K.L., Smith, A.L., Takekawa, J.E., 2014. Foraging and Growth Potential of Juvenile Chinook Salmon after Tidal Restoration of a Large River Delta. Transactions of the American Fisheries Society 143, 1515–1529. doi :10.1080/00028487.2014.945663

Dibble, K.L., Meyerson, L.A., 2012. Tidal Flushing Restores the Physiological Condition of Fish Residing in Degraded Salt Marshes. PLoS ONE 7, e46161.

Drake, P., Arias, A.M., 1991 (a). Composition and seasonal fluctuations of the ichthyoplankton community in a shallow tidal channel of Cadiz Bay (S.W. Spain). Journal of Fish Biology 39, 245–263. doi :10.1111/j.1095-8649.1991.tb04360.x

Drake, P., Arias, A.M., 1991 (b). Ichthyoplankton of a shallow coastal inlet in south-west Spain : Factors contributing to colonization and retention. Estuarine, Coastal and Shelf Science 32, 347–364. doi :10.1016/0272-7714(91)90048-G

Dumay, O., Tari, P.S., Tomasini, J.A., Mouillot, D., 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. Journal of Fish Biology 64, 970–983. doi :10.1111/j.1095-8649.2004.00365.x

Eertman, R.H.M., Kornman, B.A., Stikvoort, E., Verbeek, H., 2002. Restoration of the Sieperda Tidal Marsh in the Scheldt Estuary, The Netherlands. Restoration Ecology 10, 438–449. doi :10.1046/j.1526-100X.2002.01034.x

Field, J.G., Clarke, K.R., Warwick, R.M., 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. Marine Ecology Progress Series 8, 37–52.

Fonseca, L., Colclough, S., Hughes, R.G., 2011. Variations in the feeding of 0-group bass Dicentrarchus labrax (L.) in managed realignment areas and saltmarshes in SE England. Hydrobiologia 672, 15–31. doi :10.1007/s10750-011-0753-x

French, P.W., 2006. Managed realignment - The developing story of a comparatively new approach to soft engineering. Estuarine, Coastal and Shelf Science 67, 409–423.

Froese, R., Pauly, D., 2017. Fishbase. http ://www.fishbase.org (accessed 1 January 2017).

Gatz, A.J., 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. Ecology 60, 711–718.

Goeldner-Gianella, L., 2007. Dépoldériser en Europe occidentale. Annales de Géographie 339–360.

Green, B.C., Smith, D.J., Earley, S.E., Hepburn, L.J., Underwood, G.J.C., 2009. Seasonal changes in community composition and trophic structure of fish populations of five salt marshes along the Essex coastline, United Kingdom. Estuarine, Coastal and Shelf Science 85, 247–256.

Hampel, H., Cattrijsse, A., Vincx, M., 2003. Habitat value of a developing estuarine brackish marsh for fish and macrocrustaceans. ICES Journal of Marine Science 60, 278–289.

Havens, K.J., Varnell, L.M., Bradshaw, J.G., 1995. An assessment of ecological conditions in a constructed tidal marsh and two natural reference tidal marshes in coastal Virginia. Ecological Engineering, Restoration and Creation of Wetlands - Scientific Basis and Measuring Success 4, 117–141. doi :10.1016/0925-8574(94)00051-6

Hedberg, P., Saetre, P., Sundberg, S., Rydin, H., Kotowski, W., 2013. A functional trait approach to fen restoration analysis. Appl Veg Sci 16, 658–666. doi :10.1111/avsc.12042

Hjelm, J., van de Weerd, G.H., Sibbing, F.A., 2003. Functional link between foraging performance, functional morphology, and diet shift in roach (Rutilus rutilus). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 60, 700–709. doi :10.1139/f03-058

Hobbs, R.J., Jentsch, A., Temperton, V., 2008. Restoration as a Process of Assembly and Succession Mediated by Disturbance.

Holmes, E.E., Ward, E.J., Scheuerell, M.D., 2014. Analysis of multivariate time-series using the MARSS package. NOAA Fisheries, Northwest Fisheries Science Center 2725.

Holmes, E.E., Ward, E.J., Wills, K., 2012. MARSS : Multivariate Autoregressive State-space Models for Analyzing Time-series Data. R journal 4.

James-Pirri, M.J., Raposa, K.B., Catena, J.G., 2001. Diet Composition of Mummichogs, Fundulus heteroclitus, from Restoring and Unrestricted Regions of a New England (U.S.A.) Salt Marsh. Estuarine, Coastal and Shelf Science 53, 205–213. doi :10.1006/ecss.2001.0807

Kapsimalis, V., Massé, L., Tastet, J.P., 2004. Tidal impact on modern sedimentary facies in the Gironde Estuary, southwestern France. Journal of Coastal Research 1–11.

Keast, A., Webb, D., 1966. Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. Journal of the Fisheries Board of Canada 23, 1845–1874.

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

Kollmann, J., Meyer, S.T., Bateman, R., Conradi, T., Gossner, M.M., de Souza Mendonça, M., Fernandes, G.W., Hermann, J.-M., Koch, C., Müller, S.C., Oki, Y., Overbeck, G.E., Paterno, G.B., Rosenfield, M.F., Toma, T.S.P., Weisser, W.W., 2016. Integrating ecosystem functions into restoration ecology—recent advances and future directions. Restor Ecol 24, 722–730. doi :10.1111/rec.12422

Konisky, R.A., Burdick, D.M., Dionne, M., Neckles, H.A., 2006. A Regional Assessment of Salt Marsh Restoration and Monitoring in the Gulf of Maine. Restoration Ecology 14, 516–525. doi :10.1111/j.1526-100X.2006.00163.x

Kuo, Y.-M., Lin, H.-J., 2010. Dynamic factor analysis of long-term growth trends of the intertidal seagrass Thalassia hemprichii in southern Taiwan. Estuarine, Coastal and Shelf Science 86, 225–236.

Laffaille, P., Feunteun, E., Lefebvre, C., Radureau, A., Sagan, G., Lefeuvre, 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., 2000. Composition of Fish Communities in a European Macrotidal Salt Marsh (the Mont Saint-Michel Bay, France). Estuarine, Coastal and Shelf Science 51, 429–438. doi :10.1006/ecss.2000.0675

Lafon, V., Kervella, S., Lechene, A., Sottolichio, A., Rimond, F., Fourcade, S., Cardonnel, S., Alard, D., 2014. Restauration écologique d'un marais intertidal : exemple de la renaturation par dépoldérisation de l'île Nouvelle (estuaire de la Gironde, Aquitaine, France). Presented at the XIIIèmes Journées Nationales Génie Côtier - Génie Civil, Editions Paralia, Dunkerque, pp. 809–816. doi :10.5150/jngcgc.2014.089

Lechêne, A., Boët, P., Laffaille, P., Lobry, J., In Press. Nekton communities of tidally restored marshes : A whole-estuary approach. Estuarine, Coastal and Shelf Science. doi :10.1016/j.ecss.2017.08.038

Levin, L.A., Talley, D., Thayer, G., 1996. Succession of macrobenthos in a created salt marsh. Marine Ecology Progress Series 141, 67–82.

Levin, L.A., Talley, T.S., 2000. Influences of Vegetation and Abiotic Environmental Factors on Salt Marsh Invertebrates, in : Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 661–707. doi :10.1007/0-306-47534-0_30

Liquete, C., Cid, N., Lanzanova, D., Grizzetti, B., Reynaud, A., 2016. Perspectives on the link between ecosystem services and biodiversity : The assessment of the nursery function. Ecological Indicators 63, 249–257.

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 3ème cycle). Université Bordeaux I, Ecole Doctorale Siences du Vivant, Géosciences, Sciences de l'Environnement, Bordeaux.

Lobry, J., Mourand, L., Rochard, E., Elie, P., 2003. Structure of the Gironde estuarine fish assemblages : a comparison of European estuaries perspective. Aquatic Living Resources 16, 47–58. doi :10.1016/S0990-7440(03)00031-7

Mahon, R., 1984. Divergent structure in fish taxocenes of north temperate streams. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 41, 330–350.

Mazik, K., Musk, W., Dawes, O., Solyanko, K., Brown, S., Mander, L., Elliott, M., 2010. Managed realignment as compensation for the loss of intertidal mudflat : A short term solution to a long term problem ? Estuarine, Coastal and Shelf Science 90, 11–20. doi :10.1016/j.ecss.2010.07.009

Mitsch, W.J., 2000. Self-Design Applied to Coastal Restoration, in : Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 554–564. doi :10.1007/0-306-47534-0_25

Moreno-Mateos, D., Power, M.E., Comín, F.A., Yockteng, R., 2012. Structural and Functional Loss in Restored Wetland Ecosystems. PLOS Biology 10, e1001247. doi :10.1371/journal.pbio.1001247

Neckles, H.A., Dionne, M., Burdick, D.M., Roman, C.T., Buchsbaum, R., Hutchins, E., 2002. A Monitoring Protocol to Assess Tidal Restoration of Salt Marshes on Local and Regional Scales. Restoration Ecology 10, 556–563. doi :10.1046/j.1526-100X.2002.02033.x

Nunn, A.D., Frear, P.A., Lee, M., Cowx, I.G., 2010. Is there evidence for a shift in fish growth and recruitment success linked to climate change ? Journal of Fish Biology 77, 1780–1792. doi :10.1111/j.1095-8649.2010.02751.x

Odum, E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. Science 164, 262–270.

Palmer, M.A., Ambrose, R.F., Poff, N.L., 1997. Ecological theory and community restoration ecology. Restoration

Ecology 5, 291–300.

Prach, K., Walker, L.R., 2011. Four opportunities for studies of ecological succession. Trends in Ecology & Evolution 26, 119–123. doi :10.1016/j.tree.2010.12.007

R Core Team, 2017. R : A Language and Environment for Statistical Computing.

Ricotta, C., Moretti, M., 2011. CWM and Rao's quadratic diversity : a unified framework for functional ecology. Oecologia 167, 181–188. doi :10.1007/s00442-011-1965-5

Roman, C.T., Raposa, K.B., Adamowicz, S.C., James-Pirri, M.-J., Catena, J.G., 2002. Quantifying vegetation and nekton response to tidal restoration of a New England salt marsh. Restoration Ecology 10, 450–460.

Royant, A., 2001. Diagnostic environnemental et orientation de gestion : la remise en eau des polders de Mortagne sur Gironde (Unpublished master's thesis). Institut Universitaire Européen de la Mer.

Russo, T., Costa, C., Cataudella, S., 2007. Correspondence between shape and feeding habit changes throughout ontogeny of gilthead sea bream Sparus aurata L., 1758. Journal of Fish Biology 71, 629–656. doi :10.1111/j.1095-8649.2007.01528.x

Salgado, J.P., Cabral, H.N., Costa, M.J., 2007. Spatial and temporal distribution patterns of the macrozoobenthos assemblage in the salt marshes of Tejo estuary (Portugal). Hydrobiologia 587, 225–239. doi :10.1007/s10750-007-0685-7

Schleuter, D., Daufresne, M., Veslot, J., Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Brosse, S., Beauchard, O., Argillier, C., 2012. Geographic isolation and climate govern the functional diversity of native fish communities in European drainage basins. Global Ecology and Biogeography 21, 1083–1095. doi :10.1111/j.1466-8238.2012.00763.x

Shojaei, M.G., Gutow, L., Dannheim, J., Rachor, E., Schröder, A., Brey, T., 2016. Common trends in German Bight benthic macrofaunal communities : Assessing temporal variability and the relative importance of environmental variables. Journal of Sea Research 107, 25–33.

Spasojevic, M.J., Suding, K.N., 2012. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns : the importance of multiple assembly processes. Journal of Ecology 100, 652–661. doi :10.1111/j.1365-2745.2011.01945.x

Taylor, D.S., Poulakis, G.R., Kupschus, S.R., Faunce, C.H., 1998. Estuarine reconnection of an impounded mangrove salt marsh in the Indian River Lagoon, Florida : short-term changes in fish fauna. Mangroves and Salt Marshes 2, 29–36. doi :10.1023/A :1009969708038

Teal, J.M., Weishar, L., 2005. Ecological engineering, adaptive management, and restoration management in Delaware Bay salt marsh restoration. Ecological Engineering, Delaware Bay Salt Marsh Restoration 25, 304–314.

van der Linden, P., Marchini, A., Dolbeth, M., Patrício, J., Veríssimo, H., Marques, J.C., 2016. The performance of trait-based indices in an estuarine environment. Ecological Indicators 61, Part 2, 378–389. doi :10.1016/j.ecolind.2015.09.039

Van Liefferinge, C., Dillen, A., Ide, C., Herrel, A., Belpaire, C., Mouton, A., de Deckere, E., Meire, P., 2012. The role of a freshwater tidal area with controlled reduced tide as feeding habitat for European eel (Anguilla anguilla, L.). Journal of Applied Ichthyology 28, 572–581.

Veiga, P., Vieira, L., Bexiga, C., Sá, R., Erzini, K., 2006. Structure and temporal variations of fish assemblages of the Castro Marim salt marsh, southern Portugal. Estuarine, Coastal and Shelf Science, Applying the Ecohydrology approach to the Guadiana estuary and coastal areas : lessons learned from dam impacted ecosystems 70, 27–38. doi :10.1016/j.ecss.2006.05.037

Verger, F., Ghirardi, R., 2009. Les zones humides du littoral français. Belin.

Villéger, S., 2008. Dynamique de la diversité fonctionnelle des communautés de poissons (lagune de Terminos, Mexique). Montpellier SupAgro.

Villéger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F., Mouillot, D., 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. Ecological Applications 20, 1512–1522. doi :10.1890/09-1310.1

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional ! Oikos 116, 882–892. doi :10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x

Warren, R.S., Fell, P.E., Rozsa, R., Brawley, A.H., Orsted, A.C., Olson, E.T., Swamy, V., Niering, W.A., 2002. Salt Marsh Restoration in Connecticut : 20 Years of Science and Management. Restoration Ecology 10, 497–513.

Wolters, M., Garbutt, A., Bakker, J.P., 2005. Salt-marsh restoration : evaluating the success of de-embankments in north-west Europe. Biological Conservation 123, 249–268.

Zhao, T., Villéger, S., Lek, S., Cucherousset, J., 2014. High intraspecific variability in the functional niche of a predator is associated with ontogenetic shift and individual specialization. Ecology and Evolution 4, 4649. doi :10.1002/ece3.1260

Zheng, L., Stevenson, R.J., Craft, C., 2004. Changes in benthic algal attributes during salt marsh restoration. Wetlands 24, 309–323.

Zuur, A.F., Tuck, I.D., Bailey, N., 2003 (a). Dynamic factor analysis to estimate common trends in fisheries time series. Canadian journal of fisheries and aquatic sciences 60, 542–552.

Zuur, A.F., Fryer, R.J., Jolliffe, I.T., Dekker, R., Beukema, J.J., 2003 (b). Estimating common trends in multivariate time series using dynamic factor analysis. Environmetrics 14, 665–685.

Appendices

A Characterization of the food spectrum of the fish ecophases

The analysis of the food spectrum was carried out from an extended pool of fish ecophases sampled in the Gironde estuary. The pool of ecophases was defined from the fish sampled with standard double fyke nets between 2008 and 2016 at 13 sites distributed among dyked, restored and natural intertidal habitats (Table 1). Consequently, in total, 63 ecophases were considered. The food spectrum of the ecophases was described from a review of the fish diets in varied environments. Most studies were based on stomach content analyses. Our litterature review was not restricted to estuarine environments in agreement with the fact that functional traits are, by definition, independent from the environment (Violle et al., 2007). Therefore, the food spectrum of the ecophases was described based on the widest possible range of aquatic environments accounting for the ecophases plasticity in food resource exploitation (Funk et al., 2008 ; Comte et al., 2016).

The following guidelines were adopted to quantify the importance of food items in the diet of fish. The share of every food category was described according to three modalities : $P1$: primary importance ; $P2$: secondary importance ; Ab : accessory importance or absence from the diet. The food categories were treated as ordinal, semi-quantitative variables so that $Ab < P2 < P1$. $P1$ was attributed to food items of first rank importance in terms of biomass or volume. $P2$ was attributed to food items that represented 10% or more of the volume or biomass of total ingested food without reaching first rank importance. Ab was attributed to the remainder of the food taxa. For every food category, we retained the maximum contribution to the diet ($P1$, $P2$ or Ab) reported across studies ; however, the results considered as abnormal or aberrant by their authors were discarded. As resolution or accuracy in taxonomic description differed substantially among studies and fish species, food taxa were pooled *a posteriori* into a reduced number of common food categories. When two or more food taxa were pooled, the contribution level of the most important taxon (i.e. Ab, $P2$ or $P1$) was affected to the aggregated category. A disadvantage of this aggregation rule is that it prevented the contribution categories to step up from lower to higher levels ; however, it was considered superior to any other automatic pooling procedure.

In total, eight aggregated food categories were considered : (1) microinvertebrates ; (2) eggs and macrofaunal larvae (teleost fish and macroinvertebrates) ; (3) annelids ; (4) arthropods (insects, collembolans, arachnids, eucarids, peracarids) ; (5) shelled molluscs ; (6) teleost fish (and cephalopods) ; (7) microphytes ; (8) macrophytes and detritus. The food spectrum of the 63 fish ecophases is summarized in Table A.1. A dimensionality reduction procedure was carried out to

extract a reduced number of approximately continuous, ecologically interpretable variables from the food spectrum matrix.

A.1 Computation of the dissimilarity matrix

A Gower similarity matrix (S_{Gower}) was computed from the food spectrum matrix using the metric, asymmetric extension of Gower similarity to semi-quantitative variables (Podani, 1999). The formula corresponds to equation (3) in Podani (1999). We used the assymetric version of Gower similarity so that a food category simultaneously absent from the diet of two compared ecophases did not increase the similarity between those two ecophases.

The Gower dissimilarity (D_{Gower}) was computed as $\sqrt{1 - S_{Gower}}$ because $(1 - S_{Gower})$ yielded negative eigenvalues in the subsequent principal coordinates analysis. With the square-root transformation, the eigenvalues of D_{Gower} were all positive. This is the first transformation recommended by Legendre and Legendre (1998) when $(1 - S_{Gower})$ produces negative eigenvalues.

A.2 Principal coordinates analysis

The principal coordinates analysis (PCoA) was carried out on R software using the function $pcoa$ of the 'ape' package.

The relative eigenvalues of the PCoA are plotted on Fig. A.1. The first axis of the PCoA accounted for 24.7% of the cumulative sum of eigenvalues. The sum of the relative eigenvalues of the first three axes amounted to 50.9%. Three axes were retained to summarize the food spectrum of the ecophases.

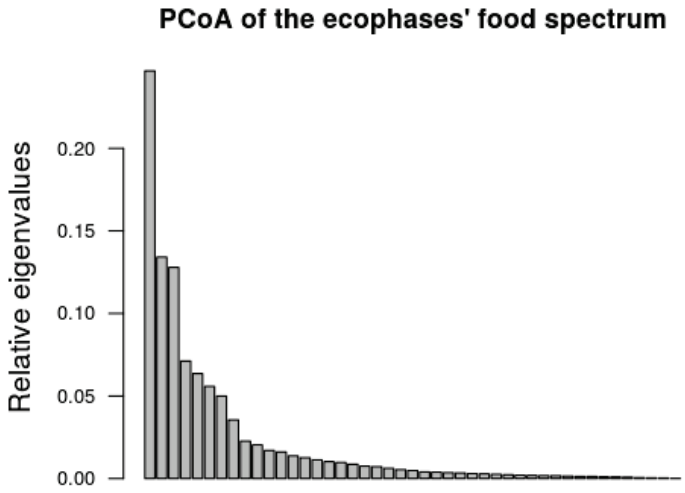


Figure A.1 – Relative eigenvalues of the PCoA based on the food spectrum of the fish ecophases.

Table A.1 – Food spectrum of the fish ecophases.

					Food categories							
Ecophase	Species	Ltype	Lmin	Lmax	MicInv	EggLar	Annel	Arthro	ShMoll	Fish	MicPhy	MacDet
AbrBraE1	*Abramis brama*	FL	15	100	P1	-	-	-	-	-	-	-
AbrBraE2	*Abramis brama*	FL	100	260	P1	-	-	P1	P2	-	-	P2
AbrBraE3	*Abramis brama*	FL	260	-	-	-	-	P1	-	-	-	-
AlbAlbE1	*Alburnus alburnus*	FL	27	-	P1	-	-	P1	-	-	P1	P1
AloFalE1	*Alosa fallax*	FL	-	36	P1	-	-	-	-	-	-	P1
AloFalE2	*Alosa fallax*	FL	36	178	P1	-	-	P1	-	P1	-	P1
AmeMelE2	*Ameiurus melas*	TL	50	250	-	-	P1	P1	-	P2	-	P1
AmeMelE3	*Ameiurus melas*	TL	250	-	-	-	-	P1	-	P1	-	P1
AngAngE1	*Anguilla anguilla*	TL	60	175	-	-	P1	P1	-	-	-	-
AngAngE2	*Anguilla anguilla*	TL	175	400	-	-	P1	P1	-	-	-	-
AngAngE3	*Anguilla anguilla*	TL	400	-	-	-	-	P1	-	-	-	-
ArgRegE1	*Argyrosomus regius*	TL	-	50	-	-	-	P1	-	-	-	-
ArgRegE2	*Argyrosomus regius*	TL	50	-	-	-	-	P1	-	P2	-	-
AthPreE1	*Atherina presbyter*	FL	-	115	P1	P1	-	-	-	-	-	-
BliBjoE1	*Blicca bjoerkna*	FL	-	69	P1	-	-	-	-	-	-	-
BliBjoE2	*Blicca bjoerkna*	FL	69	-	P2	-	-	P1	P1	-	-	P1
CarGibE1	*Carassius gibelio*	FL	23	94	P2	-	-	P2	-	-	P1	P2
CarGibE2	*Carassius gibelio*	FL	94	468	P1	-	-	-	-	-	P2	P1
CheLabE2	*Chelon labrosus*	FL	45	-	P1	-	-	-	-	-	P1	P1
CilMusE2	*Ciliata mustela*	TL	45	-	-	-	-	P1	-	P2	-	-
CluHarE1	*Clupea harengus*	FL	-	94.5	P1	-	-	-	-	-	-	-
ConConE2	*Conger conger*	TL	200	-	-	-	-	P2	-	P1	-	-
CtePhaE2	*Ctenopharyngodon idella*	FL	29	78	P2	-	-	P2	-	-	P1	P1
CtePhaE3	*Ctenopharyngodon idella*	FL	78	-	P2	-	-	P2	-	-	-	P1
CypCarE2	*Cyprinus carpio*	FL	22	132	P1	-	P2	P1	P2	-	-	-
CypCarE3	*Cyprinus carpio*	FL	132	-	P2	-	P1	P1	P1	-	-	P1
DicLabE1	*Dicentrarchus labrax*	FL	-	40	P1	P1	-	P2	-	-	-	-
DicLabE2	*Dicentrarchus labrax*	FL	40	115	P2	-	P1	P1	-	P2	-	-
DicLabE3	*Dicentrarchus labrax*	FL	115	-	-	-	-	P1	-	P1	-	-
DicPunE2	*Dicentrarchus punctatus*	FL	37	111	-	P1	P2	P1	-	P2	-	-
EngEncE1	*Engraulis encrasicolus*	FL	-	-	P1	P1	-	P1	-	-	-	-
GamHolE1	*Gambusia holbrooki*	TL	-	-	P1	-	-	P1	-	-	P2	P2
GasAcuE2	*Gasterosteus aculeatus*	TL	20	75	P1	-	P2	P1	-	-	-	-
GymCerE2	*Gymnocephalus cernuus*	FL	35	140	P2	-	-	P1	P2	P2	-	-
LepGibE2	*Lepomis gibbosus*	FL	35	118	P2	-	-	P1	-	-	-	-
LepGibE3	*Lepomis gibbosus*	FL	118	-	-	-	-	P1	P1	P1	-	-
LizAurE2	*Liza aurata*	FL	45	-	P1	-	-	P1	P1	-	P1	P1
LizRamE1	*Liza ramada*	FL	-	42.5	P1	P1	P1	P1	-	-	P2	-
LizRamE2	*Liza ramada*	FL	42.5	-	P1	-	-	-	-	-	P1	P1
MerMerE3	*Merlangius merlangus*	FL	99	294	-	-	-	P1	-	P1	-	-
PerFluE4	*Perca fluviatilis*	FL	149	-	-	-	-	P1	-	P1	-	-
PlaFleE1	*Platichthys flesus*	TL	-	45	P1	-	P1	P1	-	-	-	-
PlaFleE2	*Platichthys flesus*	TL	45	100	-	-	P1	P1	-	-	-	-
PlaFleE3	*Platichthys flesus*	TL	100	-	-	-	P1	P1	P1	P2	-	-
PomMicE1	*Pomatoschistus microps*	TL	-	40	P1	P2	-	-	-	-	-	-
PomMicE2	*Pomatoschistus microps*	TL	40	-	P2	-	P1	P1	P1	-	-	-
PomMinE1	*Pomatoschistus minutus*	TL	-	42.5	P1	-	P2	P2	-	-	-	-
PomMinE2	*Pomatoschistus minutus*	TL	42.5	-	-	-	P1	P1	P1	-	-	-
PseParE3	*Pseudorasbora parva*	FL	40	-	P2	-	-	P1	-	-	P2	P2
RutRutE2	*Rutilus rutilus*	FL	40	120	P1	-	-	P1	P1	-	P1	P1
RutRutE3	*Rutilus rutilus*	FL	120	-	-	-	-	P1	P1	-	P1	P1
SanLucE2	*Sander lucioperca*	FL	29	115	P1	-	-	P1	-	P1	-	-
SanLucE3	*Sander lucioperca*	FL	115	300	-	-	-	P1	-	P1	-	-
SilGlaE3	*Silurus glanis*	TL	40	300	-	-	P1	P1	-	P1	-	P2
SolSenE2	*Solea senegalensis*	TL	50	-	-	-	P1	P1	P2	-	-	-
SolSolE1	*Solea solea*	TL	-	50	P1	-	-	P2	-	-	-	-
SolSolE2	*Solea solea*	TL	50	-	-	-	P1	P1	P2	-	-	-
SpaAurE2	*Sparus aurata*	FL	24	64	-	-	P1	P1	-	-	-	-
SpaAurE3	*Sparus aurata*	FL	64	-	-	-	P1	P1	P1	P2	-	-
SprSprE1	*Sprattus sprattus*	FL	-	-	P1	P1	-	-	-	-	-	-
SquCepE2	*Squalius cephalus*	FL	150	370	P2	-	-	P1	P2	P1	-	P1
SynRosE2	*Syngnathus rostellatus*	TL	80	-	P1	P1	-	-	-	-	-	-
TinTinE2	*Tinca tinca*	FL	140	-	P2	-	-	P1	P1	-	-	P2

$Ltype$ indicates the type of length measurement, i.e., fork length (FL) or total length (TL). $Lmin$ and $Lmax$ are the lower and upper size limit of the ecophase, respectively. Food categories : $MicInv$, Microinvertebrates ; $EggLar$, Eggs and macrofaunal larvae ; $Annel$, Annelids ; $Arthro$, Arthropods ; $ShMoll$, Shelled molluscs ; $Fish$, Teleost fish and cephalopods ; $MicPhy$, Microphytes ; $MacDet$, Macrophytes and detritus. Abbreviations : $P1$, Food item of primary importance ; $P2$, Food item of secondary importance ; $-$, Absent or negligible food item.

The ecophases and the variables describing the food spectrum were plotted according to the first three axes of the PCoA ordination (Fig. A.2 and A.3). The contribution of each original variable (i.e. food category) to a given PCoA axis was measured by the magnitude of the Spearman correlation coefficient between the (ordinal) variable and the ecophases coordinates along the PCoA axis.

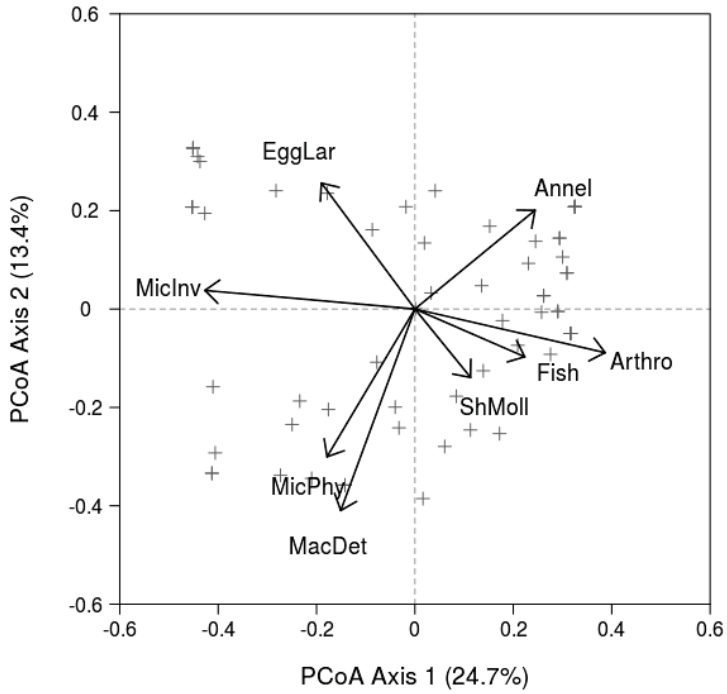


Figure A.2 – Ordination of the fish ecophases according to their food spectrum along the axes 1 and 2 of the PCoA. The percentage values are the relative eigenvalues of the PCoA axes. The grey crosses represent individual ecophases. The coordinates of the tip of the arrows are proportional to the variable positive or negative correlation (Spearman's rho) with the ecophases scores on the PCoA axes. The absolute length of the arrows is meaningless. Abbreviations for food categories : $MicInv$, Microinvertebrates ; $EggLar$, Eggs and macrofaunal larvae ; $Annel$, Annelids ; $Arthro$, Arthropods ; $ShMoll$, Shelled molluscs ; $Fish$, Teleost fish and cephalopods ; $MicPhy$, Microphytes ; $MacDet$, Macrophytes and detritus.

The correlation strength between the ecophases coordinates on the PCoA axes and each of the eight food categories were computed *a posteriori* using Spearman correlation coefficient (Fig. A.4).

A.3 Ecological interpretation of the first axes of the PCoA

Two groups of food categories were clearly separated along axis 1 (Fig. A.4) : (1), microinvertebrates ($\rho = -0.85$) ; (2), arthropods ($\rho = 0.77$) and, to a lesser extent, annelids ($\rho = 0.49$) and fish ($\rho = 0.45$). We interpreted axis 1 as a gradient of animal prey size, opposing small-sized prey (mainly, microinvertebrates) to medium- and large-sized prey.

The second axis mainly segregated two groups of food categories : (1), macrophytes and detritus ($\rho = -0.82$) and microphytes ($\rho = -0.60$; negative values of the axis) ; (2), eggs and macro-

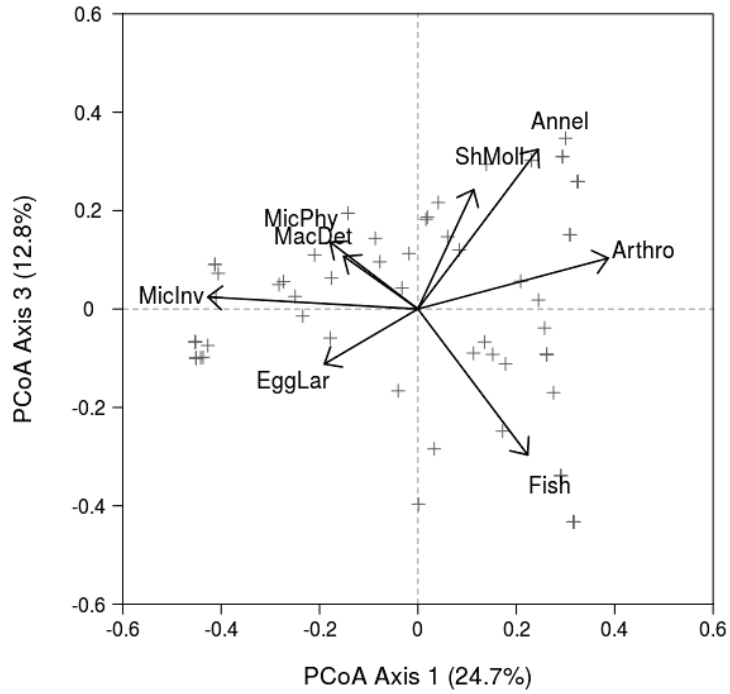


Figure A.3 – Ordination of the fish ecophases according to their food spectrum along the axes 1 and 3 of the PCoA. The percentage values are the relative eigenvalues of the PCoA axes. The grey crosses represent individual ecophases. The coordinates of the tip of the arrows are proportional to the variable positive or negative correlation (Spearman's rho) with the ecophases scores on the PCoA axes. The absolute length of the arrows is meaningless. Abbreviations for food categories : $MicInv$, Microinvertebrates ; $EggLar$, Eggs and macrofaunal larvae ; $Annel$, Annelids ; $Arthro$, Arthropods ; $ShMoll$, Shelled molluscs ; $Fish$, Teleost fish and cephalopods ; $MicPhy$, Microphytes ; $MacDet$, Macrophytes and detritus.

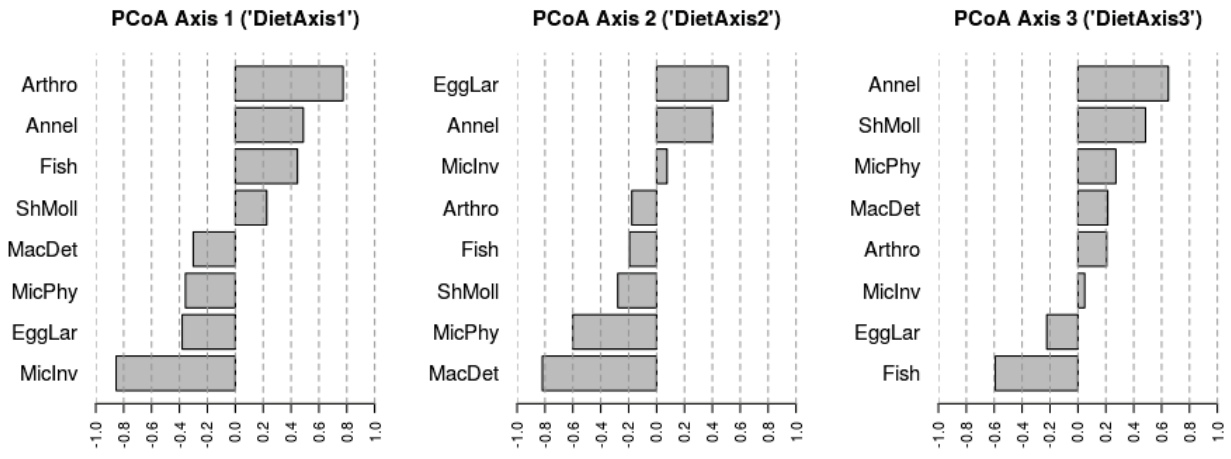


Figure A.4 – Correlation between the first axes of the PCoA and each of the eight food categories. Abbreviations for food categories : $MicInv$, Microinvertebrates ; $EggLar$, Eggs and macrofaunal larvae ; $Annel$, Annelids ; $Arthro$, Arthropods ; $ShMoll$, Shelled molluscs ; $Fish$, Teleost fish and cephalopods ; $MicPhy$, Microphytes ; $MacDet$, Macrophytes and detritus.

faunal larvae ($\rho = 0.51$) and annelids ($\rho = 0.40$; positive values of the axis). At its most basic, the second axis of the PCoA corresponded to a detrital and vegetal *vs.* animal food components in the diet. The animal side of the axis is occupied by soft-bodied organisms.

The third axis separated fish ($\rho = -0.59$) from annelids ($\rho = 0.65$) and shelled molluscs ($\rho = 0.48$). Thus, the third axis opposed large-sized mobile prey (fish) to medium-sized, low-mobility benthic prey. Fish ecophases with highly negative values along axis 3 are potential predators.

B DFA analysis at site INS

B.1 CPUE of dominant species

Table B.1 – DFA model selection with the CPUE values of dominant nekton species. The selected model yielded the lowest AICc value.

Index	M	Correlation structure of observation errors	AICc
CPUE	1	diagonal and equal	272.4
CPUE	2	diagonal and equal	244.2
CPUE	3	diagonal and equal	224.2
CPUE	***4***	***diagonal and equal***	***200.4***
CPUE	5	diagonal and equal	210.2
CPUE	6	diagonal and equal	217.3
CPUE	7	diagonal and equal	220.9
CPUE	1	diagonal and unequal	237.1
CPUE	2	diagonal and unequal	228.4
CPUE	3	diagonal and unequal	NA
CPUE	4	diagonal and unequal	NA
CPUE	5	diagonal and unequal	NA
CPUE	6	diagonal and unequal	NA
CPUE	7	diagonal and unequal	NA
CPUE	1	equalvarcov	274.8
CPUE	2	equalvarcov	NA
CPUE	3	equalvarcov	NA
CPUE	4	equalvarcov	NA
CPUE	5	equalvarcov	NA
CPUE	6	equalvarcov	NA
CPUE	7	equalvarcov	NA

Table B.2 – Factors loadings on the common trends based on the CPUE values of the dominant nekton species. Absolute values above the cutoff level are in bold italic and underlined. Absolute values marginally below the cutoff level are in bold italic.

Taxon	State 1	State 2	State 3	State 4
Ameiurus melas	***0.45***	0.07	-0.02	0.11
Anguilla anguilla	-0.01	***0.26***	0.03	-0.01
Carassius gibelio	***-0.17***	0.14	***0.18***	0.02
Cyprinus carpio	0.12	-0.03	0.01	***1.09***
Lepomis gibbosus	***0.22***	-0.16	-0.08	-0.04
Liza ramada	0.02	0.03	***-0.22***	0.00
Palaemon longirostris	-0.01	***0.24***	-0.05	0.00

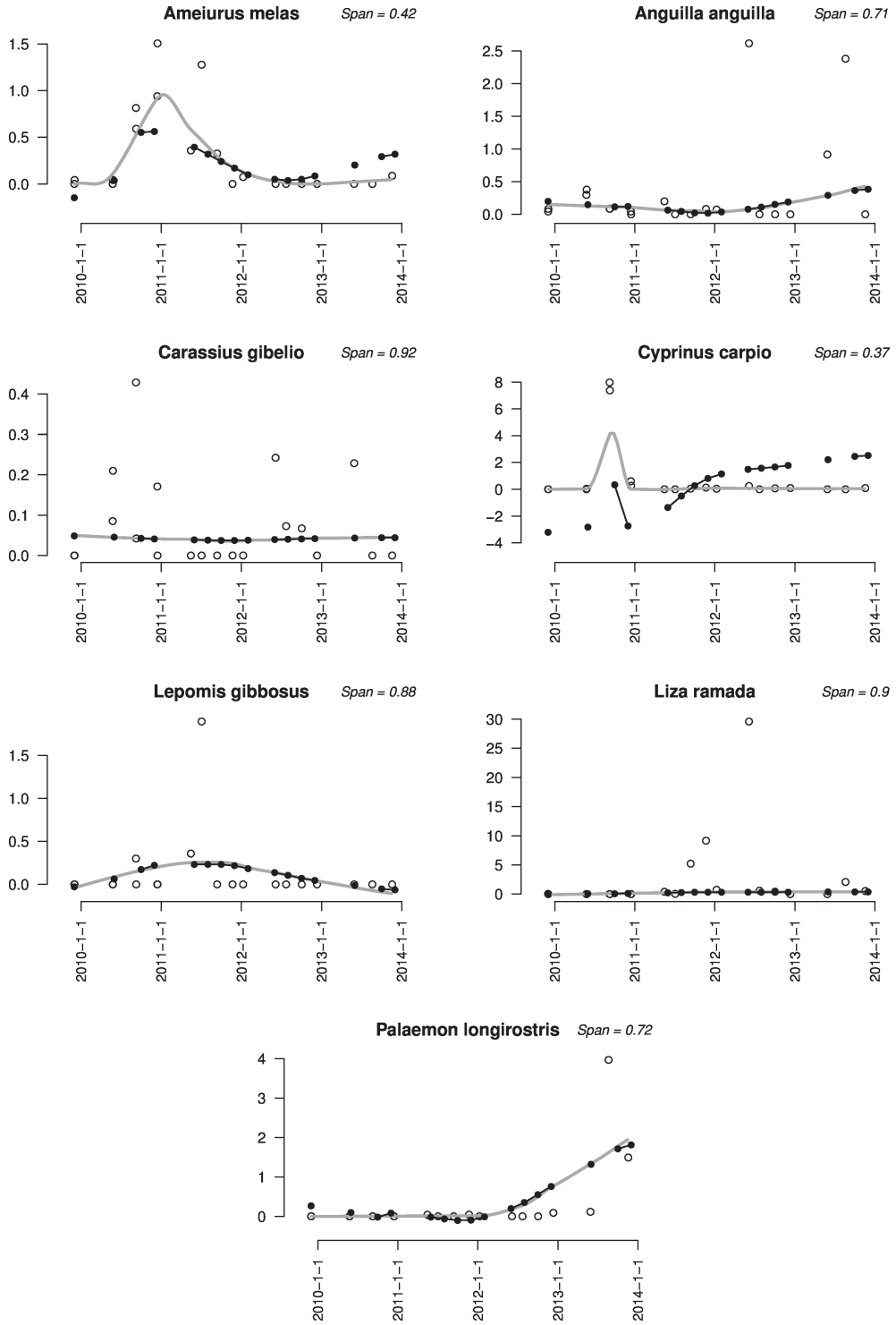


Figure B.1 – Raw, smoothed and fitted CPUE values of dominant nekton species after tidal marsh restoration. Legend : White dots, Raw values ; Grey line, Smoothing curve ; Black line with dots ; Fitted values (DFA model). Y-axis shows CPUE values expressed in number.double fyke^{-1}.h^{-1}. The automatic smoothing parameter (span) is indicated in the top right corner of the plots.

B.2 BPUE of dominant species

Table B.3 – DFA model selection with the BPUE values of dominant nekton species. The selected model yielded the lowest AICc value.

Index	M	Correlation structure of observation errors	AICc
BPUE	1	diagonal and equal	227.2
BPUE	2	diagonal and equal	99.5
BPUE	***3***	***diagonal and equal***	***81.9***
BPUE	4	diagonal and equal	94.5
BPUE	5	diagonal and equal	110.7
BPUE	6	diagonal and equal	118.1
BPUE	7	diagonal and equal	115.0
BPUE	1	diagonal and unequal	205.6
BPUE	2	diagonal and unequal	105.2
BPUE	3	diagonal and unequal	NA
BPUE	4	diagonal and unequal	NA
BPUE	5	diagonal and unequal	NA
BPUE	6	diagonal and unequal	NA
BPUE	7	diagonal and unequal	NA
BPUE	1	equalvarcov	215.1
BPUE	2	equalvarcov	102.6
BPUE	3	equalvarcov	84.0
BPUE	4	equalvarcov	96.8
BPUE	5	equalvarcov	106.8
BPUE	6	equalvarcov	113.6
BPUE	7	equalvarcov	117.7

Table B.4 – Factors loadings on the common trends based on the BPUE values of the dominant nekton species. Absolute values above the cutoff level are in bold italic and underlined. Absolute values marginally below the cutoff level are in bold italic.

Taxon	State 1	State 2	State 3
Ameiurus melas	***0.26***	0.04	-0.04
Anguilla anguilla	0.08	0.16	-0.08
Carassius gibelio	-0.02	***0.18***	0.01
Cyprinus carpio	***0.18***	0.05	***-0.18***
Lepomis gibbosus	***0.26***	-0.01	-0.13
Liza ramada	0.15	-0.04	***-0.20***
Palaemon longirostris	-0.04	-0.16	***0.20***

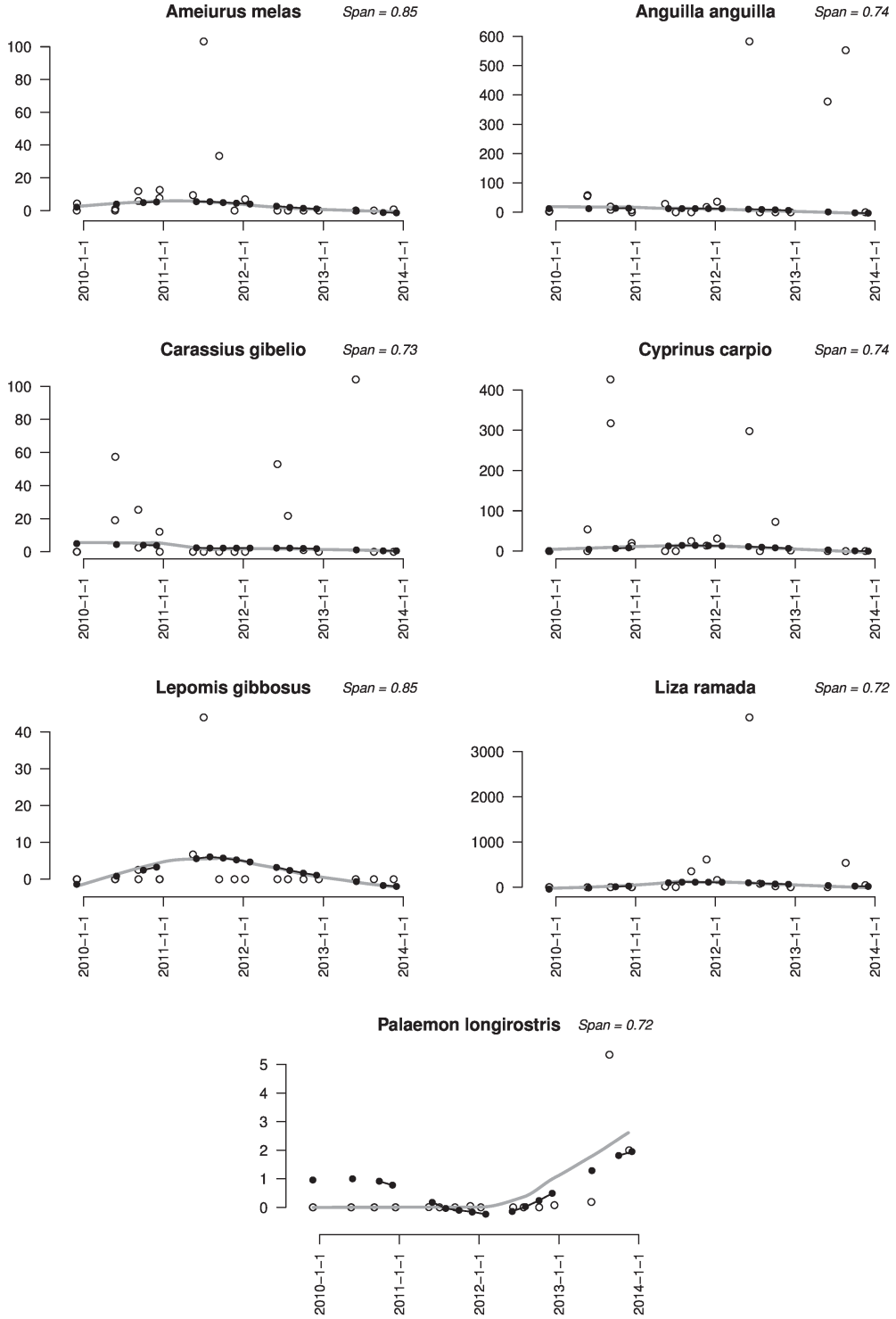


Figure B.2 – Raw, smoothed and fitted BPUE values of dominant nekton species after tidal marsh restoration. Legend : White dots, Raw values ; Grey line, Smoothing curve ; Black line with dots ; Fitted values (DFA model). Y-axis shows BPUE values expressed in g.double fyke^{-1}.h^{-1}. The automatic smoothing parameter (span) is indicated in the top right corner of the plots.

B.3 Functional identity (CWM) of fish assemblages

Table B.5 – DFA model selection based on the functional identity (CWM) of the fish assemblages. The selected model yielded the lowest AICc value.

Index	M	Correlation structure of observation errors	AICc
CWM	1	diagonal and equal	282.5
CWM	2	diagonal and equal	162.8
CWM	***3***	***diagonal and equal***	***156.5***
CWM	4	diagonal and equal	167.6
CWM	5	diagonal and equal	181.2
CWM	6	diagonal and equal	192.1
CWM	7	diagonal and equal	199.8
CWM	8	diagonal and equal	203.8
CWM	1	diagonal and unequal	265.4
CWM	2	diagonal and unequal	161.1
CWM	3	diagonal and unequal	164.0
CWM	4	diagonal and unequal	171.8
CWM	5	diagonal and unequal	187.3
CWM	6	diagonal and unequal	200.8
CWM	7	diagonal and unequal	209.2
CWM	8	diagonal and unequal	214.4
CWM	1	equalvarcov	273.2
CWM	2	equalvarcov	161.8
CWM	3	equalvarcov	158.0
CWM	4	equalvarcov	170.0
CWM	5	equalvarcov	184.0
CWM	6	equalvarcov	195.2
CWM	7	equalvarcov	206.6
CWM	8	equalvarcov	210.7

Table B.6 – Factors loadings on the common trends based on the functional identity (CWM) of the fish assemblages. Absolute values above the cutoff level are in bold italic and underlined. Absolute values marginally below the cutoff level are in bold italic.

