

# SOMMAIRE

<b>INTRODUCTION .....</b>	<b>2</b>
<b>1 - PRESENTATION GENERALE DES MARAIS ESTUARIENS .....</b>	<b>3</b>
1.1 - CARACTERISTIQUES PRINCIPALES .....	3
1.1.1 - Terminologie.....	3
1.1.2 - Structure.....	4
1.1.3 - Fonctionnement écologique et trophique des marais estuariens.....	4
1.1.4 - L'influence maritime .....	6
1.1.5 - L'influence fluviale.....	6
1.2 - CARACTERISTIQUES PHYSIQUES.....	6
1.2.1 - Dynamique hydrologique des estuaires et des marais riverains .....	7
1.2.2 - Formation géologique des estuaires et des marais .....	8
1.2.3 - Sédimentologie .....	8
1.2.4 - Flux de matières .....	8
1.2.5 - Caractéristiques physico-chimiques .....	9
1.3 - CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES.....	10
1.3.1 - Flore.....	10
1.3.2 - Faune .....	11
<b>2 - LES COMMUNAUTES ICTHYOLOGIQUES .....</b>	<b>12</b>
2.1 - APPROCHE DES COMMUNAUTES ICTHYOLOGIQUES .....	13
2.1.1 - Approche taxonomique .....	13
2.1.2 - Approche par guildes écologiques .....	13
2.1.3 - Guildes colonisatrices.....	16
2.2 - VARIABILITE DU PEUPEMENT ICTHYOLOGIQUE.....	16
2.3 - FONCTIONNALITES ICTHYOLOGIQUES DES MARAIS ESTUARIENS .....	17
2.3.1 - Fonction de nurricerie ou zone de nurserie.....	17
2.3.1 - Fonction d'alimentation .....	17
2.3.1 - Fonction de voie migratoire .....	18
<b>3 - LES EXPERIENCES DE RECONNEXION DES ZONES HUMIDES RIVERAINES DES GRANDS ESTUAIRES COMPARABLES A LA GIRONDE .....</b>	<b>18</b>
3.1 - LES MODALITES DE LA DEPOLDERISATION.....	18
3.1.1 - Terminologie.....	18
3.1.2 - Typologie .....	19
3.2 - IMPACT SUR LES PARAMETRES ABIOTIQUES ET LA VEGETATION .....	20
3.2.1 - Hydrologie.....	20
3.2.2 - Sédimentologie .....	20
3.2.3 - Composition physico-chimique .....	21
3.2.4 - Végétation.....	21
3.3 - IMPACTS SUR LES COMMUNAUTES ICTHYOLOGIQUES .....	22
3.3.1 - Effets sur la composition des peuplements ichthyologiques.....	23
3.3.2 - Effets sur la structure des peuplements ichthyologiques.....	24
3.3.3 - Effets sur les fonctionnalités ichthyologiques .....	26
3.3.4 - Facteurs influençant la résilience du système de marais reconnecté.....	27
<b>CONCLUSION .....</b>	<b>29</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>31</b>
<b>TABLE DES ILLUSTRATIONS .....</b>	<b>37</b>
<b>ANNEXES .....</b>	<b>38</b>

## Introduction

---

Les zones humides estuariennes recèlent de fonctionnalités écologiques et socio-économiques importantes associées à des enjeux très discutés actuellement. En effet, après plus de dix siècles d'opérations dites de « poldérisation », la politique de l'aménagement du territoire se tourne depuis vingt-cinq ans vers la « dépoldérisation » (GOELDNER-GIANELLA, 2000). Les opérations de déconnexion de ces milieux riverains avec le chenal principal de l'estuaire ont réduit significativement les échanges avec les masses d'eaux côtières, ayant pour conséquence une diminution de la productivité biologique et de la biodiversité de ces zones. Ces milieux sont pourtant reconnus comme faisant parti des écosystèmes les plus productifs au monde, jouant un rôle fondamental dans le fonctionnement global des hydrosystèmes (NIXON, 1980 ; ODUM, 2000). Suite à la remise en question des enjeux écologiques, économiques, paysagers et défensifs, la tendance actuelle prône le retour à l'état sauvage de ces zones. De nombreuses expériences de reconnexion sur les marais estuariens d'Europe occidentale voient donc le jour afin de reconquérir les services originels des milieux poldérisés (BARRON-YELLES & GOELDNER-GIANELLA, 2001 ; BAKKER *et al.*, 2002 ; WOLTERS *et al.*, 2005 ; VERGER, 2005).

L'endiguement des zones humides intertidales s'avère responsable d'une perte de l'habitat, des ressources et notamment du peuplement biologique comme par exemple dans l'estuaire du Forth en Ecosse (MC LUSKY *et al.*, 1992). Dès lors on comprend l'intérêt de la dépoldérisation envers les communautés de poissons. Dans ce contexte, les travaux scientifiques déjà réalisés sur la résilience des systèmes reconnectés vis-à-vis des poissons sont peu nombreuses (HAMPEL, 2003). Sur le plan ichtyologique, certains chercheurs pensent que la restauration des vasières et des schorres pourrait, à long terme, contribuer au renouvellement des espèces et des stocks côtiers, se servant de ces habitats comme nourricerie (LAFFAILLE *et al.*, 2000 ; LE PAPE *et al.*, 2005, COLCLOUGH *et al.*, 2005 ; PARLIER, 2006b ; ABLE *et al.*, 2007). Cependant, les poissons recolonisent-ils systématiquement les zones humides intertidales reconnectées à l'estuaire ? En cas de réponse favorable, les mêmes espèces et leur abondance sont-elles les mêmes qu'auparavant ou le peuplement est-il identique à celui d'un marais naturel ?