Trait	State 1	State 2	State 3
DietAxis1	0.17	0.04	0.02
DietAxis2	-0.06	***0.26***	-0.01
DietAxis3	0.01	0.03	***0.28***
MOVPpHD	***-0.20***	0.01	-0.02
EVPpHD	0.04	***0.19***	0.01
PFVPpPFBD	***-0.31***	0.15	0.11
CFDpBD	0.08	***-0.24***	-0.09
sqCFDpCFS	***0.28***	-0.17	-0.04

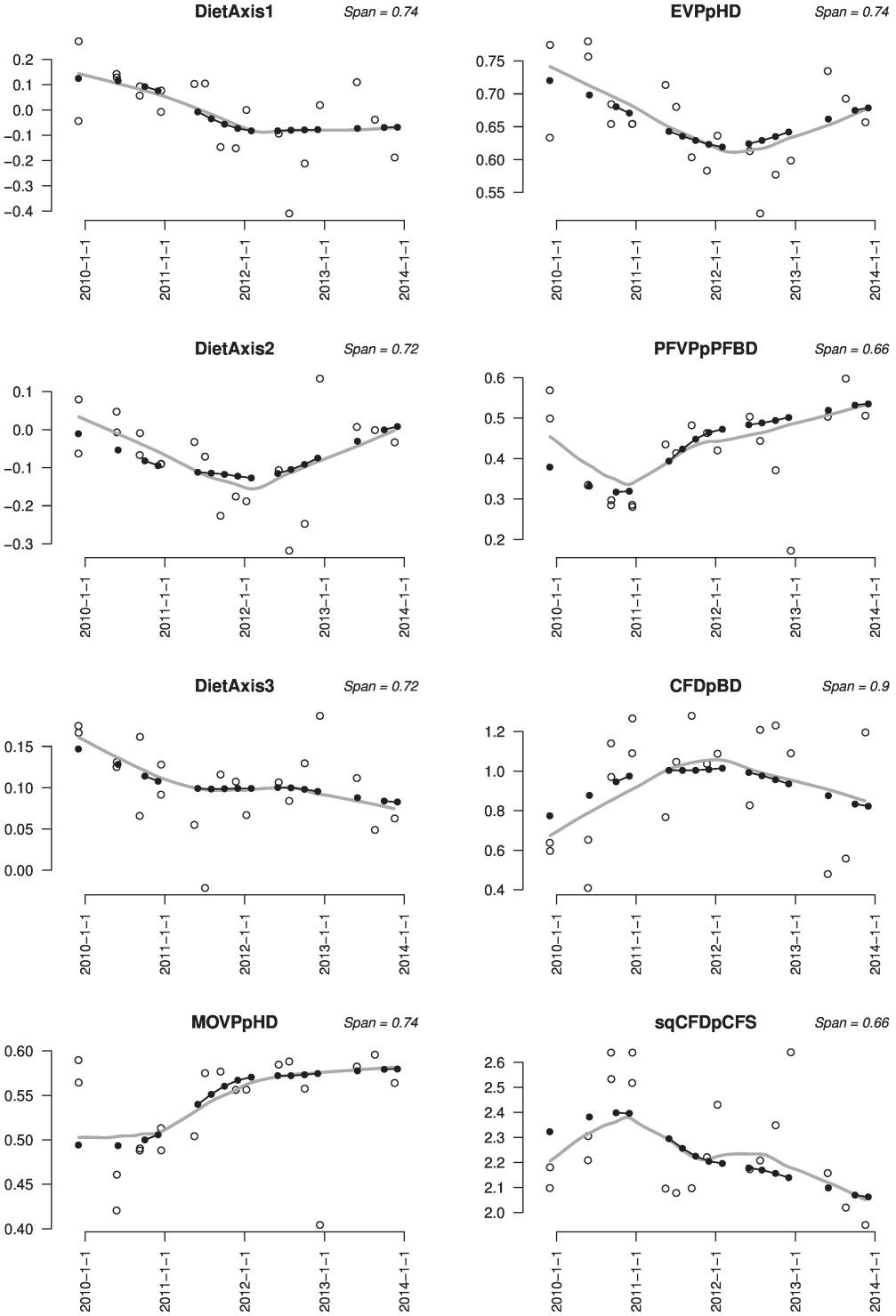


Figure B.3 – Raw, smoothed and fitted CWM values of fish assemblages after tidal marsh restoration. Legend : White dots, Raw values ; Grey line, Smoothing curve ; Black line with dots ; Fitted values (DFA model). The automatic smoothing parameter (span) is indicated in the top right corner of the plots.

B.4 Functional diversity ($FDis$) of fish assemblages

Table B.7 – DFA model selection based on the functional diversity ($FDis$) of the fish assemblages. The selected model yielded the lowest AICc value.

Index	M	Correlation structure of observation errors	AICc
FDis	1	diagonal and equal	315.8
FDis	2	diagonal and equal	184.7
FDis	3	diagonal and equal	170.1
FDis	4	diagonal and equal	191.7
FDis	5	diagonal and equal	201.9
FDis	6	diagonal and equal	219.0
FDis	7	diagonal and equal	226.7
FDis	8	diagonal and equal	231.1
FDis	1	diagonal and unequal	303.3
FDis	2	diagonal and unequal	182.2
FDis	3	diagonal and unequal	171.6
FDis	4	diagonal and unequal	196.5
FDis	5	diagonal and unequal	203.0
FDis	6	diagonal and unequal	215.9
FDis	7	diagonal and unequal	224.9
FDis	8	diagonal and unequal	229.6
FDis	1	equalvarcov	314.2
FDis	2	equalvarcov	187.0
FDis	***3***	***equalvarcov***	***164.9***
FDis	4	equalvarcov	185.7
FDis	5	equalvarcov	207.7
FDis	6	equalvarcov	219.4
FDis	7	equalvarcov	227.3
FDis	8	equalvarcov	231.4

Table B.8 – Factors loadings on the common trends based on the functional diversity ($FDis$) of the fish assemblages. Absolute values above the cutoff level are in bold italic and underlined. Absolute values marginally below the cutoff level are in bold italic.

Trait	State 1	State 2	State 3
DietAxis1	***0.22***	0.10	-0.02
DietAxis2	0.06	***0.33***	-0.15
DietAxis3	0.08	0.15	***-0.20***
MOVPpHD	***-0.27***	0.04	***0.21***
EVPpHD	-0.02	***0.44***	0.08
PFVPpPFBD	0.03	0.02	***0.18***
CFDpBD	0.00	0.03	***-0.19***
sqCFDpCFS	***0.20***	-0.01	0.06

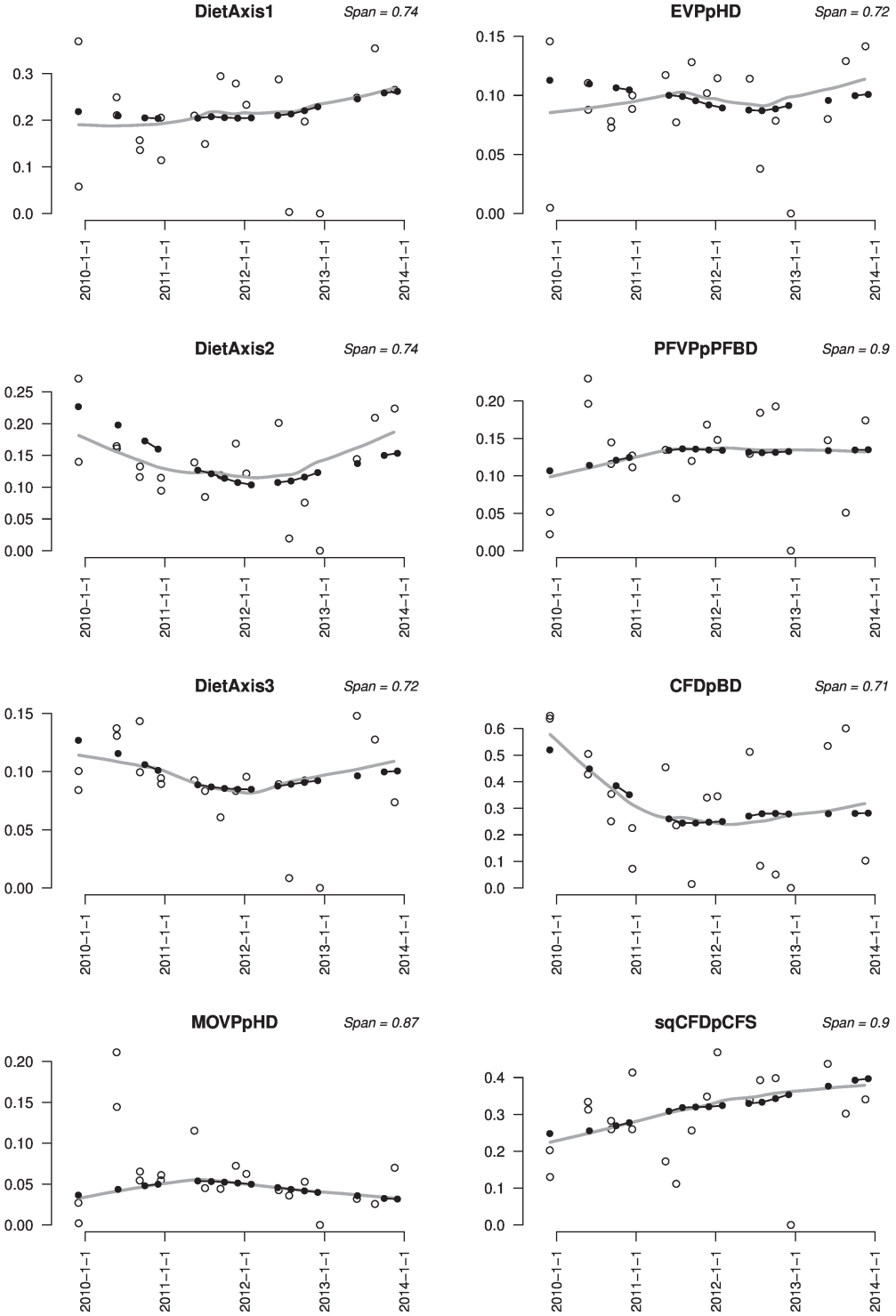


Figure B.4 – Raw, smoothed and fitted $FDis$ values of fish assemblages after tidal marsh restoration. Legend : White dots, Raw values ; Grey line, Smoothing curve ; Black line with dots ; Fitted values (DFA model). The automatic smoothing parameter (span) is indicated in the top right corner of the plots.

Chapitre 7

Discussion : La restauration écologique en milieu estuarien

Dans ce chapitre, nous allons revenir sur les choix méthodologiques et conceptuels de ce travail de thèse de doctorat, et sur les principaux résultats acquis et leurs implications. Plusieurs pistes de continuation du travail engagé sont par ailleurs proposées.

1. Choix conceptuels et méthodologiques

1.1. Le necton des zones intertidales et endiguées : difficultés et enjeux des échantillonnages

Les données exploitées dans ce travail sont issues d'échantillonnages réalisés dans des conditions particulièrement contraignantes. En effet, les milieux intertidaux et endigués de la Gironde englobent des habitats très hétérogènes (e.g. vasières nues, chenaux de marée, fossés en eau, retenues d'eau plus ou moins profondes) qui ont représenté autant de contraintes techniques et logistiques pour les opérateurs de terrain : déplacements à pied sur des surfaces meubles et envasées, transport de matériel lourd et encombrant, forte vitesse des courants, échantillonnages nocturnes imposés par les horaires de marée... Les fortes contraintes techniques et logistiques associées aux vasières et marais intertidaux expliquent en grande partie le déficit de connaissances sur le necton dans ces milieux (Kneib, 1997 ; Rozas et Minello, 1997 ; Laffaille et al., 2000), notamment dans l'estuaire de la Gironde. La comparaison avec les zones subtidales de la Gironde, échantillonnées en routine depuis les années 1980, accentue davantage ce déficit (e.g. Lobry et al., 2003 ; Pasquaud et al., 2010 ; Chevillot et al., 2016). Ainsi, cette thèse apporte une contribution originale aux connaissances sur l'écologie des zones intertidales estuariennes.

Comme nous avons pu le constater d'une campagne à l'autre, les marais dépoldérisés sont des habitats qui évoluent très rapidement, selon des trajectoires difficiles à anticiper : creusement de larges chenaux d'érosion, fort envasement à certains endroits, développement de massifs de végétation à d'autres endroits, chutes d'arbres suite à l'érosion... Avant d'aboutir à un protocole d'échantillonnage stabilisé dans les marais dépoldérisés, il a fallu tester, puis abandonner ou compléter, plusieurs stratégies. Ainsi, la mise au point méthodologique a fait perdre un temps précieux dans la récolte de données standardisées lors des phases précoces de la dépoldérisation de la moitié nord de l'île Nouvelle. Les verveux doubles de 4 mm de mailles sont sans doute les engins de pêche qui présentent le meilleur compromis en termes

de sélectivité, d'encombrement et de polyvalence des conditions de déploiement (Laffaille et al., 1998 ; Breine et al., 2007). Or, les verveux 4 mm n'ont été fabriqués et utilisés en routine qu'à partir de l'année 2011. À l'inverse, les verveux doubles standard ont été employés dès les premiers échantillonnages – en 2008 dans le marais de Mortagne et en 2009 sur l'île Nouvelle – avec des limites importantes concernant la capture de la petite faune (i.e. crevettes et poissons de moins de 60 mm environ).

Finalement, la stratégie reposant sur la combinaison des deux types de verveux doubles (standard et 4 mm) a permis de décrire le necton dans des habitats très hétérogènes, ce qui représente un atout important par rapport à d'autres techniques d'échantillonnage moins polyvalentes (e.g. verveux à ailes, senne de plage, chalut à perche, pêche électrique). La couverture d'un large gradient environnemental a permis d'augmenter nos chances de détecter l'effet des forçages abiotiques sur la structure taxonomique des assemblages du necton (i.e. composition et abondance des espèces). L'approche synchronique (Chapitre 4) s'est avérée incontournable pour établir un état initial des assemblages de necton présents dans les marais avant dépoldérisation. En effet, s'agissant de dépoldérisation accidentelle, il est virtuellement impossible d'anticiper le moment et l'endroit où les digues vont céder dans un estuaire. Élargir l'échelle spatiale et le gradient environnemental a représenté un avantage majeur pour ce travail de thèse, permettant d'analyser les associations entre espèces et habitats (Chapitre 4) et de construire le gradient d'antropisation-naturalité utilisé pour l'analyse de la diversité fonctionnelle (Chapitre 5).

1.2. Approche critique de l'utilisation des traits fonctionnels chez les poissons

Lorsqu'il s'agit de décrire la structure fonctionnelle des communautés de poissons, la première étape consiste à sélectionner des traits morphologiques, physiologiques ou phénologiques associés à la performance écologique individuelle (Violle et al., 2007). Chez les poissons, le choix des traits fonctionnels reste à l'heure actuelle peu standardisé et très variable selon les études. Par contraste, certains traits fondamentaux ont émergé en écologie végétale et sont largement repris dans les analyses de diversité fonctionnelle. Dans le chapitre qui conclut son travail de thèse sur la dynamique de la diversité fonctionnelle des communautés de poissons, Villéger (2008) intitule son premier paragraphe « Les traits fonctionnels chez les poissons : Vivement un consensus ! ! ». Près de dix années plus tard, force est de constater que le consensus est loin d'être atteint. Bien que certains traits soient utilisés de manière récurrente dans plusieurs travaux, e.g., la longueur relative de la tête, la position verticale de l'œil et la hauteur relative du corps (Mason et al., 2008b ; Villéger et al., 2010 ; Clavel et al., 2013 ; Troia et Gido, 2015), la valeur fonctionnelle d'autres traits fait encore l'objet de méthodes de calcul (e.g. le coefficient de forme de la nageoire caudale ; Gatz, 1979 ; Dumay et al., 2004 ; Schleuter et al., 2012) ou d'interprétations variables (e.g. le diamètre de l'œil ; Gatz, 1979 ; Clavel et al., 2013). Étudier la diversité des communautés de poissons nécessite un travail de synthèse préalable sur la valeur fonctionnelle des traits (i.e. une identification des performances écologiques associées à chaque trait) et mobilise les études écomorphologiques réalisées depuis les années 1960, en particulier de Keast et Webb (1966), Gatz (1979), Webb (1984), Winemiller (1991), Nagelkerke et al. (1995), Bellwood et Wainwright (2001), Sibbing et Nagelkerke (2001) et Albouy et al. (2011). Les traits sélectionnés au terme de cette synthèse gagneraient néanmoins à converger en une liste restreinte et faire l'objet d'une interprétation consensuelle.

En écologie végétale, trois traits (i.e., le ratio surface/masse sèche de la feuille (SLA), la

hauteur maximale de la plante et la masse des graines) sont associés à la performance écologique selon trois axes : compromis entre acquisition et rétention des ressources, stratégie d'acquisition de la lumière et stratégie de dispersion (Westoby, 1998 ; Laughlin et al., 2010). Ces traits synthétisent l'information contenue dans de nombreux autres et fondent la stratégie *leaf-height-seed* (L-H-S) des plantes selon Westoby (1998). Bien que d'autres approches existent (e.g. Hodgson et al., 1999 ; Weiher et al., 1999 ; Pierce et al., 2013), l'existence d'un socle de traits fondamentaux associés à des axes bien identifiés de la niche fonctionnelle est un avantage pour l'interprétation des patrons de diversité notamment lors des comparaisons inter-sites.

Les traits fonctionnels des plantes terrestres ont été décrits, rassemblés et mis à disposition de la communauté scientifique, à travers une base de données partagée nommée « TRY ». TRY (https://www.try-db.org) correspond au regroupement de 93 bases de données préexistantes (Kattge et al., 2011). En 2011, la base contenait 3 millions d'entrées sur les traits, couvrant 69 000 des 300 000 espèces de plantes à l'échelle mondiale. Il n'existe pas, à notre connaissance, d'initiative comparable s'agissant des traits fonctionnels des poissons. La base de données en ligne Fishbase (http://www.fishbase.org) est un outil remarquable pour les ichtyologues mais elle n'intègre, à ce jour, qu'un nombre très limité de traits fonctionnels (e.g. coefficient de forme de la nageoire caudale), avec peu de réplication au sein de chaque espèce.

Il reste néanmoins un effort important à mener pour que les écologues travaillant sur les communautés de poissons convergent sur une liste commune de traits fonctionnels. Le chapitre 2 de la thèse de doctorat de Villéger (2008), et le projet d'article associé [1], constituent des tentatives de synthèse particulièrement intéressantes, dont nous nous sommes largement inspiré. Cette démarche a par ailleurs l'avantage de tenir compte des morphologies particulières pour la mesure et le calcul des traits, par exemple pour les poissons plats (latéralisation) et serpentiformes (élongation extrême du corps).

La sélection des traits fonctionnels doit intégrer le souci de l'économie et de la simplicité en évitant les manipulations complexes ou chronophages (cf. la distinction entre les *soft traits* et les *hard traits* ; Lavorel et Garnier, 2002). Chez les poissons, la recherche d'un compromis entre complexité de mesure et valeur fonctionnelle doit en particulier guider le choix des traits associés à l'acquisition de la nourriture. En effet, les traits les plus informatifs sont également ceux qui nécessitent des manipulations minutieuses en laboratoire. C'est le cas par exemple de l'espacement des branchiospines, la longueur relative du tube digestif ou la section de l'ouverture de la bouche (Sibbing et Nagelkerke, 2001 ; Pouilly et al., 2003 ; Albouy et al., 2011). Comme nous l'avons constaté au cours de ce travail de thèse, la mesure des traits morphologiques présente une difficulté accrue chez les stades juvéniles et postlarvaires des poissons. Au-delà du changement de dispositif d'acquisition d'image imposé par la petite taille des organismes (i.e., utilisation d'un stéréomicroscope en remplacement d'un appareil photo numérique), il est plus difficile de distinguer les contours de certains organes ou certains appendices chez les juvéniles, en particulier les nageoires. De plus, les manipulations altèrent davantage l'intégrité physique du poisson. La recherche du compromis coût-efficacité dans le choix des traits fonctionnels doit donc intégrer, dans la mesure du possible, les complications supplémentaires que représentent les mesures sur les jeunes individus. Idéalement, les traits morphologiques devraient se mesurer directement à partir d'images acquises dans des conditions standardisées. À ce titre, l'atlas photographique d'Iglésias (2013) a représenté un outil précieux, permettant de

1. Projet d'article intitulé *"Are functional traits waterproof ? Towards a functional approach of fish communities"*.

compléter les mesures fonctionnelles pour les espèces pour lesquelles aucun individu frais n'a pu être utilisé. Néanmoins, il n'est pas toujours possible de se procurer des photos exploitables de juvéniles (incluant les stades postlarvaires) à partir de diverses banques d'images existantes et des bases de données en ligne. Ainsi, pour compléter la caractérisation fonctionnelle des jeunes stades de *Sparus aurata*, nous avons sollicité une écloserie spécialisée, la Ferme Marine du Douhet, en Charente-Maritime. Les échanges avec les biologistes du site nous ont permis d'entrevoir le potentiel des images radiographiques pour l'automatisation des mesures morphologiques (Fig. 7.1).

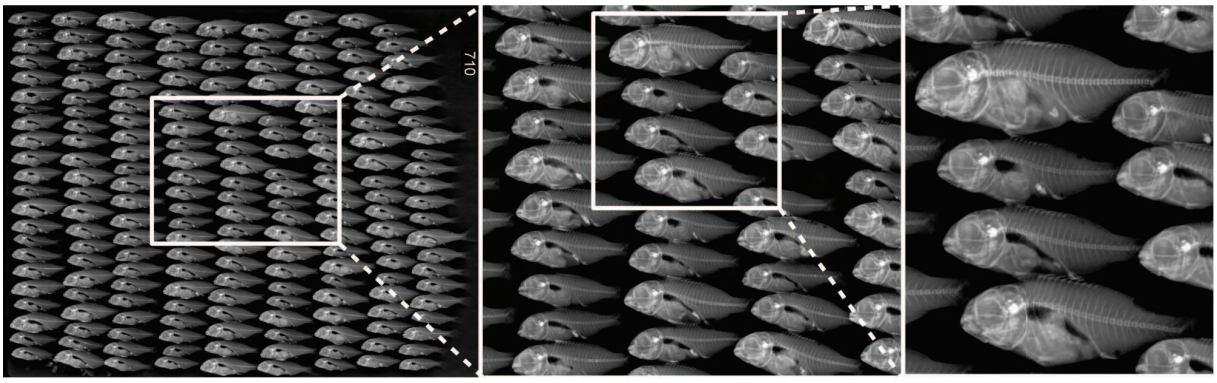


Figure 7.1 – Différents niveaux de grossissement d'une image radiographique de juvéniles de daurade royale, *Sparus aurata* (Source : Ferme Marine du Douhet, 2017).

La mesure des traits fonctionnels relatifs à l'acquisition de la nourriture nécessitant des individus frais pour chaque écophase de poisson (e.g. pour la mesure de la longueur du tube disgestif ou de l'espacement moyen entre les branchiospines), nous lui avons substitué, de manière pragmatique, une caractérisation bibliographique du spectre alimentaire, en utilisant des études réalisées dans différents contextes environnementaux. Cette phase de synthèse bibliographique, menée sur une cinquantaine d'espèces (Annexe A), s'est avérée longue. Elle était néanmoins nécessaire pour identifier les changements écologiques intervenant au cours de l'ontogenèse chez les différentes espèces de poissons. À notre bonne surprise, nous avons trouvé des études de régime alimentaire pour la quasi-totalité des espèces considérées, ainsi que des indications concernant les changements d'alimentation au cours de la croissance. Les syngnathes (*Syngnathus acus*, *Syngnathus rostellatus*), les hippocampes (*Hippocampus hippocampus*) et les ombrines (*Umbrina cirrosa*) figurent parmi les espèces les moins documentées, mais leur occurrence est restée faible dans les données d'échantillonnage exploitées dans ce travail de thèse. Il existe néanmoins un enjeu de connaissance important pour ces poissons. Une technique de réduction de dimensionnalité (analyse en coordonnées principales) a permis d'identifier plusieurs axes synthétiques à partir de la matrice du spectre alimentaire des écophases (Chapitres 5 et 6). Ces axes ont été interprétés écologiquement, et utilisés comme des traits fonctionnels. Cette démarche, peu commune en écologie fonctionnelle, revient en quelque sorte à prendre le problème à l'envers : le régime alimentaire, qui résulte en théorie des contraintes fonctionnelles exprimées par les traits et des caractéristiques propres de chaque milieu, est ici utilisé comme point de départ pour la définition des traits. La matrice de spectre alimentaire ainsi constituée pourra servir de support à des analyses corrélatives ultérieures entre certains traits morphologiques et les ressources alimentaires exploitées. Il nous semble particulièrement intéressant d'évaluer la corrélation entre la longueur relative du tube

digestif (i.e. *hard trait* au sens de Violle et al., 2007) et le trait synthétique issu de l'analyse du spectre alimentaire des écophases mesurant la composante animale *vs* végétale/détritique du spectre alimentaire. En cas de forte corrélation, la longueur relative du tube digestif pourrait être remplacée par un trait plus « souple » à renseigner (i.e. *soft trait*). Les résultats de Labropoulou et Markakis (1998) rappellent néanmoins qu'il est délicat de prédire le régime alimentaire des poissons à partir de leur morphologie.

1.3. La diversité des traits fonctionnels, facette émergente de la diversité biologique

1.3.1. Un concept stimulant

À l'image d'un prisme révélant le polychromatisme de la lumière blanche, les approches basées sur la diversité des traits fonctionnels permettent de positionner chaque individu, chaque écophase ou chaque espèce sur des axes associés à différentes performances écologique (e.g., acquisition de ressources, utilisation des habitats). Les possibilités d'analyse s'en trouvent considérablement enrichies. De plus, une bonne connaissance préalable de la valeur fonctionnelle des traits permet d'inférer les mécanismes qui expliquent les différences de structure fonctionnelle entre communautés. Les approches basées sur les traits sont d'autant plus pertinentes que les communautés étudiées sont plurispécifiques, si la caractérisation fonctionnelle est réalisée à l'échelle de l'espèce. La prise en compte des variations intraspécifiques permet d'aborder la plasticité phénotypique et la spécialisation individuelle. Analyser la diversité fonctionnelle d'une communauté demande un effort initial important : celui de renseigner les traits fonctionnels pour chaque espèce [2] rencontrée dans les assemblages. Cet investissement peut néanmoins être amorti si la caractérisation fonctionnelle est réutilisée dans de nouveaux contextes spatio-temporels.

En conclusion de son travail de thèse de doctorat, Nicolas (2010) appelait à l'utilisation des traits fonctionnels pour mieux comprendre les facteurs qui structurent à large échelle les assemblages de poissons estuariens. Comme nous l'avons vu, les traits fonctionnels permettent également d'investiguer les facteurs écologiques qui opèrent à plus petite échelle, celle d'un estuaire et de sa mosaïque d'habitats. En comparaison avec les approches taxonomiques plus classiques, les approches basées sur les traits fonctionnels permettent d'accéder à des conclusions plus générales car extrapolables – moyennant certaines réserves – à des secteurs géographiques pour lesquels l'identité des espèces diffère (e.g. Böhnke et al., 2014). Cet avantage est particulièrement intéressant pour comparer le necton des marais intertidaux entre les continents européen et américain malgré l'absence, ou le faible nombre, d'espèces communes (Chapitre 2).

Dans l'approche taxonomique, toutes les espèces sont considérées comme équidistantes les unes des autres. L'approche fonctionnelle permet d'exprimer les ressemblances entre espèces (ou écophases) en fonction de similarité de leurs traits, et donc en fonction de l'équivalence présumée de leur position dans les réseaux d'interactions qui sous-tendent le fonctionnement des écosystèmes. Avec l'approche taxonomique, le remplacement d'une espèce par une autre espèce a une importance « forfaitaire » indépendante des caractéristiques propres de chaque espèce. Avec l'approche fonctionnelle, le remplacement d'une espèce par une autre, présentant les mêmes valeurs de traits, a un effet neutre sur la structure fonctionnelle des com-

2. Ou autre niveau d'organisation biologique, e.g., l'individu ou l'écophase.

munautés, et donc sur le fonctionnement de l'écosystème. Lors des processus d'assemblage et de succession, la stochasticité affecte davantage l'identité des espèces qui arrivent dans la communauté que leurs caractéristiques fonctionnelles (Fukami et al., 2005 ; Chang et HilleRis-Lambers, 2016). Autrement dit, le déterminisme des processus d'assemblage et de succession peut être plus facilement mis en évidence à partir des caractéristiques fonctionnelles des espèces. Nous reconnaissons néanmoins que cette propriété des approches fonctionnelles est sans doute plus avantageuse pour étudier les communautés végétales terrestres que les communautés paucispécifiques des poissons en estuaire. En effet, chez les plantes vasculaires, le mode d'occupation de l'espace, l'absence de mobilité des organismes et le nombre souvent élevé de colonisateurs potentiels pour un site donné augmentent l'intensité des processus d'exclusion les espèces en fonction de leur ordre d'arrivée dans le milieu (i.e., effets de priorité), et donc la stochasticité dans la composition taxonomique des assemblages. Par contraste, les communautés de necton des milieux intertidaux estuariens sont *a priori* moins affectées par cette stochasticité, en raison du nombre d'espèces relativement faible, des possibilités limitées de résidence et de la mobilité élevée des organismes.

1.3.2. Mais des questions en suspens

1) L'approche mono-trait *vs* multi-traits. Selon les approches, la diversité fonctionnelle et les mécanismes d'assemblage sont évalués (Fig. 7.2) :

1) séparément pour chaque trait (approche *mono-trait*) ;
2) de manière conjointe pour l'ensemble des traits (approche *multi-traits*) ;
3) en regroupant les traits par axe de la niche fonctionnelle (approche *multi-traits par axe*).

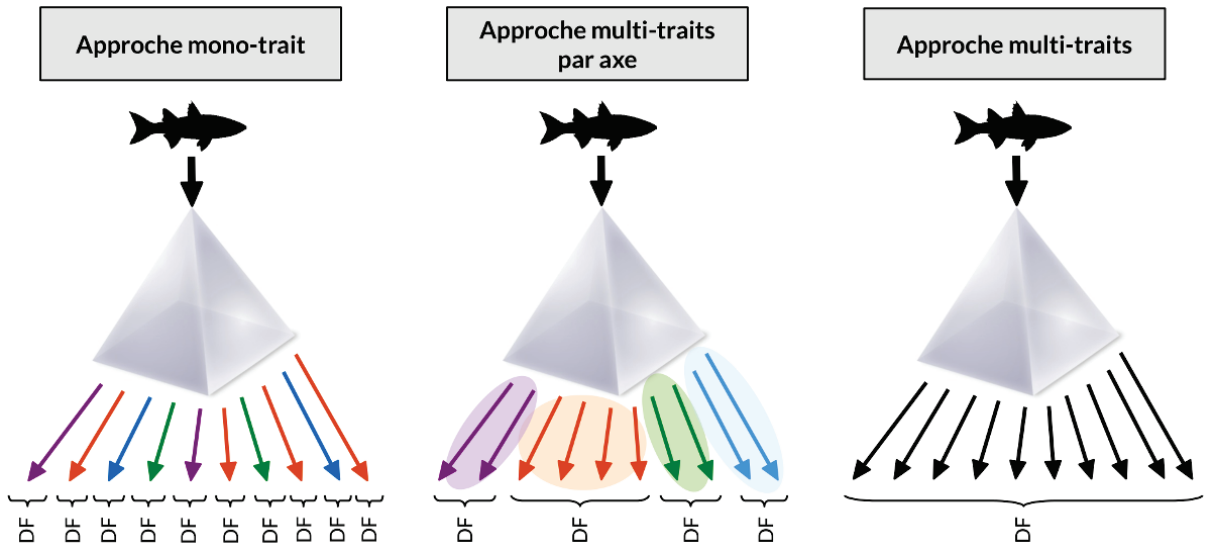


Figure 7.2 – Illustration de la différence conceptuelle entre les approches *mono-trait*, *multi-traits* et *multi-traits par axe*. Chaque flèche représente un trait fonctionnel. Les couleurs représentent différents axes de la niche fonctionnelle. DF : Diversité fonctionnelle.

Il n'y a pas d'évidence concernant l'approche la plus appropriée, même si les approches *mono-trait* et *multi-traits par axe* se sont imposées au cours des dernières années. Par exemple, s'agissant des végétaux terrestres, les approches *mono-trait* se sont généralisées à partir de 2012 (e.g. Spasojevic et Suding, 2012 ; Bernard-Verdier et al., 2012). Les publications des dix dernières années portant sur la diversité fonctionnelle des poissons reposent majoritairement

sur des approches *multi-traits par axe* (Mason et al., 2008a ; Villéger et al., 2010 ; Troia et Gido, 2015 ; Brandl et al., 2016 ; Henriques et al., 2017) ; nous n'avons recensé aucune approche *mono-trait* traitant des communautés de poissons. Or, c'est l'approche que nous avons retenue pour étudier l'évolution des patrons de diversité fonctionnelle le long du gradient de naturalité des habitats intertidaux estuariens.

Dans les approches *multi-traits*, la réponse des organismes aux conditions du milieu est considérée comme indissociable du compromis de performance qui existe entre les différents traits, qui ont coévolué sur le long terme, définissant ainsi des stratégies écologiques (Troia et Gido, 2015). Les études *mono-trait* reposent sur le principe opposé, i.e. chaque trait est déjà l'expression d'un compromis et plusieurs traits peuvent être affectés de manière indépendante par différents patrons de distribution (i.e. convergence ou divergence). Ainsi, les règles d'assemblage peuvent être évaluées séparément pour chaque trait, notamment le long de gradients environnementaux (Herben et Goldberg, 2014). À l'appui de ce raisonnement, Spasojevic et Suding (2012) ont démontré que la diversité fonctionnelle *multi-traits* pouvait rester constante le long d'un gradient environnemental, tandis que les traits individuels étaient affectés par des patrons de distribution contrastés (voir aussi Bernard-Verdier et al., 2012). Si le regroupement des traits par axe de la niche fonctionnelle limite en théorie l'amalgame de patrons contrastés, il n'en est cependant pas garant dans la pratique. Dans le chapitre 5, nous avons observé des patrons contrastés (i.e. convergence et divergence) affectant différents traits associés au même axe de la niche fonctionnelle (i.e. acquisition de nourriture et locomotion) d'une part dans les marais endigués et d'autre part dans les marais dépoldérisés. Une approche *multi-traits par axe* aurait ainsi « lissé » l'hétérogénéité des patrons observés pour chaque trait individuel. Les approches *mono-trait* impliquent en retour une connaissance précise de la valeur fonctionnelle de chaque trait, i.e. de la nature de la performance écologique décrite par les traits. Or, comme nous l'avons vu, cela n'est pas encore systématiquement le cas avec les traits fonctionnels utilisés couramment chez les poissons.

2) La distribution des traits fonctionnels : de la détection à l'interprétation des patrons.
Les modèles neutres d'assemblage des communautés permettent de détecter assez facilement trois grands types de patrons : 1) la réduction de l'étendue de traits, 2) la divergence et 3) la convergence des traits[3]. La réduction de l'étendue des traits s'évalue en tirant aléatoirement dans un pool d'espèces régional (i.e. plus large que la communauté locale à étudier) un nombre d'espèces correspondant à la richesse taxonomique observée dans la communauté locale. Les patrons de convergence et de divergence sont mis en évidence en redistribuant les abondances relatives entre les espèces présentes dans une même communauté.

Interpréter des patrons de diversité fonctionnelle au regard des filtres écologiques conceptualisés par la théorie des assemblages (HilleRisLambers et al., 2012 ; Kraft et al., 2015) est sans doute l'une des tâches les plus délicates que nous avons rencontrée au cours de ce travail de thèse de doctorat. Cette difficulté a plusieurs origines. En effet, il existe non seulement une certaine hétérogénéité dans la définition des filtres écologiques, mais aussi dans la nature des mécanismes associés à chaque filtre et leur effet supposé sur la distribution des traits (Funk et al., 2008 ; Kraft et al., 2015). Cette hétérogénéité se justifie lorsqu'elle tient compte des spécificités des organismes étudiés (e.g. animaux mobiles *vs* végétaux) et des échelles spatiales (e.g. Henriques et al., 2017). Elle semble moins défendable dans les autres cas. D'après un

3. Les notions de convergence et divergence sont définies dans le Chapitre 1.

modèle courant en écologie végétale (Bernard-Verdier et al., 2012 ; Kraft et al., 2015), le filtre environnemental entraîne une réduction de l'étendue des traits associés à la tolérance des conditions abiotiques locales. A contrario, la divergence et la convergence des traits résultent principalement des processus d'exclusion compétitive. L'intensité de la compétition entre espèces est d'autant plus forte que les espèces sont similaires d'un point de vue écologique, i.e., que leurs traits fonctionnels sont similaires. Lorsque les ressources sont abondantes et diversifiées, seules coexistent les espèces qui exploitent des ressources différentes (partitionnement de niche), ce qui aboutit à un patron de divergence (i.e. limitation de la similarité). Il existe néanmoins des circonstances dans lesquelles les mécanismes de compétition, notamment trophique, aboutissent à une distribution convergente des traits. Cet effet, décrit par Chesson (2000), a été incorporé de manière relativement tardive dans les études de diversité fonctionnelle (HilleRisLambers et al., 2012 ; Spasojevic et Suding, 2012 ; Kraft et al., 2015). Lorsqu'une ressource est limitante, ou en présence d'un prédateur commun limitant pour les espèces proies, les traits associés à l'acquisition de la ressource, ou à la protection vis-à-vis du prédateur, déterminent de manière prépondérante la performance écologique des espèces dans le milieu. Ainsi, les espèces dont les valeurs de trait divergent par rapport aux valeurs optimales sont exclues de la communauté (*weaker competitor exclusion* dans Roscher et al., 2014 ; *relative fitness differences* dans HilleRisLambers et al., 2012 ; *competitive dominance* dans Kraft et al., 2015) ; il en résulte une distribution convergente des traits.

Bien que ce modèle recueille un large consensus, au moins en écologie végétale, certaines études récentes suggèrent que la convergence des traits ne serait pas uniquement liée à l'existence de ressources limitantes, mais également à la forte abondance de certaines ressources dans le milieu. Ainsi, Comte et al. (2016) ont mis en évidence une relation négative entre la productivité des écosystèmes lacustres et le degré de partitionnement des niches au sein des communautés de poissons. Selon ces auteurs, la redondance dans l'utilisation de certaines ressources dans les lacs productifs pourrait être compensée par une spécialisation individuelle ou une ségrégation le long des autres axes de la niche fonctionnelle. Si elle est corroborée, cette interprétation pose un problème très concret : elle implique qu'une distribution convergente des traits peut être interprétée, soit comme le résultat d'une limitation par la ressource, soit, au contraire, comme la conséquence des fortes abondances de certaines ressources.

Les marais intertidaux sont des milieux très productifs qui fournissent des ressources alimentaires abondantes – notamment les macroinvertébrés benthiques – pour plusieurs espèces de poissons (Chapitre 2). Kneib (1997) relève par exemple que les poissons des marais intertidaux exploitent les mêmes ressources, quand la nourriture est importante. Ainsi, cette forte abondance en ressources pourrait être l'origine d'une distribution convergente des traits. Or, lors de la phase précoce de restauration des marais dépoldérisés, les ressources benthiques disponibles sont faibles et potentiellement limitantes (Broome et al., 2000 ; Levin et Talley, 2000 ; Mazik et al., 2007), ce qui peut également aboutir à une distribution convergente des traits. La même observation (convergence des traits) a donc deux explications antagonistes, ce qui affaiblit de fait l'interprétation des patrons de distribution des traits fonctionnels.

Toutes ces remarques illustrent les difficultés que nous avons rencontrées dans la sélection d'un modèle expliquant l'effet des filtres écologiques sur la distribution des traits fonctionnels, adapté à l'étude des communautés de poissons dans les milieux intertidaux et endigués des estuaires. Vu le dynamisme actuel de la recherche sur la diversité fonctionnelle des communautés, il est possible que ces débats soient tranchés dans un proche avenir. Dans l'attente, une

plus grande homogénéité dans la recherche et la mise en évidence des patrons de distribution des traits fonctionnels (i.e. réduction de l'étendue, convergence et divergence) paraît souhaitable, de même que la reconnaissance des marges d'incertitudes associées à l'interprétation des distributions convergentes.

2. Retour sur les principaux résultats et leurs implications

2.1. Trajectoire taxonomique des marais dépoldérisés

Nous avons étudié la structure taxonomique des assemblages du necton dans deux marais dépoldérisés (depuis 1 an et 12 ans respectivement), en les replaçant dans le contexte plus général des habitats intertidaux et endigués de l'estuaire de la Gironde. L'un des résultats majeurs est que la composition taxonomique du necton dans les marais dépoldérisés ressemble à celle des marais non endigués et des vasières intertidales et se différencie de celle des communautés présentes dans les marais endigués (Chapitre 4). Les principales espèces caractéristiques des marais intertidaux naturels – e.g. *Pomatoschistus microps*, *Pomatoschistus minutus*, *Dicentrarchus labrax*, *Liza ramada* – recolonisent les marais dépoldérisés dans des délais relativement courts. La position des marais dans le gradient longitudinal de l'estuaire (i.e. le gradient de salinité) a un rôle déterminant sur l'occurrence et l'abondance des espèces marines, e.g., *D. labrax*, *Dicentrarchus punctatus*, *Engraulis encrasicolus* et *Carcinus maenas*. De manière générale, l'analyse des distributions de taille des espèces du necton révèle peu de différences entre les marais restaurés et les sites intertidaux de référence (i.e., vasières intertidales et marais non endigués). Ce résultat permet d'inférer, en première approche, une utilisation équivalente des sites naturels et restaurés.

Dans les deux marais dépoldérisés, la biomasse des assemblages est dominée par le mulet porc, *L. ramada*. La biomasse moyenne de cette espèce y est supérieure aux habitats de référence, mettant en évidence la forte attractivité des sites restaurés pour cette espèce. Si l'on fait l'hypothèse que *L. ramada* s'alimente activement et principalement dans ce cas à partir du microphytobenthos qui se développe rapidement suite au rétablissement des marées (Zheng et al., 2004 ; Able et al., 2008), les flux de matière organique exportée vers l'estuaire sous forme de contenus stomacaux, puis de biomasse assimilée, peuvent contribuer de manière importante au transfert de la production des zones intertidales vers les écosystèmes estuariens et côtiers (Laffaille et al., 1998 ; Lefeuvre et al., 1999 ; Laffaille et al., 2002). À plus long terme, le développement des plantes vasculaires à la surface des marais dépoldérisés devrait réduire la surface de vases nues accessibles par *L. ramada*, et donc la consommation du microphytobenthos. Les fortes abondances de *L. ramada* observées à court et moyen terme (< 15 ans) correspondraient ainsi à une phase transitoire de la restauration.

En aval de l'estuaire, le marais de Mortagne accueille les juvéniles de bars francs *D. labrax* – essentiellement des jeunes de l'année – avec un niveau d'abondance comparable aux vasières et chenaux intertidaux proches. Cette fréquentation témoigne d'un retour potentiel de la fonction de nourricerie pour l'espèce. Démontrer formellement le rôle de nourricerie du marais dépoldérisé nécessite néanmoins des investigations supplémentaires, permettant d'établir si les juvéniles de *D. labrax*, et d'autres espèces (e.g. *D. punctatus*, *C. maenas*, *Crangon crangon*, *Platichthys flesus*), bénéficient de conditions d'alimentation, de croissance et de survie aussi favorables que dans les habitats intertidaux naturels (i.e. vasières et marais). Par ailleurs, les fonctions d'alimentation et de croissance ne se limitent pas aux juvéniles car les marais dépol-

dérisés (Mortagne et l'île Nouvelle) sont fréquentés par les stades juvéniles, subadultes et/ou adultes de plusieurs autres espèces comme *P. microps*, *P. minutus*, *L. ramada*, *Anguilla anguilla* et *Palaemon longirostris*. Évaluer la production secondaire du necton dans les marais dépoldérisés ou les flux de matière exportée sous forme de contenus stomacaux donnerait, par comparaison avec les milieux intertidaux naturels, un aperçu intéressant du rétablissement des liens fonctionnels entre l'estuaire et les zones restaurées.

L'étude de la structure taxonomique du necton à l'échelle de l'estuaire révèle de fortes biomasses de crevettes des marais, *Palaemonetes varians*, dans les marais endigués saumâtres (i.e. gérés avec des entrées et sorties d'eaux régulières en provenance de l'estuaire). Malgré un manque de réplication concernant ce type d'habitat dans l'estuaire de la Gironde, ces fortes biomasses conduisent à s'interroger sur la productivité des milieux endigués saumâtres, et sur les sources d'énergie qui en sont à l'origine. Les fortes biomasses de *P. varians* (et de quelques espèces de poissons, e.g., *A. anguilla*, *Ameiurus melas*, *Pseudorasbora parva* et *Gasterosteus aculeatus*) sont-elles indicatrices d'une forte productivité par rapport aux milieux intertidaux de référence ? Quelle est la part de l'énergie apportée par les eaux estuariennes riches en matière organique par rapport à la production autochtone (aquatique et terrestre) dans les marais endigués ? Ces questions font actuellement l'objet d'un projet de recherche en cours de montage. Sur l'île Nouvelle où coexistent deux modes de gestion contrastés (la dépoldérisation au nord et le maintien des digues au sud, avec une gestion hydraulique favorisant les échanges avec l'estuaire), identifier et quantifier les flux d'énergie et de matière, et leur devenir vis-à-vis du fonctionnement de l'écosystème estuarien, représente un enjeu évident.

D'après nos résultats, les espèces exotiques d'eau douce qui prospèrent dans les marais endigués (e.g. *A. melas*, *P. parva*, *Gambusia holbrooki*, *Lepomis gibbosus*, *Gymnocephalus cernuus* et *Carassius gibelio*) régressent suite au rétablissement des submersions tidales (chapitres 4 et 6). Les retenues d'eau permanentes qui se forment dans les premières années de la dépoldérisation retardent la régression de ces espèces exotiques d'eau douce, comme nous l'avons observé sur l'île Nouvelle. D'autres espèces exotiques, présentes dans l'estuaire, investissent les marais dépoldérisés, à l'exemple de *Palaemon macrodactylus*. Toutefois, dans les milieux intertidaux naturels et les marais dépoldérisés, la proportion des espèces exotiques au sein du necton est bien plus faible que dans les marais endigués. La dichotomie entre espèces natives et exotiques, qui ne faisait pas partie de notre plan d'analyse initial, s'est imposée au cours de l'analyse taxonomique des assemblages. Les constats relatifs aux espèces exotiques soulèvent des questions concernant, d'une part, les mécanismes qui leur permettent de dominer l'ichtyocarcinofaune des habitats anthropisés (e.g. marais endigués) et, d'autre part, les mécanismes qui entraînent leur extinction locale suite au rétablissement des marées. Nous proposons plus en détail dans la section 3. quelques pistes de recherche basées sur la diversité des traits fonctionnels.

Les données d'échantillonnage du necton ont permis d'évaluer quelques-uns des services écosystémiques associés aux marais dépoldérisés, par exemple la conservation de la biodiversité, la lutte contre les espèces exotiques et l'intérêt pour la pêche récréative ou commerciale. Cette évaluation doit être considérée comme une première approche car les indices synthétiques de biodiversité utilisés reposent implicitement sur une hypothèse de proportionnalité entre la surface des habitats fréquentés et la taille des populations. Il ressort que la dépoldérisation ne profite pas préférentiellement à des espèces menacées [4] ; elle permet de limiter

4. D'après les critères d'évaluation de l'UICN.

l'importance des espèces exotiques – certaines d'entre elles étant considérées comme invasives – et favorise les espèces ayant un intérêt pour la pêche. De la même manière, Brockmeyer et al. (1996) ont mis en évidence que la reconnexion des marais endigués dans la lagune de l'Indian River (États-Unis) profitait essentiellement à des espèces de poissons ayant un intérêt pour la pêche sportive ou commerciale (54% de la biomasse totale des poissons). Limitée aux communautés de necton, notre évaluation des services écosystémiques associés aux marais dépoldérisés (i.e. conservation de la biodiversité, lutte contre les espèces exotiques, production de protéines) gagnerait à intégrer d'autres compartiments biologiques comme les plantes vasculaires, les insectes, les oiseaux et les mammifères, dans une vision multi-taxons des écosystèmes.

2.2. Diversité fonctionnelle et trajectoire de restauration

L'une des originalités de notre approche de la diversité fonctionnelle des communautés de poissons a résidé dans la prise en compte des changements ontogéniques associés à chaque espèce. Ainsi, chaque espèce a été subdivisée en plusieurs unités fonctionnelles, ou écophases. Bien que plusieurs études aient appelé par le passé à prendre en compte les changements écologiques qui surviennent au cours de la croissance (e.g. Funk et al., 2008), aucune étude de diversité fonctionnelle n'avait, à notre connaissance, intégré explicitement ces changements à l'échelle des communautés. Cependant, nous n'avons pas comparé nos résultats avec ou sans subdivision des espèces en écophases. Cette comparaison constitue une piste d'approfondissement intéressante, susceptible d'influer sur la caractérisation fonctionnelle des communautés de poissons, voire d'autres organismes. Une autre perspective de notre approche serait d'intégrer la variabilité inter-individuelle et donc la plasticité phénotypique des espèces et la spécialisation individuelle (Mason et al., 2008a ; Zhao et al., 2014).

2.2.1. Évolution de la structure fonctionnelle

Les changements affectant la diversité fonctionnelle des communautés ont été étudiés entre différentes zones géographiques (e.g. Comte et al., 2016 ; Sagouis et al., 2016), le long de gradients environnementaux (e.g. Bernard-Verdier et al., 2012 ; Spasojevic et Suding, 2012 ; Astor et al., 2014), au cours de successions écologiques (e.g. Böhnke et al., 2014 ; Wilfahrt et al., 2014), et en réponse à la dégradation des habitats (e.g. Villéger et al., 2010). À notre connaissance, il existe très peu de travaux décrivant l'évolution de la structure fonctionnelle au cours d'opérations de restauration écologique (voir néanmoins Hedberg et al., 2013). Ainsi, notre étude portant sur la structure fonctionnelle des poissons dans les marais dépoldérisés présente-t-elle un caractère original dans le paysage actuel des travaux sur la diversité fonctionnelle.

L'analyse corrélative entre la structure fonctionnelle des communautés de poissons et le degré de naturalité des habitats intertidaux estuariens (utilisé ici comme proxy du temps de restauration des marais dépoldérisés) met en évidence que la richesse, la dispersion et la spécialisation fonctionnelle répondent de manière coordonnée à la restauration, de même que la régularité et l'originalité fonctionnelle (Table 7.1). Ces dimensions représentent deux axes du développement des communautés et des écosystèmes. Durant la restauration, les tendances significatives associées à la richesse, la dispersion et la spécialisation fonctionnelle correspondent majoritairement à des augmentations des indices. Ces résultats sont en accord

avec la théorie des successions écologiques qui prévoit une augmentation de la spécialisation des espèces lors du développement des communautés (Odum, 1969 ; Raevel et al., 2012). Ils contrastent néanmoins avec le caractère généraliste communément attribué aux espèces de poissons fréquentant les estuaires (Elliott et Whitfield, 2011). Les tendances concernant l'originalité et la régularité fonctionnelle sont moins prononcées puisqu'elles n'affectent de manière significative que trois et deux traits fonctionnels sur les 10 étudiés, respectivement. Ces cinq tendances vont néanmoins dans le même sens, celui d'une augmentation de la redondance fonctionnelle au cours de la restauration. La redondance fonctionnelle augmenterait la stabilité des écosystèmes (Funk et al., 2008 ; Mouillot et al., 2013 ; Brandl et al., 2016). En effet, lorsque la redondance est élevée, la perte d'une espèce n'entraîne pas un appauvrissement des traits à l'échelle de la communauté.

Table 7.1 – Évolution des différentes dimensions de la diversité fonctionnelle au cours de la restauration des marais intertidaux. Les résultats sont issus d'une approche *mono-trait* menée sur les communautés de poissons, à partir de 10 traits fonctionnels (Chapitre 5).

		Tendances monotones significatives parmi les 10 traits fonctionnels			
Dimension fonctionnelle	Indice	Nb tot.	Nb +	Nb −	Tendance globale
Spécialisation	$wFSpe$	7	6	1	+
Dispersion	$FDis$	6	5	1	+
Richesse	TR	4	4	0	+
Régularité	FRO	3	0	3	−
Originalité	$wMNND$	2	0	2	−

Abréviations : Nb tot, Nombre total de traits fonctionnels suivant une tendance monotone significative ; Nb + et Nb −, Nombre de traits fonctionnels montrant respectivement une corrélation positive et négative avec le niveau de naturalité des habitats intertidaux.

L'identité fonctionnelle des communautés de poissons, mesurée par la moyenne pondérée de chacun des 10 traits fonctionnels, montre une réponse claire à la restauration : des tendances significatives ont été mises en évidence pour six des 10 traits. L'évolution de l'identité fonctionnelle témoigne d'une restauration de l'attractivité des habitats benthiques dans les milieux restaurés et intertidaux naturels. Ces milieux accueillent davantage d'écophases ayant des stratégies de recherche d'abri par rapport à la nage en pleine eau (e.g. *P. microps*, *P. minutus* et *P. flesus*) et favorise les régimes alimentaires carnivores, incluant notamment les microinvertébrés (e.g. *P. microps*, *P. minutus* et les plus jeunes stades de *D. labrax*) et les proies benthiques non-mobiles comme les annélides et les mollusques (e.g. *P. flesus*, *Solea solea* et *Solea senegalensis*).

2.2.2. Évolution des règles d'assemblage

Nous avons proposé en introduction de ce rapport de thèse deux modèles théoriques décrivant pour l'un, l'évolution de l'importance relative des filtres écologiques au cours d'un processus de restauration (Fig. 1.11) et pour l'autre, l'effet des filtres sur la distribution des traits fonctionnels (Fig. 1.13). Nous proposons une tentative de synthèse des résultats obtenus dans le chapitre 5 concernant l'évolution des filtres écologiques au cours de la dépoldérisation (Fig. 7.3). Les résultats obtenus ne corroborent pas le modèle théorique retenu concernant l'évolution de l'importance des filtres lors de la restauration. Dans les marais dépoldérisés, des patrons de convergence ou de divergence sont mis en évidence pour huit traits fonctionnels sur 10, ce qui révèle une forte importance des interactions biotiques (compétition) ; seul un trait semble affecté par le filtre environnemental. Le phénomène inverse était attendu, i.e. une prévalence du filtre environnemental par rapport aux interactions biotiques, au moins dans les premières années de la dépoldérisation. Quelle que soit la position dans le gradient de restauration-naturalité, plusieurs traits (entre trois et cinq) montrent une distribution divergente, associée à un partitionnement de niche résultant de la compétition. Seul le nombre de distributions convergentes suit une tendance conforme aux prédictions du modèle, à savoir une réduction de la convergence avec le temps de restauration, la convergence étant associée à la présence de facteurs limitants (ressources ou types d'habitat). Aucun trait ne présente une distribution convergente dans les milieux intertidaux naturels, indiquant qu'aucune ressource n'y est limitante.

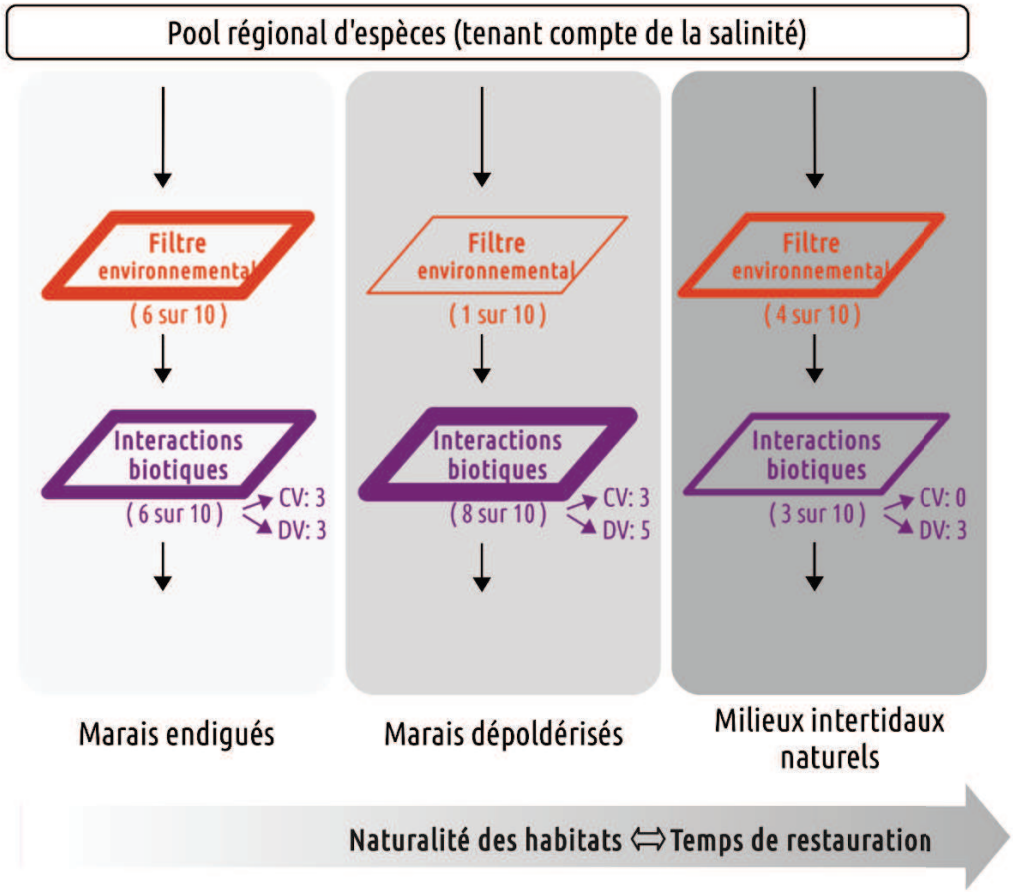
Nos résultats remettent donc en question l'un ou l'autre des deux modèles théoriques adoptés, ou les deux. Ils rejoignent néanmoins les conclusions de Bernard-Verdier et al. (2012) selon lesquelles il n'existe pas de tendance générale d'augmentation ou de diminution de la divergence le long d'un gradient environnemental. En effet, les patrons observés dépendent avant tout des traits fonctionnels et du type de milieu considérés. Les conclusions de Bernard-Verdier et al. (2012) sont peut-être généralisables au cas des successions écologiques et de la restauration.

2.3. Trajectoire temporelle à court terme

À partir du site de l'île Nouvelle, nous avons décrit l'évolution à court terme (< 4 ans) de la structure taxonomique et fonctionnelle du necton dans un marais dépoldérisé. À notre connaissance, il s'agit de l'une des premières études en Europe traitant spécifiquement de la cinétique de transformation du necton suite à la dépoldérisation. Nous avons concentré l'effort d'analyse sur le seul site d'échantillonnage de la zone dépoldérisée disposant d'une chronique d'échantillonnage incluant les premiers temps de la restauration. Ce site correspondant à une retenue d'eau permanente, plus ou moins étendue selon les périodes, qui s'est progressivement comblée avec le temps.

Nous n'avons pas pu évaluer les règles d'assemblage en raison des limites inhérentes à la technique d'échantillonnage. En effet, le seul modèle de verveux double utilisé tout au long de la phase de suivi sur l'île Nouvelle (i.e. le modèle « standard » ; cf. Chapitre 3) ne capture pas efficacement les individus de petite taille (gobies notamment), n'offrant pas une image fidèle de l'ensemble des écophases présentes dans la communauté. Les résultats présentés ne concernent donc qu'un sous-ensemble de la communauté de necton.

Toutefois, trois phases ont été identifiées à partir de l'occurrence et de l'abondance des es-



Les indications entre parenthèses sont relatives au nombre de traits fonctionnels pour lesquels l'effet d'un filtre a été mis en évidence (Chapitre 1). La largeur de la bordure des filtres (filtre environnemental, interactions biotiques) est proportionnelle au nombre de traits fonctionnels concernés par l'effet du filtre. CV : nombre de traits fonctionnels dont la distribution est convergente. DV : nombre de traits fonctionnels dont la distribution est divergente.

Figure 7.3 – Évolution de l'importance relative des filtres écologiques au cours de la restauration des marais intertidaux.

pèces du necton. Durant la première phase (0−12 mois après la dépoldérisation), les espèces présentes avant la restauration se maintiennent (*A. anguilla*, *C. gibelio*) ou se développent (*A. melas*, *L. gibbosus* and *Cyprinus carpio*). La seconde phase (12−28 mois) marque le déclin de la plupart des espèces d'eau douce euryhalines et l'essor concomitant des espèces estuariennes et migratrices amphihalines (e.g. *L. ramada*, *A. anguilla*), avec des abondances particulièrement élevées de *L. ramada*. Durant la troisième phase du suivi (28−45 mois), les espèces estuariennes (*Palaemon longirostris*) et migratrices amphihalines (*A. anguilla*, *L. ramada*) dominent le necton et certaines espèces d'eau douce sont toujours présentes, mais à de faibles niveaux d'abondance (*C. carpio*). Nos analyses ont permis d'identifier un point d'inflexion dans les séries temporelles au milieu de la seconde phase (i.e. vers 20-24 mois). À cette période, les abondances de *A. melas* et *L. gibbosus* atteignent des valeurs plancher, les effectifs de *L. ramada* atteignent un plateau et les abondances de *A. anguilla* et *P. longirostris* commencent à augmenter.

La structure fonctionnelle des communautés de poisson (identité et diversité) change au cours de la restauration et nos résultats révèlent plusieurs tendances communes entre les traits. La période fin 2011-début 2012 (i.e., 20-24 mois après la dépoldérisation) correspond à

une phase critique, en concordance avec les résultats observés concernant l'abondance des principales espèces. Avec le temps, les poissons semblent présenter des capacités de nage davantage orientées vers la manœuvre et l'accélération ; les traits associés à la nage endurante augmentent jusqu'à fin 2011 et déclinent dans les phases ultérieures. Cette réponse de l'identité fonctionnelle est à mettre en lien avec la persistance de vastes retenues d'eau relativement profondes dans les premiers temps de la restauration. À mesure que la morphologie du site évolue et assure un drainage plus performant des eaux des marées, les retenues d'eau régressent en occurrence, en surface et en volume. D'après les valeurs moyennes des traits fonctionnels associés à l'acquisition de la nourriture, les régimes alimentaires changent également au cours de la restauration. En effet, l'importance des proies mobiles (e.g. crevettes et poissons) augmente au détriment des proies benthiques non mobiles (e.g. annélides et les mollusques). La diversité fonctionnelle (mesurée par l'indice $FDis$) augmente pour la plupart des traits fonctionnels (i.e. six sur huit) au cours des troisième et quatrième années de la dépoldérisation. Cette augmentation peut être interprétée comme une augmentation de la disponibilité et de l'utilisation des ressources du milieu.

Ces résultats mettent en évidence l'importance de la topographie des sites dans la cinétique de changement des communautés du necton au cours de la dépoldérisation. Dans le cas de l'île Nouvelle où la salinité de l'eau n'évolue pas ou peu entre les phases précédant et suivant le retour des marées, la formation de retenues d'eau semble être le principal facteur retardant la régression des espèces caractéristiques des fossés en eau dans les marais endigués. Par contraste, ces espèces disparaissent plus rapidement des zones non stagnantes soumises aux flux et au reflux des marées.

3. Recommandations et perspectives

Les résultats présentés dans cette thèse ouvrent vers de nouveaux questionnements théoriques et méthodologiques associés à la gestion et à la restauration des marais estuariens.

3.1. La diversité fonctionnelle pour suivre la restauration des marais intertidaux : espoirs et limites

Historiquement, les approches basées sur les traits fonctionnels ont été développées pour mettre en évidence comment (1) la diversité des espèces influence le fonctionnement des écosystèmes, et (2) les changements environnementaux affectent les espèces (Laureto et al., 2015). L'application de la diversité des traits fonctionnels à la recherche des règles d'assemblage est plus tardive (Diaz et al., 1998 ; Kraft et al., 2008). Dans notre étude, l'utilisation des traits fonctionnels des poissons s'est avérée plus concluante pour mettre en évidence la réponse des espèces et de la structure des communautés à la restauration, que pour identifier des tendances probantes parmi les règles d'assemblage. La réponse de la structure fonctionnelle des communautés de poissons montre en effet plusieurs tendances caractéristiques des processus de succession écologique, et opposées aux trajectoires de dégradation des écosystèmes (Villéger et al., 2010). Par contraste, nos résultats concernant l'évolution de l'importance relative des filtres écologiques (i.e. filtre environnemental *sensu stricto* et interactions biotiques) ne semblent pas suivre une trajectoire commune et prédite par la théorie (Chang et HilleRis-Lambers, 2016).

Au-delà de nos résultats sur les poissons, les approches basées sur la diversité fonctionnelle semblent promises, pour plusieurs raisons, à un bel avenir pour le suivi des opérations de restauration. Tout d'abord, l'identité et la diversité fonctionnelle (« traits de réponse ») rendent compte de la réponse intégrée de l'ensemble d'une communauté aux changements de conditions environnementales qui interviennent tout au long de la restauration. Plus informative que l'approche taxonomique classique, et moins sensible à la stochasticité, la structure fonctionnelle des communautés reflète de manière assez directe l'importance des facteurs biotiques et abiotiques. La diversité fonctionnelle des communautés (« traits d'effet ») renseigne par ailleurs sur différents aspects du fonctionnement écologique d'un système (e.g. recyclage de la matière, flux d'énergie), et les services écosystémiques associés (Song et al., 2014 ; Laureto et al., 2015). Si les approches basées sur les traits fonctionnels connaissent un développement important, elles ne sonnent pas pour autant le glas des autres méthodes utilisées en écologie de la restauration. À partir d'une revue bibliographique préliminaire, nous avons identifié une grande variété de méthodes mises en œuvre pour suivre l'évolution de la fonctionnalité des marais dépoldérisés pour le necton (Fig. 7.4). En particulier, les modèles bioénergétiques semblent aussi une voie prometteuse car ils permettent d'intégrer les coûts métaboliques associés aux fluctuations des conditions abiotiques, particulièrement importantes dans les milieux estuariens (Craig et Crowder, 2000 ; David et al., 2014).

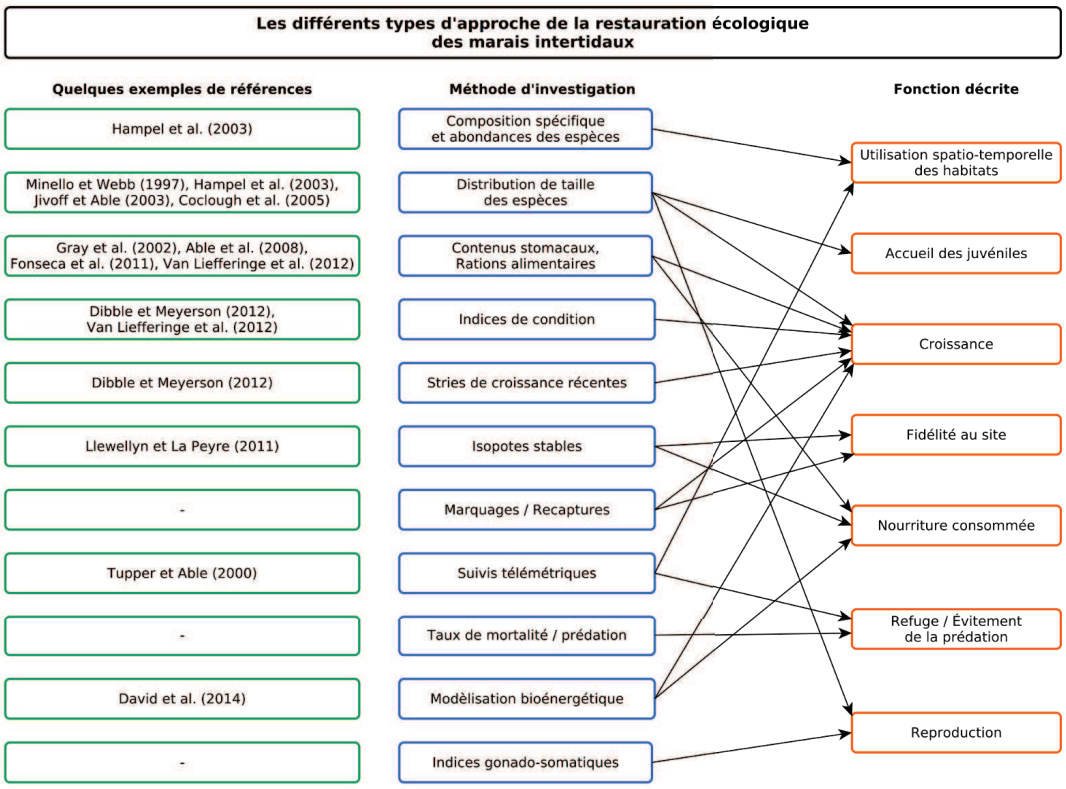


Figure 7.4 – Méthodes utilisées pour caractériser les fonctions écologiques pour le necton des marais intertidaux en cours de restauration.

3.2. Espèces exotiques et restauration des marais endigués

La description des assemblages du necton au sein de la mosaïque des habitats estuariens révèle l'importance des espèces exotiques d'eau douce dans les marais endigués de la Gi-

ronde (Chapitre 4). Ces observations concordent avec des constats effectués précédemment en Europe dans différents types d'environnements côtiers et estuariens anthropisés (Feunteun et al., 1992 ; Feunteun et al., 1999 ; Moreno-Valcárcel et al., 2013 ; Moreno-Valcárcel et al., 2016). Mesure radicale de restauration écologique des marais, la dépoldérisation entraîne une régression plus ou moins rapide des espèces exotiques et surtout d'eau douce (Chapitres 4 et 6). Permettre le développement de communautés résistantes aux invasions biologiques par les espèces exotiques constitue l'un des défis majeurs en écologie de la restauration (Funk et al., 2008). Si plusieurs hypothèses reposant sur la diversité fonctionnelle ont été avancées pour expliquer les mécanismes de résistance aux invasions biologiques, en particulier dans les communautés végétales terrestres (Funk et al., 2008 ; Tecco et al., 2010 ; Van Kleunen et al., 2010 ; Lamarque et al., 2011), la littérature concernant les espèces de poissons et de décapodes est moins développée. Huit hypothèses relatives, soit au caractère envahissant des espèces, soit à la vulnérabilité des habitats aux invasions, ont été recensées et testées par Lamarque et al. (2011) pour expliquer les invasions par les espèces d'arbres.

Les marais endigués estuariens et côtiers représentent des terrains privilégiés pour étudier les mécanismes d'invasion biologique au sein des communautés de poissons et de décapodes. La gestion hydraulique est variable selon les sites, permettant des échanges plus ou moins intenses et réguliers avec d'une part, les eaux de surface continentale et d'autre part, les eaux côtières ou estuariennes. L'existence d'un gradient de connectivité étendu, allant jusqu'à la dépoldérisation totale, permet d'étudier la réponse des communautés de necton, en termes d'espèces exotiques, à la restauration. Les approches basées sur les traits fonctionnels permettent de tester plusieurs mécanismes qui entrent potentiellement en jeu (Funk et al., 2008). Les espèces exotiques ont-elles des valeurs de traits différentes par rapport aux espèces natives ? La structure fonctionnelle des communautés « envahies » est-elle différente de celle des communautés présentes dans les habitats naturels ? Quels sont les processus (tolérance environnementale, interactions biotiques, etc.) qui conduisent à la régression voire à l'extinction locale des espèces exotiques au cours de la restauration des marées ? Le jeu de données que nous avons constitué – notamment dans le cadre du projet CAPALEST (Chapitre 3) – n'est pas suffisant pour répondre à ces questions, en raison d'un manque de réplication spatiale et d'une couverture incomplète du gradient de connectivité au sein des marais endigués. La réponse à ces questions présente néanmoins des enjeux importants, non seulement pour la recherche fondamentale mais aussi pour la gestion des milieux naturels. Les travaux menés sur cette thématique permettraient par ailleurs de compléter le peu de connaissances disponibles sur le fonctionnement écologique des marais endigués (voir néanmoins Feunteun et al., 1992 ; Feunteun et al., 1999 ; Tortajada et al., 2011 ; Masclaux et al., 2015).

3.3. Perspectives en matière d'ingénierie écologique

Comme nous l'avons mentionné dans le chapitre introductif de ce rapport de thèse, la dégradation des habitats est l'une des principales menaces qui pèsent sur les écosystèmes marins et côtiers (Kennish, 2002). De plus, l'endiguement et la limitation de l'influence des marées sont les principaux facteurs qui dégradent la qualité des marais pour le necton (Neckles et al., 2002 ; Raposa et Roman, 2003). Face à ces constats, la légitimité de la restauration des marais intertidaux semble aujourd'hui indiscutable, au moins d'un point de vue écologique. Se pose alors la question des modalités du rétablissement de l'influence des marées et de la vocation des zones dépoldérisées. Si l'on part du principe que « le meilleur aménagement est l'aménage-

ment minimal » (Devall et Sessions, 1985 *dans* Génot, 2014), la dépoldérisation non assistée fournit des enseignements précieux pour l'ingénierie écologique : elle représente en quelque sorte un « modèle nul », i.e. une référence par rapport à laquelle l'intervention humaine peut mesurer sa plus- ou sa moins-value. Les travaux de cette thèse de doctorat contribuent donc à la connaissance d'un « modèle nul » de restauration des marais intertidaux.

Dans un chapitre collectif rédigé suite au projet de recherche ANR-CEPS Adapt'Eau (Gassiat et al., en préparation), nous alimentons une réflexion pluri-disciplinaire sur l'usage du terme de dépoldérisation, à partir de l'exemple de l'île Nouvelle. Nous rejoignons la distinction faite par les anglo-saxons entre une restauration non contrainte des marées (i.e. la dépoldérisation, *sensu stricto* ; *managed realignment* ou *de-embankment*) et la restauration contrôlée du flux et du reflux des marées (*regulated tidal exchange* ; ABP Marine Environmental Research Ltd, 2017). Cette distinction semble justifiée au regard des constats réitérés selon lesquels, d'une part, la marée est le moteur de la restauration et, d'autre part, les processus géomorphologiques sous-tendent les processus écologiques (Eertman et al., 2002 ; Neckles et al., 2002 ; Warren et al., 2002 ; French, 2006). En poursuivant ce raisonnement, la restauration contrôlée des marées, en limitant les processus géomorphologiques, ne permettrait de restaurer qu'une partie des fonctions écologiques associées aux marais intertidaux naturels. En comparaison, le potentiel de restauration associé à la dépoldérisation accidentelle serait *a priori* moins contraint. Cette argumentation plaide pour une intervention minimale de l'homme (i.e. sans régulation hydraulique) dans le cadre de la restauration des marais estuariens. Pour citer Blandin (2014) : « L'ingénierie écologique a potentiellement un atout considérable : elle devrait pouvoir utiliser dans toute la mesure du possible la capacité d'auto-organisation des systèmes écologiques. Cela implique qu'en termes de connaissances, l'on maîtrise le plus possible la structure et la dynamique de ces systèmes. Connaissant mieux, on doit pouvoir manipuler moins. » Néanmoins, dans certaines configurations, la gestion hydraulique reste indispensable si l'objectif est de restaurer des habitats de marais intertidaux ; par exemple, lorsqu'il existe un décalage initial important entre l'élévation des marais dépoldérisés à restaurer et celle des milieux naturels de référence (Maris et al., 2007).

Nos résultats, ainsi que des résultats acquis dans le cadre de stages de Master 2 (Carlu, 2013 ; Allou, 2016), permettent d'alimenter la réflexion sur l'effet écologique de certains aménagements complémentaires (marais de Mortagne), ou sur les conséquences de la non-intervention (île Nouvelle). Dans le cas du marais de Mortagne, la digue de recul (digue ORSEC ; Chapitre 3) a été renforcée en 2011. Les matériaux utilisés pour la consolidation ont été prélevés directement au pied des digues (côté estuaire). Les excavations ont été réalisées de manière à aménager cinq bassins répartis le long des 2 km de digue, avec des zones de différentes profondeurs (90 cm au maximum). Ces bassins ne sont alimentés par les eaux de l'estuaire que lors des pleines-mers de vives-eaux. Carlu (2013) montre que ces bassins accueillent des juvéniles (jeunes de l'année) de *D. labrax*, *S. aurata*, *L. ramada* en période estivale (juillet) lors des mortes-eaux, i.e. pendant environ 15 jours sans possibilité de retour à l'estuaire. L'évolution des occurrences, des abondances et des structures de taille montre que les juvéniles survivent et grandissent dans les bassins, avec des taux de croissance moyens de 0,56 $mm.j^{-1}$, 0,74 $mm.j^{-1}$, 0,78 $mm.j^{-1}$ et 0,66 $mm.j^{-1}$ pour les juvéniles de *D. labrax* (0+), *S. aurata* (0+) et *L. ramada* (0+ et 1+), respectivement. Ces valeurs ont été comparées aux taux de croissance calculés à partir de la courbe croissance de Von Bertalanffy saisonnalisée établie par Rougier (2013) pour l'ensemble de l'estuaire de la Gironde (Table 7.2). Ainsi, les jeunes de l'année (0+) de *D. labrax* ont

une croissance comparable dans les bassins du marais de Mortagne par rapport à l'ensemble de l'estuaire. Les taux de croissance des juvéniles de *L. ramada* (0+ et 1+) semblent nettement plus élevés dans le marais de Mortagne. Ces résultats mettent en évidence les conditions de croissance favorables offertes par les marais dépoldérisés 13 ans après la restauration des marées. Toutefois, trois années seulement après l'étude de Carlu (2013), Allou (2016) rapporte que les bassins du marais de Mortagne se sont naturellement comblés, la profondeur de l'eau étant alors limitée à une dizaine de centimètres.

Table 7.2 – Comparaison du taux de croissance des juvéniles de plusieurs espèces de poissons dans le marais de Mortagne (bassins tidaux) et dans l'ensemble de l'estuaire de la Gironde. Les données du marais de Mortagne sont issues de Carlu (2013) et celles de l'estuaire de la Gironde, de Rougier (2013). Pour *Dicentrarchus labrax*, les paramètres de l'équation saisonnalisée de Von Bertalanffy sont : $L_\infty = 1029$ mm, $K = 0.11$, $C = 0.9$, $t_s = -0,45$, $t_0 = -0.046$. Pour *Liza ramada*, les paramètres de l'équation saisonnalisée de Von Bertalanffy sont : $L_\infty = 795$ mm, $K = 0.12$, $C = 0.9$, $t_s = -0,45$, $t_0 = -0.089$ (Rougier, 2013).

		Croissance moyenne ($mm.j^{-1}$) entre le 1^{er} et le 18 juillet	
Espèce	Groupe d'âge	Marais de Mortagne (2013)	Estuaire de la Gironde (2011−2012)
Dicentrarchus labrax	0+	0.56	0.56
Liza ramada	0+	0.78	0.46
Liza ramada	1+	0.66	0.41
Sparus aurata	0+	0.74	−

Dans la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle, la cinétique de changement des communautés de necton semble ralentie par formation de vastes étendues d'eau dans les premiers temps de la restauration ; ces retenues d'eau permettent notamment aux espèces présentes avant la dépoldérisation, notamment des poissons d'eau douce exotiques, de se maintenir. Ainsi, le même phénomène, i.e. la rétention d'eau dans des bassins, peut avoir des effets différents selon l'état initial du site et la période de formation des bassins (naturels ou artificiels) par rapport à la restauration des marées. Les travaux d'ingénierie (creusement de bassins) peuvent donc accélérer certains processus hydrosédimentaires et promouvoir, au moins de manière temporaire, certaines fonctions écologiques comme l'accueil de juvéniles. Ils peuvent également contribuer à augmenter l'hétérogénéité de la topographie et des habitats dans les phases précoces de restauration. Les travaux de Carlu (2013) dans le marais de Mortagne montrent des différences dans les assemblages de necton entre différents habitats, i.e. dans les chenaux intertidaux profonds, les petits chenaux végétalisés et les bassins tidaux artificiels. Ces travaux pourraient être complétés par une caractérisation fonctionnelle des assemblages de poissons dans les différents sous-habitats du marais, pour améliorer la compréhension de la relation entre la structure et la fonction de l'habitat.

3.4. Restaurer dans un monde changeant : implications pour la dépoldérisation estuarienne

Dans le chapitre introductif de ce rapport de thèse, nous avons rappelé les évolutions tendancielles attendues au regard du changement climatique en cours. Certains changements sont susceptibles d'augmenter la vulnérabilité des zones actuellement poldérisées et d'affecter la superficie totale et la répartition les marais intertidaux à l'échelle globale et intra-estuarienne. Ainsi, la trajectoire de restauration des sites dépoldérisés dans la Gironde doit être envisagée dans une temporalité intégrant l'élévation du niveau marin, l'augmentation de l'intrusion saline et l'augmentation des débits fluviaux en période de crue (et inversement en période d'étiage). L'accentuation de l'intrusion saline permet par exemple d'anticiper une remontée plus en amont de l'estuaire des espèces marines euryhalines de poissons et de macrocrustacés, qui pourront davantage exploiter la zone dépoldérisée de l'île Nouvelle, de même que les zones inter- et subtidales adjacentes.

Si le volet climatique est une composante importante du changement global, les experts de l'IPCC estiment de manière unanime que les forçages anthropiques resteront le facteur essentiel déterminant le fonctionnement futur des milieux estuariens (Wong et al., 2014). À ce titre, le projet de recherche pluridisciplinaire Adapt'Eau (ANR CEP&S [5]), auquel nous avons participé, a permis de mettre en question l'avenir de l'environnement fluvio-estuarien (EFE) Garonne-Gironde à l'horizon 2050, à travers une démarche prospective. Cette démarche a alimenté quatre scénarios décrivant des évolutions possibles de l'EFE, sur les plans climatiques, hydrologiques, écologiques, économiques et sociétaux. L'implication dans ce projet collectif a facilité la prise de recul par rapport aux échelles temporelles et spatiales limitées auxquelles nous avons traité la question de la dépoldérisation.

Il est tentant de conclure une étude portant sur un mode de restauration écologique, la dépoldérisation, par un plaidoyer pour la reconquête d'une nature précieuse confisquée par les digues. Le constat d'une érosion accélérée de la biodiversité dans les milieux côtiers et estuariens et le contexte réglementaire européen, dont la DCE (Directive-cadre sur l'eau, 23 octobre 2000) est une figure de proue, tendent naturellement à impulser l'adoption de mesures de restauration venant corriger les erreurs du passé. Cependant, « on ne refait pas un écosystème qui est le fruit d'une histoire millénaire » (Katz, 2007). Valette et al. (2015) alertent sur l'avènement possible d'un nouveau paradigme – celui de la restauration écologique – succédant au paradigme aménagiste des siècles précédents. Dans cette nouvelle représentation, le discours dominant tendrait à promouvoir la restauration écologique comme fin en soi, sans en questionner les ambiguïtés voire les contradictions. Penser la restauration écologique dans un temps long prospectif « en ouvrant sur les futurs possibles et des scénarios prospectifs » est la recommandation formulée par Valette et al. (2015), à laquelle nous souscrivons, pour éviter une approche « trop fixiste et normative » de la restauration.

5. CEP&S : Changements Environnementaux Planétaires et Sociétés.

Bibliographie

Able, K.W., Grothues, T.M., Hagan, S.M., Kimball, M.E., Nemerson, D.M., Taghon, G.L., 2008. Long-term response of fishes and other fauna to restoration of former salt hay farms: multiple measures of restoration success. Reviews in Fish Biology and Fisheries 18, 65–97.

Able, K.W., Nemerson, D.M., Light, P.R., Bush, R.O., 2002. Initial Response of Fishes to Marsh Restoration at a Former Salt Hay Farm Bordering Delaware Bay, in: Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer, Dordrecht, pp. 749–773.

ABP Marine Environmental Research Ltd, 2017. Adapting shorelines [WWW Document]. Online Marine Registry (OMReg). URL http://www.omreg.net/ (accessed 10.23.17).

Aiba, M., Katabuchi, M., Takafumi, H., Matsuzaki, S.S., Sasaki, T., Hiura, T., 2013. Robustness of trait distribution metrics for community assembly studies under the uncertainties of assembly processes. Ecology 94, 2873–2885.

Airoldi, L., Beck, M.W., 2007. Loss, status and trends for coastal marine habitats of Europe. Oceanography and Marine Biology: an annual review 45, 345–405.

Alatalo, R.V., 1981. Problems in the Measurement of Evenness in Ecology. Oikos 37, 199–204.

Albouy, C., Guilhaumon, F., Villéger, S., Mouchet, M., Mercier, L., Culioli, J.M., Tomasini, J.A., Le Loc'h, F., Mouillot, D., 2011. Predicting trophic guild and diet overlap from functional traits:: statistics, opportunities and limitations for marine ecology. Marine Ecology Progress Series 436, 17–28.

Allou, S., 2016. Renaturation d'un marais estuarien: réponses des poissons et des macrocrustacés à l'échelle des communautés et des individus. Suivi de la dépoldérisation du marais de Mortagne. (Mémoire de fin d'études). Agrocampus Ouest.

Antheunisse, L.J., Lammens, J.J., van den Hoven, N.P., 1971. Diurnal Activities and Tidal Migrations of the Brackish Water Prawn Palaemonetes varians (Leach) (Decapoda, Caridea). Crustaceana 21, 203–217.

AquaPortail, 2017. AquaPortail. Site internet: https://www.aquaportail.com/ (Accessed 1 January 2017).

Astor, T., Strengbom, J., Berg, M.P., Lenoir, L., Marteinsdóttir, B., Bengtsson, J., 2014. Underdispersion and overdispersion of traits in terrestrial snail communities on islands. Ecol Evol 4, 2090–2102.

Atkinson, P.W., Crooks, S., Grant, A., Rehfisch, M.M., 2001. The success of creation and restoration schemes in producing intertidal habitat suitable for waterbirds (No. 425), English Nature Research Reports. English Nature, Peterborough.

Audousset, D., 1978. Le bar (Dicentrarchus labrax): zoologie et élevage. (Thèse pour le doctorat vétérinaire). Faculté de Médecine de Créteil.

Babtie Group, 2001. Feasibility and Implications of Managed Realignment at Skinflats (Report to the Forth Estuary Forum No. BWA201374). Babtie Group in conjunction with Northern Ecological Services and Coastal Research Group, University of Glasgow.

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., 1980. Exposé synoptique des données biologiques sur le loup ou bar, Dicentrarchus labrax (Linné, 1758). Synopsis FAO sur les pêches 70.

Barranguet, C., Kromkamp, J., Peene, J., 1998. Factors controlling primary production and photosynthetic characteristics of intertidal microphytobenthos. Marine Ecology Progress Series 117–126.

Bartoli, F., Souchier, B., 1978. Cycle et rôle du silicium d'origine végétale dans les écosystèmes forestiers tempérés, in: Annales Des Sciences Forestières. EDP Sciences, pp. 187–202.

Bayliss-Smith, T.P., Healey, R., Lailey, R., Spencer, T., Stoddart, D.R., 1979. Tidal flows in salt marsh creeks. Estuarine and Coastal Marine Science 9, 235–255.

Beck, M.W., Heck Jr, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., 2001. The Identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates: A better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. Bioscience 51, 633–641.

Beeftink, W.G., 1977. Coastal salt marshes of western and northern Europe: an ecological and phytosociological approach. Ecosystems of the World.

Béguer, M., 2009. Réponses d'une population aux forçages environnementaux et anthropiques: le suivi à long terme de la crevette Palaemon Longirostris de l'Estuaire de la Gironde (1979-2007). Bordeaux 1.

Bellwood, D., Wainwright, P., 2001. Locomotion in labrid fishes: implications for habitat use and cross-shelf biogeography on the Great Barrier Reef. Coral reefs 20, 139–150.

Belyea, L.R., Lancaster, J., 1999. Assembly rules within a contingent ecology. Oikos 402–416.

Bergerot, B., Lasne, E., Vigneron, T., Laffaille, P., 2008. Prioritization of fish assemblages with a view to conservation and restoration on a large scale European basin, the Loire (France). Biodivers Conserv 17, 2247–2262.

Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A., Garnier, E., 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. J Ecol 100, 1422–1433.

Bertness, M.D., Pennings, S.C., 2000. Spatial Variation in Process and Pattern in Salt Marsh Plant Communities in Eastern North America, in: Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds.), Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Dordrecht, pp. 39–57.

Blanchard, G.F., Cariou-Le Gall, V., 1994. Photo synthetic characteristics of microphytobenthos in Marennes-Oléron Bay, France: Preliminary results. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 182, 1–14.

Blandin, P., 2014. Est-il juste de manipuler la nature. Ingénierie écologique. Action par et/ou pour le vivant 29–42.

Bocheux, A., 2008. Histoire de l'île Nouvelle: naissance et évolution d'une île de l'estuaire de la Gironde. Association Océan, Mérignac.

Boesch, D., Turner, R., 1984. Dependence of fishery species on salt marshes: The role of food and refuge. Estuaries and Coasts 7, 460–468.

Böhnke, M., Kröber, W., Welk, E., Wirth, C., Bruelheide, H., 2014. Maintenance of constant functional diversity during secondary succession of a subtropical forest in China. J Veg Sci 25, 897–911.

Bond, N.R., Lake, P.S., 2003. Characterizing fish–habitat associations in streams as the first step in ecological restoration. Austral Ecology 28, 611–621.

Borja, Á., Dauer, D.M., Elliott, M., Simenstad, C.A., 2010. Medium- and Long-term Recovery of Estuarine and Coastal Ecosystems: Patterns, Rates and Restoration Effectiveness. Estuaries and Coasts 33, 1249–1260.

Bouchard, V., Lefeuvre, J.-C., 2000. Primary production and macro-detritus dynamics in a European salt marsh: carbon and nitrogen budgets. Aquatic Botany 67, 23–42.

Bouju, V., Cottet, M., Delpech, C., Girardin, M., Lepage, M., 2008. Comparaison des captures aux chaluts à perche et aux verveux dans les estuaires français (Convention Cemagref-Onema No. 130). Cemagref.

Bouzillé, J.-B., 2007. Gestion des habitats naturels et biodiversité. Lavoisier.

Brandl, S.J., Emslie, M.J., Ceccarelli, D.M., 2016. Habitat degradation increases functional originality in highly diverse coral reef fish assemblages. Ecosphere 7, n/a-n/a.

Bray, J.R., Curtis, J.T., 1957. An Ordination of the Upland Forest

Communities of Southern Wisconsin. Ecological Monographs 27, 325–349.

Breiman, L., Friedman, J., Stone, C.J., Olshen, R.A., 1984. Classification and regression trees. CRC press.

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

Brockmeyer, R.E., Rey, J.R., Virnstein, R.W., Gilmore, R.G., Earnest, L., 1996. Rehabilitation of impounded estuarine wetlands by hydrologic reconnection to the Indian River Lagoon, Florida (USA). Wetlands Ecol Manage 4, 93–109.

Brönmark, C., Miner, J.G., 1992. Predator-induced phenotypical change in body morphology in crucian carp. SCIENCE-NEW YORK THEN WASHINGTON- 258, 1348–1348.

Broome, S.W., Craft, C.B., Toomey, W.A., 2000. Soil Organic Matter (SOM) Effects on Infaunal Community Structure in Restored and Created Tidal Marshes, in: Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 737–747.

Brotas, V., Catarino, F., 1995. Microphytobenthos primary production of Tagus estuary intertidal flats (Portugal). Aquatic Ecology 29, 333–339.

Buisson, L., Grenouillet, G., Villéger, S., Canal, J., Laffaille, P., 2013. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. Glob Change Biol 19, 387–400.

Bultel, E., Lasne, E., Acou, A., Guillaudeau, J., Bertier, C., Feunteun, E., 2014. Migration behaviour of silver eels (Anguilla anguilla) in a large estuary of Western Europe inferred from acoustic telemetry. Estuarine, Coastal and Shelf Science 137, 23–31.

Burger, J., Howe, M.A., Hahn, D.C., Chase, J., 1977. Effects of Tide Cycles on Habitat Selection and Habitat Partitioning by Migrating Shorebirds. The Auk 94, 743–758.

Butchart, S.H., Walpole, M., Collen, B., Van Strien, A., Scharlemann, J.P., Almond, R.E., Baillie, J.E., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. Science 328, 1164–1168.

Camargo, J.A., 1993. Must Dominance Increase with the Number of Subordinate Species in Competitive Interactions? Journal of Theoretical Biology 161, 537–542.

Cambrony, M., 1983. Recrutement et biologie des stades juveniles de Mugilidae (Poissons-Teleosteens) dans trois milieux lagunaires du Roussillon et du Narbonnais (Salses-Leucate, Lapalme, Bourdigou). Université de Perpignan, Perpignan, France.

Carassou, L., Boët, P., En préparation. Les zones humides, in: État et Dévenir de l'estuaire de La Gironde - Une Actualisation Des Connaissances Scientifiques.

Carlu, J., 2013. Intérêt du marais dépoldérisé en développement de Mortagne-sur-Gironde comme habitat pour les poissons et les macrocrustacés (Rapport de stage de Master 2).

Carpentier, A., Como, S., Dupuy, C., Lefrançois, C., Feunteun, E., 2014. Feeding ecology of Liza spp. in a tidal flat: Evidence of the importance of primary production (biofilm) and associated meiofauna. Journal of Sea Research, Trophic significance of microbial biofilm in tidal flats 92, 86–91.

Cattrijsse, A., Codling, I., Conides, A., Duhamel, S., Gibson, R., Hostens, K., Mathieson, S., McLusky, D., 2002. Estuarine development/habitat restoration and re-creation and their role in estuarine management for the benefit of aquatic resources. Fishes in Estuaries 266–321.

Cattrijsse, A., Dankwa, H.R., Mees, J., 1997. Nursery function of an estuarine tidal marsh for the brown shrimp Crangon crangon. Journal of Sea Research 38, 109–121.

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

Cattrijsse, A., Makwaia, E.S., Dankwa, H.R., Hamerlynck, O., Hemminga, M.A., 1994. Nekton communities of an intertidal creek of a European estuarine brackish marsh. Marine Ecology Progress Series 109, 195–208.

Chaalali, A., Beaugrand, G., Boët, P., Sautour, B., 2013a. Climate-Caused Abrupt Shifts in a European Macrotidal Estuary. Estuaries and Coasts 36, 1193–1205.

Chaalali, A., Chevillot, X., Beaugrand, G., David, V., Luczak, C., Boët, P., Sottolichio, A., Sautour, B., 2013b. Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: A warming and marinisation consequence? Estuarine, Coastal and Shelf Science 134, 150–161.

Chalmandrier, L., Münkemüller, T., Gallien, L., Bello, F., Mazel, F., Lavergne, S., Thuiller, W., 2013. A family of null models to distinguish between environmental filtering and biotic interactions in functional diversity patterns. Journal of Vegetation Science 24, 853–864.

Chang, C., HilleRisLambers, J., 2016. Integrating succession and community assembly perspectives. F1000Res 5.

Chesson, P., 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 31, 343–366.

Chevillot, X., 2016. Réponses fonctionnelles des écosystèmes estuariens dans le contexte du changement global : le cas du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde. Bordeaux.

Chevillot, X., Drouineau, H., Lambert, P., Carassou, L., Sautour, B., Lobry, J., 2017. Toward a phenological mismatch in estuarine pelagic food web? PLOS ONE 12, e0173752.

Chevillot, X., Pierre, M., Rigaud, A., Drouineau, H., Chaalali, A., Sautour, B., Lobry, J., 2016. Abrupt shifts in the Gironde fish community: an indicator of ecological changes in an estuarine ecosystem. Marine Ecology Progress Series 549, 137–151.

Childers, D.L., Day, J.W., Mckellar, H.N., 2000. Twenty More Years of Marsh and Estuarine Flux Studies: Revisiting Nixon (1980), in: Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 391–423.

Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. Australian Journal of Ecology 18, 117–143.

Clavel, J., Poulet, N., Porcher, E., Blanchet, S., Grenouillet, G., Pavoine, S., Biton, A., Seon-Massin, N., Argillier, C., Daufresne, M., Teillac-Deschamps, P., Julliard, R., 2013. A New Freshwater Biodiversity Indicator Based on Fish Community Assemblages. PLOS ONE 8, e80968.

Clements, F.E., 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington, Washington.

Colclough, S., Fonseca, L., Astley, T., Thomas, K., Watts, W., 2005. Fish utilisation of managed realignments. Fisheries Management and Ecology 12, 351–360.

Comte, L., Cucherousset, J., Boulêtreau, S., Olden, J.D., 2016. Resource partitioning and functional diversity of worldwide freshwater fish communities. Ecosphere 7, n/a-n/a.

Coquillas, D., 2001. Les rivages de l'estuaire de la Gironde du néolithique au moyen âge. Bordeaux 3.

Costa, M.J., Catarino, F., Bettencourt, A., 2001. The role of salt marshes in the Mira estuary (Portugal). Wetlands Ecology and Management 9, 121–134.

Costa, M.J., Costa, J., de Almeida, P.R., Assis, C.A., 1994. Do eel grass beds and salt marsh borders act as preferential nurseries and spawning grounds for fish? An example of the Mira estuary in Portugal. Ecological Engineering 3, 187–195.

Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'neill, R.V., Paruelo, J., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature 387, 253–260.

Craig, J.K., Crowder, L.B., 2000. Factors Influencing Habitat Selection in Fishes with a Review of Marsh Ecosystems, in: Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 241–266.

Créach, V., Schricke, M.T., Bertru, G., Mariotti, A., 1997. Stable Isotopes and Gut Analyses to Determine Feeding Relationships in Saltmarsh Macroconsumers. Estuarine, Coastal and Shelf Science 44, 599–611.

Dame, R.F., Koepfler, E., Gregory, L., 2002. Benthic-Pelagic coupling in marsh-estuarine ecosystems. Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology 369–390.

D'Antonio, C., Meyerson, L.A., 2002. Exotic Plant Species as Problems and Solutions in Ecological Restoration: A Synthesis. Restoration Ecology 10, 703–713.

Dausse, A., 2006. Dynamique de la végétation et des flux inter-systèmes d'un polder reconnecté à la mer. Éléments pour la restauration des fonctions écologiques d'un marais salé. Université de Rennes.

Daverat, F., Tomás, J., 2006. Tactics and demographic attributes in the European eel Anguilla anguilla in the Gironde watershed, SW France. Marine Ecology Progress Series 307, 247–257.

David, A.T., Ellings, C.S., Woo, I., Simenstad, C.A., Takekawa, J.Y., Turner, K.L., Smith, A.L., Takekawa, J.E., 2014. Foraging and Growth Potential of Juvenile Chinook Salmon after Tidal Restoration of a Large River Delta. Transactions of the American Fisheries Society 143, 1515–1529.

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.

Davidson, N.C., 2014. How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. Marine and Freshwater Research 65, 934–941.

Davidson, N.C., Laffoley, D. d'A, Doody, J.P., Way, L.S., Gordon, J., Key, R. eta, Drake, C.M., Pienkowski, M.W., Mitchell, R., Duff, K.L., 1991. Nature conservation and estuaries in Great Britain. Nature Conservancy Council, Peterborough 1–76.

Davy, A.J., 2000. Development and Structure of Salt Marshes: Community Patterns in Time and Space, in: Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds.), Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 137–156.

de Bello, F., Carmona, C.P., Lepš, J., Szava-Kovats, R., Pärtel, M., 2016. Functional diversity through the mean trait dissimilarity: resolving shortcomings with existing paradigms and algorithms. Oecologia 180, 933–940.

de Bello, F., Price, J.N., Münkemüller, T., Liira, J., Zobel, M., Thuiller, W., Gerhold, P., Götzenberger, L., Lavergne, S., Lepš, J., Zobel, K., Pärtel, M., 2012. Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. Ecology 93, 2263–2273.

De Cáceres, M., Legendre, P., 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. Ecology 90, 3566–3574.

De Cáceres, M., Legendre, P., Moretti, M., 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. Oikos 119, 1674–1684.

De Jonge, V.N., Colijn, F., 1994. Dynamics of microphytobenthos biomass in the Ems estuary. Marine Ecology Progress Series 185–196.

De'ath, G., 2002. Multivariate Regression Trees: A New Technique for Modeling Species–Environment Relationships. Ecology 83, 1105–1117.