L'estuaire de la Gironde se trouve confronté à la nouvelle dynamique de gestion des zones humides riveraines notamment depuis la rupture des digues du marais de Mortagne-sur-Gironde, lors des intempéries de décembre 1999. La réouverture de ce dernier constitue un cas d'étude idéal pour s'intéresser à l'amélioration des écosystèmes aquatiques suite au rétablissement des échanges entre marais rivulaires et estuaire. Le mémoire présenté ici a pour objectif d'évaluer l'état de la recolonisation par les poissons apportés par la reconnexion du Marais de Mortagne. Pour cela, la première partie sera consacrée au contexte de l'étude notamment sur les principales caractéristiques physiques et écologiques des marais estuariens, mais aussi sur les expériences de reconnexion des zones humides riveraines des grands estuaires comparables à la Gironde. Cela permettra par la suite d'établir les gains biologiques possibles engendrés par de telles expériences et pouvoir confronter ces données bibliographiques avec l'étude de cas réalisée actuellement .

# 1 - Présentation générale des marais estuariens

## 1.1 - Caractéristiques principales

### 1.1.1 - Terminologie

Le **marais maritime** correspond à l'ensemble des terres littorales, basses et humides, soumises à l'inondation marine. Le marais maritime désigne ainsi les espaces littoraux situés en dessous du niveau maximal atteint par les eaux des plus grandes marées connues, lors des PMVEE<sup>1</sup> (VERGER, 2005). Ces zones humides figurent parmi les écosystèmes les plus productifs au monde (NIXON, 1980 ; ODUM, 2000), la production primaire pouvant atteindre plus de 30 tonnes de matières sèches par hectare et par an (LEFEUVRE *et al.*, 2003). Les marais maritimes sont balancés par des variations de niveau d'eau, suivant le rythme des marées. Ils se caractérisent principalement par une partie haute, colonisée par la végétation, et une partie basse, composée d'une accumulation de sédiments. Ces zones présentent en général un relief en pente douce ainsi qu'un réseau hydrographique dense (Figure 1).

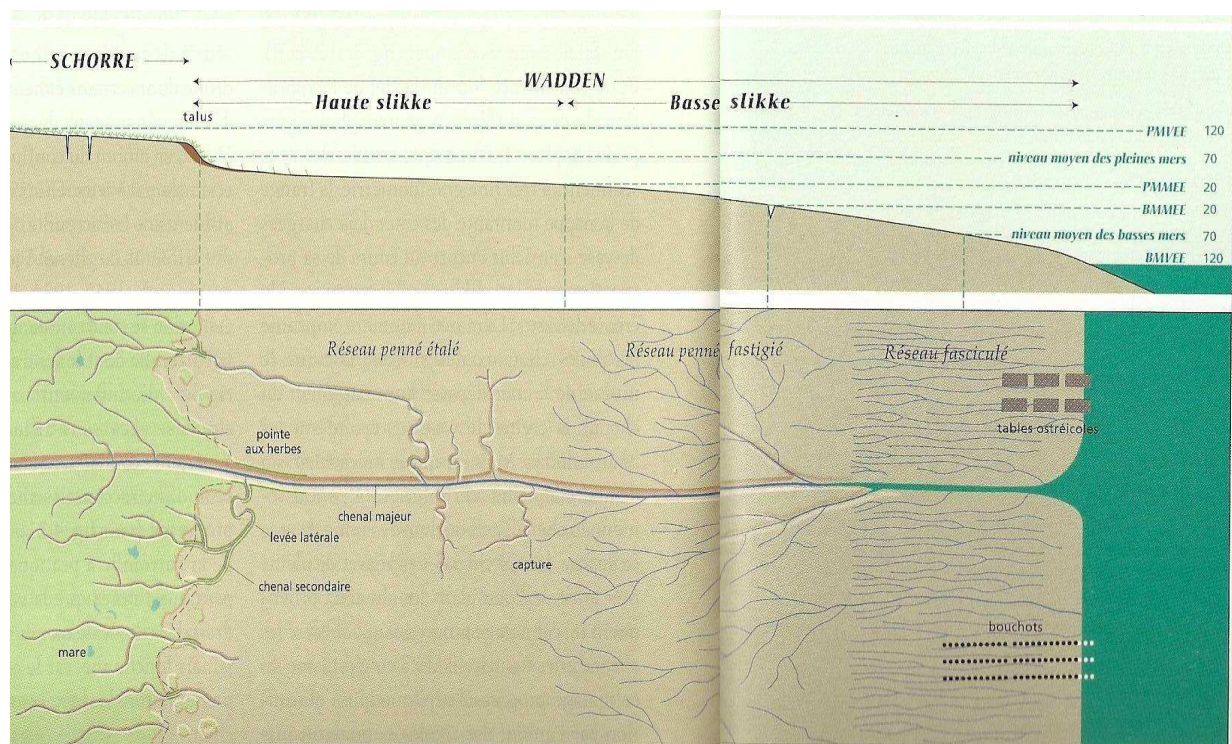


Figure 1: Schéma des marais maritimes (VERGER, 2005).

Les zones humides riveraines des grands estuaires, les **marais estuariens**, possèdent de nombreux traits communs avec les marais maritimes mais se différencient de ces derniers par l'influence fluviale. En effet, les marais estuariens font partie des **zones de transition** entre les eaux continentales et marines. Avant d'identifier les caractéristiques physiques et biologiques des marais estuariens, il convient de présenter les différents milieux composant ces systèmes, dont la structure et le fonctionnement ressemblent à ceux des marais maritimes.