Decreton, T., 2009. Etude des fonctionnalités et gains écologiques liés à la dépoldérisation des zones humides estuariennes: le cas du marais de Mortagne-sur-Gironde (Rapport de stage de Master 2 "Sciences de la Terre, de l'Eau et de l'Environnement"). Université François Rabelais.

Deegan, L.A., Hughes, J.E., Rountree, R.A., 2000. Salt Marsh Ecosystem Support of Marine Transient Species, in: Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 333–365.

Devall, B., Sessions, G., 1985. Deep ecology. Environmental ethics: Readings in theory and application 157–61.

Diamond, J.M., 1975. Assembly of Species Communities, in: Ecology and Evolution of Communities. Diamond, J.M. and Cody, M.L., Boston, pp. 342–344.

Diaz, S., Cabido, M., Casanoves, F., 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. Journal of Vegetation Science 9, 113–122.

Dijkema, K.S., 1984. Salt marshes in Europe. Council of Europe.

Dolbeth, M., Vendel, A.L., Pessanha, A., Patrício, J., 2016. Functional diversity of fish communities in two tropical estuaries subjected to anthropogenic disturbance. Marine Pollution Bulletin 112, 244–254.

Doody, J.P., 2013. Coastal squeeze and managed realignment in southeast England, does it tell us anything about the future? Ocean & Coastal Management, Managing Estuarine Sediments 79, 34–41.

Drake, J.A., 1990. Communities as assembled structures: Do rules govern pattern? Trends in Ecology & Evolution 5, 159–164.

Drake, P., Arias, A.M., 1991a. Ichthyoplankton of a shallow coastal inlet in south-west Spain: Factors contributing to colonization and retention. Estuarine, Coastal and Shelf Science 32, 347–364.

Drake, P., Arias, A.M., 1991b. Composition and seasonal fluctuations of the ichthyoplankton community in a shallow tidal channel of Cadiz Bay (S.W. Spain). Journal of Fish Biology 39, 245–263.

Ducrotoy, J.-P., 2010. La restauration écologique des estuaires. Lavoisier.

Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecological monographs 67, 345–366.

Dumay, O., Tari, P.S., Tomasini, J.A., Mouillot, D., 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. Journal of Fish Biology 64, 970–983.

Dyer, M.F., Dale, K.M., 2001. Biological assessment of the Tollesbury managed set-back site. Annual report 3 (surveys undertaken between May 1998 and October 2000) (Unicomarine report to English Nature). Unicomarine.

Eertman, R.H.M., Kornman, B.A., Stikvoort, E., Verbeek, H., 2002. Restoration of the Sieperda Tidal Marsh in the Scheldt Estuary, The Netherlands. Restoration Ecology 10, 438–449.

Elliott, M., Quintino, V., 2007. The Estuarine Quality Paradox, Environmental Homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. Marine Pollution Bulletin 54, 640–645.

Elliott, M., Whitfield, A.K., 2011. Challenging paradigms in estuarine ecology and management. Estuarine, Coastal and Shelf Science 94, 306–314.

Erwin, K.L., 2009. Wetlands and global climate change: the role of wetland restoration in a changing world. Wetlands Ecol Manage 17, 71.

Fattorini, M., Halle, S., 2004. The dynamic environmental filter model: How do filtering effects changes in assembling communities after disturbace. Assembly rules and restoration ecology: Bridging the gap between theory and practice 96–114.

Fattorini, S., 2006. Detecting Biodiversity Hotspots by Species-Area Relationships: a Case Study of Mediterranean Beetles. Conservation Biology 20, 1169–1180.

Ferrari, I., Chieregato, A.R., 1981. Feeding habits of juvenile stages of Sparus auratus L., Dicentrarchus labrax L. and Mugilidae in a brackish embayment of the Po River delta. Aquaculture 25, 243–257.

Feunteun, E., Rigaud, C., Elie, P., Lefeuvre, J.C., 1999. Les peuplements piscicoles des marais littoraux endigués atlantiques: un patrimoine à gérer? Le cas du marais de Bourgneuf-Machecoul (Loire-Atlantique, France). Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 17.

Feunteun, E., Rigaud, C., Elie, P., Lefeuvre, J.C., 1992. Le marais doux endigué de Bourgneuf-Machecoul (Pays de Loire) Premier éléments de connaissance du peuplement piscicole. Relation ichtyofaune-habitat et problèmes majeurs de gestion (Maroc). Revue des sciences de l'eau 5, 509–528.

Field, J.G., Clarke, K.R., Warwick, R.M., 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. Marine Ecology Progress Series 8, 37–52.

Fleischer, R.C., 1983. Relationships between Tidal Oscillations and Ruddy Turnstone Flocking, Foraging, and Vigilance Behavior.

The Condor 85, 22–29.

Fonseca, L., Colclough, S., Hughes, R.G., 2011. Variations in the feeding of 0-group bass Dicentrarchus labrax (L.) in managed realignment areas and saltmarshes in SE England. Hydrobiologia 672, 15–31.

França, S., Pardal, M.A., Cabral, H.A., 2008. Mudflat nekton assemblages in the Tagus estuary (Portugal): distribution and feeding patterns. Comunidades nectónicas en substratos fangosos del estuario del Tajo (Portugal): distribución y pautas alimenticias 591–602.

Franco, A., Elliott, M., Franzoi, P., Torricelli, P., 2008. Life strategies of fishes in European estuaries: The functional guild approach. Marine Ecology Progress Series 354, 219–228.

French, P.W., 2006. Managed realignment - The developing story of a comparatively new approach to soft engineering. Estuarine, Coastal and Shelf Science 67, 409–423.

Frid, C., 1988. The marine fauna of the salt marshes of North Norfolk, and their ecology. Transactions of the Norflok & Norwich Naturalists' Society 28, 46–50.

Froese, R., Pauly, D., 2017. Fishbase. http://www.fishbase.org (accessed 1 January 2017).

Fukami, T., Martijn Bezemer, T., Mortimer, S.R., van der Putten, W.H., 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. Ecology Letters 8, 1283–1290.

Funk, J.L., Cleland, E.E., Suding, K.N., Zavaleta, E.S., 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. Trends in Ecology & Evolution 23, 695–703.

Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E.M., Steffan-Dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S.G., Tscharntke, T., Weisser, W., Bommarco, R., 2015. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 282, 20142620.

Gallagher, J.L., Reimold, R.J., Linthurst, R.A., Pfeiffer, W.J., 1980. Aerial Production, Mortality, and Mineral Accumulation-Export Dynamics in Spartina Alterniflora and Juncus Roemerianus Plant Stands in a Georgia Salt Marsh. Ecology 61, 303–312.

Garland, T., 2014. Trade-offs. Current Biology 24, R60–R61.

Garnier, É., Navas, M.-L., 2013. Diversité fonctionnelle des plantes: traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes: cours. De Boeck.

Garnier, E., Navas, M.-L., 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. Agron. Sustain. Dev. 32, 365–399.

Garnier, E., Navas, M.-L., Grigulis, K., 2016. Plant functional diversity: Organism traits, community structure, and ecosystem properties. Oxford University Press.

Gatz, A.J., 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. Ecology 60, 711–718.

Gelin, A., Souty-Grosset, C., 2006. Species Identification and Ecological Study of the Genus Palaemonetes (Decapoda: Caridea) in the French Mediterranean. Journal of Crustacean Biology 26, 124–133.

Génot, J.-C., n.d. Le génie écologique, une forme d'oxymore ou une science appliquée de la réparation, éthiquement responsable?, in: Ingénierie Écologique: Action Par et/Ou Pour Les Vivant?, Synthèses. F. Rey, F. Gosselin, A. Doré, coordinateurs.

GIEC, 2001. Climate change: impacts, adaptation and vulnerability. Working Group II of the IPCC 96.

Gilmore, R.G., Cooke, D.W., Donohoe, C.J., 1982. A comparison of the fish populations and habitat in open and closed salt marsh impoundments in east-central Florida. Northeast Gulf Science 5, 25–37.

Gisbert, E., Cardona, L., Castelló, F., 1996. Resource partitioning among planktivorous fish larvae and fry in a Mediterranean coastal lagoon. Estuarine, Coastal and Shelf Science 43, 723–735.

Gleason, H.A., 1927. Further Views on the Succession Concept. Ecology 8, 299–326.

Goeldner-Gianella, L., 2007. Dépoldériser en Europe occidentale. Annales de Géographie 339–360.

Good, R.E., Good, N.F., Frasco, B.R., 1982. A review of primary production and decomposition dynamics of the belowground marsh component.

Gotelli, N.J., Colwell, R.K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. Ecology Letters 4, 379–391.

Gower, J.C., 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. Biometrics 857–871.

Granadeiro, J.P., Dias, M.P., Martins, R.C., Palmeirim, J.M., 2006. Variation in numbers and behaviour of waders during the tidal cycle: implications for the use of estuarine sediment flats. Acta Oecologica 29, 293–300.

Gray, J.S., 1997. Marine biodiversity: patterns, threats and conservation needs. Biodiversity and Conservation 6, 153–175.

Green, B.C., Smith, D.J., Earley, S.E., Hepburn, L.J., Underwood, G.J.C., 2009. Seasonal changes in community composition and trophic structure of fish populations of five salt marshes along the Essex coastline, United Kingdom. Estuarine, Coastal and Shelf Science 85, 247–256.

Green, B.C., Smith, D.J., Grey, J., Underwood, G.J.C., 2012. High site fidelity and low site connectivity in temperate salt marsh fish populations: A stable isotope approach. Oecologia 168, 245–255.

Grime, J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. Journal of Vegetation Science 17, 255–260.

Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. Journal of Ecology 86, 902–910.

Hackney, C.T., Cahoon, L.B., Preziosi, C., Norris, A., 2000. Silicon is the link between tidal marshes and estuarine fisheries: a new paradigm. Concepts and controversies in tidal marsh ecology 543–552.

Haines, E.B., 1977. The origins of detritus in Georgia salt marsh estuaries. Oikos 254–260.

Haines, E.B., Montague, C.L., 1979. Food sources of estuarine invertebrates analyzed using 13C/12C ratios. Ecology 60, 48–56.

Hampel, H., Cattrijsse, 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.

Hampel, H., Cattrijsse, A., Mees, J., 2004. Changes in marsh nekton communities along the salinity gradient of the Schelde river, Belgium and The Netherlands. Hydrobiologia 515, 137–146.

Hampel, H., Cattrijsse, A., Vincx, M., 2003. Habitat value of a developing estuarine brackish marsh for fish and macrocrustaceans. ICES Journal of Marine Science 60, 278–289.

Harrington, R.W., Harrington, E.S., 1982. Effects on Fishes and their Forage Organisms of Impounding a Florida Salt Marsh to Prevent Breeding by Salt Marsh Mosquitoes. Bulletin of Marine Science 32, 523–531.

Hartman, F.E., 1963. Estuarine Wintering Habitat for Black Ducks. The Journal of Wildlife Management 27, 339–347.

Hedberg, P., Saetre, P., Sundberg, S., Rydin, H., Kotowski, W., 2013. A functional trait approach to fen restoration analysis. Appl Veg Sci 16, 658–666.

Henriques, S., Cardoso, P., Cardoso, I., Laborde, M., Cabral, H.N., Vasconcelos, R.P., 2017. Processes underpinning fish species composition patterns in estuarine ecosystems worldwide. J. Biogeogr. 44, 627–639.

Herben, T., Goldberg, D.E., 2014. Community assembly by limiting similarity vs. competitive hierarchies: testing the consequences of dispersion of individual traits. J Ecol 102, 156–166.

Herfaut, J., Levrel, H., Thébaud, O., Véron, G., 2013. The nationwide assessment of marine recreational fishing: A French example. Ocean & Coastal Management 78, 121–131.

HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M., Mayfield, M.M., 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 43, 227–248.

Hjelm, J., van de Weerd, G.H., Sibbing, F.A., 2003. Functional link between foraging performance, functional morphology, and diet shift in roach (Rutilus rutilus). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 60, 700–709.

Hobbs, R.J., Jentsch, A., Temperton, V., 2008. Restoration as a Process of Assembly and Succession Mediated by Disturbance.

Hobbs, R.J., Norton, D.A., 1996. Towards a Conceptual Framework for Restoration Ecology. Restoration Ecology 4, 93–110.

Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P., Thompson, K., 1999. Allocating CSR plant functional types: a soft approach to a hard problem. Oikos 282–294.

Holmes, E.E., Ward, E.J., Scheuerell, M.D., 2014. Analysis of multivariate time-series using the MARSS package. NOAA Fisheries, Northwest Fisheries Science Center 2725.

Holmes, E.E., Ward, E.J., Wills, K., 2012. MARSS: Multivariate Autoregressive State-space Models for Analyzing Time-series Data. R journal 4.

Hutchinson, G.E., 1957. Cold spring harbor symposium on quantitative biology. Concluding remarks 22, 415–427.

Ibáñez, C., Curcó, A., Day, J., Prat, N., 2000. Structure and Productivity of Microtidal Mediterranean Coastal Marshes, in: Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 107–136.

Iglésias, S., 2013. Actinopterygians from the North-eastern Atlantic and the Mediterranean (A natural classification based on collection specimens). Volume I (plates). Provisional version 09. SP Iglésias.

INPN - National Inventory of Natural Heritage. https://inpn.mnhn.fr/accueil/index (accessed 1 January 2017), 2017.

Jackson, D., Mason, C.F., Long, S.P., 1985. Macro-invertebrate populations and production on a salt-marsh in east England dominated by Spartina anglica. Oecologia 65, 406–411.

Jacobs, S., Struyf, E., Maris, T., Meire, P., 2008. Spatiotemporal aspects of silica buffering in restored tidal marshes. Estuarine, Coastal and Shelf Science 80, 42–52.

Jivoff, P., Able, K., 2003. Evaluating salt marsh restoration in Delaware Bay: The response of blue crabs, Callinectes sapidus, at former salt hay farms. Estuaries and Coasts 26, 709–719.

Kapsimalis, V., Massé, L., Tastet, J.P., 2004. Tidal impact on modern sedimentary facies in the Gironde Estuary, southwestern France. Journal of Coastal Research 1–11.

Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., Van Bodegom, P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C.C., Blonder, B., Bond, W.J., Bradstock, R., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J.Q., Chapin, F.S., Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F., Fang, J., Fernández-Méndez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R.V., Green, W.A., Gutierrez, A.G., Hickler, T., Higgins, S.I., Hodgson, J.G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C.A., Kerkhoff, A.J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J.M.H., Kramer, K., Kühn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D., Lee, T.D., Leishman, M., Lens, F., Lenz, T., Lewis, S.L., Lloyd, J., Llusià, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M.D., Manning, P., Massad, T., Medlyn, B.E., Messier, J., Moles, A.T., Müller, S.C., Nadrowski, K., Naeem, S., Niinemets, Ü., Nöllert, S., Nüske, A., Ogaya, R., Oleksyn, J., Onipchenko, V.G., Onoda, Y., Ordoñez, J., Overbeck, G., Ozinga, W.A., Patiño, S., Paula, S., Pausas, J.G., Peñuelas, J., Phillips, O.L., Pillar, V., Poorter, H., Poorter, L., Poschlod, P., Prinzing, A., Proulx, R., Rammig, A., Reinsch, S., Reu, B., Sack, L., Salgado-Negret, B., Sardans, J., Shiodera, S., Shipley, B., Siefert, A., Sosinski, E., Soussana, J.-F., Swaine, E., Swenson, N., Thompson, K., Thornton, P., Waldram, M., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S.J., Yguel, B., Zaehle, S., Zanne, A.E., Wirth, C., 2011. TRY – a global database of plant traits. Glob Chang Biol 17, 2905–2935.

Katz, E., 2007. Le grand mensonge: la restauration de la nature par les hommes. Éthique de l'Etat, Nature, valeur, respect.

Keast, A., Webb, D., 1966. Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. Journal of the Fisheries Board of Canada 23, 1845–1874.

Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science 3, 157–164.

Kennish, M.J., 2002. Environmental threats and environmental future of estuaries. Environmental conservation 29, 78–107.

Kim, S., 2015. ppcor: An R Package for a Fast Calculation to Semi-partial Correlation Coefficients. Commun Stat Appl Methods 22, 665–674.

Kingsford, M.J., Leis, J.M., Shanks, A., Lindeman, K.C., Morgan, S.G., Pineda, J., 2002. Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. Bulletin of Marine Science 70, 309–340.

Kirwan, M.L., Guntenspergen, G.R., D'Alpaos, A., Morris, J.T., Mudd, S.M., Temmerman, S., 2010. Limits on the adaptability of coastal marshes to rising sea level. Geophys. Res. Lett. 37, L23401.

Kirwan, M.L., Megonigal, J.P., 2013. Tidal wetland stability in the face of human impacts and sea-level rise. Nature 504, 53–60. doi:10.1038/nature12856

Kneib, R., Wagner, S., 1994. Nekton use of vegetated marsh habitats at different stages of tidal inundation. Marine Ecology Progress Series 106, 227–238. doi:10.3354/meps106227

Kneib, R.T., 2000. Salt Marsh Ecoscapes and Production Transfers by Estuarine Nekton in the Southeastern United States, in: Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds.), Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 267–291.

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

Koutsogiannopoulou, V., Wilson, J.G., 2007. The fish assemblage of the intertidal salt marsh creeks in North Bull Island, Dublin Bay: Seasonal and tidal changes in composition, distribution and abundance. Hydrobiologia 588, 213–224.

Kovats, S., Valentini, R., 2014. Chapter 23. Europe. IPCC WGII AR5, IPCC Working Group II; Technical Support Unit: Stanford, CA, USA.

Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S., Levine, J.M., 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. Funct Ecol 29, 592–599.

Kraft, N.J.B., Valencia, R., Ackerly, D.D., 2008. Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. Science 322, 580–582. doi:10.1126/science.1160662

Kramer, D.L., Rangeley, R.W., Chapman, L.J., 1997. Habitat selection: patterns of spatial distribution from behavioural decisions. Behavioural ecology of teleost fishes 37–80.

Kreeger, D.A., Newell, R.I.E., 2000. Trophic Complexity Between Producers and Invertebrate Consumers in Salt Marshes, in: Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds.), Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 187–220.

Kuo, Y.-M., Lin, H.-J., 2010. Dynamic factor analysis of long-term growth trends of the intertidal seagrass Thalassia hemprichii in southern Taiwan. Estuarine, Coastal and Shelf Science 86, 225–236.

Kwak, T.J., Zedler, J.B., 1997. Food web analysis of southern

California coastal wetlands using multiple stable isotopes. Oecologia 110, 262–277.

Labourg, P.J., Clus, C., Lasserre, G., 1985. Résultats préliminaires sur la distribution des juvéniles de poissons dans un marais maritime du bassin d'Arcachon. Oceanologica Acta 8, 331–341.

Labropoulou, M., Markakis, G., 1998. Morphological-dietary relationships within two assemblages of marine demersal fishes. Environmental Biology of Fishes 51, 309–319.

Laffaille, P., 2000. Relations entre l'ichtyofaune et les marais salés macrotidaux: le cas de la baie du Mont Saint-Michel (Thèse de 3ème cycle). Université de Rennes 1, Rennes, FRANCE.

Laffaille, P., Brosse, S., Feunteun, E., Baisez, A., Lefeuvre, J.-C., 1998. Role of fish communities in particulate organic matter fluxes between salt marshes and coastal marine waters in the Mont Saint-Michel Bay. Hydrobiologia 373–374, 121–133.

Laffaille, P., Feunteun, E., Lefebvre, C., Radureau, A., Sagan, G., Lefeuvre, 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., 2000. Composition of Fish Communities in a European Macrotidal Salt Marsh (the Mont Saint-Michel Bay, France). Estuarine, Coastal and Shelf Science 51, 429–438.

Laffaille, P., Lefeuvre, J.-C., Schricke, M.-T., Feunteun, E., 2001. Feeding ecology of o-group sea bass, Dicentrarchus labrax, in salt marshes of Mont Saint Michel Bay (France). Estuaries 24, 116–125.

Lafon, V., Kervella, S., Lechêne, A., Sottolichio, A., Rimond, F., Fourcade, S., Cardonnel, S., Alard, D., 2014. Restauration écologique d'un marais intertidal: exemple de la renaturation par dépoldérisation de l'île Nouvelle (estuaire de la Gironde, Aquitaine, France). Presented at the XIIIèmes Journées Nationales Génie Côtier - Génie Civil, Editions Paralia, Dunkerque, pp. 809–816.

Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology 91, 299–305. doi:10.1890/08-2244.1

Lamarque, L.J., Delzon, S., Lortie, C.J., 2011. Tree invasions: a comparative test of the dominant hypotheses and functional traits. Biol Invasions 13, 1969–1989.

Lanoiselée, C., 2004. Diversité fonctionnelle des communautés de poissons de plans d'eau (Rapport de stage de Master 2). Université Paul Sabatier, Toulouse.

Laughlin, D.C., Leppert, J.J., Moore, M.M., Sieg, C.H., 2010. A multi-trait test of the leaf-height-seed plant strategy scheme with 133 species from a pine forest flora. Functional Ecology 24, 493–501.

Laureto, L.M.O., Cianciaruso, M.V., Samia, D.S.M., 2015. Functional diversity: an overview of its history and applicability. Natureza & Conservação 13, 112–116.

Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Functional Ecology 16, 545–556.

Lefeuvre, J.C., 2002. Etude comparée de l'évolution de la biodiversité dans les marais salés et les marais poldérisés: le modèle de la baie du Mont Saint Michel (PNRZH), Mieux comprendre pour mieux gérer.

Lefeuvre, J.-C., Bouchard, V., Feunteun, E., Grare, S., Laffaille, P., Radureau, A., 2000. European salt marshes diversity and functioning: The case study of the Mont Saint-Michel bay, France. Wetlands Ecology and Management 8, 147–161.

Lefeuvre, J.-C., Laffaille, P., Feunteun, E., 1999. Do fish communities function as biotic vectors of organic matter between salt marshes and marine coastal waters? Aquatic Ecology 33, 293–299.

Legendre, P., Legendre, L., 1998. Numerical ecology: second English edition. Developments in environmental modelling 20.

Leibold, M.A., Economo, E.P., Peres-Neto, P., 2010. Metacommunity phylogenetics: separating the roles of environmental filters and historical biogeography. Ecology Letters 13, 1290–1299.

Levin, L.A., Talley, T.S., 2000. Influences of Vegetation and Abiotic Environmental Factors on Salt Marsh Invertebrates, in: Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 661–707.

Lobry, J., Castelnaud, G., 2015. Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde: suivi des captures 2014, étude de la faune circulante 2014. Étude n°188. Irstea.

Lobry, J., Mourand, L., Rochard, E., Elie, P., 2003. Structure of the Gironde estuarine fish assemblages: a comparison of European estuaries perspective. Aquatic Living Resources 16, 47–58.

Lotze, H.K., Lenihan, H.S., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R.G., Kay, M.C., Kidwell, S.M., Kirby, M.X., Peterson, C.H., Jackson, J.B.C., 2006. Depletion, Degradation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal Seas. Science 312, 1806–1809.

Lovelock, C.E., Adame, M.F., Bennion, V., Hayes, M., Reef, R., Santini, N., Cahoon, D.R., 2015. Sea level and turbidity controls on mangrove soil surface elevation change. Estuarine, Coastal and Shelf Science 153, 1–9.

Macarthur, R., Levins, R., 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. The American Naturalist 101, 377–385.

Madon, S.P., 2007. Fish community responses to ecosystem stressors in coastal estuarine wetlands: a functional basis for wetlands management and restoration. Wetlands Ecol Manage 16, 219–236.

Magnhagen, C., Wiederholm, A.-M., 1982. Food selectivity versus prey availability: a study using the marine fish Pomatoschistus microps. Oecologia 55, 311–315.

Mahon, R., 1984. Divergent structure in fish taxocenes of north temperate streams. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 41, 330–350.

Maire, A., 2014. Comment sélectionner les zones prioritaires pour la conservation et la restauration des communautés de poissons de rivière ? Applications aux échelles de la France et du Pas-de-Calais. Toulouse, INPT.

Maire, A., Buisson, L., Biau, S., Canal, J., Laffaille, P., 2013. A multi-faceted framework of diversity for prioritizing the conservation of fish assemblages. Ecological Indicators 34, 450–459.

Mann, K.H., 1988. Production and use of detritus in various freshwater, estuarine, and coastal marine ecosystems. Limnology and Oceanography 33, 910–930.

Maris, T., Cox, T., Temmerman, S., Vleeschauwer, P.D., Damme, S.V., Mulder, T.D., Bergh, E.V. den, Meire, P., 2007. Tuning the tide: creating ecological conditions for tidal marsh development in a flood control area. Hydrobiologia 588, 31–43.

Masclaux, H., Tortajada, S., Philippine, O., Robin, F.-X., Dupuy, C., 2015. Planktonic food web structure and dynamic in freshwater marshes after a lock closing in early spring. Aquatic sciences 77, 115–128.

Mason, N.W.H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S., Dray, S., 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. J Veg Sci 24, 794–806.

Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Wilson, J.B., Argillier, C., 2008a. Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. Journal of Animal Ecology 77, 661–669.

Mason, N.W.H., Irz, P., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Argillier, C., 2008b. Evidence that niche specialization explains species–energy relationships in lake fish communities. Journal of Animal Ecology 77, 285–296.

Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. Oikos 111, 112–118.

Mathieson, S., Cattrijsse, A., Costa, M.J., Drake, P., Elliott, M.,

Gardner, J., Marchand, J., 2000. Fish assemblages of European tidal marshes: A comparison based on species, families and functional guilds. Marine Ecology Progress Series 204, 225–242.

Mazik, K., Smith, J.E., Leighton, A., Elliott, M., 2007. Physical and biological development of a newly breached managed realignment site, Humber estuary, UK. Marine Pollution Bulletin 55, 564–578.

McCauley, D.J., Pinsky, M.L., Palumbi, S.R., Estes, J.A., Joyce, F.H., Warner, R.R., 2015. Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. Science 347, 1255641.

McLusky, D.S., Elliott, M., 2004. The Estuarine Ecosystem: Ecology, Threats and Management. OUP Oxford.

Mendelssohn, I.A., Morris, J.T., 2000. Eco-Physiological Controls on the Productivity of Spartina Alterniflora Loisel, in: Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 59–80.

Merrill, J.Z., Cornwell, J.C., 2002. The role of oligohaline marshes in estuarine nutrient cycling. Concepts and controversies in tidal marsh ecology 425–441.

Middelburg, J.J., Barranguet, C., Boschker, H.T.S., Herman, P.M.J., Moens, T., Heip, C.H.R., 2000. The fate of intertidal microphytobenthos carbon: An in situ 13C-labeling study. Limnol. Oceanogr. 45, 1224–1234.

Miller, D.C., Geider, R.J., MacIntyre, H.L., 1996. Microphytobenthos: The Ecological Role of the “Secret Garden” of Unvegetated, Shallow-Water Marine Habitats. II. Role in Sediment Stability and Shallow-Water Food Webs. Estuaries 19, 202–212.

Minello, T.J., Webb, J.W., 1997. Use of natural and created Spartina alterniflora salt marshes by fishery species and other aquatic fauna in Galveston Bay, Texas, USA. Marine Ecology Progress Series 151, 165–179.

Mitsch, W.J., 2000. Self-Design Applied to Coastal Restoration, in: Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 554–564.

Mitsch, W.J., Gosselink, J.G., 2015. Wetlands (5th Edition) by William J. Mitsch, James G. Gosselink.

Mokany, K., Ash, J., Roxburgh, S., 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. Journal of Ecology 96, 884–893.

Montagna, P.A., Blanchard, G.F., Dinet, A., 1995. Effect of production and biomass of intertidal microphytobenthos on meiofaunal grazing rates. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 185, 149–165.

Montani, S., Magni, P., Abe, N., 2003. Seasonal and interannual patterns of intertidal microphytobenthos in combination with laboratory and areal production estimates. Marine Ecology Progress Series 249, 79–91.

Moreno-Valcárcel, R., Oliva-Paterna, F.J., Arribas, C., Fernández-Delgado, C., 2013. Fish composition and assemblage in the anthropogenic-modified tidally-restricted Doñana (Spain) marshlands. Estuarine, Coastal and Shelf Science 119, 54–63.

Moreno-Valcárcel, R., Oliva-Paterna, F.J., Bevilacqua, S., Terlizzi, A., Fernández-Delgado, C., 2016. Long-term effects of tidal restriction on fish assemblages in east Atlantic coastal marshlands. Marine Ecology Progress Series 543, 209–222.

Morris, D.W., Brown, J.S., 1992. The role of habitat selection in landscape ecology. Evol Ecol 6, 357–359.

Morris, J.T., Sundareshwar, P.V., Nietch, C.T., Kjerfve, B., Cahoon, D.R., 2002. Responses of Coastal Wetlands to Rising Sea Level. Ecology 83, 2869–2877.

Morrison, M.A., Francis, M.P., Hartill, B.W., Parkinson, D.M., 2002. Diurnal and Tidal Variation in the Abundance of the Fish Fauna of a Temperate Tidal Mudflat. Estuarine, Coastal and Shelf Science 54, 793–807.

Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. Functional Ecology 24, 867–876.

Mouillot, D., Dumay, O., Tomasini, J.A., 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. Estuarine, Coastal and Shelf Science 71, 443–456.

Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. Trends in Ecology & Evolution 28, 167–177.

Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M., Mason, N.W., 2011. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. PloS one 6, e17476.

Müller, U.K., Smit, J., Stamhuis, E.J., Videler, J.J., 2001. How the Body Contributes to the Wake in Undulatory Fish Swimming: Flow Fields of a Swimming Eel (anguilla Anguilla). Journal of Experimental Biology 204, 2751–2762.

Musseau, R., Beslic, S., Kerbiriou, C., 2017. Importance of Intertidal Wetlands for the French Coastal Endemic Bluethroat Cyanecula svecica namnetum and Conservation Implications in the Context of Global Changes. Ardeola 64, 325–345.

Musseau, R., Herrmann, V., Bénard, S., Kerbiriou, C., Herault, T., Jiguet, F., 2014. Ecology of Aquatic Warblers Acrocephalus paludicola in a fall stopover area on the Atlantic coast of France. Acta ornithologica 49, 93–105.

Nagelkerke, L.A., Mina, M.V., Wudneh, T., Sibbing, F.A., Osse, J.W., 1995. In Lake Tana, a unique fish fauna needs protection. Bioscience 772–775.

Neckles, H.A., Dionne, M., Burdick, D.M., Roman, C.T., Buchsbaum, R., Hutchins, E., 2002. A Monitoring Protocol to Assess Tidal Restoration of Salt Marshes on Local and Regional Scales. Restoration Ecology 10, 556–563.

Neves, J.P., Ferreira, L.F., Simões, M.P., Gazarini, L.C., 2007. Primary production and nutrient content in two salt marsh species,Atriplex portulacoides L. andLimoniastrum monopetalum L., in Southern Portugal. Estuaries and Coasts: J ERF 30, 459–468.

Newell, S.Y., Porter, D., 2000. Microbial Secondary Production from Salt Marsh-Grass Shoots, and Its Known and Potential Fates, in: Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds.), Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 159–185.

Nicolas, D., 2010. Des poissons sous influence ? : une analyse à large échelle des relations entre les gradients abiotiques et l’ichtyofaune des estuaires tidaux européens. Bordeaux 1.

Nicolas, D., Chaalali, A., Drouineau, H., Lobry, J., Uriarte, A., Borja, A., Boët, P., 2011. Impact of global warming on European tidal estuaries: some evidence of northward migration of estuarine fish species. Reg Environ Change 11, 639–649.

Nikolski, G.V., 1933. On the influence of the rate of flow on the fish fauna of the rivers of central Asia. The Journal of Animal Ecology 266–281.

Nilsson, P.A., Brönmark, C., Pettersson, L.B., 1995. Benefits of a predtor-induced morphology in crucian carp. Oecologia 104, 291–296.

Nixon, S.W., 1980. Between Coastal Marshes and Coastal Waters — A Review of Twenty Years of Speculation and Research on the Role of Salt Marshes in Estuarine Productivity and Water Chemistry, in: Estuarine and Wetland Processes, Marine Science. Springer, Boston, MA, pp. 437–525.

Nugegoda, D., Rainbow, P.S., 1989. Effects of salinity changes on zinc uptake and regulation by the decapod crustaceans Palaemon elegans and Palaemonetes varians. Marine Ecology Progress Series 51, 57–75.

Nunn, A.D., Frear, P.A., Lee, M., Cowx, I.G., 2010. Is there evidence for a shift in fish growth and recruitment success linked to climate change? Journal of Fish Biology 77, 1780–1792.

Odum, E.P., 2000. Tidal marshes as outwelling/pulsing systems, in: Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer, pp. 3–7.

Odum, E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. Science 164, 262–270.

Odum, W., 1970. Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the. Marine food chains 222.

Odum, W.E., 1988. Comparative ecology of tidal freshwater and salt marshes. Annual review of ecology and systematics 19, 147–176.

Palmer, M.W., n.d. Ordination Methods - an Overview [WWW Document]. URL http://ordination.okstate.edu/overview.htm (accessed 9.14.17).

Parlier, E.P., 2006. Approche quantitative de la fonction de nourricerie des systèmes estuaires-vasières. La Rochelle.

Paskoff, R., 2010. Les littoraux: impact des aménagements sur leur évolution. Armand Colin.

Pasquaud, S., 2006. Les relations trophiques: éléments de structuration des peuplements ichtyologiques en milieu estuarien. Application à l'estuaire de la Gironde. Université Bordeaux I, Ecole Doctorale Siences du Vivant, Géosciences, Sciences de l'Environnement.

Pasquaud, S., Pillet, M., David, V., Sautour, B., Elie, P., 2010. Determination of fish trophic levels in an estuarine system. Estuarine, Coastal and Shelf Science 86, 237–246.

Pendleton, L., Donato, D.C., Murray, B.C., Crooks, S., Jenkins, W.A., Sifleet, S., Craft, C., Fourqurean, J.W., Kauffman, J.B., Marbà, N., others, 2012. Estimating global "blue carbon" emissions from conversion and degradation of vegetated coastal ecosystems. PloS one 7, e43542.

Persson, L., Crowder, L.B., 1998. Fish-Habitat Interactions Mediated via Ontogenetic Niche Shifts, in: Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M., Christoffersen, K. (Eds.), The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes, Ecological Studies. Springer New York, pp. 3–23.

Pierce, S., Brusa, G., Vagge, I., Cerabolini, B.E.L., 2013. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. Funct Ecol 27, 1002–1010.

Piet, G.J., 1998. Ecomorphology of a size-structured tropical freshwater fish community. Environmental Biology of Fishes 51, 67–86.

Podani, J., 1999. Extending Gower's general coefficient of similarity to ordinal characters. Taxon 331–340.

Pontee, N., 2013. Defining coastal squeeze: A discussion. Ocean & coastal management 84, 204–207.

Portnoy, J.W., Giblin, A.E., 1997. Effects of historic tidal restrictions on salt marsh sediment chemistry. Biogeochemistry 36, 275–303.

Pouilly, M., Lino, F., Bretenoux, J.-G., Rosales, C., 2003. Dietary–morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. Journal of Fish Biology 62, 1137–1158.

Prach, K., Walker, L.R., 2011. Four opportunities for studies of ecological succession. Trends in Ecology \& Evolution 26, 119–123. doi:10.1016/j.tree.2010.12.007

Purschke, O., Schmid, B.C., Sykes, M.T., Poschlod, P., Michalski, S.G., Durka, W., Kühn, I., Winter, M., Prentice, H.C., 2013. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. J Ecol 101, 857–866. doi:10.1111/1365-2745.12098

Quan, W., Fu, C., Jin, B., Luo, Y., Li, B., Chen, J., Wu, J., 2007. Tidal marshes as energy sources for commercially important nektonic organisms: stable isotope analysis. Marine Ecology Progress Series 352, 89–99.

R Core Team, 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing.

Raabe, E.A., Stumpf, R.P., 2016. Expansion of Tidal Marsh in Response to Sea-Level Rise: Gulf Coast of Florida, USA. Estuaries and Coasts 39, 145–157.

Raevel, V., Violle, C., Munoz, F., 2012. Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies. Oikos 121, 1761–1770.

Rao, C.R., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. Theoretical Population Biology 21, 24–43.

Raposa, K.B., Roman, C.T., 2003. Using gradients in tidal restriction to evaluate nekton community responses to salt marsh restoration. Estuaries and Coasts 26, 98–105.

Ribelin, B.W., Collier, A.W., 1979. Ecological considerations of detrital aggregates in the salt marsh. Ecological processes in coastal and marine systems 47–68.

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. Mar Ecol Prog Ser 187, 301–307.

Roman, C.T., Able, K.W., Lazzari, M.A., Heck, K.L., 1990. Primary productivity of angiosperm and macroalgae dominated habitats in a New England Salt Marsh: a Comparative analysis. Estuarine, Coastal and Shelf Science 30, 35–45.

Roscher, C., Schumacher, J., Gerighausen, U., Schmid, B., 2014. Different assembly processes drive shifts in species and functional composition in experimental grasslands varying in sown diversity and community history. PLoS ONE 9, e101928.

Rosenfeld, J., 2003. Assessing the Habitat Requirements of Stream Fishes: An Overview and Evaluation of Different Approaches. Transactions of the American Fisheries Society 132, 953–968.

Rosenfeld, J.S., 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. Oikos 98, 156–162.

Rougier, Q., 2013. La croissance des poissons dans l'estuaire de la Gironde: étude globale et spatialisée des données de fréquence de taille (Rapport de stage de Master 2 "Environnement Marin"). Aix-Marseille-Université.

Royant, A., 2001. Diagnostic environnemental et orientation de gestion: la remise en eau des polders de Mortagne sur Gironde (Unpublished master's thesis). Institut Universitaire Européen de la Mer.

Rozas, L., Odum, W., 1987. Use of tidal freshwater marshes by fishes and macrofaunal crustaceans along a marsh stream-order gradient. Estuaries and Coasts 10, 36–43.

Rozas, L.P., 1992. Bottomless lift net for quantitatively sampling nekton on intertidal marshes. Marine Ecology Progress Series 287–292.

Rozas, L.P., Minello, T.J., 1997. Estimating densities of small fishes and decapod crustaceans in shallow estuarine habitats: A review of sampling design with focus on gear selection. Estuaries 20, 199–213.

Rozas, L.P., Odum, W.E., 1988. Occupation of submerged aquatic vegetation by fishes: testing the roles of food and refuge. Oecologia 77, 101–106.

Rozema, J., Leendertse, P., Bakker, J., Van Wijnen, H., 2000. Nitrogen and vegetation dynamics in European salt marshes, in: Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 469–491.

Russo, T., Costa, C., Cataudella, S., 2007. Correspondence between shape and feeding habit changes throughout ontogeny of gilthead sea bream Sparus aurata L., 1758. Journal of Fish Biology 71, 629–656.

Sagouis, A., Jabot, F., Argillier, C., 2016. Taxonomic versus functional diversity metrics: how do fish communities respond to anthropogenic stressors in reservoirs? Ecol Freshw Fish n/a-n/a.

Salgado, J., Cabral, H., Costa, M., Deegan, L., 2004a. Nekton use of salt marsh creeks in the upper Tejo estuary. Estuaries and Coasts 27, 818–825.

Salgado, J., Costa, M.J., Cabral, H., Deegan, L., 2004b. Comparison of the fish assemblages in tidal salt marsh creeks and in adjoining mudflat areas in the Tejo estuary (Portugal). Cahiers de Biologie Marine 45, 213–224.

Salgado, J.P., Cabral, H.N., Costa, M.J., 2007. Spatial and temporal distribution patterns of the macrozoobenthos assemblage in the salt marshes of Tejo estuary (Portugal). Hydrobiologia 587, 225–239.

Samedy, V., 2013. Suivi des peuplements ichtyologiques en milieu estuarien par approche acoustique : application à l'estuaire de la Gironde. Bordeaux 1.

Schile, L.M., Callaway, J.C., Morris, J.T., Stralberg, D., Parker, V.T., Kelly, M., 2014. Modeling Tidal Marsh Distribution with Sea-Level Rise: Evaluating the Role of Vegetation, Sediment, and Upland Habitat in Marsh Resiliency. PLOS ONE 9, e88760.

Schleuter, D., Daufresne, M., Veslot, J., Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Brosse, S., Beauchard, O., Argillier, C., 2012. Geographic isolation and climate govern the functional diversity of native fish communities in European drainage basins. Global Ecology and Biogeography 21, 1083–1095.

Shipley, B., Dion, J., 1992. The allometry of seed production in herbaceous angiosperms. The American Naturalist 139, 467–483.

Shojaei, M.G., Gutow, L., Dannheim, J., Rachor, E., Schröder, A., Brey, T., 2016. Common trends in German Bight benthic macrofaunal communities: Assessing temporal variability and the relative importance of environmental variables. Journal of Sea Research 107, 25–33.

Sibbing, F.A., Nagelkerke, L.A.J., 2001. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. Reviews in Fish Biology and Fisheries 10, 393–437.

Simenstad, C., Toft, J., Higgins, H., Cordell, J., 2000. Sacramento/San Joaquin Delta Breached Levee Wetland Study (BREACH), Preliminary Report. BREACH Interdisciplinary Research Team, University of Washington School of Fisheries.

Smaldon, G., 1979. British coastal shrimps and prawns: keys and notes for the identification of the species. Published for the Linnean Society of London and the Estuarine and Brackish-Water Sciences Association by Academic Press.

SMIDDEST, 2007. Schéma d'Aménagement et de Gestion des Eaux "Estuaire de la Gironde et milieux associés" (Phase 1: État des lieux - Septembre 2007). SMIDDEST.

Smith, B., Wilson, J.B., 1996. A Consumer's Guide to Evenness Indices. Oikos 76, 70–82.

Song, Y., Wang, P., Li, G., Zhou, D., 2014. Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. Acta Ecologica Sinica 34, 85–91.

Sottolichio, A., Hanquiez, V., Perinotto, H., Sabouraud, L., Weber, O., 2013. Evaluation of the recent morphological evolution of the Gironde estuary through the use of some preliminary synthetic indicators. Journal of Coastal Research 65, 1224–1229.

Spasojevic, M.J., Suding, K.N., 2012. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. Journal of Ecology 100, 652–661.

Struyf, E., Dausse, A., Van Damme, S., Bal, K., Gribsholt, B., Boschker, H.T.S., Middelburg, J.J., Meire, P., 2006. Tidal marshes and biogenic silica recycling at the land-sea interface. Limnology and Oceanography 51, 838–846. https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.2.0838

Sullivan, M.J., Currin, C.A., 2000. Community Structure and Functional Dynamics of Benthic Microalgae in Salt Marshes, in: Weinstein, M.P., Kreeger, D.A. (Eds.), Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 81–106.

Taylor, D.S., Poulakis, G.R., Kupschus, S.R., Faunce, C.H., 1998. Estuarine reconnection of an impounded mangrove salt marsh in the Indian River Lagoon, Florida: short-term changes in fish fauna. Mangroves and Salt Marshes 2, 29–36.

Teal, J.M., 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. Ecology 43, 614–624.

Teal, J.M., Howes, B.L., 2000. Salt Marsh Values: Retrospection from the end of the Century, in: Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. pp. 9–19.

Temmerman, S., Meire, P., Bouma, T.J., Herman, P.M., Ysebaert, T., De Vriend, H.J., 2013. Ecosystem-based coastal defence in the face of global change. Nature 504, 79–83.

Tilman, D., 1997. Distinguishing between the Effects of Species Diversity and Species Composition. Oikos 80, 185–185.

Tortajada, S., David, V., Brahmia, A., Dupuy, C., Laniesse, T., Parinet, B., Pouget, F., Rousseau, F., Simon-Bouhet, B., Robin, F.-X., 2011. Variability of fresh- and salt-water marshes characteristics on the west coast of France: A spatio-temporal assessment. Water Research 45, 4152–4168.

Townsend, C.R., 1989. The Patch Dynamics Concept of Stream Community Ecology. Journal of the North American Benthological Society 8, 36–50.

Troccaz, O., Giraud, F., Bertru, G., 1995. Bilan import export d'un marais salé. Comparative Studies on Salt-marsh Processes. Elsevier Science BV, Amsterdam 46–75.

Troia, M.J., Gido, K.B., 2015. Functional strategies drive community assembly of stream fishes along environmental gradients and across spatial scales. Oecologia 177, 545–559.

Tsukamoto, K., 2009. Oceanic migration and spawning of anguillid eels. Journal of Fish Biology 74, 1833–1852.

Tuomisto, H., 2012. An updated consumer's guide to evenness and related indices. Oikos 121, 1203–1218.

Turner, R.E., 1976. Geographic variations in salt marsh macrophyte production: a review. Contributions in Marine Science.

Tytell, E.D., Lauder, G.V., 2004. The hydrodynamics of eel swimming: I. Wake structure. Journal of Experimental Biology 207, 1825–1841.

UICN-France, MNHN, SFI, ONEMA, 2010. Poissons d'eau douce de France métropolitaine, in: La Liste Rouge Des Espèces Menacées En France. Paris.

Valette, P., Carozza, J.-M., David, M., Salles, D., Boët, P., Lechêne, A., Larsen, M., Coynel, A., Ivanovsky, A., Blanc, G., Simonet, G., 2015. La restauration écologique comme nouveau paradigme d'aménagement ? : Regards croisés sur l'environnement fluvio-estuarien Garonne-Gironde. cgq 59, 293–314.

Valiela, I., Cole, M.L., Mcclelland, J., Hauxwell, J., Cebrian, J., Joye, S.B., 2000. Role of Salt Marshes as Part of Coastal Landscapes, in: Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology. Springer Netherlands, pp. 23–36.

Valiela, I., Wilson, J., Buchsbaum, R., Rietsma, C., Bryant, D., Foreman, K., Teal, J., 1984. Importance of Chemical Composition of Salt Marsh Litter on Decay Rates and Feeding by Detritivores. Bulletin of Marine Science 35, 261–269.

Van Kleunen, M., Weber, E., Fischer, M., 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. Ecology Letters 13, 235–245.

Van Liefferinge, C., Dillen, A., Ide, C., Herrel, A., Belpaire, C., Mouton, A., de Deckere, E., Meire, P., 2012. The role of a freshwater tidal area with controlled reduced tide as feeding habitat for European eel (Anguilla anguilla, L.). Journal of Applied Ichthyology 28, 572–581.

Varela, M., Penas, E., 1985. Primary production of benthic microalgae in an intertidal sand flat of the Ria de Arosa, NW Spain. Marine Ecology Progress Series 25, 111–119.

Veiga, P., Vieira, L., Bexiga, C., Sá, R., Erzini, K., 2006. Structure and temporal variations of fish assemblages of the Castro Marim salt marsh, southern Portugal. Estuarine, Coastal and Shelf Science, Applying the Ecohydrology approach to the Guadiana estuary and coastal areas: lessons learned from dam impacted ecosystems 70,

Verger, F., 2005. Marais maritimes et estuaires du littoral français. Belin.

Verger, F., 1993. Conceptions successives de l'aménagement des vasières littorales par les sociétés riveraines. Mappemonde 1, 21.

Verger, F., Ghirardi, R., 2009. Les zones humides du littoral français. Belin.

Vermeer, K., Levings, C.D., 1977. Populations, biomass and food habits of ducks on the Fraser Delta intertidal area, British Columbia. Wildfowl 28, 12.

Vernberg, F.J., 1993. Salt-marsh processes: A Review. Environmental Toxicology and Chemistry 12, 2167–2195.

Villéger, S., 2008. Dynamique de la diversité fonctionnelle des communautés de poissons (lagune de Terminos, Mexique). Montpellier SupAgro.

Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2008. New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. Ecology 89, 2290–2301.

Villéger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F., Mouillot, D., 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. Ecological Applications 20,

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! Oikos 116, 882–892.

Vivian-Smith, G., 2001. Developing a framework for restoration, in: Handbook for Restoring Tidal Wetlands. CRC Press, Boca Raton, Florida. J.B. Zedler, pp. 39–88.

Vøllestad, L.A., Varreng, K., Poleo, A.B.S., 2004. Body depth variation in crucian carp Carassius carassius: an experimental individual-based study. Ecology of Freshwater Fish 13, 197–202.

Wainright, S.C., Weinstei, M.P., Able, K.W., Currin, C.A., 2000. Relative importance of benthic microalgae, phytoplankton and the detritus of smooth cordgrass Spartina alternifora and the common reed Phragmites australis to brackish-marsh food webs. Marine Ecology Progress Series 200, 77–91.

Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. Nature 416, 389–395.

Warren, R.S., Fell, P.E., Rozsa, R., Brawley, A.H., Orsted, A.C., Olson, E.T., Swamy, V., Niering, W.A., 2002. Salt Marsh Restoration in Connecticut: 20 Years of Science and Management. Restoration Ecology 10, 497–513.

Watzin, M.C., Gosselink, J.G., 1992. The fragile fringe: coastal wetlands of the continental United States. United States Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington, D.C.

Webb, P.W., 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. American Zoologist 24, 107–120.

Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., Eriksson, O., 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. Journal of Vegetation Science 10, 609–620.

Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. Plant and soil 199, 213–227.

White, P.S., Jentsch, A., 2001. The Search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics, in: Progress in Botany, Progress in Botany. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 399–450.

Whittaker, R.H., 1953. A Consideration of Climax Theory: The Climax as a Population and Pattern. Ecological Monographs 23, 41–78.

Wilfahrt, P.A., Collins, B., White, P.S., 2014. Shifts in functional traits among tree communities across succession in eastern deciduous forests. Forest Ecology and Management 324, 179–185.

Williams, G., Zedler, J., 1999. Fish assemblage composition in constructed and natural tidal marshes of San Diego Bay: Relative influence of channel morphology and restoration history. Estuaries and Coasts 22, 702–716.

Winemiller, K.O., 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. Ecological Monographs 61, 343–365.

Wolanski, E., Elliott, M., 2015. Estuarine ecohydrology: an introduction. Elsevier.

Wolanski, E., Huan, N.N., Nhan, N.H., Thuy, N.N., 1996. Fine-sediment dynamics in the Mekong River estuary, Vietnam. Estuarine, Coastal and Shelf Science 43, 565–582.

Wolters, H.E., 2006. Restoration of salt marshes. Rijkuniversiteit Groningen.

Wolters, M., Bakker, J.P., Bertness, M.D., Jefferies, R.L., Möller, I., 2005a. Saltmarsh erosion and restoration in south-east England: squeezing the evidence requires realignment. Journal of Applied Ecology 42, 844–851.

Wolters, M., Garbutt, A., Bakker, J.P., 2005b. Salt-marsh restoration: evaluating the success of de-embankments in north-west Europe. Biological Conservation 123, 249–268.

Wong, P.P., Losada, I.J., Gattuso, J.-P., Hinkel, J., Khattabi, A., McInnes, K.L., Saito, Y., Sallenger, A., 2014. Coastal systems and low-lying areas. Climate change 361–409.

Yozzo, D., Smith, D., 1997. Composition and abundance of resident marsh-surface nekton: comparison between tidal freshwater and salt marshes in Virginia, USA. Hydrobiologia 362, 9–19.

Zelený, D., 2017. http://www.davidzeleny.net/ (Accessed , 1 Januray 2017).

Zhang, H., Qi, W., John, R., Wang, W., Song, F., Zhou, S., 2015. Using functional trait diversity to evaluate the contribution of multiple ecological processes to community assembly during succession. Ecography 38, 1176–1186.

Zhao, T., Villéger, S., Lek, S., Cucherousset, J., 2014. High intraspecific variability in the functional niche of a predator is associated with ontogenetic shift and individual specialization. Ecology and Evolution 4, 4649.

Zheng, L., Stevenson, R.J., Craft, C., 2004. Changes in benthic algal attributes during salt marsh restoration. Wetlands 24, 309–323.

Zuur, A.F., Tuck, I.D., Bailey, N., 2003a. Dynamic factor analysis to estimate common trends in fisheries time series. Canadian journal of fisheries and aquatic sciences 60, 542–552.

Zuur, A.F., Fryer, R.J., Jolliffe, I.T., Dekker, R., Beukema, J.J., 2003b. Estimating common trends in multivariate time series using dynamic factor analysis. Environmetrics 14, 665–685.

Annexe A

Changements ontogéniques de régime alimentaire chez les poissons : synthèse bibliographique par espèce

Cette partie présente le spectre alimentaire – ou régime alimentaire général (i.e. non spécifique aux milieux estuariens) – des espèces de poisson échantillonnées dans l'estuaire de la Gironde (Chapitre 3), ainsi que les changements d'alimentation qui surviennent au cours de la croissance. La subdivision des espèces en plusieurs écophases s'est appuyée sur ces changements ontogéniques de régime alimentaire.

Pour chaque espèce de poisson, le spectre alimentaire des écophases est d'abord décrit de manière littérale, puis résumé dans un tableau de synthèse. Un récapitulatif du spectre alimentaire de l'ensemble des écophases est présenté dans la Section 51.. Les abréviations suivantes sont adoptées pour rapporter l'importance des différentes catégories de nourriture dans les contenus stomacaux : % N, le pourcentage numérique ; % M, le pourcentage de la biomasse ; % V, le pourcentage en volume ; % FO, la fréquence d'occurrence ; % IRI, le pourcentage de l'indice d'importance relative [1] ou IRI (e.g. Veiga et al., 2006). La taille des poissons pouvant être mesurée de différentes manières, nous précisons le type de mesure associé à chaque valeur : LT, longueur totale ; LF, longueur à la fourche ; LST, longueur standard ; L, type de longueur non précisé.

1. La brème commune, *Abramis brama*

Il semble bien établi que la brème commune change d'alimentation au cours de son développement et passe d'un régime alimentaire dominé par les microcrustacés à un régime dominé par les macroinvertébrés benthiques (e.g. Persson et Brönmark, 2002 ; Specziár et Rezsu, 2009). La taille à laquelle s'opère cette transition semble néanmoins très variable. D'après Persson et Brönmark (2002), l'écologie alimentaire des brèmes communes de taille comprise entre 120 et 300 mm LT (100−260 mm LF) est intermédiaire entre les plus petites et les plus grandes brèmes qui sont plus compétitives pour exploiter les ressources planctoniques et benthiques, respectivement. Suivant la pression de compétition, les brèmes de taille intermédiaire peuvent adopter un comportement soit zooplanctonophage, soit benthophage.

1. À distinguer de l'« importance relative » utilisée par Pasquaud (2006), définie comme la fréquence d'occurrence d'une catégorie de nourriture divisée par la somme des fréquences d'occurrence de toutes les catégories de nourriture.

Les juvéniles de brème commune (LF < 100-160 mm, selon les auteurs) se nourrissent de microcrustacés planctoniques et benthiques – très majoritairement des cladocères. Les individus plus âgés (jusqu'à 260 mm LF) consomment des macroinvertébrés benthiques (larves de chironomidés), des microcrustacés (cladocères) et, dans une moindre mesure, des mollusques, des oligochètes, des macrophytes et des détritus. Copépodes, ostracodes, amphipodes et isopodes complètent parfois le régime alimentaire, mais leur importance reste faible. Les plus grandes brèmes (LF > 260 mm) consomment exclusivement des larves de chironomidés (Giles et al., 1990 ; Kangur et al., 1999 ; Kakareko, 2001 ; Persson et Brönmark, 2002 ; Vašek et al., 2006 ; Specziár et Rezsu, 2009 ; Keith et al., 2011).

Deux études portant sur le régime alimentaire de la brème commune diffèrent du patron global décrit précédemment. La première, menée par Zapletal et al. (2012) dans un lac réservoir de République Tchèque, met en évidence que les détritus et les macrophytes aquatiques sont les deux principales catégories de nourriture pour les individus de 124 à 315 mm LST (134−341 mm LF) ; le macrozoobenthos (larves de chironomidés) ne représente, en masse, que 0% à 13% du bol alimentaire. Par ailleurs, Kakareko (2001) montre que les larves de chironomidés occupent une importance équivalente à celle des cladocères chez les jeunes brèmes communes (groupe 0+ ; taille moyenne comprise entre 55 et 67 mm LF) du plus grand lac réservoir de Pologne.

Table A.1 – Spectre alimentaire de l'espèce *Abramis brama*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LF entre 15 et 100 mm	(1) Cladocères (benthiques et planctoniques)
LF entre 100 et 260 mm	(1) Larves de chironomidés, cladocères (benthiques et planctoniques) et (2) mollusques (bivalves et gastéropodes), détritus, macrophytes
LF > 260 mm	(1) Macroinvertébrés benthiques (larves de chironomidés)

2. L'ablette, *Alburnus alburnus*

Dès lors que la phase larvaire est dépassée (Bogacka-Kapusta et Kapusta, 2007), le régime alimentaire de l'ablette ne montre plus de variation avec la taille des individus. Lors de la phase larvaire, les ablettes se nourrissent de microphytes (diatomées notamment), de petits cladocères, de larves nauplii et de copépodites (Bogacka-Kapusta et Kapusta, 2007). À partir d'une longueur de 30 mm, le régime alimentaire se stabilise. L'ablette consomme principalement des cladocères, des insectes de surface (notamment des chironomidés) ainsi que des algues (Vøllestad, 1985 ; Chappaz et al., 1987 ; Garner, 1996 ; Vašek et Kubečka, 2004 ; Bogacka-Kapusta et Kapusta, 2007). Deux catégories d'algues sont ingérées : les cyanophycées (Vøllestad, 1985) et les algues filamenteuses (*Bangia* sp. et *Cladophora* sp. ; Chappaz et al., 1987). D'après Chappaz et al. (1987), le comportement de l'ablette est zooplanctonophage en zone lacustre tandis que les proies animales dérivantes et les algues filamenteuses constituent l'essentiel de la nourriture en eau courante.

Table A.2 – Spectre alimentaire de l'espèce *Alburnus alburnus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
L > 30 mm	(1) Cladocères, insectes de surface, microphytes (cyanophycées) et algues filamenteuses

3. L'alose vraie, *Alosa alosa*

Aprahamian et al. (2003) ont mené une synthèse bibliographique sur l'écologie de l'alose vraie, notamment son régime alimentaire ; les informations présentées ci-dessous sont principalement issues de cette synthèse. Les jeunes aloses vraies d'environ 30 à 110 mm LT consomment principalement des insectes dans les eaux continentales : éphéméroptères, trichoptères, diptères (en particulier des chironomidés, aux stades larvaires et adultes) et hémiptères. Dans les eaux estuariennes, les isopodes, les amphipodes, les mysidacés et les copépodes sont les proies principales des juvéniles de 50 à 115 mm LT. Dans le golfe de Gascogne, les individus immatures de plus d'un an (180 à 540 mm LT) se nourrissent préférentiellement d'euphausiacés, suivis par les copépodes ; toutes les autres proies, e.g. les poissons, les isopodes et les amphipodes, sont accidentelles. Les aloses du groupe d'âge 3 (environ 230 mm LT) peuvent capturer des anchois et des sprats d'une longueur ne dépassant pas 70 mm (Taverny et Elie, 2001). Dans l'estuaire de Waterford en Irlande, le régime alimentaire des aloses vraies mesurant de 390 à 500 mm LT se compose de mysidacés et de plusieurs espèces de poissons, *Merlangius merlangus*, *Sprattus sprattus* et *Osmerus eperlanus* et d'une petite quantité de crevettes appartenant au genre *Crangon* (divers auteurs dans Aprahamian et al., 2003).

Note : Nous n'approfondissons pas la recherche bibliographique sur les changements de régime alimentaire au cours de la croissance, en raison du faible nombre d'individus pêchés au cours du projet CAPALEST (trois individus de 66, 80 et 95 mm LF).

Table A.3 – Spectre alimentaire de l'espèce *Alosa alosa*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
Entre 30 et 500 mm LT	(1) Copépodes, mysidacés, euphausiacés, isopodes, amphipodes, insectes – larves et adultes – (chironomidés en particulier), poissons (souvent larves et juvéniles ; clupéiformes notamment)

4. L'alose feinte, *Alosa fallax*

Le régime alimentaire de l'alose feinte se compose de zooplancton (copépodes essentiellement), de mysidacés, d'amphipodes, d'insectes, de crevettes, de poissons et de végétaux. Le régime alimentaire fluctue considérablement en fonction de la saison, du milieu occupé (milieu marin, estuarien ou d'eau douce) et de l'abondance des proies dans le milieu.

Entre 35 et 115-130 mm LT, les aloses consomment, en rivière, des insectes (larves, pupes, adultes), des larves de poissons et des crevettes. En estuaire, pour la même gamme de taille, le zooplancton (copépodes harpacticoïdes et calanoïdes, cladocères), les mysidacés, les amphipodes, les isopodes, les insectes, les petits poissons (clupéiformes 0+, gobies) et les plantes représentent l'essentiel du régime alimentaire. Il faut noter une forte variabilité des proies dominantes selon les saisons et les estuaires. En milieu marin, les jeunes aloses feintes

consomment surtout des copépodes, des mysidacés et des petits poissons (Aprahamian et al., 2003).

Pour les aloses feintes du groupe 0+, un effet taille a été mis en évidence par certains travaux : les individus les plus grands consomment des proies de plus grande taille au détriment des petits crustacés zooplanctoniques (copépodes, cladocères). Dans l'estuaire de la Severn (Aprahamian, 1989), copépodes et cladocères représentent, en volume, 50% des items ingérés par les individus de 30 mm LF (0+) alors que les individus de 100 mm LF (1+) consomment surtout des mysidacés, les plus petits crustacés planctoniques étant absents des contenus stomacaux (Aprahamian, 1989). Dans l'estuaire de la Gironde, les poissons apparaissent progressivement dans le bol alimentaire des aloses feintes à partir de 150 mm LF. Les aloses de plus de 200 mm LF consomment préférentiellement des crevettes. Une tendance piscivore se confirme chez les individus plus âgés (Pasquaud, 2006).

Chez les adultes, le régime alimentaire est souvent dominé, soit par les mysidacés, soit par les poissons (clupéiformes, gobies, etc.). Dans le golfe de Gascogne, les euphausiacés (« krill ») sont la principale catégorie de proies consommées par les aloses feintes de plus de 200 mm LT en hiver et au printemps ; toutefois, en moyenne sur l'année, les poissons (anchois) restent la catégorie dominante (Taverny et Elie, 2001). Suivant le milieu occupé, les amphipodes, les isopodes, les crevettes, les insectes et les débris végétaux peuvent également être retrouvés en quantités significatives dans les contenus stomacaux (Aprahamian et al., 2003).

Table A.4 – Spectre alimentaire de l'espèce *Alosa fallax*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT < 30-50 mm (postlarve)	Zooplancton (copépodes, cladocères), végétaux
Entre 30-50 mm et 200 mm LT	(1) Mysidacés, insectes, végétaux, zooplancton (copépodes essentiellement), amphipodes, isopodes, petits poissons
LT > 200 mm	(1) Poissons, mysidacés, euphausiacés et (2) crevettes, amphipodes, isopodes

5. Le poisson-chat, *Ameiurus melas*

Le régime alimentaire du poisson-chat se compose d'une grande variété de proies et son comportement alimentaire est très nettement opportuniste (Boët, 1981 ; Leunda et al., 2008 ; Keith et al., 2011). Les plus jeunes individus, d'une taille inférieure à 50 mm LT, se nourrissent principalement de zooplancton (cladocères et copépodes) ; ils consomment également quelques larves de chironomidés. À mesure que les poissons-chats grandissent, la fréquence des chironomidés (larves et nymphes) et des oligochètes dans les estomacs augmente. Bien que le spectre alimentaire se diversifie considérablement, les chironomidés et les oligochètes restent la nourriture de base – avec une prévalence des chironomidés par rapport aux oligochètes (Boët, 1981 ; Leunda et al., 2008). Alors que les petits individus ont un mode de vie plutôt pélagique, les plus grands individus ont un comportement benthique (Leunda et al., 2008). À partir de 150 mm LT, les poissons-chats commencent à s'attaquer aux autres poissons et aux écrevisses. Le régime alimentaire des individus les plus âgés (LT > 250 mm) est moins diversifié : ils ne consomment plus de zooplancton, et les poissons et les crustacés décapodes (écrevisses) occupent une place plus importante dans l'alimentation (Boët, 1981). Dans les rivières et certains réservoirs de la péninsule ibérique, Leunda et al. (2008) relèvent par

ailleurs une occurrence plus forte des matières végétales (algues et plantes) dans les contenus stomacaux des poissons-chats de plus grande taille.

Table A.5 – Spectre alimentaire de l'espèce *Ameiurus melas*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT < 50 mm	Zooplancton (copépodes et cladocères)
Entre 50 et 250 mm LT	(1) Chironomidés (larves et nymphes), oligochètes, autres insectes et (2) poissons, crustacés décapodes (écrevisses) + matières végétales (algues et plantes ; importance 1 ou 2)
LT > 250 mm	Poissons et crustacés décapodes (écrevisses) + matières végétales (algues et plantes ; importance 1 ou 2)

6. Le lançon équille, *Ammodytes tobianus*

La synthèse bibliographique sur le régime alimentaire du lançon équille est réalisée à partir de deux études, l'une menée dans l'estuaire de l'Escaut sur des individus de 64 à 176 mm LST (Hostens et Mees, 1999), l'autre menée dans une baie tidale au nord de la mer des Wadden sur des individus de 55 à 195 mm LT (Kellnreitner et al., 2012). Dans l'estuaire de l'Escaut, le lançon équille consomme 91% (% N) de crustacés non-malacostracés (i.e. « crustacés inférieurs » ; Hostens et Mees, 1999). Dans la baie tidale au nord de la mer des Wadden, les items les plus souvent ingérés sont, par ordre décroissant d'importance, les copépodes calanoïdes, les larves de cirripèdes (larves cypris), les mysidacés et les copépodes harpacticoïdes (Kellnreitner et al., 2012). À notre connaissance, les changements de régime alimentaire au cours de l'ontogénèse n'ont pas été spécifiquement étudiés.

Table A.6 – Spectre alimentaire de l'espèce *Ammodytes tobianus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
Entre 55 et 195 mm LT	(1) Zooplancton (copépodes – principalement calanoïdes mais aussi harpacticoïdes – et larves de cirripèdes) et (2) mysidacés

7. L'anguille européenne, *Anguilla anguilla*

Dans les estuaires et les étangs saumâtres, les anguilles consomment des crevettes, des amphipodes et des isopodes, mais également des mysidacés, des polychètes, des copépodes, des insectes, des larves d'insectes, des crabes et des poissons (CTGREF, 1979 ; Lecomte-Finiger, 1983 ; Pasquaud, 2006). Bien que les isopodes et les amphipodes soient consommés quelle que soit la taille de l'anguille, on distingue nettement un effet taille pour plusieurs catégories de proies. L'anguille commence à s'alimenter au stade civelle à partir du moment où la pigmentation se développe (Lecomte-Finiger, 1983). Les plus petites civelles (LT < 100 mm) consomment une plus grande proportion de petites proies : mysidacés, annélides (polychètes) voire insectes (diptères). À partir de 150 mm LT, les mysidacés sont beaucoup moins présents et disparaissent des contenus stomacaux des individus de 200 mm LT et plus. Les crevettes apparaissent à cette taille et représentent dès lors une part importante de l'alimentation ;

leur importance décroît progressivement à partir de 400 mm LT. Les crabes et poissons sont consommés en estuaire essentiellement par les individus de plus de 400 mm LT. Les poissons restent toutefois assez peu prédatés au regard de leur importance dans le milieu ; d'après Pasquaud (2006), cela s'expliquerait par la lenteur avec laquelle les anguilles se rapprochent de leurs proies. Les amphipodes et les isopodes occupent une part importante du régime alimentaire à partir de 100-150 mm LT et jusqu'aux plus grandes tailles étudiées, soit 600 mm (CTGREF, 1979 ; Lecomte-Finiger, 1983 ; Pasquaud, 2006).

Table A.7 – Spectre alimentaire de l'espèce *Anguilla anguilla*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
Entre 60 et 175 mm LT	(1) Mysidacés, polychètes, insectes (diptères) et (2) isopodes et amphipodes
Entre 175 et 400 mm LT	(1) Crevettes, isopodes, amphipodes, polychètes
LT > 400 mm	(1) Crevettes, crabes, isopodes, amphipodes

8. Le gobie transparent, *Aphia minuta*

Les données sur le régime alimentaire du gobie transparent sont très rares (La Mesa et al., 2005). Le gobie transparent se nourrit de zooplancton – plus particulièrement de copépodes et de larves de cirripèdes – et de mysidacés (La Mesa et al., 2005). Dans la Mer Noire, les petits copépodes sont les proies principales (Chesalin et al., 2004 *dans* La Mesa et al., 2005). L'étude menée par Baldó et Drake (2002) dans l'estuaire du Guadalquivir établit que les mysidacés représentent, en masse, 99% des items ingérés par le gobie transparent.

Table A.8 – Spectre alimentaire de l'espèce *Aphia minuta*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
Toutes tailles	(1) Copépodes, larves de cirripèdes (larves cypris), mysidacés

9. Le maigre, *Argyrosomus regius*

Quatre catégories de proies dominent le régime alimentaire des maigres présents en estuaire. Les mysidacés et les crevettes (*Palaemon longirostris*, *Crangon crangon*) sont les proies principales, avec des fréquences d'occurrence supérieures à 40-50%. D'une importance moindre, les amphipodes et les poissons (clupéiformes, gobies, soles) sont également consommés de manière relativement fréquente (Cabral et Ohmert, 2001 ; Pasquaud, 2006). Les mysidacés sont des proies préférentielles, quelle que soit la taille des individus. Ils représentent, en masse, 99% du bol alimentaire des postlarves de moins de 30 mm LT et 85% des contenus stomacaux de juvéniles mesurant en moyenne 48 mm LT (estuaire du Guadalquivir ; Baldó et Drake, 2002). Les crevettes apparaissent dans le régime alimentaire du maigre quand celui-ci mesure entre 30 et 50 mm LT ; elles deviennent dès lors des proies préférentielles (Pasquaud, 2006).

Dans l'estuaire de la Gironde [2], les copépodes et le zooplancton (autre que les copépodes) sont consommés uniquement par les spécimens de moins de 100 mm LT. Les amphipodes oc-

2. Les maigres étudiés par Pasquaud (2006) ont une taille comprise entre 30 et 263 mm LT.

cupent une place plus importante dans le régime alimentaire à partir de 200 mm LT (Pasquaud, 2006).

Dans l'estuaire du Tage, les proies principales des maigres de 55 à 225 mm LT sont les mysidacés (%N = 70% ; %M = 16% ; %FO = 44%) et la crevette grise (%N = 16% ; %M = 66% ; %FO = 44%). La crevette *Palaemon longirostris* est également une proie commune (%N = 2,5% ; %M = 10% ; %FO = 9%). Chez les maigres de moins de 200 mm LT, les mysidacés occupent une place plus importante que chez les individus de plus de 200 mm (moins de 200 mm : 75−80% N et 20−25% M ; plus de 200 mm : 43% N et 3−4% M). Chez les individus de plus de 200 mm LT, les crevettes et les téléostéens contribuent plus fortement à l'alimentation (moins de 200 mm : crevettes, 23% N et 72% M ; poissons, 6−7% M ; plus de 200 mm : crevettes, 53% N et 88% M ; poissons, 10% M). L'importance des poissons reste néanmoins marginale dans la classe de taille 200−225 mm LT (Cabral et Ohmert, 2001).

Table A.9 – Spectre alimentaire de l'espèce *Argyrosomus regius*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT $<$ 50 mm	(1) Mysidacés
Entre 50 et 300 mm LT	(1) Mysidacés, crevettes et (2) amphipodes et poissons

10. Le prêtre, *Atherina presbyter*

Le prêtre a un régime alimentaire carnivore peu spécialisé qui évolue avec la taille des individus (Bamber et al., 1985 ; Le Mao et Fouché, 1986). Les postlarves et juvéniles se nourrissent de zooplancton sous différentes formes : copépodes, cladocères, ostracodes et larves de macroinvertébrés – notamment larves de mollusques, de décapodes et d'amphipodes (Turnpenny et al., 1981 ; Bamber et al., 1985 ; Le Mao et Fouché, 1986). Avec la croissance, les prêtres consomment des proies de plus grande taille. À partir de 104 mm LST, les amphipodes sont des proies de première importance, suivies par les poissons (petites formes pélagiques de moins de 50 mm), les décapodes et les microcrustacés planctoniques (Turnpenny et al., 1981 ; Le Mao et Fouché, 1986 ; Gushchin, 2013). Pour Green et al. (2009), les copépodes continuent à représenter une part importante du régime alimentaire (46,3% M) chez les prêtres mesurant en moyenne 81 mm LT (marais intertidaux de Grande-Bretagne). Bamber et al. (1985) soulignent que les prêtres ne nourrissent occasionnellement d'insectes dérivants, en raison de leur propension à nager près de la surface. Dans les marais intertidaux de Grande-Bretagne, une étude basée sur des mesures isotopiques indique que *Palaemon longirostris* est la principale source de nourriture (Green et al., 2012).

Table A.10 – Spectre alimentaire de l'espèce *Atherina presbyter*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LST $<$ 104 mm	(1) Copépodes, cladocères, ostracodes, larves de macroinvertébrés
LST $>$ 104 mm	(1) Amphipodes, (2) téléostéens (petites formes pélagiques $<$ 50 mm, i.e. postlarves et juvéniles), décapodes, microcrustacés planctoniques (copépodes, cladocères)

11. Le barbeau fluviatile, *Barbus barbus*

Il y a peu d'études sur le régime alimentaire du barbeau fluviatile ; les données disponibles ont été acquises sur des cours d'eau ou dans des retenues artificielles (Piria et al., 2005). Le barbeau fluviatile se nourrit essentiellement de larves de diptères, d'éphéméroptères, de gammaridés, de petits gastéropodes et de matière végétale – diatomées et algues filamenteuses (Cherghou et al., 2002 ; Piria et al., 2005). Son régime alimentaire est donc omnivore ; les jeunes de moins de 130 mm ont une tendance zoophage, avec une dominance des insectes (Cherghou et al., 2002). D'après Cherghou et al. (2002), le spectre alimentaire du barbeau change au cours de l'ontogenèse, à partir d'une longueur de 130 mm. Au contraire, pour Bischoff et Freyhof (1999), il n'y a pas de différence entre ce que consomment d'une part les larves et les juvéniles de moins de 100 mm LT et d'autre part les adultes : il s'agit dans tous les cas de larves de diptères et d'autres organismes associés aux sédiments.

Table A.11 – Spectre alimentaire de l'espèce *Barbus barbus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT $<$ 130 mm	Larves d'insectes (diptères et éphéméroptères)
LT $>$ 130 mm	Amphipodes (gammaridés), gastéropodes, larves d'insectes (diptères, trichoptères, éphéméroptères), matière végétale (diatomées et algues filamenteuses)

12. L'orphie, *Belone belone*

Les informations sur le régime alimentaire de l'orphie sont rares, notamment chez les juvéniles de 50 à 300 mm LT. Dans la baie de Courtmacsherry en Irlande, les postlarves d'orphies de 12 à 35 mm LT se nourrissent de petits organismes vivant à la surface de l'eau, en particulier de copépodes (Dorman, 1988). Les juvéniles d'une espèce proche de l'orphie (*Strongylura marina*, famille des bélonidés) consomment des petits crustacés, notamment des amphipodes, des mysidacés et des petites crevettes, avant de s'alimenter presque uniquement de poissons à partir de 50 mm LT (Carr et Adams, 1973 *dans* Dorman, 1988). Le contenu stomacal d'un juvénile d'orphie de 129 mm LST capturé dans l'estuaire de l'Escaut révèle de fortes abondances de mysidacés (89% du nombre d'items ingérés ; Hostens et Mees, 1999).

Dans la mer Égée, sur les côtes de la Turquie, les orphies de 286 à 669 mm LT se nourrissent de crustacés zooplanctoniques (37% IRI), de poissons téléostéens (26% M), de gastéropodes pélagiques (14% M) et d'autres catégories de proies (23% M) comprenant des polychètes, des insectes dérivants et de la matière d'origine terrestre. Les poissons consommés sont tous des juvéniles ; ils appartiennent, par ordre décroissant d'importance, aux familles des clupéidés, des engraulidés, des bélonidés et des centracanthidés. Les crustacés zooplanctoniques se répartissent entre, d'une part, les stades larvaires et postlarvaires de crabes – zoés et mégalopes – (13% IRI) et, d'autre part, les copépodes (10% IRI ; Sever et al., 2009). Sur les côtes de la Suède, les orphies de plus de 600 mm LT se nourrissent essentiellement de poissons (66−84% M), surtout des clupéidés, des gastérostéidés et des ammodytidés. Sur la côte ouest, les poissons et les polychètes représentent respectivement 66% et 23% de la masse totale des contenus stomacaux (Dorman, 1991). Dans la mer Baltique, les poissons sont

nettement dominants (79−84% M), suivis par les amphipodes (4,5−9,1% M) et les isopodes (0,6−5,3% M ; Dorman, 1991). Dans la baie de Courtmacsherry en Irlande, les orphies entre 462 et 926 mm LT ont trois principales ressources alimentaires : les crustacés, les juvéniles de poissons (33% FO, 2,3% N) et, de manière plus accessoire, les insectes morts dérivants. Les crustacés sont représentés par les larves de crabes (38% FO, 73% N), les euphausidés (22% FO, 11% N), les isopodes (5,9% FO, 0,6% N) et les larves de homards (8,8% FO, 1% N). Les clupéidés sont les poissons les plus fréquemment consommés (Dorman, 1991). Dans la baie de Puck en Pologne, les orphies reproductrices se nourrissent de lançons appartenant aux genres *Ammodytes* et *Hyperoplus* et de crustacés comme *Idotea* et *Gammarus* (Kompowski, 1965 *dans* Dorman, 1988).

Note : Seulement trois individus (32, 72 et 428 mm LT) ont été échantillonnés lors du projet CAPALEST. Ainsi, les données CAPALEST sont peu sensibles aux incertitudes concernant les tailles auxquelles se produisent les changements de régime alimentaire.

Table A.12 – Spectre alimentaire de l'espèce *Belone belone*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT $<$ 50 mm	Copépodes
LT $>$ 50 mm	(1) Poissons, mysidacés et (2) larves de crustacés décapodes (crabes et homards), polychètes, euphausiacés (famille des euphausidés), copépodes, amphipodes, isopodes et mollusques gastéropodes pélagiques

13. La brème bordelière, *Blicca bjoerkna*

Seules trois études portant spécifiquement sur le régime alimentaire de la brème bordelière ont été répertoriées. Deux d'entre elles concernent le même écosystème : le lac Balaton (Specziár et al., 1997 ; Specziár et Rezsu, 2009). La troisième concerne le lac Wirbel en Pologne (Martyniak et al., 1999), mais seul un résumé de la publication a pu être consulté. Pour cette raison, la subdivision de l'espèce en plusieurs écophases apparaît peu robuste.

La brème bordelière a un régime alimentaire zooplanctonophage lors des premières phases d'existence (Specziár et Rezsu, 2009 ; Keith et al., 2011). Un voire deux changements ontogéniques d'alimentation peuvent ensuite être discernés. Le changement le plus net se produit autour de 60 mm LST. Au-delà de cette taille et jusqu'à 100 mm LST, la brème bordelière se nourrit essentiellement de macrozoobenthos et, dans une moindre mesure, de cladocères. Les pupes de chironomidés dominent le macrozoobenthos, les larves de chironomidés et les autres macroinvertébrés étant ingérés en plus petites quantités. À partir de 100 mm LST, les mollusques, avec 40% de la biomasse totale ingérée, deviennent la principale ressource des brèmes bordelières. Ceux-ci sont surtout représentés par la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*) et, de manière secondaire, par les gastéropodes. Le bol alimentaire est complété par des larves et des pupes de chironomidés et d'autres insectes, des amphipodes (gammaridés), des végétaux (algues et autres) et des détritus (Specziár et al., 1997 ; Specziár et Rezsu, 2009). D'après l'étude de Martyniak et al. (1999) dans le lac Wirbel en Pologne, les brèmes bordelières de 90 à 150 mm LST se nourrissent principalement de macrophytes, de mollusques gastéropodes et de chironomidés ; les cladocères sont très peu consommés.

En l'absence d'études supplémentaires, seules deux écophases sont distinguées pour la brème bordelière dans le présent travail. Cette distinction rend compte du passage entre un régime alimentaire zooplanctonophage et un régime dominé par les macroinvertébrés.

Table A.13 – Spectre alimentaire de l'espèce *Blicca bjoerkna*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LST < 60 mm (LF < 69 mm)	(1) Zooplancton
LST > 60 mm (LF > 69 mm)	(1) Mollusques bivalves (*Dreissena polymorpha*), mollusques gastéropodes, insectes (larves et pupes de chironomidés et autres), végétaux (algues et macrophytes) et (2) cladocères, amphipodes (gammaridés), détritus.

14. Le carassin argenté, *Carassius gibelio*

Specziár et Rezsu (2009) classent tous les carassins argentés du lac Balaton (Hongrie) dans la même guilde trophique quelle que soit leur taille, i.e. de 21 à 400 mm LST. Un changement de régime alimentaire est néanmoins détecté à 80 mm LST. Pour toutes les classes de taille, la matière végétale vivante (diatomées) et les détritus représentent ensemble environ 60% de la masse totale des matières ingérées. Les diatomées sont davantage consommées par les individus de moins de 80 mm LST (47% du bol alimentaire) ; inversement, les détritus sont davantage consommés par les individus de plus de 80 mm LST (44% du bol alimentaire). Chez cette classe de taille, le zooplancton occupe une place importante dans le régime alimentaire.

Note : Dans le cadre du projet CAPALEST, la taille minimale relevée est de 125 mm LF.

Table A.14 – Spectre alimentaire de l'espèce *Carassius gibelio*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
Entre 20 et 80 mm LST	(1) Diatomées et (2) détritus, zooplancton, arthropodes de surface
Entre 80 et 400 mm LST	(1) Détritus, zooplancton et (2) diatomées

15. La motelle à cinq barbillons, *Ciliata mustela*

Dans la mer du Nord, les motelles à cinq barbillons de 20 à 40 mm LT se nourrissent essentiellement de copépodes calanoïdes ; ces derniers représentent, en masse, 52% à 80% du bol alimentaire. Les œufs de poissons, les mégalopes de crabe et les amphipodes du genre *Gammarus* sont également des proies importantes qui, lorsqu'ils sont consommés, peuvent représenter respectivement jusqu'à 36%, 36% et 11% de la masse des contenus stomacaux. Des copépodes harpacticoïdes sont également ingérés, mais leur consommation est accessoire (Vandendriessche et al., 2007). Dans l'estuaire du Tage, les décapodes (83% M), surtout *Crangon crangon* (69% M), sont les proies préférentielles des motelles de 80 à 200 mm LST. Le crabe *Carcinus maenas* représente 7,2% (% M) des proies ingérées. Les téléostéens (8,1% M), en particulier *P. minutus* (7,2% M), et les polychètes (5,8% M) sont des proies relativement importantes. Les mysidacés, les isopodes, les amphipodes (32% N, mais seulement 1,2% M),

les mollusques, les ophiures, les larves d'insectes et les algues n'entrent qu'accessoirement dans la composition des contenus stomacaux (Costa, 1988). Dans l'estuaire de l'Escaut, le bol alimentaire des motelles de 63 à 203 mm LST est constitué à 51% de caridés (crangonidés et palaemonidés notamment), à 24% d'amphipodes et, de manière plus accessoire, à 8% de mysidacés et 5% de poissons (Hostens et Mees, 1999). Le schéma reste similaire dans l'estuaire du Mondego : chez les individus de 50 à 200 mm LT, les décapodes *Crangon crangon* et *Carcinus maenas* sont les proies dominantes (67% M) et les poissons (*Pomatoschistus microps*) sont des proies secondaires (27% M ; Dolbeth et al., 2008).

Table A.15 – Spectre alimentaire de l'espèce *Ciliata mustela*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT $<$ 45 mm	(1) Copépodes (calanoïdes) et (2) œufs de poissons, mégalopes de crabe, amphipodes (gammaridés)
LT $>$ 45 mm	(1) Crustacés décapodes (crabes et crevettes) et (2) poissons (*Pomatoschistus* spp notamment)

16. Le hareng, *Clupea harengus*

Le hareng est un poisson zooplanctonophage qui peut alterner entre deux stratégies d'acquisition de la nourriture. Lorsque les densités de proies sont faibles, le hareng se nourrit (à vue) de particules en suspension. Lorsque les densités sont élevées, il s'alimente en filtrant les particules (Arrhenius, 1996). Les jeunes harengs de l'année se nourrissent presque exclusivement de copépodes et de cladocères ; les appendiculaires peuvent compléter le régime alimentaire (De Silva, 1973 ; Arrhenius, 1996). À partir d'un an, les harengs consomment également des proies de plus grande taille : les principales sources de nourriture sont les euphausiacés, les amphipodes, les appendiculaires et – toujours – les copépodes ; les cladocères peuvent représenter des proies d'importance secondaire (De Silva, 1973 ; Langøy et al., 2012).

Table A.16 – Spectre alimentaire de l'espèce *Clupea harengus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
Individus de moins d'un an (LT $<$ 110 mm)	(1) Copépodes, cladocères et (2) appendiculaires
Individus de plus d'un an (LT $>$ 110 mm)	(1) Euphausiacés, copépodes, amphipodes, appendiculaires et (2) cladocères

17. Le congre, *Conger conger*

Le régime alimentaire du congre a été principalement étudié en milieu marin (Anastasopoulou et al., 2003 ; O'Sullivan et al., 2004 ; Xavier et al., 2010 ; Abi-Ayad et al., 2011 ; Matić-Skoko et al., 2012) et très peu dans les estuaires (Costa, 1988). Aucune information concernant l'alimentation des individus de moins de 200 mm LT n'a été repérée dans la bibliographie.

Les congres se nourrissent principalement de poissons, de macrocrustacés décapodes et de mollusques céphalopodes. Dans de nombreuses études, les poissons dominent très largement le régime alimentaire, les autres catégories de proies ayant une importance marginale ;

c'est le cas dans la partie orientale de la mer Ionienne (Anastasopoulou et al., 2003), dans l'archipel des Açores (Morato et al., 1999) et sur les côtes et au large de l'Irlande (O'Sullivan et al., 2004). Dans d'autres cas, les poissons sont les proies principales mais ils sont suivis de près par les crustacés et les céphalopodes. Ainsi, dans l'estuaire du Tage, 58% des proies ingérées par quatre congres de 200 à 500 mm LST sont des poissons (*Solea solea*, *Ciliata mustela* et poissons non identifiés) et 40% sont des crustacés décapodes (*Carcinus maenas* et *Crangon crangon*). Dans la mer Adriatique, les poissons, les crustacés décapodes et les mollusques céphalopodes sont recensés respectivement dans 46%, 23% et 4% des estomacs non vides et représentent, en masse, 72%, 18% et 5,5% du bol alimentaire (Matić-Skoko et al., 2012). Dans l'Atlantique du Nord-Est, au sud du Portugal, les poissons, les céphalopodes et les crustacés représentent respectivement 67%, 17% et 16% de la masse totale des proies ingérées par les congres (Xavier et al., 2010). L'étude d'Abi-Ayad et al. (2011) est la seule à relever une fréquence d'occurrence des crustacés – crabes et crevettes – supérieure à celle des poissons ostéichtyens (54% contre 43%).

Aucun effet de la taille sur le régime alimentaire n'a été mis en évidence chez des congres mesurant de 200 à environ 2000 mm LT (Morato et al., 1999 ; Abi-Ayad et al., 2011 ; Matić-Skoko et al., 2012).

Table A.17 – Spectre alimentaire de l'espèce *Conger conger*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT $<$ 200 mm	Pas d'information
LT $>$ 200 mm (jusqu'à au moins 1860 mm LT)	(1) Poissons et (2) macrocrustacés (crevettes, crabes) et mollusques céphalopodes

18. L'amour blanc, *Ctenopharyngodon idella*

L'amour blanc connaît une transition majeure de régime alimentaire au cours de la croissance, passant d'un régime carnivore à un régime herbivore. Les jeunes stades, jusqu'à 25-40 mm LT, se nourrissent principalement de microcrustacés (cladocères, copépodes) ou de larves de chironomidés. Consommés par les plus petits amours blancs (LT < 15 mm et LT < 21 mm, respectivement), les protozoaires et les cladocères sont ensuite négligés au profit de proies animales de plus grande taille (i.e. cladocères, copépodes et larves de chironomidés ; Watkins et al., 1981 ; Shireman et Smith, 1983).

La transition entre les régimes carnivore et herbivore est progressive. Les jeunes poissons s'alimentent d'abord de microflore (périphyton, algues filamenteuses) et de macrophytes (e.g. lentilles d'eau) avant de se nourrir exclusivement d'hydrophytes submergés voire de macroalgues (e.g. characées). La plupart du temps, les hydrophytes submergés sont préférés aux macroalgues. Malgré son comportement préférentiellement herbivore, l'amour blanc peut consommer des proies animales lorsque la disponibilité en ressources végétales est limitante. Dans ce cas, l'amour blanc se nourrit d'insectes (larves, nymphes, adultes), de microcrustacés (cladocères, copépodes) mais également d'amphipodes, d'oligochètes, de petits poissons ou de gastéropodes (Colle et al., 1978 *dans* Chilton et Muoneke, 1992 ; Shireman et Smith, 1983 ; Chilton et Muoneke, 1992 ; Cudmore et Mandrak, 2004).

Table A.18 – Spectre alimentaire de l'espèce *Ctenopharyngodon idella*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT < 25-40 mm	(1) Larves d'insectes, cladocères, copépodes (+ autres microorganismes animaux)
Entre 25-40 et 86 mm LT	(1) Macroflore, microflore (périphyton, algues filamenteuses) et (2) microcrustacés, insectes
LT > 86 mm	(1) Macrophytes, macroalgues et (2) microcrustacés (cladocères, copépodes), insectes (larves, nymphes, adultes)

19. La carpe commune, *Cyprinus carpio*

Le régime alimentaire de la carpe commune, et ses changements au cours de la croissance, ont été principalement étudiés dans les lacs et étangs d'eau douce (e.g. Vilizzi et Walker, 1999 ; García-Berthou, 2001 ; Khan, 2003 ; Nunn et al., 2007 ; Specziár et Rezsu, 2009). Très peu d'informations sont disponibles dans les milieux estuariens (voir néanmoins Baldó et Drake, 2002). Les éléments présentés ci-après concernent donc majoritairement l'eau douce ; les spécificités du régime alimentaire en milieu estuarien sont décrites dans un second temps.

Chez la carpe commune, deux changements majeurs de régime alimentaire au cours de la croissance ont été identifiés lors de la revue bibliographique : le premier vers 20-30 mm LT (Vilizzi et Walker, 1999 ; Khan, 2003), le second autour de 150 mm LT (Khan, 2003). Les larves et postlarves de carpe (LT < 20-30 mm) se nourrissent uniquement de zooplancton – cladocères et copépodes (Khan, 2003 ; Nunn et al., 2007). Dans l'étude de Khan (2003), les cladocères dominent très largement les contenus stomacaux par rapport aux copépodes. À partir de 20-30 mm LT (et jusqu'à 150 mm LT), des ressources alimentaires benthiques sont progressivement incorporées dans le régime alimentaire : des insectes aquatiques et leurs larves (chironomidés notamment), des oligochètes, des bivalves et des gastéropodes (Vilizzi et Walker, 1999 ; Khan, 2003). Le zooplancton reste néanmoins la nourriture préférentielle (Khan, 2003 ; Nunn et al., 2007).

L'importance des microcrustacés décroît avec la taille des carpes. Concomitamment, la proportion des ressources benthiques – détritus et macroinvertébrés – augmente chez les carpes moyennes et grosses (Khan, 2003). À partir de 150 mm LT, les carpes se nourrissent majoritairement de macroinvertébrés benthiques et de détritus. Du zooplancton et des végétaux sont également consommés, mais leur importance reste secondaire (García-Berthou, 2001 ; Khan, 2003 ; Specziár et Rezsu, 2009). La matière végétale est par ailleurs délaissée au profit des ressources animales, quand celles-ci sont abondantes (Eder et Carlson, 1977 *dans* Khan, 2003).

Dans l'estuaire du Guadalquivir, Baldó et Drake (2002) montrent que les postlarves (LT < 30 mm ; 22 mm en moyenne) et les juvéniles (LT > 30 mm ; 61 mm en moyenne) de carpe commune consomment, en biomasse, 97−98% de mysidacés. Chez les postlarves, les copépodes sont les seuls autres items consommés ; chez les juvéniles, le régime alimentaire est complété par des amphipodes, des poissons et des insectes.

Table A.19 – Spectre alimentaire de l'espèce *Cyprinus carpio*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT < 20-30 mm	(1) Cladocères, copépodes(*)
Entre 20-30 et 150 mm LT	(1) Cladocères, copépodes(*) et (2) macroinvertébrés benthiques (insectes aquatiques et leurs larves – chironomidés notamment –, oligochètes, bivalves, gastéropodes)
LT > 150 mm	(1) Macroinvertébrés benthiques (insectes aquatiques et leurs larves – chironomidés notamment –, oligochètes, bivalves, gastéropodes), détritus et (2) cladocères, copépodes, végétaux

(*) La question de l'inclusion des mysidacés dans les proies principales se pose. L'étude de Baldó et Drake (2002) plaide pour leur intégration mais cette étude annonce des résultats surprenants et pas seulement pour la carpe commune.

20. Le bar franc, *Dicentrarchus labrax*

À partir de 110-120 mm LF et jusqu'à l'âge adulte, le bar franc est un poisson carnivore qui se nourrit principalement de crustacés décapodes et de poissons. Entre les stades post-larvaire et adulte, le bar franc connaît deux changements majeurs de régime alimentaire : zooplanctonophage jusqu'à une taille de 40 mm LF, il est ensuite prédateur non sélectif d'invertébrés jusqu'à environ 110-120 mm LF, avant d'atteindre le régime alimentaire caractéristique des adultes. La taille des proies ingérées augmente avec celle des bars francs.

Dans le delta du Pô, les bars francs de l'année de moins de 30 mm LST consomment essentiellement des copépodes et des larves nauplii de copépodes et de cirripèdes. Au mois de juin, quand les individus mesurent de 28 à 43 mm LST, les larves de décapodes représentent environ 76% (% N) des items ingérés et les mysidacés 14%. En juillet, alors que les individus mesurent de 50 à 80 mm LST, les mysidacés deviennent les proies majoritaires (96% N) (Ferrari et Chieregato, 1981). Dans des marais intertidaux naturels et dépoldérisés de l'estuaire de la Blackwater (Royaume-Uni), le régime alimentaire des bars francs change vers 30 mm LF marquant une transition entre le zooplancton et des proies plus benthiques (épi- et hyper-benthiques). Au-dessous de 30 mm LF, seuls des petits crustacés planctoniques sont consommés. Les copépodes calanoïdes représentent alors entre 56 et 84% de la biomasse des proies ingérées. Les estomacs sont complétés par des écophases planctoniques de crustacés (brachyoures, anomoures, copépodes harpacticoïdes), des isopodes et des juvéniles de crevettes. La période entre 30 mm et 60 mm LF apparaît comme une transition ; le spectre alimentaire y est relativement diversifié. Le bol alimentaire se compose de copépodes calanoïdes (22% M), de juvéniles de crabe vert (22% M), d'amphipodes (20% M), de crevettes grises (10% M) et d'annélides polychètes (10% M). À partir de 40 mm LF, l'importance des copépodes calanoïdes décroît nettement au profit des amphipodes et des juvéniles de crabe vert. Entre 60 et 120 mm LF, les juvéniles de bar franc se nourrissent de juvéniles de crabe vert (*Carcinus maenas*), de crevettes (*Crangon crangon* et *Palaemonetes varians*), de polychètes et d'amphipodes. Les bars de 120 à 230 mm consomment uniquement des jeunes crabes verts. Néanmoins, l'importance des crabes verts dans le régime alimentaire des bars est plus forte au Royaume-Uni que dans d'autres pays comme la France, l'Italie ou l'Irlande (Fonseca et al., 2011). Dans les mêmes marais (estuaire de la Blackwater), des analyses isotopiques montrent que les larves et les juvéniles de *P. microps* sont la principale ressource alimentaire pour les bars francs âgés de deux ans, sauf pour l'un des marais où le polychète

N. diversicolor domine le régime alimentaire (51% à 69%). Les invertébrés *N. diversicolor*, *C. maenas*, *O. gammarellus* et *P. longirostris* et le zooplancton représentent tous d'importantes ressources secondaires (Green et al., 2012). Dans les marais intertidaux de la baie du Mont Saint-Michel, les jeunes bars de l'année (18−112 mm LF) consomment principalement des amphipodes (75% M) , des mysidacés (8,0% M), des copépodites (7,7% M) et des polychètes (7,3% M). Les principaux représentants des amphipodes, des mysidacés et des polychètes sont respectivement *Orchestia gammarellus*, *Neomysis integer* et *Nereis diversicolor* (Laffaille et al., 2001). Dans la zone subtidale de l'estuaire de la Gironde (Pasquaud, 2006), les individus de 50 à 150 mm se nourrissent de plusieurs catégories de proies : les copépodes, les polychètes, les mysidacés, les amphipodes (gammaridés) et les crevettes (*Crangon crangon* et *Palaemon longirostris*). Entre 200 et 500 mm, les bars consomment préférentiellement des crevettes et des poissons, avec les crabes et les amphipodes comme catégories secondaires. L'étude réalisée par le CTGREF (1979) dans l'estuaire de la Gironde met en évidence une différence de régime alimentaire entre les bars de 50 à 100 mm et ceux de 100 à 150 mm. Les premiers consomment des amphipodes (35% V), des isopodes (30% V) et des mysidacés (15% V) ; les seconds se nourrissent principalement de crevettes (60% V) et, dans une moindre mesure, d'amphipodes (25% V), de polychètes (7,5% V) et d'isopodes (7,5% V). Les jeunes bars francs de l'estuaire du Mondego mesurant entre 40 et 120 mm LT consomment, en biomasse, 34% de décapodes (25% *C. crangon* ; 8,4% *C. maenas*), 22% de polychètes (15% de capitellidés ; 7,4% *Nereis diversicolor*), 14% d'amphipodes (12% *Corophium*, 1% Orchestia), 9,4% de téléostéens, 4,3% de mysidacés, 4,0% de mollusques (*Scrobicularia plana*) et 3,9% de copépodes (Dolbeth et al., 2008 ; Martinho et al., 2008). Dans quatre marais intertidaux répartis le long du gradient de salinité de l'estuaire de l'Escaut, les bars francs d'un à deux ans (80 à 120 mm et 150 à 200 mm LT, respectivement) se nourrissent de crabes verts (9−57% M), de l'amphipode *Orchestia* (3−55% M) et de la crevette grise (18−32% M). Les mysidacés et le polychète *N. diversicolor* représentent ponctuellement jusqu'à 9 et 11% de la biomasse ingérée, respectivement (Hampel et al., 2005). D'après Audousset (1978), les jeunes bars francs d'un an (140 à 200 mm) se nourrissent essentiellement d'amphipodes. Les crevettes sont présentes en grandes quantités dans les contenus stomacaux des bars de deux à trois ans. La proportion de crabes et de poissons augmente ensuite avec la taille des bars. Le bar franc se nourrit à la fois de poissons pélagiques (clupéiformes) et de poissons benthiques (gobies ; Audousset, 1978). Sur les côtes françaises, les juvéniles – stades larvaires exclus – consomment principalement des petits crustacés (amphipodes, mysidacés, isopodes) et, dans une proportion moindre, des petits poissons (Barnabé, 1980). À partir d'une taille d'environ 200 mm, les crevettes puis les crabes deviennent fréquents dans les contenus stomacaux. Les plus gros individus consomment des crustacés (crabes, crevettes) et des poissons pélagiques et benthiques (Barnabé, 1980).

21. Le bar moucheté, *Dicentrarchus punctatus*

Comparativement au bar franc, peu de données sont disponibles sur l'écologie alimentaire du bar moucheté (Pasquaud, 2006). Les bars mouchetés sont des poissons prédateurs qui se nourrissent de mysidacés, d'isopodes, d'amphipodes, de crevettes et de poissons. Seuls les plus jeunes individus consomment du zooplancton (Pasquaud, 2006 ; Gushchin, 2013).