<sup>1</sup> PMVEE : pleine mer de vives-eaux extraordinaires

### 1.1.2 - Structure

L'**estran**, dérivé du néerlandais « *strang* », correspond à la partie du marais alternativement couverte et découverte par la marée. L'accumulation des sédiments déposés sur l'estran constituent la vasière. Ce terme est souvent apparenté à celui de « **slikke** », tiré du flamand « *slijk* ». Il désigne la partie basse du marais inondée à chaque marée haute comprise en dessous du niveau d'eau moyen des pleines mers. Cette zone se compose de matériaux de colmatage de diverses origines (vase, tange, etc.). Le terme néerlandais « **wadden** », au sens stricte, fait référence aux milieux constitués de sédiments fins compris dans la zone intertidale<sup>2</sup>, tandis qu'au sens large, il permet d'englober les vasières, les slikkes, les tanguais ainsi que les parties basses sableuses (VERGER, 2005). La partie haute du marais appelée « **schorre** », du flamand « *schor* », fait référence à la partie supérieure de la zone intertidale constituée de matériaux fins stabilisés. Elle se compose d'une végétation basse, dense, adaptée aux conditions de salinité. Cette partie du marais n'est inondée que lors des marées hautes de forte amplitude, dépassant le niveau d'eau moyen des pleines mers. Les réseaux fasciculés et pennés fastigiés sur les basses slikkes, ainsi que les réseaux pennés étalés allant des hautes slikkes jusqu'aux hauts schorres (VERGER, 1995), démontrent l'étendue du système hydrographique et la capacité de drainage de ces **zones intertidales**. Les marais estuariens sont donc principalement caractérisés par une slikke nue et un schorre végétalisé soumis aux influences maritimes mais aussi fluviales. Ils présentent généralement un faible dénivelé avec une pente douce descendant vers le chenal principal de l'estuaire, ainsi qu'un réseau hydrographique important (Figure 2).

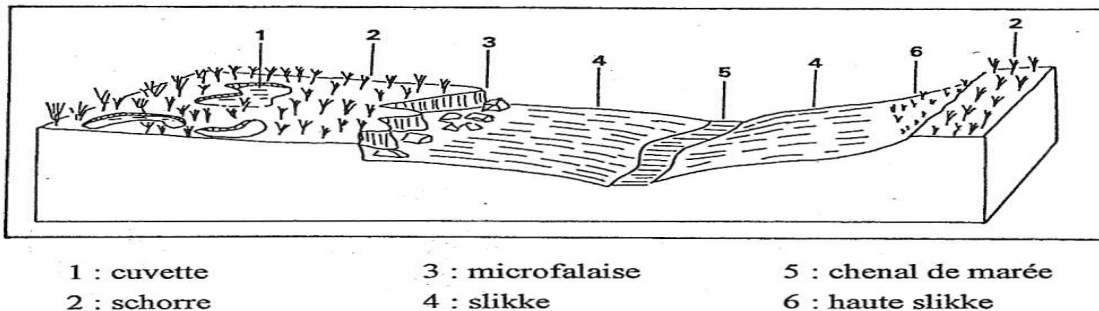


Figure 2: Schéma d'un marais estuarien (adapté d'après GUILCHER, 1979 in PASKOFF, 1995).

### 1.1.3 - Fonctionnement écologique et trophique des marais estuariens

Le fonctionnement écologique des marais estuariens est marqué en premier lieu par le rythme des marées, principal moteur de la dynamique hydraulique, géomorphologique, sédimentaire et biologique de ces milieux. Ils appartiennent à l'écotone estuarien si l'on considère l'estuaire comme une entité de transition dynamique et instable entre le milieu marin et le milieu fluvial (LOBRY, 2003), ou à l'écocline estuarienne si l'on comprend l'estuaire comme un assemblage de successions écologiques évoluant le long d'un gradient de salinité (PARLIER, 2006). Les marais estuariens restent des écosystèmes particuliers agissant comme des corridors écologiques dotés d'une productivité biologique importante (TEAL, 1962 ; ODUM, 1967). Ces zones intertidales estuariennes présentent une multitude de **fonctions** remarquables telles que la production (primaire, benthique et épibenthique), l'accumulation et l'exportation de matières organiques, la diminution de la charge en éléments nutritifs et en polluants, ou la dissipation de l'énergie des vagues et des courants (Tableau 1). Par exemple, la productivité primaire peut d'atteindre 2500g/m<sup>2</sup>/an dans le Golfe

<sup>2</sup> Zone soumise à l'influence de la marée, provenant de l'anglais *tidal* qui signifie « relatif à la marée ».



du Mexique et 2700g/m<sup>2</sup>/an en mer des Wadden allemande (GOELDNER-GIANELLA, 2000). Autre exemple, la fonction de dépollution des zones humides disparues dans l'estuaire d'Humber il y a plus de 3000 ans. Celles-ci auraient permis un abattement de 40% de la charge en matières azotées et de 25 % de la charge en matières phosphorées actuelles de cet estuaire (JICKELLS *et al.*, 1993, in LEDOUX *et al.*, 2003).

Tableau 1: Les différentes fonctions écologiques des marais et valeurs associées (D'après Short *et al.*, 2000 in Dausse, 2006).

Fonctions	Valeurs associées
Production primaire	Approvisionne la chaîne alimentaire, la production halieutique et la faune sauvage
Structure de la végétation	Habitat refuge, nourricerie, maintien de la production halieutique
Accumulation de matière organique	Approvisionne la chaîne alimentaire, compense l'élévation du niveau de la mer
Production de graines/Expansion végétative	Maintien des communautés et de la diversité végétale
Filtration et piégeage du sédiment	Compense l'élévation du niveau de la mer, améliore la qualité de l'eau et soutient la production halieutique
Production épibenthique et benthique	Approvisionne la chaîne alimentaire, la production halieutique et autre faune sauvage
Filtration de nutriments et de polluants	Améliore la qualité de l'eau et soutient la production halieutique
Régénération et recyclage des nutriments	Maintien de la production primaire et halieutique
Export de matière organique	Soutien les chaînes alimentaires estuariennes et côtières
Dissipation de l'énergie des vagues et des courants	Protection du trait de côte de l'érosion et réduit les risques d'inondation
Ecosystème durable	Valeur récréative, esthétique, éducative et historique, diversité du paysage