Table A.20 – Spectre alimentaire de l'espèce *Dicentrarchus labrax*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LF < 40 mm	(1) Copépodes et larves de crustacés (copépodes, décapodes et cirripèdes) et (2) mysidacés
Entre 40 et 110-120 mm	(1) Mysidacés, amphipodes (*Corophium volutator* et *Orchestia gammarellus*), isopodes, annélides polychètes, juvéniles de crabes (*Carcinus maenas*), crevettes et (2) poissons téléostéens, copépodes
LF > 110-120 mm	(1) Crevettes, crabes, poissons et (2) amphipodes

Dans l'estuaire du Guadalquivir, les mysidacés dominent très nettement le régime alimentaire des plus jeunes bars mouchetés. Chez les individus de moins de 30 mm LT, les mysidacés représentent, pondéralement, près de 90% des contenus stomacaux (les copépodes seulement 5,7%). Leur importance diminue ensuite à mesure que les bars grandissent : la biomasse des mysidacés régresse à 57% du bol alimentaire chez des bars mouchetés de 56 mm LT en moyenne. D'autres proies apparaissent dans les estomacs, notamment 15% (% M) de crustacés décapodes (*Palaemon longirostris*, *Crangon crangon*) et 12% (% M) de poissons (anchois, sardines ; Baldó et Drake, 2002).

Dans l'estuaire de la Gironde, le régime alimentaire des bars mouchetés mesurant entre 70 et 300 mm se compose essentiellement d'isopodes et de mysidacés et, selon les saisons, d'amphipodes, de crevettes et de poissons (Pasquaud, 2006). Pendant la saison chaude, le bol alimentaire des individus mesurant entre 90 et 150 mm LT se compose, en volume, de 57% d'isopodes, de 22% de poissons téléostéens et de 21% de crevettes (*Palaemon* spp et *Crangon crangon* ; Pasquaud et al., 2008). Pour Pasquaud (2006), le régime alimentaire des bars mouchetés mesurant entre 70 et 300 mm varie peu avec la taille.

Gushchin (2013) met en évidence deux changements ontogéniques de régime alimentaire au cours de la croissance dans le golfe d'Arguin, en Mauritanie. Le premier se produit autour de 40 mm LT et le second autour de 120 mm LT. Les juvéniles de moins de 40 mm LT consomment exclusivement des copépodes planctoniques. Entre 40 et 120 mm LT, le spectre alimentaire comprend des petits amphipodes, des larves de décapodes et, ponctuellement, des polychètes. À partir de 120 mm LT, le bar moucheté devient ichtyophage. Les poissons représentent, en masse, 67% des proies ingérées par les individus de 120 à 140 mm LT et jusqu'à 97% chez les individus de 160 à 180 mm LT. Les poissons consommés par les bars mouchetés de plus de 120 mm LT sont des juvéniles ou des individus de petite taille.

Table A.21 – Spectre alimentaire de l'espèce *Dicentrarchus punctatus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT < 40 mm (LF < 37 mm)	(1) Copépodes planctoniques, mysidacés
Entre 40 et 120 mm LT	(1) Mysidacés, isopodes, amphipodes, crevettes (phases larvaires et juvéniles notamment) et (2) poissons, polychètes
LT > 120 mm (LF > 110 mm)	(1) Mysidacés, isopodes, amphipodes, crevettes, poissons

22. L'anchois européen, *Engraulis encrasicolus*

L'anchois européen a un spectre alimentaire restreint : il se nourrit principalement de métazooplancton (copépodes, cladocères et larves de crustacés, de bivalves et de poissons) et de

mysidacés (Tudela et Palomera, 1997 ; Baldó et Drake, 2002 ; Pasquaud, 2006 ; Borme et al., 2009 ; Morote et al., 2010). Un effet taille est discernable pour les individus de moins de 40 mm LT ; il concerne différentes catégories de proies qui appartiennent au zooplancton – notamment différents stades de développement des copépodes (Morote et al., 2010). Dans l'estuaire du Guadalquivir, Baldó et Drake (2002) montrent une augmentation de l'abondance pondérale des mysidacés dans les contenus stomacaux entre les individus de moins de 40 mm LT et ceux de plus de 40 mm LT. À l'inverse, la taille n'affecte pas le régime alimentaire des individus mesurant entre 38 et 121 mm LT dans l'estuaire de la Gironde (Pasquaud, 2006). À partir des différentes études consultées sur le régime alimentaire de l'anchois, l'importante consommation de mysidacés apparaît comme une spécificité des milieux estuariens. Cette particularité pourrait être liée à la turbidité plus élevée des estuaires qui limite la perception visuelle des prédateurs chez les mysidacés (Pasquaud, 2006).

Table A.22 – Spectre alimentaire de l'espèce *Engraulis encrasicolus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
Toutes tailles	(1) Copépodes, cladocères, mysidacés, larves de crustacés, de bivalves et de poissons

23. La gambusie, *Gambusia holbrooki*

La distinction entre les deux espèces de gambusie, *Gambusia affinis* et *G. holbrooki*, semble s'être imposée en 1988 (Wooten et al., 1998 *dans* Pyke, 2005). La gambusie *G. holbrooki* est un poisson carnivore avec un large spectre alimentaire qui capture généralement ses proies à la surface de l'eau, ou près de celle-ci (e.g. García-Berthou, 1999 ; Pyke, 2005 ; Erguden, 2013). Elle est parfois considérée comme omnivore en raison des importantes quantités de végétaux – algues filamenteuses notamment – et de détritus ingérés dans certains contextes (Blanco et al., 2004 ; Specziár, 2004).

Bien que la gambusie ait été introduite en Europe pour lutter contre les moustiques (Keith et al., 2011), les larves de chironomidés, et plus généralement les macroinvertébrés benthiques, ne sont pas des proies préférentielles pour cette espèce (García-Berthou, 1999 ; Pyke, 2005). Le régime alimentaire de la gambusie se compose principalement de zooplancton et de macroinvertébrés neustoniques. Les rotifères, les ostracodes, les copépodes et les cladocères sont les proies zooplanctoniques consommées. Parmi les macroinvertébrés neustoniques figurent notamment les insectes (chironomidés adultes, formicidés, etc.), les araignées et les collemboles. Les gambusies peuvent également se nourrir, dans une moindre proportion, de zoobenthos (larves de diptères), d'œufs de moustiques et même de leur propre progéniture (Cabral et al., 1998 ; García-Berthou, 1999 ; Pyke, 2005 ; Gkenas et al., 2012 ; Erguden, 2013). Les algues – phytoplancton, épiphytes, algues filamenteuses – et les détritus sont parfois consommés en fortes quantités, jusqu'à dominer en biomasse et en volume les contenus stomacaux des gambusies : c'est le cas dans le lac Xeresa sur la côte méditerranéenne de l'Espagne (Blanco et al., 2004) et dans le lac de Héviz, en Hongrie (Specziár, 2004). D'après plusieurs auteurs, la gambusie a une préférence alimentaire pour le zooplancton (Cabral et al., 1998 ; Blanco et al., 2004 ; Gkenas et al., 2012). Les algues et les détritus pourraient être des ressources suboptimales, exploitées en l'absence de proies plus intéressantes.

L'existence d'un effet taille sur le régime alimentaire a été mis en évidence chez la gambusie (Mansfield et Mcardle, 1998 ; García-Berthou, 1999 ; Blanco et al., 2004). Pour Mansfield et Mcardle (1998), les individus de plus de 25 mm LST consomment une plus grande proportion (% N) de faune terrestre et de mysidacés tandis que les individus de moins de 15 mm LST se nourrissent davantage de zooplancton et de larves de chironomidés. Dans le lac de Banyoles, en Espagne, García-Berthou (1999) observe une évolution ontogénique entre un régime alimentaire caractérisé par les cladocères – ainsi que les diatomées et les larves de copépodes – et un régime caractérisé par de plus fortes abondances de certains insectes adultes. La taille à laquelle s'opère cette transition n'est cependant pas explicitée. Enfin, dans les chenaux d'irrigation de la basse vallée du Mondego, les gambusies de plus de 35 mm LST consomment une plus grande proportion de cladocères et de chironomidés adultes alors que les gambusies de petite et moyenne taille se nourrissent davantage de rotifères. Les ostracodes et les copépodes sont prisés par tous les groupes de taille (Cabral et al., 1998). Specziár (2004) réfute l'hypothèse d'un changement ontogénique de régime alimentaire chez la gambusie dans le lac de Héviz, la différence d'alimentation entre juvéniles et adultes s'expliquant par une utilisation différente de l'habitat. Ainsi, nous n'avons considéré qu'une seule écophase pour la gambusie.

Table A.23 – Spectre alimentaire de l'espèce *Gambusia holbrooki*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
Toutes tailles	1) Zooplancton (rotifères, ostracodes, copépodes, cladocères), macroinvertébrés neustoniques (chironomidés et autres insectes, araignées, collemboles, etc.) et (2) macroalgues (dont les algues filamenteuses), microalgues (dont les diatomées), détritus

24. L'épinoche, *Gasterosteus aculeatus*

Le régime alimentaire de l'épinoche a été étudié dans une grande variété d'habitats d'eau douce, saumâtre et salée. L'épinoche se nourrit de copépodes, de cladocères, d'amphipodes, de larves de diptères (chironomidés et simuliidés) et, de manière secondaire, d'annélides polychètes (Hynes, 1950 ; Moore et Moore, 1976 ; Bergersen, 1996 ; Sánchez-Gonzáles et al., 2001 ; Peltonen et al., 2004 ; McIntyre et al., 2006 ; Nunn et al., 2007 ; Dukowska et al., 2009 ; Niksirat et al., 2010 ; Spilseth et Simenstad, 2011 ; Kellnreitner et al., 2012). Peu d'études ont abordé l'évolution du régime alimentaire avec la croissance. D'après la synthèse bibliographique réalisée par Nunn et al. (2012), les épinoches consomment des cladocères et des copépodes à la fois au stade larvaire et au stade juvénile ; le passage du premier au second s'accompagne néanmoins d'une disparition des rotifères dans les contenus stomacaux et d'une apparition concomitante des pupes de chironomidés, des annélides oligochètes, des isopodes (asellidés) et des amphipodes (gammaridés). Dans une petite lagune côtière de la baie de Californie au Mexique, Sánchez-Gonzáles et al. (2001) montrent peu de différences entre les contenus stomacaux des épinoches de 30−45 mm LST et celles de 45−60 mm LST : pour les deux classes de taille, les copépodes et les larves de chironomidés sont les proies principales. Néanmoins, les individus de 30−45 mm LST consomment davantage de rotifères et les individus de 45−60 mm LST une plus grande proportion de pupes de chironomidés. Dans un lac au Groenland, les larves et pupes de chironomidés sont les proies principales des épinoches

de 26 à 34 mm LT et de 40 à 52 mm LT ; les plus petits poissons consomment plus de larves que de pupes et les plus grands individus mangent autant ou plus de pupes que de larves (Bergersen, 1996). Les évolutions du régime alimentaire avec la taille chez l'épinoche restent globalement assez subtiles ; seules deux écophases sont distinguées au terme de la synthèse bibliographique.

Table A.24 – Spectre alimentaire de l'espèce *Gasterosteus aculeatus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT < 20 mm	(1) Cladocères, copépodes
Entre 20 et 75 mm LT	(1) Zooplancton (cladocères et copépodes), amphipodes, larves de diptères (chironomidés et simulidés) et (2) annélides polychètes

25. La grémille, *Gymnocephalus cernuus*

En eau douce, la grémille est un poisson spécialiste benthivore (Bergman et Greenberg, 1994). Dans les estuaires tidaux, le zooplancton et le necton occupent une place plus importante que le zoobenthos dans le régime alimentaire (Hölker et Thiel, 1998). La majorité des études disponibles sur les préférences alimentaires de la grémille ont été réalisées en eau douce ; sauf indication spécifique, la synthèse ci-dessous relate les résultats obtenus en milieu dulçaquicole.

Le régime alimentaire de la grémille connaît un seul changement au cours de l'ontogenèse : zooplanctonophage aux stades les plus précoces, la grémille devient ensuite benthivore. D'après les travaux de Rezsu et Specziár (2006) et Specziár et Rezsu (2009) dans le lac Balaton, le changement de régime alimentaire s'opère autour de 30 mm LST. Au-dessous de cette taille, les grémilles consomment des copépodes, des cladocères et des ostracodes et, à partir de 10 mm LST, des larves de chironomes. Au-delà de 30 mm LST, les larves et les pupes de chironomes représentent, en biomasse, 66% à 100% des contenus stomacaux. Amphipodes, mysidacés et autres invertébrés complètent le régime alimentaire. Le comportement zooplanctonophage des petites grémilles est également mis en évidence par Ogle et al. (2004) dans un tributaire du Lac Supérieur, où les individus de 3 à 17 mm LT consomment principalement des copépodes et des cladocères.

L'ensemble des études consultées sur le régime alimentaire des grémilles de plus de 40-50 mm LT montrent que les larves et les pupes de chironomidés sont les proies principales dans les écosystèmes d'eau douce. Malgré leur importance secondaire, d'autres groupes taxonomiques sont fréquemment consommés : les larves de trichoptères et d'éphéméroptères (voire d'autres insectes), les isopodes (*Asellus* spp), les amphipodes (gammaridés), les mollusques (e.g. *Pisidium*) et les microcrustacés (copépodes et cladocères ; Bergman, 1991 ; Werner et al., 1996 ; Rezsu et Specziár, 2006 ; Lorenzoni et al., 2007 ; Schleuter et Eckmann, 2008 ; Tarvainen et al., 2008 ; Specziár et Rezsu, 2009). Les grémilles adultes se nourrissent parfois d'autres poissons et/ou de leurs pontes (Bergman, 1991 ; Hölker et Thiel, 1998).

Dans les estuaires tidaux, le zoobenthos a une importance moindre. Les jeunes grémilles se nourrissent de copépodes et de mysidacés ; ces derniers sont particulièrement consommés par les individus de plus de 70 mm. Les grémilles prédatent également les crustacés décapodes (crevette grise). Chez les plus grands spécimens (LT > 150 mm), les petits poissons comme les

éperlans, les gobies et les épinochettes deviennent des proies de première importance (Hölker et Thiel, 1998).

Table A.25 – Spectre alimentaire de l'espèce *Gymnocephalus cernuus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LST < 30mm (LF < 33mm)	(1) Microcrustacés (copépodes, cladocères, ostracodes) et (2) larves de chironomidés
Entre 33 (30 mm LST) et 139 mm LF (150 mm LT)	(1) Larves et pupes de chironomidés, mysidacés et (2) larves de trichoptères et d'éphéméroptères (voire d'autres insectes), isopodes, amphipodes, mollusques, microcrustacés (copépodes, cladocères), poissons, crustacés décapodes (crevettes)
LF > 139 mm (LT > 150 mm)	(1) Larves et pupes de chironomidés, poissons, mysidacés et (2) larves de trichoptères et d'éphéméroptères (voire d'autres insectes), isopodes, amphipodes, mollusques, microcrustacés (copépodes, cladocères), crustacés décapodes (crevettes)

26. L'hippocampe à museau court, *Hippocampus hippocampus*

Une seule étude portant spécifiquement sur le régime alimentaire d'*Hippocampus hippocampus* a été identifiée dans la bibliographie ; elle concerne des individus vivant dans des herbiers de posidonie, dans la mer Égée (Kitsos et al., 2008). À partir de l'analyse des contenus stomacaux de 19 individus mesurant entre 69 et 104 mm LST, il apparaît que les amphipodes (%FO = 74% ; %N = 44%) sont les proies principales, suivis par les mysidacés (%FO = 26% ; %N = 16%), les décapodes anomoures (%FO = 21% ; %N = 13%) et les algues (%FO = 16% ; %N = 9%).

Les éventuels changements de régime alimentaire au cours de la croissance n'ont pas été documentés chez *H. hippocampus*. Néanmoins, Foster et Vincent (2004) mentionnent un changement ontogénique chez une espèce proche, *Hippocampus abdominalis* : les individus de 95 à 138 mm de haut consomment les amphipodes en plus fortes proportions tandis que les individus de plus de 138 mm consomment davantage de crevettes.

Table A.26 – Spectre alimentaire de l'espèce *Hippocampus hippocampus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
Entre 69 et 104 mm LST	(1) Amphipodes et (2) mysidacés, décapodes anomoures et algues

27. La perche soleil, *Lepomis gibbosus*

La perche soleil est un poisson opportuniste dont le régime alimentaire change graduellement entre les plus jeunes stades (moins de 20-25 mm LF), strictement zooplanctonophages, et les individus de plus de 95-140 mm LF, macroinvertivores (García-Berthou et Moreno-Amich, 2000 ; Rezsu et Specziár, 2006). Un voire deux changements de régime alimentaire au cours de l'ontogenèse ont été documentés.

La première transition intervient autour de 35 mm LF et correspond à un changement du rapport de dominance entre les microcrustacés planctoniques et les macroinvertébrés, en faveur de ces derniers. Les perches soleil de moins de 35 mm LF se nourrissent majoritairement

de cladocères et de copépodes. Des larves de chironomidés vivant sur les sédiments – et éventuellement d'autres arthropodes – sont consommés dès 20-25 mm LF mais ils ne constituent pas la ressource principale jusqu'à 35 mm LF. Au-delà de 35 mm LF, les macroinvertébrés dominent le régime alimentaire de la perche soleil et l'importance du zooplancton régresse. Dans un premier temps, les larves de diptères (chironomidés) sont souvent les proies majoritaires mais d'autres macroinvertébrés sont progressivement incorporés dans l'alimentation : des insectes aquatiques (éphéméroptères, hétéroptères), des gammaridés, des isopodes et des mysidacés (Godinho et al., 1997 ; Wolfram-Wais et al., 1999 ; García-Berthou et Moreno-Amich, 2000 ; Rezsu et Specziár, 2006 ; Specziár et Rezsu, 2009 ; Maazouzi et al., 2011).

Pour certains auteurs, le régime alimentaire des plus grandes perches soleil est suffisamment distinct pour justifier la création d'un troisième groupe trophique. La limite inférieure de ce groupe est délicate à fixer mais elle se situe dans l'intervalle 95−140 mm LF (Rezsu et Specziár, 2006 ; Maazouzi et al., 2011). Au-delà de cette taille, la perche soleil ne consomme plus de microcrustacés. Dans plusieurs écosystèmes et aires géographiques, les mollusques gastéropodes dominent les contenus stomacaux des plus grands individus : c'est le cas en Amérique du Nord et dans le lac Balaton, en Hongrie. De manière générale, en Europe, les grandes perches soleil se nourrissent de gastéropodes, de bivalves (moule zébrée), d'insectes (e.g. larves d'odonates), de gammaridés, de crevettes et de poissons (Wolfram-Wais et al., 1999 ; García-Berthou et Moreno-Amich, 2000 ; Rezsu et Specziár, 2006). Pour García-Berthou et Moreno-Amich (2000), la consommation des gastéropodes correspond à une exploitation suboptimale des ressources, observée en situation de compétition avec d'autres poissons prédateurs ou de raréfaction des proies les plus avantageuses. Reszu et Specziár (2006) font état d'une consommation régulière de végétaux, à la fois aquatiques (algues et macrophytes) et terrestres (graines), chez les individus de plus de 35 mm LF. Ce comportement paraît marginal ; il n'a pas été observé dans les autres études portant sur le régime alimentaire de la perche soleil. Pour Declerck et al. (2002), dans deux plans peu profonds en Belgique, le changement d'alimentation entre 20 et 104 mm LST est si progressif chez la perche soleil qu'il est impossible d'identifier des tailles où les transitions seraient plus prononcées.

Table A.27 – Spectre alimentaire de l'espèce *Lepomis gibbosus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LF $<$ 35 mm	(1) Zooplancton (cladocères, copépodes) et (2) larves de chironomidés (pour les individus entre 25 et 35 mm LF)
Entre 35 et 95-140 mm LF	(1) Insectes (larves de chironomidés, éphéméroptères et hétéroptères), amphipodes (gammaridés), isopodes, mysidacés et (2) zooplancton (cladocères, copépodes)
LF $>$ 95-140 mm	(1) Mollusques (gastéropodes, bivalves), larves de chironomidés et autres insectes (larves, nymphes, pupes, adultes), amphipodes, crevettes, poissons

28. Les mulets

Trois espèces de mulets sont présentes dans l'estuaire de la Gironde : le mulet porc *Liza ramada*, le mulet doré *Liza aurata* et le mulet à grosses lèvres *Chelon labrosus*. Parmi ces trois espèces, seuls *L. ramada* et *C. labrosus* ont été capturés lors du projet CAPALEST. Le régime alimentaire des trois espèces girondines de mulets présente de fortes similitudes, ce qui

justifie une présentation conjointe. Les juvéniles de mulets ont d'ailleurs souvent été étudiés sans distinction de l'espèce (Albertini-Berhaut, 1974 ; Lebreton et al., 2013). Les spécificités alimentaires et ontogéniques de chaque espèce sont abordées dans un second temps.

Dès leur première année de croissance, *L. aurata*, *L. ramada* et *C. labrosus* passent d'un régime alimentaire microcarnivore à base de proies capturées dans toute la colonne d'eau à un comportement limnobenthophage (Albertini-Berhaut, 1973 ; CTGREF, 1979 ; Cambrony, 1983). Le comportement limnobenthophage, qui consiste à s'alimenter dans la couche superficielle des sédiments en la raclant, conduit les mulets à ingérer des quantités variables de sédiments, de détritus, de microalgues, mais aussi de méiofaune et de macrofaune (Lebreton et al., 2011 ; Carpentier et al., 2014). Une fois le comportement limnobenthophage acquis, le régime alimentaire des mulets ne change plus avec la taille (Cardona, 2001 ; Pasquaud, 2006 ; Lebreton et al., 2011).

Dans les premiers temps, les juvéniles de mulet se nourrissent de petites proies variées : les copépodes (cyclopoïdes, calanoïdes, harpacticoïdes) et leurs larves, les cladocères, les ostracodes, les rotifères, les petits insectes (e.g. larves, nymphes ou adultes de chironomidés), les amphipodes, les tanaidacés et les polychètes. Selon les auteurs et les espèces, les jeunes stades de mulet soit se nourrissent de petites proies strictement ou majoritairement pélagiques (i.e. planctoniques ; Cambrony, 1983 pour *C. labrosus* ; Gisbert et al., 1996), soit exploitent l'ensemble de la colonne d'eau, y compris la surface des sédiments (Cambrony, 1983 pour *L. aurata*).

À partir d'une taille comprise entre 45 et 60 mm LST (52 et 75 mm LF), les trois espèces de mulets présentes dans la Gironde acquièrent leur régime alimentaire définitif (Albertini-Berhaut, 1974 ; Ferrari et Chieregato, 1981 ; Cambrony, 1983). Dans les milieux estuariens, en particulier sur les vasières intertidales et dans les marais intertidaux, celui-ci se compose de microalgues benthiques (diatomées et, dans une moindre mesure, cyanophycées et algues filamenteuses), de fragments de plantes, de détritus organiques, de méiofaune et de macrofaune benthique. Parmi la méiofaune, figurent les nématodes, les copépodes, les foraminifères et les ostracodes ; la macrofaune inclut quant à elle les annélides polychètes et oligochètes (Cardona, 2001 ; Carpentier et al., 2014). Le zooplancton peut par ailleurs continuer à représenter une part non négligeable de l'alimentation chez les mulets de plus grande taille, comme dans la zone subtidale de l'estuaire de la Gironde (Pasquaud, 2006) ou dans la baie de Scardovari (Ferrari et Chieregato, 1981). Grâce à leur système de filtration, *L. ramada* et *L. aurata* concentrent dans leur estomac les diatomées benthiques, les nématodes, les copépodes et les ostracodes ; à l'inverse, les plathelminthes et les foraminifères sont moins concentrés dans les estomacs que dans les sédiments. D'autres proies potentielles comme les hydrobies sont tout simplement rejetées (Carpentier et al., 2014). À l'inverse, Cardona (2001) observe que les hydrobies sont les proies animales les plus communes dans les estomacs de *C. labrosus*, dans une lagune côtière saumâtre. L'importance relative des proies animales par rapport aux matières végétales et détritiques dans l'alimentation des mulets semble différer en fonction des saisons et des habitats, comme le montrent des études récentes basées sur des analyses isotopiques. Dans la zone subtidale de l'estuaire de la Gironde, les mulets porcs de 80 à 190 mm LF occupent, parmi les différentes espèces de poisson étudiées, le plus bas niveau trophique. Ce résultat est lié à la prépondérante des ressources végétales et détritiques dans leur alimentation (Pasquaud et al., 2010). Au contraire, dans les marais intertidaux de la baie de l'Aiguillon, les jeunes mulets porcs (*L. ramada*) et dorés (*L. aurata*) de plus de 30 mm LF sont, au regard des ana-

lyses isotopiques, des consommateurs secondaires. En effet, la majeure partie de la matière organique et des sédiments qu'ils ingèrent contient une grande quantité de méiofaune et de petite macrofaune (Lebreton et al., 2013).

La transition entre les régimes microcarnivore et limnivore est diversement décrite et documentée. La cinétique de cette transition, et la gamme de taille à laquelle elle s'opère, peuvent différer selon les espèces et les aires géographiques. L'analyse du changement d'alimentation lors de la croissance des jeunes mulets de l'année est rendue complexe par l'impossibilité dans de nombreux cas de distinguer ce qui relève de l'effet taille de ce qui relève de l'effet saisonnier (e.g. Cambrony, 1983). Pour Cambrony (1983), l'existence d'une phase de transition est liée à l'acquisition du système filtreur (branchiospines). Sur le littoral provençal, les mulets *L. ramada*, *L. aurata* et *C. labrosus* de moins de 20 mm LST (25 mm LF) ne consomment que des proies animales tandis que les individus de plus de 55 mm LST (69 mm LF) ont une alimentation presque exclusivement végétale. Entre 20 et 55 mm LST, certains individus se nourrissent de proies animales, d'autres de végétaux, d'autres encore d'un mélange d'animaux et de végétaux (Albertini-Berhaut, 1974). Dans la baie de Scardovari, la transition vers un régime alimentaire herbivore ne s'opère pas avant 30 mm LST ; de plus, seuls certains individus de plus de 50 mm LST ont un régime strictement herbivore, les autres se nourrissant de zoobenthos, voire de zooplancton, en complément de la microflore benthique (Ferrari et Chieregato, 1981). Dans les lagunes du Roussillon et du Narbonnais, un régime mixte de transition est observé chez les jeunes de l'année de *L. aurata* entre le mois de mai et le mois d'août, période pendant laquelle la longueur moyenne évolue de 30 à 48 mm LST (Cambrony, 1983). Dans la baie de l'Aiguillon, Lebreton et al. (2013) relèvent des différences de composition isotopique entre les jeunes de l'année de *L. ramada* et *L. aurata* de moins de 30 mm LF et ceux de plus de 30 mm LF, les valeurs isotopiques évoluant fortement entre 20 et 30 mm LF. Cette différence est attribuée à une transition entre des proies planctoniques et des ressources benthiques.

Afin de distinguer les écophases associées aux espèces de mulets recensées dans la Gironde, deux possibilités tenant compte de la phase de transition alimentaire – et des informations parfois discordantes repérées dans la bibliographie – nous paraissent envisageables. La première consiste à retenir une taille intermédiaire pour effectuer la césure entre les stades microcarnivores et les stades limnobenthophages ; celle-ci se situerait entre 25 et 75 mm LF. La seconde option est de créer une écophase distincte pour couvrir la phase de transition.

28.1. Le mulet porc, *Liza ramada*

Dans le delta du Pô, les mulets porcs de moins de 28 mm LST sont presque exclusivement zooplanctonophages : ils consomment en particulier des larves de polychètes, des larves de copépodes et de cirripèdes, et des copépodes calanoïdes et cyclopoïdes. À partir du mois de juin (LST > 37 mm), les larves de bivalves, les nématodes, les copépodes harpacticoïdes et plus particulièrement les diatomées benthiques sont bien représentés dans les contenus stomacaux. En août (LST moyenne de 86 mm), les diatomées sont les seuls items consommés (Ferrari et Chieregato, 1981). Dans les lagunes du Roussillon et du Narbonnais, les mulets porcs de 17 à 22 mm LST consomment, en début avril, des copépodes pélagiques. Au mois de juillet, ils mesurent de 26 à 46 mm LST et se nourrissent surtout d'insectes dérivants et, dans une moindre mesure, de mysidacés (Cambrony, 1983). Les mulets porcs du delta de l'Èbre ont pour proies principales les copépodes cyclopoïdes et calanoïdes, ainsi que des chironomidés adultes et des polychètes (Gisbert et al., 1996). Les très petits mulets porcs de la Gironde

se nourrissent presque exclusivement de zooplancton. Ce n'est qu'à partir de 50 mm qu'ils acquièrent un comportement benthique et consomment une forte proportion de microalgues benthiques et de détritus. Dans cette classe de taille, oligochètes et zooplancton peuvent également représenter des ressources alimentaires non négligeables (CTGREF, 1979). Pasquaud (2006) confirme que le régime alimentaire des mulets porcs de plus de 100 mm se compose de micro-algues (benthiques et/ou planctoniques), de métazooplancton (larves de crustacés et œufs indéterminés), de copépodes et de détritus organiques. Aucun effet taille n'est détecté entre 100 et 600 mm : les micro-algues et les détritus sont dominants (%FO > 50%) tandis que le zooplancton et les copépodes représentent des proies secondaires. Dans les marais intertidaux de la baie du Mont Saint-Michel (Laffaille et al., 2002), le régime alimentaire des mulets porcs de plus de 100 mm se compose principalement d'items ayant une origine benthique : diatomées (100% FO ; 90% N), méiofaune – nématodes (77% FO ; 6,3% N) et copépodes (77% FO ; 1,0% N) – et détritus halophytiques (100% FO). Dans la partie saumâtre de l'estuaire du Tage, les mulets porcs d'une longueur moyenne de 217 mm LF consomment préférentiellement des microalgues benthiques ; les individus de la zone dulçaquicole de l'estuaire, d'une longueur moyenne de 132 mm LF, consomment au contraire des microalgues planctoniques (Almeida et al., 1993). Enfin, dans un lagon côtier saumâtre des îles Baléares, les mulets porcs de 120 à 250 mm LT se nourrissent de détritus, de microalgues, d'algues filamenteuses et de larves nauplii de copépodes (Cardona, 2001).

Table A.28 – Spectre alimentaire de l'espèce *Liza ramada*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LF < 40-45 mm	(1) Copépodes (FC81, CAMB83, G96), rotifères (FC81), petits insectes (e.g. larves, nymphes ou adultes de chironomidés ; CAMB83, G96), polychètes (G96), œufs, larves (copépodes, cirripèdes, polychètes ; FC81) et (2) microalgues
LF > 40-45 mm	Microalgues (diatomées, cyanophycées, etc.), algues filamenteuses, détritus organiques, copépodes, nématodes et autre zoobenthos (foraminifères, ostracodes)

Références : FC81, Ferrari et Chieregato (1981) ; CAMB83, Cambrony (1983) ; G96, Gisbert et al. (1996).

28.2. Le mulet doré, *Liza aurata*

Dans le delta du Pô, les mulet dorés jusqu'à une longueur moyenne d'au moins 30 mm LST se nourrissent principalement de zooplancton – copépodes, larves de cirripèdes et polychètes – et, dans une moindre mesure, d'amphipodes ; des insectes adultes sont parfois consommés. À une taille moyenne de 55 mm LST, la composition du bol alimentaire est très différente, incluant des polychètes, du méiobenthos (dont les nématodes), des diatomées et des insectes adultes (Ferrari et Chieregato, 1981). Dans les lagunes du Roussillon et du Narbonnais, la transition entre les régimes microcarnivore et limnivore s'effectue à une longueur de 45-50 mm LST. Au-dessous de cette taille, les mulets dorés se nourrissent essentiellement de copépodes calanoïdes, cyclopoïdes et harpacticoïdes et de leurs larves. Les annélides polychètes et leurs larves, les insectes adultes et les mysidacés constituent des proies secondaires. À partir de 45-50 mm LST, la microflore benthique (diatomées et cyanophycées) représente l'essentiel du bol alimentaire (Cambrony, 1983). Dans le delta de l'Èbre, les proies les plus communes des mulets dorés d'environ 30 mm LT sont des chironomidés adultes (%FO = 90%). Le zooplancton

est représenté par les copépodes cyclopoïdes (%FO = 20%) et les cladocères (%FO = 30%). Les diatomées benthiques sont également fréquentes (%FO = 30% ; Gisbert et al., 1996). Sur le littoral provençal, les individus de 15 à 50 mm LST consomment des copépodes harpacticoïdes (%FO = 64%) et d'autres crustacés (%FO = 26%) parmi lesquels figurent copépodes planctoniques, larves, amphipodes, isopodes et tanaïdacés. Les diatomées sont relativement fréquentes (%FO = 19%). Les spécimens plus grands se nourrissent de diatomées (%FO = 67%) et, dans une moindre mesure, de copépodes harpacticoïdes (%FO = 12%) et d'autres crustacés (%FO = 13%), ainsi que de nématodes (%FO = 10%) et de polychètes (%FO = 9% ; Albertini-Berhaut, 1973). Après avoir atteint leur comportement limnobenthophage, les mulets dorés de plus de 120 mm LT d'une lagune saumâtre des îles Baléares se nourrissent de détritus tout au long de l'année. Selon les saisons, les amphipodes et les hydrobies d'une part, et les diatomées et les cyanophycées d'autre part, sont intensément consommés (Cardona, 2001). Dans les chenaux intertidaux de la baie de l'Aiguillon, les mulets dorés d'un an s'alimentent à partir de la méiofaune, des plantes halophytiques, des détritus et du microphytobenthos (Lebreton et al., 2011).

Table A.29 – Spectre alimentaire de l'espèce *Liza aurata*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LF $<$ 45 mm	(1) Copépodes (calanoïdes, cyclopoïdes et harpacticoïdes) et leurs larves, larves de polychètes et de cirripèdes, petits insectes adultes (diptères, thysanoptères) et (2) amphipodes, microalgues (diatomées)
LF $>$ 45 mm	(1) Détritus, microalgues (diatomées et cyanophycées), nématodes, copépodes, amphipodes, mollusques (hydrobies), autre zoobenthos (foraminifères, ostracodes)

28.3. Le mulet à grosses lèvres ou mulet lippu, *Chelon labrosus*

Dans l'étang du Bourdigou, le passage du régime microcarnivore au comportement limnobenthophage s'effectue chez le mulet lippu à une taille comprise entre 45 et 64 mm LST. Avant cette transition, le régime alimentaire est éclectique : il se compose de cladocères, de copépodes et d'insectes à divers stades de développement (e.g. larves, nymphes et adultes de chironomidés). Annélides polychètes, amphipodes et œufs de poissons sont parfois ingérés en quantités non négligeables. Les mulets lippus de plus de 55 à 60 mm LST ont acquis leur comportement alimentaire définitif (Cambrony, 1983). Dans le delta de l'Èbre, les individus de 15 à 25 mm LT se nourrissent principalement de petits organismes planctoniques comme les copépodes et les cladocères. Les chironomidés adultes sont également fréquents (Gisbert et al., 1996). Dans la mer du Nord, sur le plateau continental belge, les copépodes représentent l'essentiel des contenus stomacaux des jeunes mulets lippus de plus de 20 mm (Vandendriessche et al., 2007). Après avoir atteint leur comportement limnobenthophage, les mulets lippus de 120 à 250 mm LT d'une lagune côtière saumâtre des îles Baléares consomment de manière très fréquente des détritus et des hydrobies. Suivant les saisons, les foraminifères et les ostracodes d'une part, les cyanophycées, les diatomées et les algues filamenteuses d'autre part, peuvent constituer d'importantes ressources alimentaires.

Table A.30 – Spectre alimentaire de l'espèce *Chelon labrosus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LF $<$ 55 mm	(1) Cladocères, copépodes, petits insectes (e.g. larves, nymphes ou adultes de chironomidés), polychètes, amphipodes, œufs, larves (copépodes, cirripèdes, polychètes)
LF $>$ 55 mm	(1) Microalgues (diatomées, cyanophycées, etc.), algues filamenteuses, détritus organiques, copépodes, nématodes et autre zoobenthos (foraminifères, ostracodes)

29. Le merlan, *Merlangius merlangus*

Les merlans adultes sont des grands prédateurs (de poissons) dans les eaux marines tandis que les juvéniles sont plutôt des prédateurs de crustacés supra-benthiques dans les estuaires (Du Buit et Merlina, 1985 ; Hislop et al., 1991 ; Pasquaud, 2006). Le régime alimentaire du merlan semble présenter deux voire trois changements majeurs au cours de la croissance (Hamerlynck et Hostens, 1993 ; Hostens et Mees, 1999). Dans un premier temps, le merlan se nourrit presque exclusivement de copépodes calanoïdes. Il s'alimente ensuite à partir de mysidacés et d'amphipodes, d'isopodes et de petits poissons. Dans un troisième temps, les macrocrustacés décapodes (crevettes, crabes, etc.) et les poissons constituent l'essentiel de son régime alimentaire, les premiers régressant au profit des seconds à mesure de la croissance. Au-delà d'une certaine taille, les merlans se nourrissent exclusivement de poissons. Les changements de régime alimentaire sont détectés à des tailles sensiblement différentes selon les études. Cette variabilité s'explique par la variabilité – saisonnière en particulier – de la disponibilité des proies dans le milieu et par les spécificités des milieux étudiés (i.e., estuaires et milieu côtier).

D'après Hamerlynck et Hostens (1993), le premier changement ontogénique de régime alimentaire aurait lieu autour de 50 mm LST (58 mm LT) dans les deltas du Rhin, de la Meuse et de l'Escaut ; le second se produirait autour de 100 mm LST (116 mm LT). Au terme du premier changement, les jeunes merlans se nourrissent de poissons, de mysidacés et d'amphipodes ; au terme du second, ils consomment des crevettes et des poissons.

Dans l'estuaire de la Gironde, les tailles des individus analysés par Pasquaud (2006) varient entre 71 et 360 mm LT et ne permettent d'identifier que le second changement de régime alimentaire. Celui-ci se produit à 100 mm LT. En-dessous de cette taille, les mysidacés sont les proies préférentielles tandis que les copépodes et les autres organismes du zooplancton sont des proies secondaires. À partir de 100 mm LT, les crevettes apparaissent dans les contenus stomacaux et deviennent dès lors l'une des proies principales ; leur importance relative augmente avec la taille des merlans, jusqu'à 250 mm LT. À partir de 100 mm LT, les amphipodes apparaissent également et l'importance des isopodes augmente, jusqu'à 250 mm LT. Dans cette étude, l'indice d'importance relative des poissons dans les estomacs s'établit autour de 10% quelle que soit la taille considérée.

Dans l'estuaire de la Severn, le régime alimentaire des merlans entre 28 et 150 mm LF est dominé numériquement par le mysidacé *Neomysis integer*, suivi par la crevette grise, une espèce d'amphipode, une autre espèce de mysidacé (*Praunus flexuosus*) et le gobie *Pomatoschistus minutus* (Moore et Moore, 1976). Le patron d'évolution du régime alimentaire avec la taille est différent d'un mois à l'autre, par exemple entre août et septembre. En août, *N. integer* domine numériquement et pondéralement les contenus stomacaux des individus de moins de

75 mm LF, devant la crevette grise ; à partir de cette taille, la biomasse de la crevette grise devient prépondérante. En septembre, chez les individus mesurant entre 25 et 50 mm LF, la crevette grise représente déjà 50% de la biomasse des éléments ingérés, contre 30% pour *N. integer* (Moore et Moore, 1976).

Table A.31 – Spectre alimentaire de l'espèce *Merlangius merlangus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT < 25-58 mm	Copépodes (calanoïdes)
Entre 25-58 et 100 mm LT	(1) Mysidacés et (2) copépodes, isopodes, crevettes et/ou petits poissons
Entre 100 et 300 mm LT	(1) Macrocrustacés décapodes (surtout les crevettes mais aussi les macroures et les brachyoures), poissons, isopodes, amphipodes
LT > 300 mm	(1) Poissons

30. La perche, *Perca fluviatilis*

Le régime alimentaire de la perche connaît au minimum deux changements majeurs au cours de l'ontogenèse (Persson et Greenberg, 1990 ; Pen et Potter, 1992). Strictement zooplanctonophage à la fin du stade larvaire et au stade postlarvaire, la perche se nourrit ensuite de macroinvertébrés, benthiques ou non. Plus tard au cours de la croissance, les perches consomment également des poissons, notamment d'autres perches ; au-delà d'une certaine taille, elle deviennent, en général (voir néanmoins Estlander et al., 2010), majoritairement piscivores (Persson et Greenberg, 1990 ; Rezsu et Specziár, 2006 ; Specziár et Rezsu, 2009).

Lors de la phase planctonophage, les copépodes – calanoïdes notamment – et les cladocères – daphnies en particulier – sont les proies prédominantes. Les rotifères sont consommés par les plus jeunes alevins mais rapidement délaissés et remplacés par les copépodes et les cladocères (Rezsu et Specziár, 2006 ; Specziár et Rezsu, 2009 ; Keith et al., 2011). À partir du moment où la perche acquiert un régime alimentaire macroinvertivore, les larves de chironomidés – benthiques ou non – sont des proies particulièrement consommées, dans les écosystèmes lacustres (Rezsu and Specziár, 2006). Les amphipodes, les isopodes (*Asellus aquaticus* notamment) et les mysidacés font partie des autres proies consommées (Rask, 1986 ; Lappalainen et al., 2001 ; Specziár et Rezsu, 2009 ; Estlander et al., 2010). Les poissons sont d'abord intégrés au régime alimentaire sans représenter des proies principales (Specziár et Rezsu, 2009). À partir d'une certaine taille, les perches deviennent, en général, majoritairement piscivores. D'autres proies, comme les décapodes – écrevisses voire crevettes – et les insectes, peuvent constituer des ressources de première importance (Pen et Potter, 1992 ; Lappalainen et al., 2001 ; Morgan et al., 2002 ; Rezsu and Specziár, 2006 ; Estlander et al., 2010). Le cannibalisme a été observé chez la perche dès 25 mm (Keith et al., 2011).

Les tailles auxquelles s'effectuent les transitions de régime alimentaire sont particulièrement variables et dépendent notamment de la disponibilité des ressources (e.g. zooplancton) et de la compétition avec d'autres espèces de poissons plus spécialisées, comme le gardon (Persson et Greenberg, 1990). La transition entre les régimes zooplanctonophage et macroinvertivore varie entre 20 mm LST et 160 mm LT, avec des valeurs intermédiaires reportées à 50, 100 et 120 mm LT (Pen et Potter, 1992 ; Specziár and Rezsu, 2009 ; Estlander et al., 2010). Les perches peuvent alterner entre un régime macroinvertivore et zooplanctonophage selon les

saisons, chez les individus mesurant entre 110 et 130 mm (Rask, 1986). Les poissons intègrent en général le régime alimentaire des perches à partir d'une taille comprise entre 80 mm LST et 120 mm LT. Le régime à dominante piscivore est observé chez les perches de plus de 120 à 200 mm LT (Pen et Potter 1992 ; Lappalainen et al., 2001 ; Morgan et al., 2002 ; Rezsu et Specziár, 2006).

Table A.32 – Spectre alimentaire de l'espèce *Perca fluviatilis*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT $<$ 50 mm	(1) Copépodes, cladocères
Entre 50 et 120 mm LT	(1) Insectes, amphipodes, isopodes, mysidacés et (2) copépodes, cladocères
Entre 120 et 160 mm LT	(1) Insectes, amphipodes et (2) poissons (téléostéens), décapodes, copépodes, cladocères
LT $>$ 160 mm	(1) Poissons (téléostéens), décapodes, insectes

31. Le flet européen, *Platichthys flesus*

Le flet (européen) a un comportement alimentaire peu sélectif. À l'exclusion des stades les plus précoces, il se nourrit des macroinvertébrés benthiques (endo-, épi- et hyperbentiques) les plus abondants dans le milieu. Au-delà d'une certaine taille, le flet consomme également des poissons – en particulier des gobies – mais leur importance dans le régime alimentaire reste secondaire (CTGREF, 1979 ; Costa, 1988 ; Aarnio et al., 1996 ; Andersen et al., 2005 ; Hampel et al., 2005 ; Pasquaud, 2006 ; Nissling et al., 2007 ; Martinho et al., 2008 ; Pasquaud et al., 2010 ; Mendes et al., 2014).

Deux changements ontogéniques de régime alimentaire peuvent être distingués chez le flet. Le premier se produit autour de 30-50 mm LT, le second autour de 100 mm LT. Jusqu'à une longueur 15 mm LST, les postlarves de flet ne consomment que des copépodes (Nissling et al., 2007). À partir de cette taille, le régime alimentaire se diversifie avec l'apparition dans les estomacs d'oligochètes, de chironomidés, d'amphipodes et, dans une moindre mesure, de mysidacés. Jusqu'à une taille comprise entre 30 et 50 mm LT, les microcrustacés (copépodes, ostracodes) continuent à être des proies de première importance (Aarnio et al., 1996 ; Nissling et al., 2007). Au-delà de 30 à 50 mm LT, les microinvertébrés ne sont plus consommés de manière significative : les macroinvertébrés constituent l'essentiel voire la totalité du bol alimentaire. La taille à laquelle s'effectue cette transition est située à 45 mm LT par Aarnio et al. (1996) et à 40 mm LST (soit 44 mm LT) par Nissling et al. (2007). À partir de 45mm LT, les polychètes, les oligochètes, les mysidacés, les amphipodes et les isopodes constituent des proies principales, selon leur disponibilité dans le milieu (CTGREF, 1979 ; Pihl, 1985 ; Costa, 1988 ; Aarnio et al., 1996 ; Andersen et al., 2005 ; Hampel et al., 2005 ; Pasquaud, 2006 ; Nissling et al., 2007 ; Martinho et al., 2008 ; Pasquaud et al., 2010 ; Mendes et al., 2014). Un second changement ontogénique de régime alimentaire, moins remarquable que le premier, s'opère vers 100 mm LT : il correspond à l'apparition de proies de plus grande taille – les décapodes (crevettes, e.g. *Crangon crangon*) et les poissons (e.g. les gobies) – dans les estomacs, en complément des proies précédemment citées. Leur contribution globale à l'alimentation du flet reste néanmoins secondaire (voir cependant Mendes et al., 2014). Pasquaud et al. (2010) relèvent des abondances inédites de mollusques bivalves dans les estomacs de flets mesurant

entre 147 à 333 mm LT : ceux-ci atteignent 73% du volume de l'ensemble des items ingérés.

Table A.33 – Spectre alimentaire de l'espèce *Platichthys flesus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT $<$ 45 mm	(1) Copépodes, oligochètes, chironomidés, amphipodes (pas encore les genres *Gammarellus* et *Corophium*) et (2) ostracodes, mysidacés
Entre 45 et 100 mm LT	(1) Polychètes, oligochètes, mysidacés, amphipodes, isopodes
LT $>$ 100 mm	(1) Polychètes, oligochètes, amphipodes, isopodes, mollusques bivalves et (2) décapodes (crevettes, tout particulièrement *Crangon crangon*) et téléostéens (gobies notamment)

32. Le gobie tacheté, *Pomatoschistus microps*

Le gobie tacheté a un comportement alimentaire carnivore plutôt généraliste : il se nourrit de crustacés (copépodes, mysidacés, amphipodes, isopodes, crevettes), d'annélides et de mollusques bivalves (Magnhagen et Wiederholm, 1982 ; Pihl, 1985 ; Doornbos et Twisk, 1987 ; Hampel et Cattrijsse, 2004 ; Salgado et al., 2004 ; Pasquaud, 2006 ; Dolbeth et al., 2008 ; Kellnreitner et al., 2012). La ou les catégories de proies dominantes sont variables selon les systèmes étudiés et semblent dépendre avant tout de la disponibilité de ces dernières dans le milieu. Il s'agit par exemple des copépodes et des mysidacés dans l'estuaire de la Gironde (Pasquaud, 2006), des amphipodes dans l'estuaire de l'Ythan (Healey, 1972) et des annélides polychètes dans les estuaires du Tage et du Mondego (Salgado et al., 2004 ; Dolbeth et al., 2008).

Parmi trois études consultées traitant des variations de régime alimentaire avec la taille, deux mettent en évidence une transition aux alentours de 30-40 mm LT entre une alimentation dominée, d'une part, par les copépodes et d'autres composantes du zooplancton ou de la méiofaune (ostracodes) et, d'autre part, par des crustacés de plus grande taille : mysidacés, amphipodes, isopodes (Doornbos et Twisk, 1987 ; Pasquaud, 2006). La troisième étude ne dégage pas de tendance générale d'évolution du bol alimentaire avec la taille du poisson ; elle relève néanmoins que les poissons ne sont pas consommés par les plus petits spécimens étudiés et que les crevettes ne sont ingérées que par les individus de plus de 45 mm LT (Salgado et al., 2004). Pihl (1985) observe que, bien que *Corophium volutator* et *Nereis* spp soient les proies préférées des gobies tachetés quelle que soit leur taille, seuls les individus de moins de 20 mm LT se nourrissent également de méiofaune (ostracodes et copépodes harpacticoïdes) et de copépodes calanoïdes.

33. Le gobie buhotte, *Pomatoschistus minutus*

Le gobie buhotte est un poisson carnivore plutôt généraliste : il se nourrit de proies variées dont les principales sont les copépodes, les mysidacés, les annélides, les amphipodes, les isopodes, les mollusques bivalves et les crevettes (Pihl, 1985 ; Doornbos et Twisk, 1987 ; Costa, 1988 ; Hamerlynck et Cattrijsse, 1994 ; Hostens et Mees, 1999 ; Salgado et al., 2004 ; Pasquaud, 2006 ; Dolbeth et al., 2008).

Table A.34 – Spectre alimentaire de l'espèce *Pomatoschistus microps*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT < 30-40 mm	(1) Copépodes (calanoïdes, harpacticoïdes), ostracodes et (2) zooplancton hors copépodes (essentiellement des œufs)
LT > 30-40 mm	(1) Amphipodes, isopodes, polychètes, mysidacés, crevettes (*), mollusques bivalves et (2) copépodes (**)

(*) Seulement à partir de 45 mm LT.

(**) D'après l'étude de Magnhagen et Wiederholm (1982), les larves de chironomidés pourraient être ajoutées en proies d'importance (2).

Un changement de régime alimentaire se produit lors de la croissance. Les petits individus consomment essentiellement des copépodes voire des mysidacés. À partir d'une taille comprise entre 30 et 45 mm LT, les gobies buhottes ciblent des proies de plus grande taille. Ainsi, dans le lac salé de Grevelingen (Pays-Bas) et dans l'estuaire de la Gironde, l'importance relative des copépodes diminue vers 40-50 mm LT au profit des mysidacés et des isopodes (Doornbos et Twisk, 1987 ; Pasquaud, 2006). Dans la mer du Nord, les copépodes cèdent la place aux mollusques bivalves et aux amphipodes à partir de 40 mm LT (Hamerlynck et Cattrijsse, 1994) ; dans l'Escaut occidental, aux mysidacés et, dans une moindre mesure, aux amphipodes chez les gobies buhottes de plus de 35 mm LT (Hostens et Mees, 1999). Malgré le changement de régime alimentaire, les individus de plus 30-45 mm LT consomment toujours des copépodes en grand nombre mais ceux-ci ne représentent plus qu'une faible proportion de la biomasse totale dans les contenus stomacaux (e.g. Salgado et al., 2004).

Table A.35 – Spectre alimentaire de l'espèce *Pomatoschistus minutus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT < 30-45 mm	(1) Copépodes (calanoïdes, harpacticoïdes) et (2) mysidacés, amphipodes, isopodes, annélides
LT > 30-45 mm	(1) Mysidacés, amphipodes, isopodes, annélides (polychètes et oligochètes), caridés (crevettes, surtout *Crangon crangon*), mollusques bivalves (*)

(*) Les copépodes peuvent éventuellement être ajoutés comme proies secondaires pour cette gamme de taille : ils contribuent peu à la biomasse mais leur proportion numérique peut être assez forte.

34. Le pseudorasbora, *Pseudorasbora parva*

Le régime alimentaire du pseudorasbora se compose de cladocères et de larves de chironomidés et, dans une moindre mesure, de détritus et de matière végétale (algues et macrophytes). D'autres items sont ingérés plus occasionnellement, par exemple les rotifères, les copépodes, les mollusques gastéropodes, les ostracodes et les larves d'insectes autres que les chironomes (Wolfram-Wais et al., 1999 ; Xie et al., 2000 ; Declerck et al., 2002 ; Park et Park, 2005 ; Xie et al., 2005 ; Gozlan et al., 2010 ; Shoniya et al., 2011 ; Bo et al., 2012).

Dans le lac de Neusiedl en Autriche, les jeunes pseudorasboras de l'année de plus de 32 mm LT se nourrissent presque exclusivement de larves de chironomidés. Les microcrustacés, les pupes de chironomidés et les autres insectes ne représentent qu'une faible part de la biomasse ingérée (Wolfram-Weis et al., 1999). En Chine, dans le lac Biandantang, le bol

alimentaire des pseudoraboras de 19 à 100 mm LT se compose essentiellement de cladocères (indice de prépondérance, IP, de 26%), de larves de chironomidés (23% IP), de matières non animales (15% IP) et de mollusques (14% IP). Les matières non animales se répartissent en proportions comparables entre les macrophytes, les algues et les détritus (Xie et al., 2000). Dans le lac Liangzi, en Chine, les individus mesurant en moyenne 53-56 mm LT consomment des cladocères (indice de prépondérance variant de 43% à 63%), des insectes aquatiques (16% à 40% IP), des macrophytes (6% à 17% IP) et des copépodes (2% à 8% IP ; Xie et al., 2005). Dans le lac Bazaleti, en Géorgie, les pseudoraboras mangent aussi bien du zooplancton et du zoobenthos que des végétaux (phytoplancton, périphyton) et des détritus organiques (Shoniya et al., 2011). Dans la rivière Bormida, au nord-ouest de l'Italie, les chironomidés et les ostracodes représentent respectivement 55% et 12% de la biomasse des proies ingérées ; les algues et les fines particules détritiques sont également fréquentes dans les estomacs (Bo et al., 2012).

L'étude de Declerck et al. (2002) est la seule à aborder explicitement le changement de régime alimentaire au cours de la croissance. Dans deux plans d'eau belges peu profonds, trois groupes de taille sont identifiés à partir de la nourriture consommée. Les individus de 20 à 24 mm LST s'alimentent exclusivement de cladocères. Entre 25 et 34 mm LST, le régime alimentaire est mixte et se partage entre les cladocères et les larves de chironomidés. Entre 35 et 64 mm LST, les larves de chironomidés représentent, en masse, plus de 90% de la nourriture ingérée (Declerck et al., 2002).

Table A.36 – Spectre alimentaire de l'espèce *Pseudorasbora parva*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
Entre 20 et 25 mm LST	(1) Cladocères
Entre 25 et 35 mm LST	(1) Cladocères, larves d'insectes (chironomidés)
Entre 35 et 64 mm LST	(1) Larves d'insectes (chironomidés) et (2) microcrustacés (cladocères, copépodes, ostracodes), algues, macrophytes, détritus

35. La raie bouclée, *Raja clavata*

La raie bouclée est prédatrice de gros crustacés (Pasquaud, 2006). Dans l'estuaire de la Gironde, les individus entre 265 et 600 mm LT se nourrissent préférentiellement d'isopodes, de crevettes et de crabes. Les amphipodes et les mysidacés sont également consommés, mais moins fréquemment (Pasquaud, 2006). Dans les eaux britanniques, principalement la mer d'Irlande et le canal de Bristol, les raies bouclées se nourrissent en grande partie de crustacés décapodes – crabes et crevettes – dès l'éclosion (100 mm LT). Annélides polychètes et poissons sont parfois retrouvés en grandes quantités dans leurs estomacs (Holden et Tucker, 1974).

Table A.37 – Spectre alimentaire de l'espèce *Raja clavata*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
Toutes tailles	(1) Gros crustacés (crevettes, crabes, isopodes, amphipodes) et (2) poissons et polychètes.

36. Le gardon, *Rutilus rutilus*

À l'âge adulte, les gardons sont des poissons omnivores : ils se nourrissent de détritus, d'algues microscopiques et filamenteuses, de macrophytes, de mollusques à coquille et d'arthropodes – notamment les insectes, aux stades larvaires et adultes. Il est néanmoins rare de trouver l'ensemble de ces items dans le régime alimentaire d'un même peuplement de gardons (voir néanmoins Jamet, 1994). Les variations de régime alimentaire entre peuplements ne semblent pas seulement liées aux écosystèmes étudiés – plans d'eau, rivières et eaux saumâtres. Ainsi, les mollusques à coquilles (bivalves, gastéropodes) sont la principale ressource alimentaire des gardons dans le lac Balaton (individus de plus de 120 mm LST) et dans le golfe de Finlande (Lappalainen et al., 2004 ; Specziár et Reszu, 2009). Les macroinvertébrés (insectes notamment) représentent 40% de la biomasse ingérée par les gardons d'un lac eutrophe (lac Aydat ; Jamet, 1994). Les détritus et les algues dominent très nettement le régime alimentaire des gardons d'un lac eutrophe peu profond en Suède et d'un réservoir d'eau douce en République Tchèque (Persson, 1983 ; Zapletal et al., 2014).

On note chez le gardon un changement important de régime au cours de l'ontogenèse. Les plus petits individus sont strictement zooplanctonophages dès le stade postlarvaire (Hjelm et al., 2003 ; Nunn et al., 2007 ; Specziár et Reszu, 2009) tandis que les plus grands spécimens sont omnivores et ne consomment pas – ou très peu – de zooplancton. Plusieurs études menées dans les écosystèmes lacustres montrent un changement de régime alimentaire lors de la croissance. Initialement dominé par le zooplancton, le régime alimentaire est ensuite dominé par les macroinvertébrés benthiques et/ou les végétaux et les détritus. La taille à laquelle se produit le changement est variable selon les études : elle oscille entre 15 mm LST et 150 mm LT (Specziár et Reszu, 2009 ; Nurminem et al., 2010). Dans le présent travail, une écophase distincte est créée tenir compte de l'étendue des valeurs de taille auxquelles le changement de régime alimentaire peut se produire.

Table A.38 – Spectre alimentaire de l'espèce *Rutilus rutilus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LF < 20-60 mm (*)	(1) Zooplancton (cladocères, copépodes)
Entre 20-60 et 90-150 mm LF	(1) Détritus, algues (diatomées), zooplancton (cladocères, copépodes), insectes, mollusques à coquille (bivalves, gastéropodes)
LF > 90-150 mm	(1) Détritus, algues (diatomées, algues filamenteuses), plantes (macrophytes), mollusques à coquille (bivalves, gastéropodes), insectes (larves de diptères et trichoptères par exemple)

(*) Pour 60 mm, voir Bohl (1980).

37. Le saumon atlantique, *Salmo salar*

Lors du projet CAPALEST, un seul saumon atlantique, d'une longueur de 168 mm LF, a été capturé dans la zone subtidale de l'estuaire de la Gironde. Étant donnée la taille de l'individu, la période (mai) et le lieu de sa capture, il s'agit en toute vraisemblance d'un *smolt* ou *saumonneau* en cours de migration vers la mer. Le cycle de vie du saumon comportant de nombreuses phases, nous nous sommes limités à caractériser le régime alimentaire du saumon atlantique

lors de sa migration catadrome, après avoir rappelé quelques informations essentielles sur cette migration.

Après une première phase de croissance en eau douce qui dure généralement un à deux ans en France (Keith et al., 2011), les juvéniles de saumon atlantique subissent un processus de smoltification qui leur confère la capacité à vivre dans des eaux salées. Ce processus, qui se déclenche alors que les poissons sont toujours en eau douce, se caractérise par des changements morphologiques, biochimiques, physiologiques et comportementaux. Parmi les changements morphologiques, les jeunes saumons atlantiques acquièrent un corps plus élancé et une coloration particulière, plus adaptés au milieu pélagique. À l'issue du processus de smoltification, les juvéniles sont appelés smolts ; ils mesurent à ce stade 100 à 200 mm LT (Thorstad et al., 2012). La migration des smolts des eaux douces vers la mer s'étale généralement sur trois à sept semaines entre avril et juillet. Pour la plupart des individus d'une population donnée, la migration s'effectue en une à deux semaines (Thorstad et al., 2012). D'après certaines observations difficilement généralisables, les smolts s'alimentent activement lors de la phase fluviale de leur migration. Leurs proies principales sont des jeunes stades d'insectes et des amphipodes. Parmi les jeunes stades d'insectes, des larves et nymphes de trichoptères, des larves et pupes de diptères et des nymphes d'éphéméroptères ont été recensés (Garnås et Hvidsten, 1986 ; Jutila et Jokikokko, 2008 ; Shustov et Belyakova, 2012).

La phase estuarienne de la migration est rapide (Thorstad et al., 2012). Nous n'avons pas répertorié d'étude documentant le régime alimentaire des smolts en estuaire, ni même attestant d'une prise alimentaire effective dans ces milieux. Lorsqu'ils atteignent les eaux marines, les jeunes saumons atlantiques deviennent des post-smolts, terme qui les désigne jusqu'au premier hiver passé en mer. Les post-smolts commencent à s'alimenter dès qu'ils arrivent en mer. Leurs proies principales sont des poissons – souvent des larves et des jeunes de l'année – et des crustacés – amphipodes planctoniques et euphausiacés (krill). Indépendamment de l'aire géographique, du type d'habitat et de la saison, les espèces de poissons les plus prédatées sont les lançons, le hareng, le capelan (*Mallotus villosus*) et les gadidés (Haugland et al., 2006 ; Thorstad et al., 2012).

Table A.39 – Spectre alimentaire de l'espèce *Salmo salar*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
Smolts (entre 100 et 200 mm LT)	(1) Jeunes stades d'insectes, amphipodes
Post-smolts (entre 100 et 200 mm LT)	(1) Poissons (larves et jeunes de l'année notamment), amphipodes, euphausiacés (krill)

38. Le sandre, *Sander lucioperca*

Classiquement associé aux eaux douces, le sandre se développe également dans les eaux saumâtres, e.g., la mer Baltique (Hansson et al., 1997). Dans les conditions optimales de disponibilité des proies, le sandre acquiert un régime alimentaire strictement piscivore dès 20 à 30 mm LST (Keith et al., 2011). De manière plus générale, la sandre connaît deux, voire trois, changements de régime alimentaire au cours de l'ontogenèse ; dès lors, il se nourrit exclusivement d'autres poissons (Specziár, 2005 ; Specziár et Rezsu, 2009).

Aux stades larvaire et post-larvaire, jusqu'à 20-30 mm LST, le sandre est strictement zoo-

planctonophage : cladocères et copépodes (et leurs larves nauplii) composent l'essentiel des contenus stomacaux (Sutela et Hyvärinen, 2002 ; Peterka et al., 2003 ; Specziár, 2005). Les juvéniles peuvent devenir piscivores dès 20-30 mm LST (Ginter et al., 2011). Cependant, si la disponibilité en ressources est suboptimale, ils consomment des proies intermédiaires, qu'il s'agisse de mysidacés, d'amphipodes (gammaridés), d'insectes (larves et pupes de chironomidés) ou de plus grands organismes zooplanctoniques appartenant aux groupes des cladocères et des copépodes (Popova et Sytina, 1977 *dans* Specziár, 2005 ; Specziár, 2005 ; Campbell, 1992 ; Specziár et Reszu, 2009 ; Ginter et al., 2011).

À partir de 100 mm LST, les items zooplanctoniques ne sont plus consommés et le comportement ichtyophage strict, ou majoritaire, est souvent acquis (Hansson et al., 1997 ; Persson et Brönmark, 2008 ; Pérez-Bote et Roso, 2012). Néanmoins, plusieurs études ont mis en évidence que les insectes ou les amphipodes peuvent continuer à être les proies principales jusqu'à environ 300 mm LF. Ainsi, dans deux lacs-réservoirs du sud de la France, les sandres de moins de 250 mm LT consomment préférentiellement des insectes : des trichoptères pour l'une des deux retenues et des diptères pour la seconde (Argillier et al., 2012). Dans le lac Beysehir en Turquie, les individus de 110 à 200 mm LF se nourrissent principalement d'amphipodes du genre *Gammarus* (71% FO) et, dans une moindre mesure, de mysidacés (24% FO). Ces catégories de proies restent importantes dans le régime alimentaire jusqu'à 300 mm LF (Balik, 1999). Par ailleurs, même lorsque les poissons sont les proies principales, les contenus stomacaux peuvent être complétés par d'autres catégories de proies, jusqu'à environ 300 mm. Par exemple, dans la mer Baltique, les mysidacés et la crevette grise *Crangon crangon* peuvent représenter ensemble jusqu'à 33% du volume des proies ingérées par les sandres mesurant entre 100 et 300 mm LT ; au-delà de cette taille, les deux catégories de crustacés ne représentent, ensemble, jamais plus de 7% (% V) du bol alimentaire (Hansson et al., 1997). À partir d'environ 300 mm LF, les poissons deviennent des proies obligatoires et prépondérantes, voire exclusives, pour le sandre (Hansson et al., 1997 ; Balik, 1999 ; Specziár et Rezsu, 2009 ; Argillier et al., 2012 ; Yağci et al., 2014).

Table A.40 – Spectre alimentaire de l'espèce *Sander lucioperca*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LST < 20-30 mm	(1) Cladocères, copépodes (et leurs larves nauplii)
Entre 20-30 et 100 mm LST	(1) Cladocères, copépodes (et leurs larves nauplii), mysidacés, crevettes, insectes (dont larves et pupes de chironomidés), amphipodes, poissons
Entre 100 mm LST et 300 mm LF	(1) Poissons, insectes, amphipodes et (2) crevettes, mysidacés
LF > 300 mm	(1) Poissons

39. Le rotengle, *Scardinius erythrophthalmus*

Le régime alimentaire du rotengle passe par trois phases successives au cours de l'ontogenèse. Zooplanctonophage aux stades larvaire et postlarvaire, le rotengle est ensuite omnivore et, à partir de 110-200 mm LF, essentiellement phytophage (Specziár et Rezsu, 2009 ; Keith et al., 2011 ; Kapuscinski et al., 2012). Les rotengles de moins de 20 mm LST (22 mm LF) se nourrissent principalement de petits organismes planctoniques (rotifères et microcrustacés

– cladocères et larves nauplii de copépodes) et de chironomidés à des stades de développement avancés (i.e. pupes et adultes ; Specziár et Rezsu, 2009 ; Kapuscinski et al., 2012 ; Nunn et al., 2012). À partir de 20 mm LST, le régime alimentaire se compose à la fois d'items d'origine animale et végétale. Dans le lac Balaton, les individus de 20 à 100 mm LST se nourrissent de matière végétale vivante (45% M), d'arthropodes de surface (25% M), de mollusques (20% M) et de détritus (< 5% M). La matière végétale vivante est constituée de macrophytes et d'algues, notamment de diatomées et d'algues filamenteuses attachées aux macrophytes (Specziár et Rezsu, 2009). À partir d'environ 100 mm LST, les végétaux et les détritus dominent nettement le régime alimentaire du rotengle ; les plus grands individus (> 200 mm LF) sont presque exclusivement phytophages.

Dans le lac Balaton, les spécimens de 100 à 250 mm LST consomment de la matière végétale vivante (85% M ; cf. supra) et des détritus (10% M ; Specziár et Rezsu, 2009). Dans le lac de Banyoles, en Espagne, les détritus (36% M) et la matière végétale (32% M) – incluant les végétaux vivants et les débris – forment la base de l'alimentation des rotengles de 138 à 259 mm LF. La composante animale de l'alimentation, qui représente une faible proportion de la biomasse totale ingérée, est dominée par les proies neustoniques, notamment les insectes, et les cladocères. Ostracodes, nématodes et larves de crevettes sont également consommés (García-Berthou et Moreno-Amich, 2000). Dans le Niagara, les rotengles de plus de 150 mm LT mangent essentiellement des macrophytes (88% FO ; 67% M). Algues filamenteuses et poissons complètent les contenus stomacaux (Kapuscinski et al., 2012). L'étude menée par Horppila et Nurminen (2009) en Norvège, dans le Lac Hiidenvesi, s'écarte de cette règle générale. Les individus de deux et trois ans y ont une alimentation à dominante animale (60% V) ; leurs proies sont des insectes vivant sur ou près de la surface (40% V) et, dans une moindre mesure, d'autres insectes et des mollusques.

Le régime alimentaire du rotengle est fortement influencé par la disponibilité des macrophytes et la température de l'eau (Kapuscinski et al., 2012 ; Prejs, 1984 *dans* Kapuscinski et al., 2012). Au-dessus de 16°C, les macrophytes sont abondamment consommés mais lorsque la température de l'eau est plus froide (< 14°C) le rotengle se nourrit également de proies animales, plus digestes, comme les poissons.

Table A.41 – Spectre alimentaire de l'espèce *Scardinius erythrophthalmus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LST < 20 mm (LF < 22 mm)	(1) Zooplancton (rotifères, cladocères, larves nauplii de copépodes), pupes et adultes d'insectes (chironomidés)
Entre 20 et 100 mm LST	(1) Végétaux (macrophytes et algues – diatomées et algues filamenteuses), insectes adultes (neustoniques) et (2) détritus, mollusques
Entre 100 et 250 mm LST	(1) Végétaux (macrophytes, algues filamenteuses, diatomées), détritus et (2) insectes (neustoniques), mollusques, poissons

40. Le turbot, *Scophthalmus maximus*

Seules deux études ont été mobilisées pour décrire les changements de régime alimentaire du turbot au cours de la croissance : la première concerne des individus de 60 à 700 mm LT dans la partie sud de la mer du Nord (Braber et de Groot, 1973) ; la seconde, des postlarves

et des juvéniles de 18 à 85 mm LST dans la partie centrale de la mer Baltique (Nissling et al., 2007).

Dans la mer Baltique, le régime alimentaire des turbots de moins de 30 mm LST (37 mm LT) est dominé numériquement par les copépodes (26% N), les chironomidés (20% N) et les amphipodes (16% N). Pondéralement, les poissons sont les proies les plus importantes (66% M), suivis par les mydisacés (25% M), les amphipodes (5% M) et les copépodes (4% M ; Nissling et al., 2007). Entre 30 et 85 mm LST, les proies les plus importantes sont les poissons (72% M ; 21% N) et les mysidacés (28% M ; 54% N). Les poissons sont essentiellement représentés par des juvéniles de gobies (genre *Pomatoschistus*) et d'épinoches (genre *Gasterosteus*). La proportion numérique de mysidacés ingérés décroît rapidement à partir de 57 mm LST, et atteint de faibles valeurs vers 65 mm LST (80 mm LT) ; les poissons remplacent alors les mysidacés (Nissling et al., 2007). Dans la mer du Nord, les turbots de 100 à 300 mm LT se nourrissent essentiellement de poissons et de crevettes (*Crangon crangon*). À partir de 300 mm LT, les poissons sont les seules proies ingérées (Braber et de Groot, 1973).

Table A.42 – Spectre alimentaire de l'espèce *Scophthalmus maximus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT $<$ 80 mm	(1) Poissons et (2) mysidacés
Entre 80 et 300 mm LT	(1) Poissons, crevettes
LT $>$ 300 mm	(1) Poissons

41. Le silure glane, *Silurus glanis*

Le silure glane est un poisson carnivore opportuniste. Deux changements principaux de régime alimentaire peuvent être identifiés au cours de l'ontogenèse. Le premier correspond à la fin des stades larvaire et postlarvaire. En dessous de 20 mm LT, les larves de silure glane consomment surtout des copépodes, mais aussi des cladocères, des oligochètes et des diptères. Entre 20 et 40 mm LT, les oligochètes et les amphipodes sont les items les plus fréquemment ingérés ; les copépodes disparaissent. À partir de 40 mm et jusqu'à 300 mm LT, le régime alimentaire se diversifie : il se compose de poissons (des jeunes de l'année pour les plus petits silures de cette gamme de taille), d'insectes (diptères, odonates et autres), d'annélides, de crustacés (mysidacés, amphipodes et crevettes) et, dans une moindre mesure, de débris végétaux (Copp et al., 2009). À partir de 300 mm LT, le silure est presque exclusivement piscivore. Des macrocrustacés (écrevisses) peuvent être consommés en complément ou en remplacement des poissons ; des amphibiens et des oiseaux sont parfois retrouvés dans les estomacs (Carol et al., 2009 ; Copp et al., 2009).

Table A.43 – Spectre alimentaire de l'espèce *Silurus glanis*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT $<$ 20 mm	(1) Copépodes et (2) cladocères, oligochètes et insectes (diptères)
Entre 20 et 40 mm LT	(1) Oligochètes et amphipodes
Entre 40 et 300 mm LT	(1) Poissons, insectes (diptères, odonates, etc.), annélides, crustacés (mysidacés, amphipodes, crevettes) et (2) débris végétaux
LT $>$ 300 mm	(1) Poissons, macrocrustacés (écrevisses)

42. La sole commune, *Solea solea*

Le régime alimentaire de la sole commune est généralement dominé par les annélides polychètes (e.g. *Nereis diversicolor*, spionidés). Les amphipodes (notamment *Corophium* spp) sont également fortement consommés ; ils sont dans certains cas les proies dominantes. Le régime alimentaire comprend par ailleurs, en quantités moindres, des crevettes (*Crangon crangon*), des isopodes, voire des mollusques bivalves comme *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica* (Braber et de Groot, 1973 ; CTGREF, 1979 ; Costa, 1988 ; Hostens et Mees, 1999 ; Cabral, 2000 ; Pasquaud, 2006 ; Dolbeth et al., 2008 ; Martinho et al., 2008).

Le régime alimentaire de la sole commune connaît, selon les sources, un ou deux changements majeurs au cours de l'ontogenèse. Le premier changement, documenté par le CTGREF (1979) et Amara et al. (2001), se produit autour de 50 mm LT. Il correspond à une transition entre un régime alimentaire dominé par les copépodes (et complété par les cumacés [3]) et un régime alimentaire où les polychètes et les amphipodes sont les proies principales (Amara et al., 2001). Pour le CTGREF (1979), les très petits bivalves et, dans une moindre mesure, les copépodes remplissent les estomacs des individus de 30 à 50 mm LT ; ce régime alimentaire diffère de celui des individus de taille supérieure. D'après certains auteurs, l'alimentation n'évolue plus de manière significative avec la taille des individus, au-delà de 50 mm LT (Braber et de Groot, 1973 ; Pasquaud, 2006). Pour d'autres auteurs, un second changement ontogénique se produit à une taille de 100 mm LT, caractérisé par une augmentation de l'importance relative des amphipodes et/ou des crevettes (CTGREF, 1979 ; Cabral, 2000). Les polychètes restent néanmoins des proies dominantes. De notre point de vue, ce changement reste plutôt subtil et ne justifie pas la distinction d'une écophase supplémentaire.

Table A.44 – Spectre alimentaire de l'espèce *Solea solea*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT < 50 mm	(1) Copépodes et (2) cumacés
LT > 50 mm	(1) Polychètes, amphipodes (*) et (2) crevettes, isopodes, mollusques bivalves (**)

(*) Les amphipodes sont à la limite entre des proies d'importance (1) et des proies d'importance (2).

(**) Les mollusques bivalves sont à la limite des proies d'importance (2).

43. La sole sénégalaise, *Solea senegalensis*

Le régime alimentaire de la sole sénégalaise en milieu naturel est beaucoup moins documenté que celui de la sole commune. Comme chez la sole commune, il se compose principalement de polychètes, de crustacés (amphipodes et autres) et de mollusques (e.g. *Scrobicularia plana*).

Quelques évolutions du régime alimentaire avec la taille sont relevées pour les soles sénégalaises de 23 mm à 304 mm LT dans l'estuaire du Tage (Cabral, 2000) : les mollusques bivalves (*S. plana*) sont davantage consommés par les individus de moins de 175 mm LT et les crustacés décapodes (*Crangon crangon*) par les individus de plus de 175 mm LT. Dans

3. Cumacés : ordre de crustacés appartenant au super-ordre des péracarides, au même titre que les isopodes, les amphipodes, les mysidacés et les tanaidacés par exemple.

l'estuaire de l'Èbre (Espagne), Garcia-Franquesa et al. (1996) montrent que l'abondance numérique et la fréquence d'occurrence des principales familles de polychètes restent les mêmes dans les contenus stomacaux des soles sénégalaises, quelle que soit la classe d'âge considérée (> 2 ans). Les familles dominantes de crustacés changent néanmoins avec l'âge : les apseudidés (tanaidacés) et les ampeliscidés (amphipodes) régressent au profit des décapodes (upogebiidés [4]). Étant donné les fortes similarités écologiques entre la sole commune et la sole sénégalaise, le régime alimentaire des écophases de la sole sénégalaise est caractérisé de manière similaire que celui de la sole commune.

Table A.45 – Spectre alimentaire de l'espèce *Solea senegalensis*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT < 50 mm	(1) Copépodes et (2) cumacés
LT > 50 mm	(1) Polychètes, amphipodes (**) et (2) décapodes (gébiidés), mollusques bivalves

(**) Les amphipodes sont à la limite entre les proies d'importance (1) et les proies d'importance (2).

44. La daurade royale, *Sparus aurata*

Deux changements qualitatifs et quantitatifs de régime alimentaire ont été identifiés lors de la croissance de la daurade royale : le premier autour de 25 mm LT et le second vers 70 mm LT (Ferrari et Chieregato, 1981 ; Tancioni et al., 2003, Russo et al., 2007). Entre 10 mm et 25 mm LT, les jeunes stades ont un régime alimentaire assez classique pour cette gamme de taille. Celui-ci ne dépend pas exclusivement des ressources planctoniques : il se compose de nématodes, de polychètes errantes, de copépodes harpacticoïdes et cyclopoïdes, de zooplancton (larves de cirripèdes) et, dans une moindre mesure, de mysidacés (Ferrari et Chieregato, 1981 ; Tancioni et al., 2003). La seconde classe de taille, entre 25 mm et 70 mm LT, consomme principalement des mysidacés, des polychètes errantes et des amphipodes. Ces trois types d'organismes représentent près de 90% du régime alimentaire (Tancioni et al., 2003). Les nématodes et les copépodes harpacticoïdes ont une importance en nette régression par rapport à la première classe de taille (Tancioni et al., 2003). Les daurades royales de plus de 70 mm LT se nourrissent de décapodes (*Carcinus* spp), de gastéropodes, de bivalves, d'amphipodes, de polychètes (errantes et sédentaires) et, dans une moindre mesure, d'isopodes et de poissons (Tancioni et al., 2003).

Table A.46 – Spectre alimentaire de l'espèce *Sparus aurata*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
Entre 10 et 25 mm LT	(1) Nématodes, polychètes errantes, copépodes, zooplancton hors copépodes (larves de cirripèdes) et (2) mysidacés
Entre 25 et 70 mm LT	(1) Mysidacés, polychètes errantes, amphipodes
LT > 70 mm	(1) Décapodes (crabes), mollusques gastéropodes, mollusques bivalves, amphipodes, polychètes errantes et (2) isopodes, poissons

4. Les upogebiidés appartiennent à l'infra-ordre des gébiidés et non des caridés (crevettes).

45. Le sprat européen, *Sprattus sprattus*

Le sprat (européen) est zooplanctonophage : il se nourrit principalement de copépodes (et de leurs larves nauplii), de cladocères, de larves cypris et de larves de mollusques. Parmi les copépodes, les calanoïdes sont largement majoritaires et les harpacticoïdes ont ponctuellement une importance secondaire. Le régime alimentaire du sprat n'évolue pas ou peu au cours de la croissance (Thiel et al., 1996 ; Peltonen et al., 2004 ; Pasquaud, 2006 ; Kellnreitner et al., 2012).

Dans l'estuaire de la Gironde, les sprats de 46 mm à 133 mm LF se nourrissent préférentiellement de copépodes calanoïdes (environ 43% FO), de larves de crustacés – nauplii (69% FO) et cypris (55% FO) – et de larves de mollusques (45% FO). Aucun effet taille n'est mis en évidence (Pasquaud, 2006). Dans le golfe de Finlande, en mer Baltique, les sprats de l'année (LT < 100 mm) et les individus plus âgés (LT > 100 mm) consomment presque exclusivement des cladocères (24% à 93% N) et des copépodes (5,6% à 72% N ; Peltonen et al., 2004). Dans les estuaires de l'Elbe et de la Weser, les contenus stomacaux se composent principalement de copépodes (56% à 79% N) et de leurs œufs (14% à 43% N ; Thiel et al., 1996). Dans un bassin tidal au nord de la mer des Wadden, les copépodes calanoïdes (69% à 96% N) dominent le bol alimentaire des sprats de 45 à 140 mm LT, quelle que soit la saison. Il est complété par les copépodes harpacticoïdes (0% à 20% N) et les larves cypris (0% à 13% N ; Kellnreitner et al., 2012). Enfin, dans la mer Adriatique, les sprats adultes se nourrissent également de copépodes (84% N) et, dans une moindre mesure, de larves de décapodes (8,8% N ; Tičina et al., 2000).

Table A.47 – Spectre alimentaire de l'espèce *Sprattus sprattus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
Toutes tailles	(1) Copépodes (et leur larves nauplii), cladocères, larves cypris de cirripèdes, larves de mollusques

46. Le chevesne, *Squalius cephalus*

Le chevesne est un poisson omnivore. Les jeunes chevesnes se nourrissent d'abord d'insectes aquatiques et terrestres à différents stades de développement (larves, nymphes, adultes), de phytoplancton et, dans une quantité moindre, de zooplancton (cladocères). À partir de trois ans, les chevesnes adoptent un régime alimentaire très diversifié ; ils consomment aussi bien des macrophytes, des débris végétaux, des algues filamenteuses et des détritus que des insectes et des poissons. Écrevisses, nématodes et mollusques complètent parfois le bol alimentaire. Les plus grands individus consomment moins de végétaux et davantage de poissons et d'écrevisses. Alors que des batraciens et des petits mammifères (rats) sont parfois retrouvés dans leurs estomacs, les plus grands individus ne mangent presque plus d'insectes (Hellawell, 1971 ; Mann, 1976 ; Piria et al., 2005 ; Balestrieri et al., 2006 ; Keith et al., 2011 ; Ünver et Erk'akan, 2011).

L'étude du régime alimentaire de chevesnes d'au moins trois ans (LST > 163 mm en moyenne) dans deux affluents de la rivière Wye (Grande-Bretagne) montre une prépondérance des végétaux – notamment des débris végétaux – et des détritus dans les estomacs. L'occurrence et

l'abondance des végétaux et des détritus s'élèvent à environ 50% (%FO) et 50% (%V) dans la rivière Lugg et à plus de 50% (%FO) et de 75% (%V) dans la rivière Afon Llynvi. Dans les deux rivières, la proportion d'algues filamenteuses, d'algues microscopiques (dont les diatomées) et de sédiments est supérieure à celle des macrophytes. La nourriture d'origine végétale occupe une place plus importante chez les individus de 163 à 335 mm LST dans la rivière Lugg (environ 60% V) que chez les individus de plus de 335 mm LST (40% V). Les poissons sont consommés en quantités limitées par les chevesnes de moins de 335 mm LST (10−13% V) et en plus fortes quantités par les individus de plus de 335 mm LST (43% V). Ce dernier groupe de taille se nourrit davantage d'écrevisses (environ 10% V). L'importance des insectes, et en particulier des larves d'insectes aquatiques, décroît avec l'âge. Les insectes « aériens », consommés par les jeunes chevesnes, sont délaissés par les spécimens les plus âgés (Hellawell, 1971).

Dans la rivière Stour (Grande-Bretagne), les chevesnes du groupe 0 (< 49 mm LF) consomment des larves de chironomidés (38% N), des nymphes d'éphéméroptères (9,5% N), des cladocères (8% N) et d'autres organismes terrestres et aquatiques (30% N). Les hémiptères aquatiques (36% N), les cladocères (21% N) et les larves de simulies (16% N) occupent une place plus importante chez les individus du groupe I-III (50−149 mm LF). Les chevesnes de plus de 150 mm LF se nourrissent préférentiellement de poissons (35% N) et de matières végétales – macrophytes (38% FO) et algues (11% FO). Des larves de trichoptères (13% N), des écrevisses (9% N), des larves de chironomidés (9% N) et d'autres organismes aquatiques (11% N) sont également consommés (Mann, 1976).

En Turquie, dans le lac Tödürge, le spectre alimentaire des chevesnes de 30 à 390 mm LF est décrit comme très large. Il se compose de phytoplancton, zooplancton, nématodes, insectes, poissons, macrophytes, plantes et de détritus d'origine animale. Alors que les stades larvaires sont planctonophages, les juvéniles adoptent souvent un régime alimentaire à dominante carnivore. Les individus de 30 à 90 mm LF préfèrent les organismes planctoniques (phytoplancton surtout, zooplancton de manière accessoire). Les classes de taille plus élevée (210−390 mm LF) se nourrissent de petits individus benthiques comme les nématodes, mais aussi d'insectes, de poissons et de macrophytes (Ünver et Erk'akan, 2011).

Table A.48 – Spectre alimentaire de l'espèce *Squalius cephalus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LF $<$ 150 mm	(1) Larves, nymphes et adultes d'insectes (chironomidés, simulies, éphéméroptères, hémiptères, etc.), phytoplancton et (2) cladocères (zooplancton)
Entre 150 et 370 mm LF	(1) Macrophytes (et débris végétaux), algues filamenteuses, détritus, insectes, poissons et (2) écrevisses, zoobenthos (nématodes), mollusques
LF $>$ 370 mm	(1) Poissons (anguilles, cyprinidés) et (2) algues filamenteuses, macrophytes, écrevisses

47. Le syngnathe aiguille, *Syngnathus acus*

Très peu de données sont disponibles concernant le régime alimentaire du syngnathe aiguille. Dans le golfe de Naples, des amphipodes et des crustacés décapodes ont été recensés dans les contenus stomacaux des syngnathes aiguilles mesurant en moyenne 208 mm LT (Zupo et Stübing, 2010). Par analogie avec des espèces relativement proches comme *Phyl-*

lopteryx taeniolatus et *Vanacampus poecilolaemus*, on peut supposer que les mysidacés sont consommés en forte proportion par le syngnathe aiguille (Kendrick et Hyndes, 2005). Aucune information directe n'a été trouvée concernant les jeunes stades.

Table A.49 – Spectre alimentaire de l'espèce *Syngnathus acus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT $<$ 150 mm	(1) Copépodes (calanoïdes), mysidacés, isopodes, amphipodes et (2) polychètes
LT $>$ 150 mm	(1) Mysidacés, amphipodes, crustacés décapodes (anomoures, caridés) et (2) isopodes

48. Le syngnathe de Duméril, *Syngnathus rostellatus*

Le syngnathe de Duméril consomme des petits crustacés planctoniques (copépodes), des mégalopes de crabe, des œufs et des larves de poissons (crabes notamment ; Vandendriessche et al., 2007 ; Girardin et Castelnaud, 2013 ; Froese et Pauly, 2014). Dans la mer du Nord, les syngnathes de Duméril de moins de 80 mm LT se nourrissent exclusivement de copépodes calanoïdes ; les individus de plus de 80 mm LT consomment, en plus, des copépodes harpacticoïdes et des mégalopes de crabes (Vandendriessche et al., 2007).

Table A.50 – Spectre alimentaire de l'espèce *Syngnathus rostellatus*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LT $<$ 80 mm	(1) Copépodes
LT $>$ 80 mm	(1) Copépodes, mégalopes de crabe, œufs et larves de poissons

49. La tanche, *Tinca Tinca*

Comme elle peut ingérer des végétaux – voire des détritus – en quantité non négligeable, la tanche est parfois décrite comme omnivore (Petridis, 1990 ; Benzer et al., 2007). Néanmoins, considérant que la composante animale domine généralement son régime alimentaire (Kennedy et Fitzmaurice, 1970 ; Giles et al., 1990 ; Michel et Oberdorff, 1995), il semble plus approprié de définir ce poisson comme un prédateur d'invertébrés généraliste et non sélectif (Gonzalez et al., 2000). Au cours de sa croissance, la tanche passe d'un régime alimentaire dominé par les microinvertébrés (cladocères et copépodes) à un régime dominé par les macroinvertébrés (Kennedy et Fitzmaurice, 1970 ; O'maoileidigh et Bracken, 1989). Les plus grands individus continuent à consommer du zooplancton mais, sauf exception, son importance est secondaire dans les contenus stomacaux (Michel et Oberdorff, 1995). Selon les auteurs, le changement de régime alimentaire se produit à une taille comprise entre 140 et 210 mm LF (Kennedy et Fitzmaurice, 1970 ; O'maoileidigh et Bracken, 1989). Les études postérieures à 1989 conduisent à plutôt retenir la valeur de 140 mm.

Les jeunes tanches de moins de 140 mm LF se nourrissent principalement de cladocères et de copépodes et, dans une moindre mesure, de jeunes stades d'insectes aquatiques (Copp et Mann, 1993 ; Michel et Oberdorff, 1995). Dans un bras de la vallée du Rhône, les rotifères

représentent par ailleurs 10% à 15% du nombre de proies animales ingérées par les juvéniles de 9 à 25 mm LST (Copp et Mann, 1993). Les proies principales des tanches de plus de 140 mm LF sont les larves et les nymphes d'insectes aquatiques (dont les larves de chironomidés), les mollusques (gastéropodes et bivalves), les isopodes (*Asellus* spp) et les amphipodes. Les microcrustacés (cladocères et copépodes) et la végétation ont généralement une importance secondaire (Kennedy et Fitzmaurice, 1970 ; Michel et Oberdorff, 1995 ; Gonzalez et al., 2000). Par contraste avec ce schéma général, Giles et al. (1990) montrent que le régime alimentaire des tanches de plus de 150 mm est presque exclusivement composé de cladocères dans un lac de kettle connecté à la rivière Great Ouse en Angleterre.

La présence de la végétation dans les contenus stomacaux est très variable selon les études. De manière générale, Michel et Oberdorff (1995) affirment que les plantes sont présentes dans la plupart des estomacs mais, sauf exception, en faible quantité. Leur ingestion pourrait être involontaire et liée à la prédation de macroinvertébrés associés aux végétaux. D'autres auteurs relèvent des fortes abondances de végétaux, par exemple dans le bras d'une rivière et dans un lac en Espagne (Gonzalez et al., 2000) ou dans le canal de Lancaster au nord de l'Angleterre (Petridis, 1990). En raison d'une décomposition rapide dans les estomacs, l'importance des oligochètes dans le régime alimentaire de la tanche est probablement sous-estimée ; ce phénomène n'est cependant pas spécifique à la tanche.

Table A.51 – Spectre alimentaire de l'espèce *Tinca tinca*

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
LF $<$ 140 mm	(1) Microcrustacés (cladocères, copépodes) et (2) jeunes stades d'insectes aquatiques
LF $>$ 140 mm	(1) Larves et nymphes d'insectes aquatiques (dont larves de chironomidés), mollusques (gastéropodes, bivalves), isopodes (*Asellus*), amphipodes et (2) Microcrustacés (cladocères, copépodes), végétation (macrophytes)

50. L'ombrine côtière, *Umbrina cirrosa*

Aucune étude décrivant spécifiquement le régime alimentaire de l'ombrine côtière n'a pu être consultée. D'après le site internet Fishbase (Froese et Pauly, 2014), les ombrines côtières se nourrissent d'invertébrés qui vivent sur ou près du fond. En élargissant la recherche bibliographique au genre *Umbrina* et en procédant par analogie avec l'espèce *Umbrina coroides*, on peut inférer que l'ombrine côtière consomme principalement des mysidacés et des amphipodes. Chez les individus de 20 à 135 mm LST, un changement ontogénique de régime alimentaire se produit à 55 mm LST : les individus de 20 à 55 mm LST consomment presque exclusivement à partir des mysidacés tandis que les amphipodes sont la nourriture principale des spécimens de 55 à 135 mm LST, les mysidacés n'ayant pour eux qu'une importance secondaire (Zahorcsak et al., 2000).

Table A.52 – Spectre alimentaire de l'espèce *Umbrina cirrosa*.

Intervalle de taille	Principales catégories de nourriture
Entre 20 et 55 mm LST	(1) Mysidacés
Entre 55 et 135 mm LST	(1) Amphipodes et (2) mysidacés
LST > 135 mm	Pas d'information recensée

51. Tableaux de synthèse

Table A.53 – Spectre alimentaire des écophases de poissons (1 sur 2).

Espèce	Ecoph.	LMin	LMax	MicInv	OeuLar	Annel	Arthro	MolCoq	Poiss	MicVeg	MacDet
Abramis brama	E1	15	100	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab
Abramis brama	E2	100	260	P1	Ab	Ab	P1	P2	Ab	Ab	P2
Abramis brama	E3	260	–	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Alburnus alburnus	E1	27	–	P1	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	P1	P1
Alosa alosa	E1	27	443	P1	P1	Ab	P1	Ab	P1	Ab	Ab
Alosa fallax	E1	–	36	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	P1
Alosa fallax	E2	36	178	P1	Ab	Ab	P1	Ab	P1	Ab	P1
Alosa fallax	E3	178	–	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	P1	Ab	Ab
Ameiurus melas	E1	–	50	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab
Ameiurus melas	E2	50	250	Ab	Ab	P1	P1	Ab	P2	Ab	P1
Ameiurus melas	E3	250	–	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	P1	Ab	P1
Ammodytes tobianus	E1	53	189	P1	P1	Ab	P2	Ab	Ab	Ab	Ab
Anguilla anguilla	E1	60	175	Ab	Ab	P1	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Anguilla anguilla	E2	175	400	Ab	Ab	P1	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Anguilla anguilla	E3	400	–	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Aphia minuta	E1	–	–	P1	P1	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Argyrosomus regius	E1	–	50	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Argyrosomus regius	E2	50	–	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	P2	Ab	Ab
Atherina presbyter	E1	–	115	P1	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab
Atherina presbyter	E2	115	–	P2	P2	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Barbus barbus	E1	–	118	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Barbus barbus	E2	118	–	Ab	Ab	Ab	P1	P1	Ab	P1	P1
Belone belone	E1	–	48	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab
Belone belone	E2	48	–	P2	P2	P2	P1	P2	P1	Ab	Ab
Blicca bjoerkna	E1	–	69	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab
Blicca bjoerkna	E2	69	–	P2	Ab	Ab	P1	P1	Ab	Ab	P1
Carassius gibelio	E1	23	94	P2	Ab	Ab	P2	Ab	Ab	P1	P2
Carassius gibelio	E2	94	468	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	P2	P1
Chelon labrosus	E1	–	45	P1	P1	P1	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Chelon labrosus	E2	45	–	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	P1	P1
Ciliata mustela	E1	–	45	P1	P2	Ab	P2	Ab	Ab	Ab	Ab
Ciliata mustela	E2	45	–	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	P2	Ab	Ab
Clupea harengus	E1	–	94.5	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab
Clupea harengus	E2	94.5	–	P1	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Conger conger	E1	–	200	–	–	–	–	–	–	–	–
Conger conger	E2	200	–	Ab	Ab	Ab	P2	Ab	P1	Ab	Ab
Ctenopharyngodon idella	E1	–	29	P1	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Ctenopharyngodon idella	E2	29	78	P2	Ab	Ab	P2	Ab	Ab	P1	P1
Ctenopharyngodon idella	E3	78	–	P2	Ab	Ab	P2	Ab	Ab	Ab	P1
Cyprinus carpio	E1	–	22	P1	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Cyprinus carpio	E2	22	132	P1	Ab	P2	P1	P2	Ab	Ab	Ab
Cyprinus carpio	E3	132	–	P2	Ab	P1	P1	P1	Ab	Ab	P1
Dicentrarchus labrax	E1	–	40	P1	P1	Ab	P2	Ab	Ab	Ab	Ab
Dicentrarchus labrax	E2	40	115	P2	Ab	P1	P1	Ab	P2	Ab	Ab
Dicentrarchus labrax	E3	115	–	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	P1	Ab	Ab
Dicentrarchus punctatus	E1	–	37	P1	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Dicentrarchus punctatus	E2	37	111	Ab	P1	P2	P1	Ab	P2	Ab	Ab
Dicentrarchus punctatus	E3	111	–	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	P1	Ab	Ab
Engraulis encrasicolus	E1	–	–	P1	P1	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Gambusia holbrooki	E1	–	–	P1	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	P2	P2
Gasterosteus aculeatus	E1	–	20	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab
Gasterosteus aculeatus	E2	20	75	P1	Ab	P2	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Gymnocephalus cernuus	E1	–	35	P1	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Gymnocephalus cernuus	E2	35	140	P2	Ab	Ab	P1	P2	P2	Ab	Ab
Gymnocephalus cernuus	E3	140	–	P2	Ab	Ab	P1	P2	P1	Ab	Ab
Hippocampus hippocampus	E1	69	104	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	P2
Lepomis gibbosus	E1	–	35	P1	Ab	Ab	P2	Ab	Ab	Ab	Ab
Lepomis gibbosus	E2	35	118	P2	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Lepomis gibbosus	E3	118	–	Ab	Ab	Ab	P1	P1	P1	Ab	Ab
Liza aurata	E1	–	45	P1	P1	P1	P1	Ab	Ab	P2	Ab
Liza aurata	E2	45	–	P1	Ab	Ab	P1	P1	Ab	P1	P1
Liza ramada	E1	–	42.5	P1	P1	P1	P1	Ab	Ab	P2	Ab
Liza ramada	E2	42.5	–	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	P1	P1
Merlangius merlangus	E1	–	42	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab
Merlangius merlangus	E2	42	99	P2	Ab	Ab	P1	Ab	P2	Ab	Ab
Merlangius merlangus	E3	99	294	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	P1	Ab	Ab
Merlangius merlangus	E4	294	–	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	Ab
Perca fluviatilis	E1	–	47.5	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab
Perca fluviatilis	E2	47.5	112	P2	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Perca fluviatilis	E3	112	149	P2	Ab	Ab	P1	Ab	P2	Ab	Ab
Perca fluviatilis	E4	149	–	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	P1	Ab	Ab
Platichthys flesus	E1	–	45	P1	Ab	P1	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Platichthys flesus	E2	45	100	Ab	Ab	P1	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Platichthys flesus	E3	100	–	Ab	Ab	P1	P1	P1	P2	Ab	Ab
Pomatoschistus microps	E1	–	40	P1	P2	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab
Pomatoschistus microps	E2	40	–	P2	Ab	P1	P1	P1	Ab	Ab	Ab
Pomatoschistus minutus	E1	–	42.5	P1	Ab	P2	P2	Ab	Ab	Ab	Ab
Pomatoschistus minutus	E2	42.5	–	Ab	Ab	P1	P1	P1	Ab	Ab	Ab

Abréviations pour les catégories de nourriture : MicInv, Microinvertébrés ; OeuLar, Oeufs et larves de la macrofaune (macroinvertébrés et poissons téléostéens) ; Annel, Annélides ; Arthro, Arthropodes (insectes, collemboles, arachnides, eucaridés, péracarides) ; MolCoq, Mollusques à coquille ; Poiss, Poissons téléostéens ; MicVeg, Microphytes ; MacDet, Macrophytes et détritus. Catégories d'importance de la nourriture : P1, Importance de premier ordre ; P2, Importance secondaire ; Ab, Présence accessoire ou absence du régime alimentaire.

Table A.54 – Spectre alimentaire des écophases de poissons (2 sur 2).