Les **services rendus** à l'homme par les zones humides riveraines des estuaires sont nombreux comme par exemple la dépollution des eaux douces continentale, la réduction des aléas d'inondation ou le soutien des stocks halieutiques côtiers. Ces milieux présentent également des **valeurs** importantes, tant sur le plan économique que sur le plan défensif, culturel, paysager, ou écologique (cf. [Tableau 1](#)). L'ensemble de ces fonctions qui soutiennent les systèmes de marais estuariens définissent son **fonctionnement écologique**. Néanmoins, les principales fonctions biologiques, hydrologiques et climatiques décrites par [ANRAS \*et al.\* \(2004\)](#) ne semblent pas systématiquement attribuables à tous les marais maritimes et estuariens. Le fonctionnement écologique reste donc relativement difficile à cerner en raison de la variabilité des paramètres environnementaux et des fonctions associées. Le **fonctionnement trophique**, se définit par un ensemble de relations entre les différentes communautés biologiques, formant un réseau de chaînes alimentaires où circule des flux d'énergie et de matière. Le fonctionnement trophique des zones humides estuariennes a été établi plus clairement par les scientifiques ([KNEIB, 1997](#) ; [LOBRY, 2005](#)). Il met en avant les interactions entre les producteurs primaires en bas alimentant la chaîne détritique ([Lefeuvre \*et al.\*, 2001](#)) et les consommateurs primaires, secondaires ainsi que les grands prédateurs en haut de la chaîne ([LOBRY, 2003](#)).

Les zones humides riveraines des grands estuaires se distinguent surtout des zones humides littorales par les apports en eau douce et en matières issus des écoulements fluviaux et des bassins versants attenants. En effet, les marais estuariens en tant que zones de transition entre les eaux continentales et les eaux marines sont des écosystèmes remarquables de par la forte variabilité de leurs paramètres physiques, chimiques et biologiques ([MC LUSKY, 1981](#)).

#### 1.1.4 - L'influence maritime

La **marée** est un élément important dans les processus hydrologiques et sédimentaires des estuaires et des marais associés. La marée est un phénomène oscillatoire de transgression (flot ou marée montante) et de régression (jusant ou marée descendante) des eaux marines. Les marées sont caractérisées par des cycles d'amplitude maximale (marées de vives eaux), et d'amplitude minimale (marée de mortes eaux) dont la période est de 14 jours. La variation de niveau entre la basse mer et la haute mer est communément appelée marnage. Le marnage moyen s'associe à une marée moyenne qualifiée d'un coefficient de 70 centièmes. Les plus faibles marnages interviennent lors des marées de mortes-eaux (coefficient de marée minimum égal à 20) alors qu'à l'inverse, les plus forts marnages ont lieu lors des marées de vives eaux (coefficient maximum théorique égal à 120) (VERGER, 2005). Au même titre que les marais littoraux, les marais estuariens subissent les **inondations marines** suivant l'amplitude de marnage des différentes marées, qu'elles soient de mortes ou de vives-eaux. Les marées sur la côte Atlantique d'Europe occidentale présentent une **amplitude de marnage** généralement moins importante que celles rencontrées outre-Atlantique (KNEIB, 1997 ; MATHIESON, 2000 ; HAMPEL, 2003). La végétation des schorres sera donc réellement submergée que lors des périodes de vives-eaux (coefficient de marée compris entre 70 et 120). Les variations du niveau d'eau des marais estuariens engendrées par la marée sont également influencées par les vagues, la pression atmosphérique, le vent ainsi que les courants. Les oscillations périodiques verticales génèrent une onde progressive horizontale, entraînant un **courant de flot** à marée montante ainsi qu'un **courant de jusant** à marée descendante.

#### 1.1.5 - L'influence fluviale

Les estuaires et des marais riverains ont la particularité d'être soumis aux **écoulements fluviaux** en plus des inondations marines. Les courants fluviaux diminuent au fur et à mesure qu'ils se rapprochent de l'embouchure en raison de la diminution de la pente du lit et de l'élargissement de la section mouillée. Les conditions hydrologiques sont variables au cours de l'année mais se caractérisent par de forts débits en hiver et au printemps (les crues) ainsi que par de faibles débits en été et en automne (les étiages). Les crues n'entraînent pas une réelle élévation de la ligne d'eau du fait de l'élargissement de la section contrairement aux **étiages** qui favorisent une forte **diminution du niveau d'eau** dans les estuaires. De plus, les étiages sont susceptibles de provoquer un réchauffement des eaux et une diminution de la disponibilité en oxygène, favorisant des phénomènes d'**eutrophisation**. Les écoulements fluviaux ont également un rôle important dans la dynamique sédimentaire apportant des matières organiques (particulaire, dissoute) et minérales (sable, argile) d'origine alluviale en continu d'une faible granulométrie mais aussi d'autres matières d'origine anthropique. Les périodes de **crues** génèrent notamment des **apports en matériaux alluviaux** importants. La rencontre des influences maritimes et fluviales dans les estuaires va engendrer des caractéristiques physiques et biologiques importantes au sein des marais estuariens.

## 1.2 - Caractéristiques physiques

L'observation approfondie des caractéristiques physiques et chimiques des marais estuariens permet de comprendre leur formation, leur fonctionnement hydrologique, géomorphologique et sédimentaire ainsi que la composition des eaux dont il faudra tenir compte dans l'étude des fonctionnalités ichthyologiques et des gains associés suite à des expériences de dépoldérisation.

### 1.2.1 - Dynamique hydrologique des estuaires et des marais riverains

L'**hydrodynamique** des estuaires et des marais attenants se caractérise donc par des variations de niveau, de courant, de salinité et de turbidité responsables de leur structure complexe (Figure 3). A l'intérieur des estuaires, les ondes progressives horizontales océaniques subissent des modifications en raison du marnage, de la pente du lit, des frottements sur le fond, de la section mouillée contrôlée par le prisme tidal<sup>3</sup> et du débit fluvial. La **marée dynamique** dans les estuaires se traduit par une montée rapide des eaux provoquée par l'onde, les courants de flot étant plus vifs et plus courts que ceux de jusant. Durant cette phase où l'eau douce est refoulée vers l'amont jusqu'à ce que le courant fluvial l'emporte (limite de la marée dynamique), un brusque relèvement du niveau des eaux peut accompagner l'arrivée du flot, appelé « mascaret » (VERGER, 2005). Par ailleurs, le courant fluvial renforce les effets de la marée descendante et du courant de jusant. Les courants de flot et de jusant vont provoquer un va-et-vient des particules d'eau se déplaçant au final vers l'aval des estuaires (ALLEN, 1973). Les eaux marines plus denses que les eaux douces continentales ne permettent pas un mélange homogène des masses d'eau, phénomène renforcé par le débit des écoulements fluviaux. Ces intrusions donnent lieu à une zone de mitigation variable spatialement selon les conditions (Figure 3). Elles sont également responsable des gradients de salinité longitudinaux, transversaux et verticaux au sein de l'estuaire. Un retour sur ces caractéristiques sera réalisé plus tard dans la partie physico-chimie (cf. page 6). Les marais estuariens présentent un **réseau hydrographique dense** de rigoles et de chenaux qui participent activement aux flux hydrologiques et sédimentaires. Ils sont indispensables à l'**importation** et à l'**exportation** de matériaux mais également au ressuyage du marais ainsi qu'à la compaction des sols entre chaque marée. Ce processus sera détaillé plus loin dans le paragraphe relatif à la sédimentologie (cf. page 7).

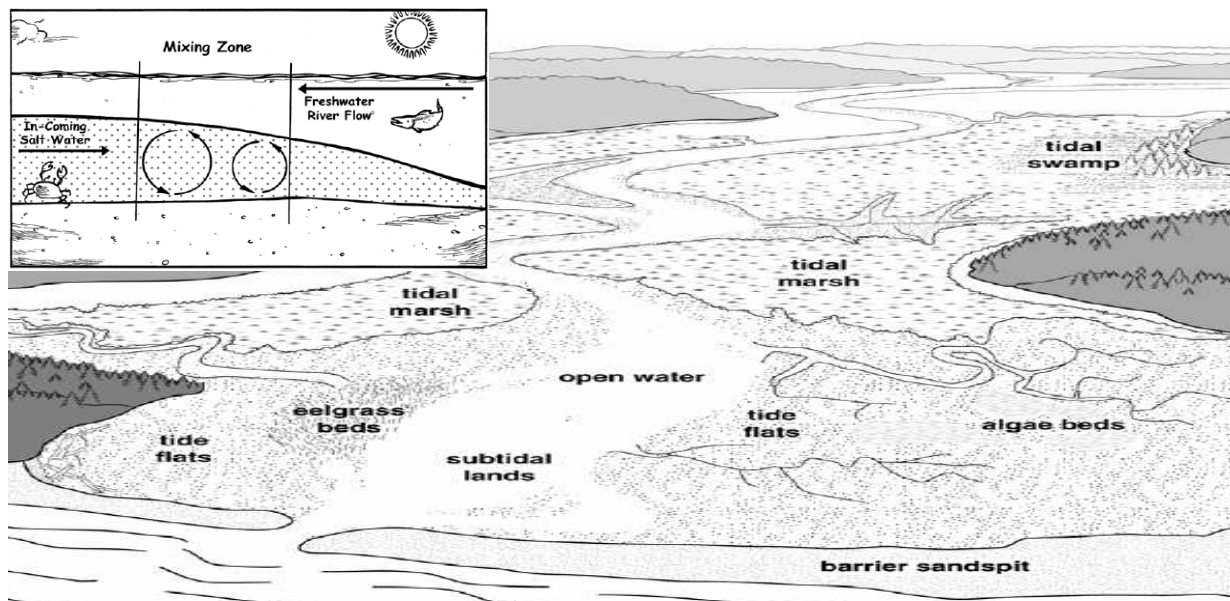


Figure 3: Schémas des habitats estuariens et de la zone de mitigation (GOOD, 1999 ; CORTRIGHT et al., 1987 in BROPHY, 2007).

Cette configuration s'explique en partie par la formation géologique des estuaires et des marais riverains, responsable de nombreuses caractéristiques physiques rencontrées actuellement sur ces zones.

<sup>3</sup> Volume d'eau capable d'entrer et de sortir de l'estuaire

### 1.2.2 - Formation géologique des estuaires et des marais

La formation des zones estuariennes en Europe Occidentale s'est initiée au Quaternaire suite aux variations climatiques responsables de l'alternance de périodes de glaciations et de déglaciations. La dernière grande glaciation a engendré une régression du niveau marin (**régression würmienne**), caractérisée par une forte érosion des côtes et un surcreusement des exutoires fluviaux lors de la dernière glaciation vers 20 000 ans B.P.<sup>4</sup> (ALLEN *et al.*, 1970). La période de déglaciation, globalement opérée entre 15 000 et 6000 ans B.P., a entraîné une transgression responsable de l'élévation du niveau marin (**transgression flandrienne**) (ALLEN *et al.*, 1970). Cette époque se caractérise par d'importants dépôts sédimentaires sur les franges littorales et par des modifications successives de l'embouchure des fleuves qui s'ouvrent alors aux influences maritimes. Ces dépôts de sables et d'argiles sont à l'origine de la formation de bourrelets alluviaux et de marais au sein de ces zones estuariennes. Le dernier millénaire a conduit au comblement des estuaires et des zones riveraines par les alluvions d'origine continentale, remaniés et déposés tout au long de l'**Holocène** (ALLEN, 1973 ; VERGER, 2005). Cette dernière étape caractérise l'état géomorphologique actuel plus ou moins stabilisé des estuaires et des marais riverains d'Europe Occidentale, sachant que la constance du plateau sédimentaire suggère qu'il n'y a pas eu de plus haut niveau marin que celui connu de nos jours (VERGER, 1988). Les caractéristiques géologiques des zones estuariennes actuelles démontrent bien que les **marais riverains** suivent la tendance générale au **comblement alluvionnaire**, induisant une dynamique hydrologique et géomorphologique riche et variée, régie par les influences maritime et fluviale.