Espèce	Ecoph.	LMin	LMax	MicInv	OeuLar	Annel	Arthro	MolCoq	Poiss	MicVeg	MacDet
Pseudorasbora parva	E1	–	28	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab
Pseudorasbora parva	E2	28	40	P1	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Pseudorasbora parva	E3	40	–	P2	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	P2	P2
Raja clavata	E1	–	–	Ab	Ab	P2	P1	Ab	P2	Ab	Ab
Rutilus rutilus	E1	–	40	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab
Rutilus rutilus	E2	40	120	P1	Ab	Ab	P1	P1	Ab	P1	P1
Rutilus rutilus	E3	120	–	Ab	Ab	Ab	P1	P1	Ab	P1	P1
Salmo salar	E1	91	182	Ab	P1	Ab	P1	Ab	P1	Ab	Ab
Sander lucioperca	E1	–	29	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab
Sander lucioperca	E2	29	115	P1	Ab	Ab	P1	Ab	P1	Ab	Ab
Sander lucioperca	E3	115	300	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	P1	Ab	Ab
Sander lucioperca	E4	300	–	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	Ab
Scardinius erythrophthalmus	E1	–	24	P1	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Scardinius erythrophthalmus	E2	24	115	Ab	Ab	Ab	P1	P2	Ab	P1	P1
Scardinius erythrophthalmus	E3	115	–	Ab	Ab	Ab	P2	P2	P2	P1	P1
Scophthalmus maximus	E1	–	80	Ab	Ab	Ab	P2	Ab	P1	Ab	Ab
Scophthalmus maximus	E2	80	300	Ab	Ab	Ab	P2	Ab	P1	Ab	Ab
Scophthalmus maximus	E3	300	–	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	Ab
Silurus glanis	E1	–	20	P1	Ab	P2	P2	Ab	Ab	Ab	Ab
Silurus glanis	E2	20	40	Ab	Ab	P1	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Silurus glanis	E3	40	300	Ab	Ab	P1	P1	Ab	P1	Ab	P2
Silurus glanis	E4	300	–	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	P1	Ab	Ab
Solea solea	E1	–	50	P1	Ab	Ab	P2	Ab	Ab	Ab	Ab
Solea solea	E2	50	–	Ab	Ab	P1	P1	P2	Ab	Ab	Ab
Solea senegalensis	E1	–	50	P1	Ab	Ab	P2	Ab	Ab	Ab	Ab
Solea senegalensis	E2	50	–	Ab	Ab	P1	P1	P2	Ab	Ab	Ab
Sparus aurata	E1	–	24	P1	P1	P1	P2	Ab	Ab	Ab	Ab
Sparus aurata	E2	24	64	Ab	Ab	P1	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Sparus aurata	E3	64	–	Ab	Ab	P1	P1	P1	P2	Ab	Ab
Sprattus sprattus	E1	–	–	P1	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab
Squalius cephalus	E1	–	150	P2	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	P1	Ab
Squalius cephalus	E2	150	370	P2	Ab	Ab	P1	P2	P1	Ab	P1
Squalius cephalus	E3	370	–	Ab	Ab	Ab	P2	Ab	P1	Ab	P2
Syngnathus acus	E1	–	150	P1	Ab	P2	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Syngnathus acus	E2	150	–	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Syngnathus rostellatus	E1	–	80	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab
Syngnathus rostellatus	E2	80	–	P1	P1	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab
Tinca tinca	E1	–	140	P1	Ab	Ab	P2	Ab	Ab	Ab	Ab
Tinca tinca	E2	140	–	P2	Ab	Ab	P1	P1	Ab	Ab	P2
Umbrina spp	E1	–	67	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Umbrina spp	E2	67	164	Ab	Ab	Ab	P1	Ab	Ab	Ab	Ab
Umbrina spp	E3	164	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Abréviations pour les catégories de nourriture : MicInv, Microinvertébrés ; OeuLar, Oeufs et larves de la macrofaune (macroinvertébrés et poissons téléostéens) ; Annel, Annélides ; Arthro, Arthropodes (insectes, collemboles, arachnides, eucaridés, péracarides) ; MolCoq, Mollusques à coquille ; Poiss, Poissons téléostéens ; MicVeg, Microphytes ; MacDet, Macrophytes et détritus. Catégories d'importance de la nourriture : P1, Importance de premier ordre ; P2, Importance secondaire ; Ab, Présence accessoire ou absence du régime alimentaire.

52. Références bibliographiques

Aarnio, K., Bonsdorff, E., Rosenback, N., 1996. Food and feeding habits of juvenile flounder Platichthys flesus (L.), abd turbot Scophthalmus maximus L. in the åland archipelago, northern Baltic Sea. Journal of Sea Research 36, 311–320.

Abi-Ayad, S.-M.E.-A., Kerkouf, S.A., Mehidi, S.A., Saddikioui, L., Ben SahlaTalet, A., 2011. Données préliminaires sur la composition du régime alimentaire du congre (Conger conger, Linnaeus, 1758) de la côte occidentale algérienne. European Journal of Scientific Research 64, 314–324.

Alatalo, R.V., 1981. Problems in the Measurement of Evenness in Ecology. Oikos 37, 199–204.

Albertini-Berhaut, J., 1974. Biologie des stades juveniles de Teleosteens Mugilidae Mugil auratus Risso 1810, Mugil capito Cuvier 1829 et Mugil saliens Risso 1810. Aquaculture 4, 13–27.

Albertini-Berhaut, J., 1973. Biologie des stades juveniles de téleostéens mugilidae Mugil auratus Risso 1810, Mugil capito Cuvier 1829 et Mugil saliens Risso 1810: I. Régime alimentaire. Aquaculture 2, 251–266.

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., Laffargue, P., Dewarumez, J.M., Maryniak, C., Lagardére, F., Luzac, 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.

Anastasopoulou, A., Mytilineou, C., Lefkaditou, E., Kavadas, S., Bekas, P., Smith, C.J., Papadopoulou, K.N., Christides, G., 2013. The diet and feeding ecology of Conger conger (L. 1758) in the deep waters of the Eastern Ionian Sea. Mediterranean Marine Science 14, 365–368.

Andersen, B.S., Carl, J.D., Grønkjær, P., Støttrup, 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.

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., Baglinière, J.L., Sabatié, R., Alexandrino, P., 2003. Alosa alosa and Alosa fallax spp.: literature review and bibliography. Environment Agency, Warrington, UK.

Argillier, C., Barral, M., Irz, P., 2012. Growth and diet of the pikeperch Sander lucioperca (L.) in two French reservoirs. Archives of Polish Fisheries 20, 191–200.

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.

Audousset, D., 1978. Le bar (Dicentrarchus labrax): zoologie et élevage (Thèse pour le doctorat vétérinaire). Faculté de Médecine de Créteil.

Baldó, F., Drake, P., 2002. A multivariate approach to the feeding habits of small fishes in the Guadalquivir Estuary (SW Spain).

Balestrieri, A., Prigioni, C., Remonti, L., Sgrosso, S., Priore, G., 2006. Feeding ecology of Leuciscus cephalus and Rutilus rubilio in southern Italy. Italian Journal of Zoology 73, 129–135.

Balik, İ., 1999. The Feeding Features of The Pike-perch (Stizostedion lucioperca) Population in Lake Beyşehir. Turk J Zool 23, 189–194.

Bamber, R.N., Henderson, P.A., Turnpenny, A.W.H., 1985. The Early Life History of The Sand Smelt (Atherina Presbyter). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 65, 697–706.

Barnabé, G., 1980. Exposé synoptique des données biologiques sur le loup ou bar, Dicentrarchus labrax (Linné, 1758). Synopsis FAO sur les pêches 70.

Benzer, S.Ş., Gül, A., Yilmaz, M., 2007. The feeding biology of Tinca tinca L., 1758 living in Hirfanlı Dam Lake. Fen Bilimleri Dergisi 28.

Bergersen, R., 1996. Sticklebacks from Greenland. Journal of Fish Biology 48, 799–801.

Bergman, E., 1991. Changes in Abundance of Two Percids, Perca fluviatilis and Gymnocephalus cernuus, along a Productivity Gradient: Relations to Feeding Strategies and Competitive Abilities. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48, 536–545.

Bergman, E., Greenberg, L.A., 1994. Competition between a Planktivore, a Benthivore, and a Species with Ontogenetic Diet Shifts. Ecology 75, 1233–1245.

Bischoff, A., Freyhof, J., 1998. Seasonal shifts in day-time resource use of 0+ barbel, Barbus barbus, in: Copp, G.H., Kováč, V., Hensel, K. (Eds.), When Do Fishes Become Juveniles?, Developments in Environmental Biology of Fishes. Springer Netherlands, pp. 199–212.

Blanco, S., Romo, S., Villena, M.-J., 2004. Experimental Study on the Diet of Mosquitofish (Gambusia holbrooki) under Different Ecological Conditions in a Shallow Lake. International Review of Hydrobiology 89, 250–262.

Bo, T., Cammarata, M., Candiotto, A., Fenoglio, S., 2012. Trophic preferences of three allochthonous fishes in Bormida River (Alessandria, NW Italy). Hidrobiológica 22, 195–200.

Boët, P., 1981. Eléments d'écologie du poisson-chat, Ictalurus melas (Rafinesque, 1820), du lac de Créteil: structure et dynamique de la population exploitation des ressources alimentaires et production.

Bogacka-Kapusta, E., Kapusta, A., 2007. The diet of roach, Rutilus rutilus (L.), and bleak, Alburnus alburnus (L.) larvae and fry in the shallow littoral zone of a heated lake. Archiwum Rybactwa Polskiego.

Bohl, E., 1979. Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish. Oecologia 44, 368–375.

Borme, D., Tirelli, V., Brandt, S.B., Umani, S.F., Arneri, E., 2009. Diet of Engraulis encrasicolus in the northern Adriatic Sea (Mediterranean): ontogenetic changes and feeding selectivity. Marine Ecology Progress Series 392, 193–209.

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.

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.N., Ohmert, B., 2001. Diet of juvenile meagre, Argyrosomus regius, within the Tagus estuary. Cahiers de biologie marine 42, 289–293.

Cabral, J.A., Mieiro, C.L., Marques, J.C., 1998. Environmental and biological factors influence the relationship between a predator fish, Gambusia holbrooki, and its main prey in rice fields of the Lower Mondego River Valley (Portugal). Hydrobiologia 382, 41–51.

Cambrony, M., 1983. Recrutement et biologie des stades juveniles de Mugilidae (Poissons-Teleosteens) dans trois milieux lagunaires du Roussillon et du Narbonnais (Salses-Leucate, Lapalme, Bourdigou). Université de Perpignan, Perpignan, France.

Campbell, R.N.B., 1992. Food of an introduced population of pikeperch, Stizostedion lucioperca L., in Lake Egirdir, Turkey. Aquaculture Research 23, 71–85.

Cardona, L., 2001. Non-competitive coexistence between Mediterranean grey mullet: evidence from seasonal changes in food availability, niche breadth and trophic overlap. Journal of Fish Biology 59, 729–744.

Carol, J., Benejam, L., Benito, J., García-Berthou, E., 2009. Growth and diet of European catfish (Silurus glanis) in early and late invasion stages. Fundamental and Applied Limnology / Archiv f??r Hydrobiologie 174, 317–328.

Carpentier, A., Como, S., Dupuy, C., Lefrançois, C., Feunteun, E., 2014. Feeding ecology of Liza spp. in a tidal flat: Evidence of the importance of primary production (biofilm) and associated meiofauna. Journal of Sea Research, Trophic significance of

microbial biofilm in tidal flats 92, 86–91.

Chappaz, R., Brun, G., Olivari, G., 1987. Mise en évidence de différences de régime alimentaire dans une population d'ablettes Alburnus alburnus (L.) dans le lac de Sainte-Croix. Conséquences sur la croissance et la fécondité, in: Annales de Limnologie-International Journal of Limnology. EDP Sciences, pp. 245–252.

Cherghou, S., Khodari, M., Yaâkoubi, F., Benabid, M., Badri, A., 2002. Contribution à l'étude du régime alimentairedu barbeau (Barbus barbus callensis Valenciennes, 1842) d'un cours d'eau du Moyen-Atlas (Maroc): Oued Boufekrane. Revue des sciences de l'eau/Journal of Water Science 15, 153–163.

Chilton, E.W., Muoneke, M.I., 1992. Biology and management of grass carp (Ctenopharyngodon idella, Cyprinidae) for vegetation control: a North American perspective. Reviews in fish biology and fisheries 2, 283–320.

Copp, G.H., Mann, R.H.K., 1993. Comparative growth and diet of tench Tinca tinca (L.) larvae and juveniles from river floodplain biotopes in France and England. Ecology of Freshwater Fish 2, 58–66.

Copp, G.H., Robert Britton, J., Cucherousset, J., García-Berthou, E., Kirk, R., Peeler, E., Stakėnas, S., 2009. Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish Silurus glanis in its native and introduced ranges*. Fish and Fisheries 10, 252–282.

Costa, M.J., 1988. Ecologie alimentaire des poissons de l'estuaire du Tage. Cybium 12, 301–320.

CTGREF, 1979. Etude halieutique de l'estuaire de la Gironde. CTGREF. Division : Aménagements littoraux et aquaculture, Bordeaux.

Cudmore, B., Mandrak, N.E., 2004. Biological synopsis of grass carp (Ctenopharyngodon idella). Canadian manuscript report of fisheries and Aquatic Sciences 2705.

De Silva, S.S., 1973. Food and feeding habits of the herring Clupea harengus and the sprat C. sprattus in inshore waters of the west coast of Scotland. Marine Biology 20, 282–290.

Declerck, S., Louette, G., De Bie, T., De Meester, L., 2002. Patterns of diet overlap between populations of non-indigenous and native fishes in shallow ponds. Journal of Fish Biology 61, 1182–1197.

Dolbeth, M., Martinho, F., Leitão, R., Cabral, H., Pardal, M.A., 2008. Feeding patterns of the dominant benthic and demersal fish community in a temperate estuary. Journal of Fish Biology 72, 2500–2517.

Doornbos, G., Twisk, F., 1987. Density, growth and annual food consumption of gobiid fish in the saline Lake Grevelingen, The Netherlands. Netherlands Journal of Sea Research 21, 45–74.

Dorman, J.A., 1991. Investigations into the biology of the garfish, Belone belone (L.), in Swedish waters. Journal of Fish Biology 39, 59–69.

Dorman, J.A., 1988. Diet of the garfish, Belone belone (L.), from Courtmacsherry Bay, Ireland. Journal of Fish Biology 33, 339–346.

Du Buit, M.-H., Merlina, F., 1985. Alimentation du merlan Merlangius merlangus L. en Mer Celtique. Revue des Travaux de l'Institut des Pêches maritimes 49, 5–12.

Dukowska, M., Grzybkowska, M., Marsza\l, L., Zięba, G., 2009. The food preferences of three-spined stickleback, Gasterosteus aculeatus L., downstream from a dam reservoir. Oceanological and Hydrobiological Studies 38, 39–50.

Erguden, S.A., 2013. Age, growth, sex ratio and diet of eastern mosquitofish Gambusia holbrooki Girard, 1859 in Seyhan Dam Lake (Adana/Turkey). Iranian Journal of Fisheries Sciences 12, 204–218.

Estlander, S., Nurminen, L., Olin, M., Vinni, M., Immonen, S., Rask, M., Ruuhijärvi, J., Horppila, J., Lehtonen, H., 2010. Diet shifts and food selection of perch Perca fluviatilis and roach Rutilus rutilus in humic lakes of varying water colour. Journal of Fish Biology 77, 241–256.

Ferrari, I., Chieregato, A.R., 1981. Feeding habits of juvenile stages of Sparus auratus L., Dicentrarchus labrax L. and Mugilidae in a brackish embayment of the Po River delta. Aquaculture 25, 243–257.

Fonseca, L., Colclough, S., Hughes, R.G., 2011. Variations in the feeding of 0-group bass Dicentrarchus labrax (L.) in managed realignment areas and saltmarshes in SE England. Hydrobiologia 672, 15–31.

Foster, S.J., Vincent, A.C.J., 2004. Life history and ecology of seahorses: implications for conservation and management. Journal of Fish Biology 65, 1–61.

Froese, R., Pauly, D., 2014a. Syngnathus rostellatus (Nilsson, 1855) [WWW Document]. FishBase. URL http://www.fishbase.org (accessed 3.14.17).

Froese, R., Pauly, D., 2014b. Umbrina canariensis (Valenciennes, 1843) [WWW Document]. FishBase. URL http://www.fishbase.org (accessed 3.14.17).

Froese, R., Pauly, D., 2014c. Umbrina cirrosa (Linnaeus, 1758) [WWW Document]. FishBase. URL http://www.fishbase.org (accessed 3.14.17).

García-Berthou, E., 2001. Size- and depth-dependent variation in habitat and diet of the common carp (Cyprinus carpio). Aquat. sci. 63, 466–476.

García-Berthou, E., 1999. Food of introduced mosquitofish: ontogenetic diet shift and prey selection. Journal of Fish Biology 55, 135–147.

García-Berthou, E., Moreno-Amich, R., 2000. Food of introduced pumpkinseed sunfish: ontogenetic diet shift and seasonal variation. Journal of Fish Biology 57, 29–40.

Garcia-Franquesa, E., Molinero, A., Valero, J., Flos, R., 1996. Influence of sex, age and season on the feeding habits of the flatfish Solea senegalensis. Environ Biol Fish 47, 289–298.

Garnås, E., Hvidsten, N.A., 1986. The food of Atlantic salmon Salmo salar L. and brown trout Salmo trutta L. smolts during migration in the Orkla River, Norway. Fauna Norvegica, Series A 6, 24–28.

Garner, P., 1996. Microhabitat use and diet of 0+ cyprinid fishes in a lentic, regulated reach of the River Great Ouse, England. Journal of Fish Biology 48, 367–382.

Giles, N., Street, M., Wright, R.M., 1990. Diet composition and prey preference of tench, Tinca tinca (L.), common bream, Abramis brama (L.), perch, Perca fluviatilis L. and roach, Rutilus rutilus (L.), in two contrasting gravel pit lakes: potential trophic overlap with wildfowl. Journal of fish biology 37, 945–957.

Ginter, K., Kangur, K., Kangur, A., Kangur, P., Haldna, M., 2011. Diet patterns and ontogenetic diet shift of pikeperch, Sander lucioperca (L.) fry in lakes Peipsi and Võrtsjärv (Estonia). Hydrobiologia 660, 79–91.

Girardin, M., Castelnaud, G., 2013. Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde: suivi des captures 2012, étude de la faune circulante 2012. Irstea.

Gisbert, E., Cardona, L., Castelló, F., 1996. Resource partitioning among planktivorous fish larvae and fry in a Mediterranean coastal lagoon. Estuarine, Coastal and Shelf Science 43, 723–735.

Gkenas, C., Oikonomou, A., Economou, A., Kiosse, F., Leonardos, I., others, 2012. Life history pattern and feeding habits of the invasive mosquitofish, Gambusia holbrooki, in Lake Pamvotis (NW Greece). Journal of Biological Research-Thessaloniki 17, 121–36.

Godinho, F., Ferreira, M.T., Cortes, R.V., 1997. The environmental basis of diet variation in pumpkinseed sunfish, Lepomis gibbosus, and largemouth bass, Micropterus salmoides, along an Iberian river basin. Environmental Biology of Fishes 50, 105–115.

Gonzalez, G., Maze, R.A., Dominguez, J., Pena, J.C., 2000. Trophic ecology of the tench, Tinca tinca, in two different habitats in North-West of Spain. Cybium 24, 123–138.

Gozlan, R.E., Andreou, D., Asaeda, T., Beyer, K., Bouhadad, R., Burnard, D., Caiola, N., Cakic, P., Djikanovic, V., Esmaeili, H.R., others, 2010. Pan-continental invasion of Pseudorasbora

parva: towards a better understanding of freshwater fish invasions. Fish and Fisheries 11, 315–340.

Green, B.C., Smith, D.J., Earley, S.E., Hepburn, L.J., Underwood, G.J.C., 2009. Seasonal changes in community composition and trophic structure of fish populations of five salt marshes along the Essex coastline, United Kingdom. Estuarine, Coastal and Shelf Science 85, 247–256.

Green, B.C., Smith, D.J., Grey, J., Underwood, G.J.C., 2012. High site fidelity and low site connectivity in temperate salt marsh fish populations: A stable isotope approach. Oecologia 168, 245–255.

Gushchin, A.V., 2013. Feeding of fish young from littoral of the gulf Arguin (Mauritania). J. Ichthyol. 53, 731–738.

Hamerlynck, O., Cattrijsse, 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, production, and consumption in 0-group bib (Trisopterus luscus L.) and whiting (Merlangius merlangus L.) in a shallow coastal area of the south-west Netherlands. ICES Journal of Marine Science 50, 81–91.

Hampel, H., Cattrijsse, A., 2004. Temporal variation in feeding rhythms in a tidal marsh population of the common goby Pomatoschistus microps (Kroyer, 1838). Aquat. Sci. 66, 315–326.

Hampel, H., Cattrijsse, 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., Arrhenius, F., Nellbring, S., 1997. Diet and growth of pikeperch (Stizostedion lucioperca L.) in a Baltic Sea area. Fisheries Research 31, 163–167.

Haugland, M., Holst, J.C., Holm, M., Hansen, L.P., 2006. Feeding of Atlantic salmon (Salmo salar L.) post-smolts in the Northeast Atlantic. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 63, 1488–1500.

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., 1971. The autecology of the chub, Squalius cephalus (L.), of the River Lugg and the Afon Llynfi. Freshwater Biology 1, 29–60.

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.

Hjelm, J., van de Weerd, G.H., Sibbing, F.A., 2003. Functional link between foraging performance, functional morphology, and diet shift in roach (Rutilus rutilus). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 60, 700–709.

Holden, M.J., Tucker, R.N., 1974. The food of Raja clavata Linnaeus 1758, Raja montagui Fowler 1910, Raja naevus Müller and Henle 1841 and Raja brachyura Lafont 1873 in British waters. Journal du Conseil 35, 189–193.

Hölker, F., Thiel, R., 1998. Biology of Ruffe (Gymnocephalus cernuus (L.)) - A Review of Selected Aspects from European Literature. Journal of Great Lakes Research 24, 186–204.

Horppila, J., Nurminen, L., 2009. Food niche segregation between two herbivorous cyprinid species in a turbid lake. Journal of Fish Biology 75, 1230–1243.

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.

Hynes, H.B.N., 1950. The food of fresh-water sticklebacks (Gasterosteus aculeatus and Pygosteus pungitius), with a review of methods used in studies of the food of fishes. The Journal of Animal Ecology 36–58.

Jamet, J.-L., 1994. Feeding activity of adult roach (Rutilus rutilus (L.)), perch (Perca fluviatilis L.) and ruffe (Gymnocephalus cernuus (L.)) in eutrophic Lake Aydat (France). Aquatic Science 56, 376–387.

Jutila, E., Jokikokko, E., 2008. Seasonal differences in smolt traits and post-smolt survival of wild Atlantic salmon, Salmo salar, migrating from a northern boreal river. Fisheries Management and Ecology 15, 1–9.

Kakareko, T., 2001. The diet, growth and condition of common bream, Abramis brama [L.] in Wloclawek Reservoir. Acta Ichthyologica et Piscatoria 31.

Kangur, K., Kangur, A., Kangur, P., 1999. A comparative study on the feeding of eel, Anguilla anguilla (L.), bream, Abramis brama (L.) and ruffe, Gymnocephalus cernuus (L.) in Lake Võrtsjärv, Estonia, in: Walz, N., Nixdorf, B. (Eds.), Shallow Lakes '98, Developments in Hydrobiology. Springer Netherlands, pp. 65–72.

Kapuscinski, K.L., Farrell, J.M., Wilkinson, M.A., 2012. Feeding patterns and population structure of an invasive cyprinid, the rudd Scardinius erythrophthalmus (Cypriniformes, Cyprinidae), in Buffalo Harbor (Lake Erie) and the upper Niagara River. Hydrobiologia 693, 169–181.

Keith, P., Persat, H., Feunteun, E., Allardi, J., 2011. Les poissons d'eau douce de France, Biotope, Mèze, Inventaires et biodiversité. Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

Kellnreitner, F., Pockberger, M., Asmus, H., 2012. Seasonal variation of assemblage and feeding guild structure of fish species in a boreal tidal basin. Estuarine, Coastal and Shelf Science 108, 97–108.

Kendrick, A.J., Hyndes, G.A., 2005. Variations in the dietary compositions of morphologically diverse syngnathid fishes. Environ Biol Fish 72, 415–427.

Kennedy, M., Fitzmaurice, P., 1970. The Biology of the Tench Tinca tinca (L.) in Irish Waters. Proceedings of the Royal Irish Academy. Section B: Biological, Geological, and Chemical Science 69, 31–82.

Khan, T.A., 2003. Dietary studies on exotic carp (Cyprinus carpio L.) from two lakes of western Victoria, Australia. Aquat. Sci. 65, 272–286.

Kitsos, M.-S., Tzomos, T., Anagnostopoulou, L., Koukouras, A., 2008. Diet composition of the seahorses, Hippocampus guttulatus Cuvier, 1829 and Hippocampus hippocampus (L., 1758) (Teleostei, Syngnathidae) in the Aegean Sea. Journal of Fish Biology 72, 1259–1267.

La Mesa, M., Arneri, E., Caputo, V., Iglesias, M., 2005. The Transparent Goby, Aphia MinutaReview of Biology and Fisheries of a Paedomorphic European Fish. Reviews in Fish Biology and Fisheries 15, 89–109.

Laffaille, P., Feunteun, E., Lefebvre, C., Radureau, A., Sagan, G., Lefeuvre, 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., Lefeuvre, J.-C., Schricke, M.-T., Feunteun, E., 2001. Feeding ecology of o-group sea bass, Dicentrarchus labrax, in salt marshes of Mont Saint Michel Bay (France). Estuaries 24, 116–125.

Langøy, H., Nøttestad, L., Skaret, G., Broms, C., Fernö, A., 2012. Overlap in distribution and diets of Atlantic mackerel (Scomber scombrus), Norwegian spring-spawning herring (Clupea harengus) and blue whiting (Micromesistius poutassou) in the Norwegian Sea during late summer. Marine biology research 8, 442–460.

Lappalainen, A., Rask, M., Koponen, H., Vesala, S., 2001. Relative abundance, diet and growth of perch(Perca fluviatilis) and roach(Rutilus rutilus) at Tvaerminne, northern Baltic Sea, in 1975 and 1997: responses to eutrophication? Boreal Environment Research 6, 107–118.

Lappalainen, A., Westerbom, M., Vesala, S., 2004. Blue mussels (Mytilus edulis) in the diet of roach (Rutilus rutilus) in outer archipelago areas of the western Gulf of Finland, Baltic Sea, in: Biology of the Baltic Sea. Springer, Dordrecht, pp. 87–92.

Le Mao, P., Fouché, M., n.d. Régime alimentaire du prêtre Atherina presbyter Cuvier, 1829 (Atheriniformes, Atherinidae) dans la ria de la Rance (Bretagne nord). Cybium 10, 365–371.

Lebreton, B., Richard, P., Guillou, G., Blanchard, G.F., 2013. Trophic

shift in young-of-the-year Mugilidae during salt-marsh colonization. Journal of fish biology 82, 1297–1307.

Lebreton, B., Richard, P., Parlier, E.P., Guillou, G., Blanchard, G.F., 2011. Trophic ecology of mullets during their spring migration in a European saltmarsh: a stable isotope study. Estuarine, Coastal and Shelf Science 91, 502–510.

Lecomte-Finiger, R., 1983. Régime alimentaire des civelles et anguillettes (Anguilla anguilla) dans trois étangs saumâtres du Roussillon. Bulletin d'Écologie 14, 297–306.

Leunda, P.M., Oscoz, J., Elvira, B., Agorreta, A., Perea, S., Miranda, R., 2008. Feeding habits of the exotic black bullhead Ameiurus melas (Rafinesque) in the Iberian Peninsula: first evidence of direct predation on native fish species. Journal of Fish Biology 73, 96–114.

Lorenzoni, M., Carosi, A., Pedicillo, G., Trusso, A., 2007. A comparative study on the feeding competition of the European perch Perca fluviatilis L. and the ruffe Gymnocephalus cernuus (L.) in Lake Piediluco (Umbria, Italy). Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture 35–57.

Maazouzi, C., Médoc, V., Pihan, J.-C., Masson, G., 2011. Size-related dietary changes observed in young-of-the-year pumpkinseed (Lepomis gibbosus): stomach contents and fatty acid analyses. Aquat Ecol 45, 23–33.

Magnhagen, C., Wiederholm, A.-M., 1982. Food selectivity versus prey availability: a study using the marine fish Pomatoschistus microps. Oecologia 55, 311–315. doi:10.1007/BF00376917

Mann, R.H.K., 1976. Observations on the age, growth, reproduction and food of the chub Squalius cephalus (L.) in the River Stour, Dorset. Journal of Fish Biology 8, 265–288.

Mansfield, S., Mcardle, B.H., 1998. Dietary composition of Gambusia affinis (Family Poeciliidae) populations in the northern Waikato region of New Zealand. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 32, 375–383.

Martinho, F., Leitão, R., Neto, J.M., Cabral, H., Lagardère, F., Pardal, M.A., 2008. Estuarine colonization, population structure and nursery functioning for 0-group sea bass (Dicentrarchus labrax), flounder (Platichthys flesus) and sole (Solea solea) in a mesotidal temperate estuary. Journal of Applied Ichthyology 24, 229–237.

Martyniak, A., Kucharczyk, D., Hliwa, P., Boron, S., Szymanska, U., Czerkies, P., 1999. Diet of white bream, Blicca bjoerkna (L.), from Lake Wirbel. Polish Archives of Hydrobiology.

Matić-Skoko, S., Ferri, J., Tutman, P., Skaramuca, D., DJikić, D., Lisičić, D., Franić, Z., Skaramuca, B., 2012. The age, growth and feeding habits of the European conger eel, Conger conger (L.) in the Adriatic Sea. Marine Biology Research 8, 1012–1018.

McIntyre, J.K., Beauchamp, D.A., Mazur, M.M., Overman, N.C., 2006. Ontogenetic Trophic Interactions and Benthopelagic Coupling in Lake Washington: Evidence from Stable Isotopes and Diet Analysis. Transactions of the American Fisheries Society 135, 1312–1328.

Mendes, C., Ramos, S., Bordalo, A.A., 2014. Feeding ecology of juvenile flounder Platichthys flesus in an estuarine nursery habitat: Influence of prey–predator interactions. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 461, 458–468.

Michel, P., Oberdorff, T., 1995. Feeding habits of fourteen European freshwater fish species. Cybium 19, 5–46.

Moore, J.W., Moore, I.A., 1976. 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.

Morato, T., Solà, E., Grós, M.P., Menezes, G.M., 1999. Diets of forkbeard (Phycis phycis) and conger eel (Conger conger) off the Azores during spring of 1996 and 1997. Dietas da abrótea (Phycis phycis) e do congro (Conger conger) dos Açores durante a primavera de 1996 e 1997.

Morgan, D.L., Hambleton, S.J., Gill, H.S., Beatty, S.J., 2002. Distribution, biology and likely impacts of the introduced redfin perch (Perca fluviatilis)(Percidae) in Western Australia. Marine and Freshwater Research 53, 1211–1221.

Morote, E., Olivar, M.P., Villate, F., Uriarte, I., 2010. A comparison of anchovy (Engraulis encrasicolus) and sardine (Sardina pilchardus) larvae feeding in the Northwest Mediterranean: influence of prey availability and ontogeny. ICES J Mar Sci 67, 897–908.

Niksirat, H., Hatef, A., Abdoli, A., 2010. Life cycle and feeding habits of the threespined stickleback Gasterosteus aculeatus (Linnaeus, 1758): an alien species in the southeast Caspian Sea. International Aquatic Research 2, 97–104.

Nissling, A., Jacobsson, M., Hallberg, N., 2007. Feeding ecology of juvenile turbot Scophthalmus maximus and flounder Pleuronectes flesus at Gotland, Central Baltic Sea. Journal of Fish Biology 70, 1877–1897.

Nunn, A.D., Harvey, J.P., Cowx, I.G., 2007. The food and feeding relationships of larval and 0+ year juvenile fishes in lowland rivers and connected waterbodies. I. Ontogenetic shifts and interspecific diet similarity. Journal of Fish Biology 70, 726–742.

Nunn, A.D., Tewson, L.H., Cowx, I.G., 2012. The foraging ecology of larval and juvenile fishes. Rev Fish Biol Fisheries 22, 377–408.

Nurminen, L., Pekcan-Hekim, Z., Horppila, J., 2010. Feeding efficiency of planktivorous perch Perca fluviatilis and roach Rutilus rutilus in varying turbidity: an individual-based approach. Journal of Fish Biology 76, 1848–1855.

Ogle, D.H., Ray, B.A., Brown, W.P., 2004. Diet of Larval Ruffe (Gymnocephalus cernuus) in the St. Louis River Harbor, Lake Superior. Journal of Great Lakes Research 30, 287–292.

O'maoileidigh, N., Bracken, J. j., 1989. Biology of the tench, Tinca tinca (L.), in an Irish lake. Aquaculture Research 20, 199–210.

O'Sullivan, S., Moriarty, C., Davenport, J., 2004. Analysis of the stomach contents of the European conger eel Conger conger in Irish waters. Journal of the Marine Biological Association of the UK 84, 823–826.

Park, B.K., Park, S.S., 2005. Effects of stream hydraulic conditions on foraging strategies of false dace, Pseudorasbora parva, in the lentic ecosystem. Journal of environmental biology/Academy of Environmental Biology, India 26, 635–643.

Pasquaud, S., 2006. Les relations trophiques: éléments de structuration des peuplements ichtyologiques en milieu estuarien. Application à l'estuaire de la Gironde. Université Bordeaux I, Ecole Doctorale Siences du Vivant, Géosciences, Sciences de l'Environnement.

Pasquaud, S., Elie, P., Jeantet, C., Billy, I., Martinez, P., Girardin, M., 2008. A preliminary investigation of the fish food web in the Gironde estuary, France, using dietary and stable isotope analyses. Estuarine, Coastal and Shelf Science 78, 267–279.

Pasquaud, S., Pillet, M., David, V., Sautour, B., Elie, P., 2010. Determination of fish trophic levels in an estuarine system. Estuarine, Coastal and Shelf Science 86, 237–246.

Peltonen, H., Vinni, M., Lappalainen, A., Pönni, J., 2004. Spatial feeding patterns of herring (Clupea harengus L.), sprat (Sprattus sprattus L.), and the three-spined stickleback (Gasterosteus aculeatus L.) in the Gulf of Finland, Baltic Sea. ICES J Mar Sci 61, 966–971.

Pen, L.J., Potter, I.C., 1992. Seasonal and size-related changes in the diet of perch, Perca fluviatilis L., in the shallows of an Australian river, and their implications for the conservation of indigenous teleosts. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 2, 243–253.

Pérez-Bote, J.L., Roso, R., 2012. Diet of the introduced pikeperch Sander lucioperca (L.) (Osteichthyes, Percidae) in a recent colonised reservoir in south-western Iberian Peninsula. Italian Journal of Zoology 79, 617–626.

Persson, A., Brönmark, C., 2008. Pikeperch Sander lucioperca trapped between niches: foraging performance and prey selection in a piscivore on a planktivore diet. Journal of Fish Biology 73, 793–808.

Persson, A., Brönmark, C., 2002. Foraging capacities and effects of competitive release on ontogenetic diet shift in bream, Abramis brama. Oikos 97, 271–281.

Persson, L., 1983. Food consumption and the significance of detritus and algae to intraspecific competition in roach Rutilus rutilus in a shallow eutrophic lake. Oikos 118–125.

Persson, L., Greenberg, L.A., 1990. Juvenile competitive bottlenecks: the perch (Perca fluviatilis)-roach (Rutilus rutilus) interaction. Ecology 71, 44–56.

Peterka, J., Matína, J., Lipka, J., 2003. The diet and growth of larval and juvenile pikeperch (Stizostedion lucioperca (L.)): A comparative study of fishponds and a reservoir. Aquaculture International 11, 337–348.

Petridis, D., 1990. The influence of grass carp on habitat structure and its subsequent effect on the diet of tench. Journal of Fish Biology 36, 533–544.

Pihl, L., 1985. Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. Marine Ecology Progress Series 22, 169–179.

Piria, M., Treer, T., Aničić, I., Safner, R., Odak, T., 2005. The natural diet of five cyprinid fish species. Agriculturae Conspectus Scientificus (ACS) 70, 21–28.

Pyke, G.H., 2005. A Review of the Biology of Gambusia affinis and G. holbrooki. Rev Fish Biol Fisheries 15, 339–365.

Rask, M., 1986. The diet and diel feeding activity of perch, Perca fluviatilis L., in a small lake in southern Finland, in: Annales Zoologici Fennici. JSTOR, pp. 49–56.

Rezsu, E., Specziár, A., 2006. Ontogenetic diet profiles and size-dependent diet partitioning of ruffe Gymnocephalus cernuus, perch Perca fluviatilis and pumpkinseed Lepomis gibbosus in Lake Balaton. Ecology of Freshwater Fish 15, 339–349.

Russo, T., Costa, C., Cataudella, S., 2007. Correspondence between shape and feeding habit changes throughout ontogeny of gilthead sea bream Sparus aurata L., 1758. Journal of Fish Biology 71, 629–656.

Salgado, J.P., Cabral, H.N., Costa, M.J., 2004. Feeding ecology of the gobies Pomatoschistus minutes (Pallas, 1770) and Pomatoschistus microps (Krøyer, 1838) in the upper Tagus estuary, Portugal. Scientia Marina 68, 425–434.

Sánchez-Gonzáles, S., Ruiz-Campos, G., Contreras-Balderas, S., 2001. Feeding ecology and habitat of the threespine stickleback, Gasterosteus aculeatus microcephalus, in a remnant population of northwestern Baja California, México. Ecology of Freshwater Fish 10, 191–197.

Schleuter, D., Eckmann, R., 2008. Generalist versus specialist: the performances of perch and ruffe in a lake of low productivity. Ecology of Freshwater Fish 17, 86–99.

Sever, T.M., Bayhan, B., Bilge, G., Taşkavak, E., 2009. Diet composition of Belone belone (Linnaeus, 1761) (Pisces: Belonidae) in the Aegean Sea. Journal of Applied Ichthyology 25, 702–706.

Shireman, J.V., Smith, C.R., 1983. Synopsis of biological data on the grass carp, Ctenopharyngodon idella (Cuvier and Valenciennes, 1844). Food \& Agriculture Org.

Shoniya, L., Dzhaposhvili, B., Kokosadze, T., others, 2011. The invasive species Pseudorazbora parva (Teleostei, Cyprinidae) in the ecosystem of Lake Bazalety. Zoologichesky Zhunal 90, 1277–1280.

Shustov, Y.A., Belyakova, E.A., 2012. Comparative study on the feeding of parrs and smolts of the atlantic salmon (Salmo salar L.) in the subarctic Varzuga River basin. Russ J Ecol 43, 462–465.

Specziár, A., 2005. First Year Ontogenetic Diet Patterns in Two Coexisting Sander Species, S. lucioperca and S. volgensis in Lake Balaton. Hydrobiologia 549, 115–130.

Specziár, A., 2004. Life history pattern and feeding ecology of the introduced eastern mosquitofish, Gambusia holbrooki, in a thermal spa under temperate climate, of Lake Hévíz, Hungary. Hydrobiologia 522, 249–260.

Specziár, A., Rezsu, E.T., 2009. Feeding guilds and food resource partitioning in a lake fish assemblage: an ontogenetic approach. Journal of Fish Biology 75, 247–267.

Specziár, A., Tölg, L., Bíró, P., 1997. Feeding strategy and growth of cyprinids in the littoral zone of Lake Balaton. Journal of Fish Biology 51, 1109–1124.

Spilseth, S.A., Simenstad, C.A., 2011. Seasonal, Diel, and Landscape Effects on Resource Partitioning between Juvenile Chinook Salmon (Oncorhynchus tshawytscha) and Threespine Stickleback (Gasterosteus aculeatus) in the Columbia River Estuary. Estuaries and Coasts 34, 159–171.

Sutela, T., Hyvärinen, P., 2002. Diet and growth of stocked and wild 0+ pikeperch, Stizostedion lucioperca (L.). Fisheries Management and Ecology 9, 57–63.

Tancioni, L., Mariani, S., Maccaroni, A., Mariani, A., Massa, F., Scardi, M., Cataudella, S., 2003. Locality-specific variation in the feeding of Sparus aurata L.: evidence from two Mediterranean lagoon systems. Estuarine, Coastal and Shelf Science 57, 469–474.

Tarvainen, M., Vuorio, K., Sarvala, J., 2008. The diet of ruffe Gymnocephalus cernuus (L.) in northern lakes: new insights from stable isotope analyses. Journal of Fish Biology 72, 1720–1735.

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. Bull. Fr. Pêche Piscic. 837–852.

Thiel, R., Mehner, T., Köpcke, B., Kafemann, R., 1996. Diet Niche Relationships among Early Life Stages of Fish in German Estuaries. Mar. Freshwater Res. 47, 123–136.

Thorstad, E.B., Whoriskey, F., Uglem, I., Moore, A., Rikardsen, A.H., Finstad, B., 2012. A critical life stage of the Atlantic salmon Salmo salar: behaviour and survival during the smolt and initial post-smolt migration. Journal of Fish Biology 81, 500–542.

Tudela, S., Palomera, I., 1997. Trophic ecology of the European anchovy Engraulis encrasicolus in the Catalan Sea (northwest Mediterranean). Mar Ecol Prog Ser 160, 121–134.

Turnpenny, A.W.H., Bamber, R.N., Henderson, P.A., 1981. Biology of the sand-smelt (Atherina presbyter Valenciennes) around Fawley power station. Journal of Fish Biology 18, 417–427.

Ünver, B., Erk'akan, F., 2011. Diet composition of chub, Squalius cephalus (Teleostei: Cyprinidae), in Lake Tödürge, Sivas, Turkey. Journal of Applied Ichthyology 27, 1350–1355.

Vandendriessche, S., Messiaen, M., O'Flynn, S., Vincx, M., Degraer, S., 2007. Hiding and feeding in floating seaweed: Floating seaweed clumps as possible refuges or feeding grounds for fishes. Estuarine, Coastal and Shelf Science 71, 691–703.

Vasek, M., Kubecka, J., 2004. In situ diel patterns of zooplankton consumption by subadult/adult roach Rutilus rutilus, bream Abramis brama, and bleak Alburnus alburnus. Folia Zoologica 53, 203.

Vašek, M., Kubečka, J., Matěna, J., Seďa, J., 2006. Distribution and Diet of 0+ Fish within a Canyon-Shaped European Reservoir in Late Summer. International Review of Hydrobiology 91, 178–194.

Veiga, P., Vieira, L., Bexiga, C., Sá, R., Erzini, K., 2006. Structure and temporal variations of fish assemblages of the Castro Marim salt marsh, southern Portugal. Estuarine, Coastal and Shelf Science, Applying the Ecohydrology approach to the Guadiana estuary and coastal areas: lessons learned from dam impacted ecosystems 70, 27–38.

Vilizzi, L., Walker, K.F., 1998. The onset of the juvenile period in carp, Cyprinus carpio: a literature survey, in: Copp, G.H., Kováč, V., Hensel, K. (Eds.), When Do Fishes Become Juveniles?, Developments in Environmental Biology of Fishes. Springer Netherlands, pp. 93–102.

Vøllestad, L.A., 1985. Resource partitioning of roach Rutilus rutilus and bleak Alburnus alburnus in two eutrophic lakes in SE Norway. Ecography 8, 88–92.

Watkins, C.E., Shireman, J.V., Rottmann, R.W., Colle, D.E., 1981. Food habits of fingerling grass carp. The Progressive Fish-Culturist 43, 95–97.

Werner, M.G., Mehner, T., Schultz, H., 1996. Which Factors Influence the Diet Composition of Age-0 Ruffe (Gymnocephalus cernuus

(L.)) in the Bautzen Reservoir (Saxony, Germany)? Limnologica 26, 145–152.

Wolfram-Wais, A., Wolfram, G., Auer, B., Mikschi, E., Hain, A., 1999. Feeding habits of two introduced fish species (Lepomis gibbosus, Pseudorasbora parva) in Neusiedler See (Austria), with special reference to chironomid larvae (Diptera: Chironomidae), in: Walz, N., Nixdorf, B. (Eds.), Shallow Lakes '98, Developments in Hydrobiology. Springer Netherlands, pp. 123–129.

Xavier, J.C., Cherel, Y., Assis, C.A., Sendão, J., Borges, T.C., 2010. Feeding ecology of conger eels (Conger conger) in north-east Atlantic waters. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 90, 493–501.

Xie, S., Cui, Y., Zhang, T., Li, Z., 2000. Seasonal patterns in feeding ecology of three small fishes in the Biandantang Lake, China. Journal of Fish Biology 57, 867–880.

Xie, S., Li, Z., Cui, Y., Murphy, B.R., 2005. Distribution, Feeding and Body Condition of Four Small Fish Species in the Near-shore and Central Areas of Liangzi Lake, China. Environ Biol Fish 74, 379–387.

Yağci, M.A., Alp, A., Yağci, A., Uysal, R., 2014. Diet and prey selection of pikeperch (Sander lucioperca Linnaeus, 1758) population in Lake Eğirdir (Turkey). Archives of Biological Sciences 66, 1515–1527.

Zahorcsak, P., Silvano, R.A.M., Sazima, I., 2000. Feeding biology of a guild of benthivorous fishes in a sandy shore on south-eastern Brazilian coast. Revista Brasileira de Biologia 60, 511–518.

Zapletal, T., Mares, J., Jurajda, P., Vseticková, L., 2014. The food of roach, Rutilus rutilus (Actinopterygii: Cypriniformes: Cyprinidae), in a biomanipulated water supply reservoir. Acta Ichthyologica et Piscatoria 44, 15.

Zapletal, T., Mareš, J., Jurajda, P., Všetičková, L., others, 2012. The food of common bream (Abramis brama L.) in a biomanipulated water supply reservoir. Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis 60, 45.

Zupo, V., Stübing, D., 2010. Diet of fish populations in posidonia oceanica meadows off the Island of Ischia (Gulf of Naples, Italy). Natural Science 2, 1274.

Trajectoire de restauration des marais intertidaux
Réponse du necton à la dépoldérisation dans l'estuaire de la Gironde

Résumé : Dégradés par plusieurs siècles d'endiguement et menacés par les effets du changement climatique, les marais intertidaux européens font aujourd'hui l'objet d'un nombre croissant de restaurations par rétablissement des marées sur d'anciennes zones endiguées, suivant une tendance générale appelée dépoldérisation. Cette thèse décrit la trajectoire de restauration des marais intertidaux à partir des communautés de necton (i.e., poissons et crustacés décapodes), sur la base de deux sites dépoldérisés accidentellement dans l'estuaire de la Gironde : le marais de Mortagne et l'île Nouvelle. L'évolution du necton dans les marais dépoldérisés est caractérisée à travers une approche synchronique à l'échelle de la mosaïque des habitats estuariens. La composition du necton dans les marais dépoldérisés est en grande partie similaire à celles des milieux intertidaux naturels et se différencie nettement des marais endigués, où les espèces exotiques d'eau douce prospèrent. Les marais restaurés apparaissent particulièrement attractifs pour le mulet porc, *Liza ramada*. La distribution des traits fonctionnels au sein des communautés de poissons révèle un changement de structure fonctionnelle au cours de la dépoldérisation, le temps de restauration étant inféré à partir d'un gradient de naturalité des habitats estuariens. En particulier, la spécialisation, la dispersion et la richesse fonctionnelle augmentent au cours de la restauration. Concernant l'évolution des règles d'assemblage, aucune tendance claire ne se dégage : les patrons diffèrent selon les traits fonctionnels. La dynamique temporelle de la composition des communautés de necton dans l'un des sites dépoldérisés montre une succession de trois phases au cours des quatre années suivant la restauration. Un changement plus abrupt concernant l'abondance de certaines espèces et la structure fonctionnelle des communautés est identifié au milieu de la seconde phase, moins de deux ans après la dépoldérisation. La cinétique de transformation des communautés est probablement ralentie par le drainage incomplet du site dans les premiers temps de la dépoldérisation. Les résultats de cette thèse permettent de mieux comprendre la trajectoire de restauration des marais intertidaux, sans intervention humaine, tout en soulignant les atouts et les limites de certains modèles théoriques utilisés en écologie de la restauration.

Mots-clés : Gradient de naturalité ; Habitats estuariens ; Poissons ; Crustacés décapodes ; Écologie fonctionnelle ; Traits fonctionnels.

Restoration trajectory of intertidal marshes
Nekton response to tidal restoration in the Gironde estuary

Abstract : European intertidal marshes have greatly declined during the past centuries because of land claim and have recently been threatened by the effects of climate change. In recent years, an increasing number of tidal restoration projects have been implemented, following a global trend termed de-embankment. This thesis describes the restoration trajectory of tidally restored marshes from the response of nekton (i.e., fish and decapod crustaceans) based on two storm-breached study sites in the Gironde estuary : the Mortagne marsh and the Nouvelle island. Nekton assemblage composition of tidally restored marshes was described through a whole-estuary approach encompassing natural, restored and dyked habitats. Nekton assemblages of tidally restored marshes showed high compositional similarity with natural intertidal habitats and greatly departed from dyked marshes. Dyked marshes were characterized by high occurrence of freshwater exotic taxa. Tidally restored marshes seemed particularly attractive for the thin-lipped grey mullet, *Liza ramada*. The functional traits' distribution within fish communities revealed a change in functional structure in the course of restoration using the naturalness state of habitats as a proxy for restoration time. Most notably, functional specialization, dispersion and richness increased with restoration time. No clear pattern of change was observed in community assembly over time ; trends chiefly varied with respect to traits. Temporal trends in one of the restored sites revealed three phases in the first four years of tide restoration. The abundance of several species and the community functional structure changed more steeply in the midst of the second phase, less than two years following tide restoration. Community turnover was probably delayed due to incomplete drainage of the site in the early stages of restoration. The results of this thesis lead to a better understanding of the restoration trajectory of tidal marshes without human intervention and highlight the strengths and weaknesses of some theoretical models used in restoration ecology.

Keywords : Naturalness gradient ; Estuarine habitats ; Fish ; Decapod crustaceans ; Functional ecology ; Functional traits.