### 1.2.3 - Sédimentologie

Selon la granulométrie des sédiments au sein des estuaires, une distribution spatiale s'opère, incitant les matériaux fins comme les argiles et les vases à se déposer sur les zones humides riveraines et les matériaux plus grossiers vers l'intérieur du chenal (PATERSON, 2000 ; UNCLES & STEPHENS, 2000). Les conditions hydrologiques (influence maritime et fluviale, réseau hydrographique) ont donc un impact significatif sur la dynamique sédimentaire des marais estuariens. Cette dernière se caractérise par un **colmatage progressif** des zones intertidales, une **compaction** des sols ainsi qu'une **stabilisation** des différents dépôts de matériaux par des films diatomiques (DAME & ALLEN, 1996). En absence de processus d'érosion, il s'opère alors une **accrétion des fonds**, c'est-à-dire une l'élévation du niveau des fonds du marais. La **dynamique sédimentaire** des marais estuariens entraîne des modifications géomorphologiques donnant lieu généralement à un **profil asymétrique** de la zone, balancé par une importation des matières vers le haut de la zone intertidale et par une exportation de matières vers le large (LE HIR *et al.*, 2000).

### 1.2.4 - Flux de matières

Les **flux de matières** se distinguent par deux types d'échanges, le premier **actif**, lié aux déplacements de la faune qui investit, prélève et se retire de la zone intertidale avec les marées, et le second **passif**, lié à la force hydraulique, à la faune et aux micro-organismes présents dans les matières décomposées et les macro-détritus (LEFEUVRE *et al.*, 1994; DAME & ALLEN, 1996; DAUSSE, 2006). L'**hypothèse d'outwelling** initiée par TEAL (1962) puis introduite par ODUM (1968 ; 1980) repose sur l'exportation des excédents en matières organique produits par la végétation des marais salés vers les estuaires et les eaux côtières.

---

<sup>4</sup> B.P. : *Before Present*, terme anglo-saxon qui signifie « Avant le Présent ».



Néanmoins certains auteurs (NIXON, 1980 ; LEFEUVRE & DAME, 1994) ont pris le parti de ne pas valider cette hypothèse qui selon eux, ne peut s'appliquer à l'ensemble des marais salés mondiaux en raison du trop grand nombre de facteurs régissant les budgets de matières organiques et de nutriments. D'après ODUM *et al.* (1979), la dynamique hydro-sédimentaire des zones intertidales, caractérisée par la nature des flux, dépend du type de connexion entre la mer et les marais. Ces **modalités de connexion** permettent ainsi de hiérarchiser ces zones humides en trois catégories. La première catégorie s'apparente aux marais connectés par un chenal étroit limitant les échanges et piégeant les matières. La seconde catégorie correspond aux zones plus ouvertes mais toujours enclavées. La troisième catégorie s'applique aux marais ouverts complètement à la mer exportant tout type de matières. Un **continuum écologique** entre les zones intertidales et les zones maritimes a été mis en évidence par DAME & ALLEN en 1996. Il démontre que les marais jeunes importent tout type de matières, que les marais d'âge moyen importent des matières particulaires et exportent celles dissoutes et enfin que les marais matures exportent des matières dissoutes et particulaires. Cette dernière catégorie est assimilable aux marais ouverts décrits par ODUM *et al.* en 1979.

### 1.2.5 - Caractéristiques physico-chimiques

La salinité est certainement le facteur physique dont les variations sont les plus rapides. Elle est déterminée essentiellement par les débits fluviaux et, à un degré moindre, par le cycle et les coefficients des marées surtout pendant l'étiage. Les intrusions marines sont ainsi responsables d'un **gradient de salinité longitudinal des eaux**. A l'échelle de pleine mer d'une marée moyenne, la position du front de salinité 0,5 PSU (limite de potabilité de l'eau) marque la limite amont de l'intrusion saline. Selon ses caractéristiques, l'estuaire peut être découpé en 3 secteurs (RINCE, 1983), le secteur polyhalin avec salinité moyenne comprise entre 18 à 30 PSU), le secteur mésohalin dont la salinité moyenne est comprise entre 5 à 18 PSU et enfin le secteur oligohalin présentant une salinité moyenne comprise entre 0,5 à 5 PSU. Il existe aussi un **gradient de salinité transversal** avec une stratification oblique due à la force de Coriolis, mais également un **gradient de salinité vertical** en raison de la différence de densité entre l'eau de mer pénétrant par le fond et l'eau douce circulant en surface (circulation résiduelle). Les marais estuariens vont alors présenter des caractéristiques physiques et biologiques différentes selon leur positionnement vis-à-vis de ces gradients. En effet, la salinité apparaît déterminante dans les assemblages biologiques des marais maritimes, notamment pour les espèces de poissons juvéniles marines et résidentes (MATHIESON *et al.*, 2000). Certains crustacés comme *Crangon crangon* ou *Carcinus maenas*, mais aussi d'autres poissons comme *Sprattus sprattus* ou *Syngnathus acus* semblent plus abondants durant ces périodes de forte salinité (SELLESLAGH & AMARA, 2007).

La température de l'eau reste un facteur dépendant de la latitude et des conditions climatiques données. Mis à part les influences de la marée, de son coefficient et du débit fluvial, les variations quotidiennes de température de l'air ont des répercussions sur l'évolution de la température des eaux estuariennes. Cependant, c'est l'amplitude saisonnière qui est la plus importante (PASQUAUD, 2006). Un marais ouvert va bénéficier de températures identiques à celles de l'estuaire alors qu'un marais fermé va connaître un réchauffement accéléré des eaux en été et un refroidissement important durant l'hiver. L'oxygène disponible va également être influencé selon l'ouverture du marais. Les marais ouverts disposent d'un renouvellement en eau favorisant la disponibilité en oxygène durant les périodes estivales. Les marais fermés vont subir une diminution du taux d'oxygène dissous en été, phénomène accentué par des eaux peu profondes et/ou stagnantes.

Les principaux matériaux qui entrent en jeu dans la dynamique géomorphologique des marais estuariens sont les **matières organiques** (particulaires et dissoutes) ainsi que les **matières minérales** d'origine marine, fluviale et anthropique. Les matières organiques d'origine maritime, sont issues majoritairement de la décomposition du macrophytobenthos (GALOIS *et al.*, 2003). Les matières minérales (sable, argile) et organiques alluvionnaires proviennent principalement de l'érosion et du lessivage des bassins versants associés aux écoulements fluviaux. Ces derniers peuvent contenir également des composés organiques particuliers et dissous (azote, phosphates, métaux, pesticides) liés aux activités humaines. Les courants de flot et de jusant mais également les vagues, le vent et la végétation vont influencer la turbidité du milieu. Cette turbidité est liée aux apports et aux exports importants de matériaux organiques et minéraux en suspension. Les fortes turbidités ont pour effet de limiter la production primaire en raison de la faible pénétration de la lumière et, inversement, favorisent la dégradation de la matière organique (respiration hétérotrophe) occasionnant des déficits en oxygène (PASQUAUD, 2006).

### 1.3 - Caractéristiques biologiques

Afin de déterminer les fonctionnalités ichtyologiques et les gains liés aux expériences de dépollérisation, il est important de connaître les caractéristiques biologiques des marais estuariens non perturbés et les communautés associées qui participent au fonctionnement écologique et trophique de ces milieux.

#### 1.3.1 - Flore

Les **processus microbiens** jouent un rôle essentiel dans la reminéralisation des nutriments et la production primaire dans les systèmes intertidaux (DECHO, 2000). D'autre part, la capacité de rétention des marais estuariens en composés organiques azotés, phosphorés et autres polluants issus du fleuve et des bassins versants attenants (CRAFT *et al.*, 1989) est liée à la présence de ces micro-organismes dans les sols intertidaux, responsables des processus de réduction de la charge de ces matières (LEDOUX *et al.*, 2003). Ces micro-organismes représentent également une source de nourriture importante pour la faune. Les slikkes sont colonisées par des algues unicellulaires, les **diatomées**, qui constituent l'essentiel du microphytobenthos et permettent la **biostabilisation** des sédiments, réduisant le volume et la densité des matières déposées (BLANCHARD *et al.*, 2000).

La fréquence d'immersion ainsi que les gradients de salinité rencontrés dans les estuaires provoquent une répartition spécifique des communautés biologiques sur les zones latérales. On observe couramment un **étagement de la végétation**, avec des associations halophiles et subhalophiles. Les macrophytes des marais estuariens sont représentés principalement par des **zoostères** sur la basse slikke alors que les hautes slikkes sont dominées par des plantes pionnières telles que la **salicorne** et les **spartines** (VERGER, 2005). Les schorres sont caractérisés par une végétation plus dense, avec des essences comme la **pucinelle**, l'**obione** et les **asters** (Figure 4). En estuaire, des **roselières** peuvent s'installer en bordure du schorre et dans les chenaux lorsque la salinité le permet (DAUSSE, 2006). Sur la côte Atlantique française, la végétation de référence des marais estuariens est dominée par des essences **halophiles** *Spartina anglica* et *Salicornia spp.* dans les basses zones du schorre, suivie de *Puccinella maritima* et *Atriplex portulacoïdes* en zone médiane puis par des essences **subhalophiles** comme *Festuca rubra* et *Elytrigia atherica* en haut (LEFEUVRE & DAME, 1994). Les roselières sont composées exclusivement par l'espèce *Phragmites communis*. Cette

végétation joue également un rôle important dans l'alimentation, la reproduction et le refuge de la faune aquatique et de l'avifaune.

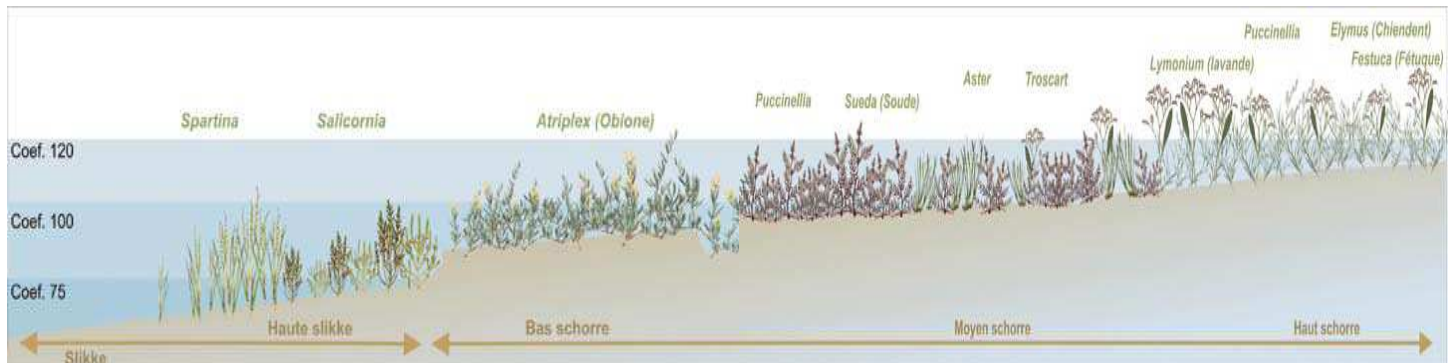


Figure 4: Végétation des marais maritimes de la côte Atlantique (ANRAS & MIOSSEC, 2006).

### 1.3.2 - Faune

Les marais littoraux et estuariens sont des zones très prisées par l'**avifaune** sédentaire telle que l'Aigrette garzette (Figure 5), *Egretta garzetta*, mais aussi migratrice et/ou nicheuse comme l'Avocette élégante, *Recurvirostra avoceta*. Ces zones offrent une source de nourriture considérable et indispensable pour les oiseaux effectuant leur migration (phytoplancton, zooplancton, mollusques, invertébrés aquatiques, crustacés et poissons), mais constituent aussi un refuge important pour la reproduction et la nidification de l'avifaune.



Figure 5: *Egretta garzetta* (Source : Caldas).

Les marais estuariens abritent une faune composée principalement de micro-organismes (bactéries, phytoplancton, zooplancton), d'invertébrés (vers, mollusques, crustacés), et de poissons. Parmi les macrocrustacés mobiles, les crabes (Portunidae), les crevettes (Palaemonidae, Penaeidae, Crangonidae), les mysidacés et les amphipodes sont les principaux groupes rencontrés dans les estuaires et les marais littoraux des zones tempérées européennes (CATTRIJSSE *et al.*, 1994). Les amphipodes sont représentés par des espèces telles que *Corophium volutator* ou *Orchestia gammarella* (MARCHAND, 1972). Les marais salés jouent un rôle de nourricerie pour les crustacés décapodes comme les espèces *Crangon crangon* (Figure 6) et *Palaemon longirostris* (DUHAMEL *et al.* 2002; PARLIER, 2006b). Un autre décapode, le crabe vert *Carcinus maenas*, est caractérisé par une prédominance de mâles (MARCHAND, 1972). Les mysidacés semblent servir de lien entre les débris, le phytoplancton, le micro et méso-zooplancton, et les grands prédateurs comme les poissons et crustacés (VILAS *et al.*, 2008).



Figure 6: *Crangon Crangon* (Source: Naslain).



Les communautés ichthyologiques seront abordées dans le chapitre suivant étant donné leur importance dans cette étude. La macrofaune benthique (dominée par les peuplements de crustacés et de poissons) reste la composante principale du **necton** des marais estuariens, le necton se définissant par les organismes pouvant se déplacer activement dans l'eau et pouvant s'affranchir des courants. Ces communautés vont fréquenter les marais estuariens suivant les fonctionnalités disponibles que peuvent offrir de tels milieu (habitat, ressources alimentaires,...). La **dynamique biologique** de ces zones se caractérise au final par des **flux complexes** participant aux échanges entre le système de marais et le système estuarien (Figure 7).

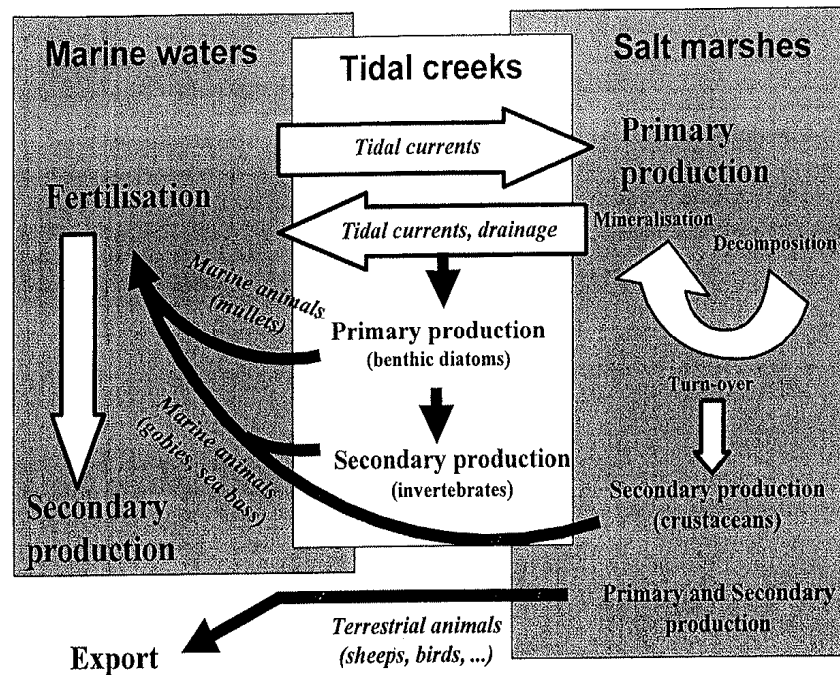


Figure 7: Modèle théorique des échanges entre le marais et l'estuaire (LEFEUVRE et al., 2000).

Les interactions physiques et biologiques au sein des marais estuariens s'effectuent le plus souvent en synergie. Il en ressort des fonctions, des services rendus et un fonctionnement écologique mais aussi trophique particulier, caractérisant les marais estuariens. L'ichtyofaune constitue une production très abondante des marais estuariens, agissant comme un lien trophique entre les principaux producteurs et les consommateurs ainsi que les grands prédateurs (RAPOSA, 2002). L'étude de ces communautés permet de comprendre leur composition, leur distribution ainsi que d'autres traits écologiques en relation avec les fonctionnalités des zones humides estuariennes.

## 2 - Les communautés ichthyologiques

L'étude du fonctionnement ichthyologique des marais reconnectés à leur estuaire est encore un sujet peu abordé par les spécialistes, cependant certains ont déjà eu l'occasion de réaliser des études dans ce contexte (HAMPEL, 2003 ; COLCLOUGH, 2005 ; HEMINGWAY, 2008). Pour aboutir à ce type de travaux, il est nécessaire de réaliser un état des connaissances sur les communautés ichthyologiques des marais estuariens de la côte Atlantique européenne afin de comprendre les fonctionnalités ichthyologiques et les gains biologiques apportés par les expériences de réestuarisation des marais poldérisés.



## 2.1 - Approche des communautés ichthyologiques

### 2.1.1 - Approche taxonomique

De manière générale, l'ichtyofaune des marais estuariens du globe se caractérisent par un **nombre restreint d'espèces** présentes en fortes **abondances** (KNEIB, 1997 ; RAPOSA, 2002 ; ELLIOTT *et al.*, 2007 ; SELLESLAGH, 2008) et majoritairement **juvéniles** (SALGADO, 2004). La composition des communautés ichthyologiques des systèmes intertidaux estuariens d'Europe répond à ce constat et se distingue par une faible proportion d'espèces ubiquistes<sup>5</sup> (ELLIOTT & DEWAILLY, 1995 ; MATHIESON *et al.*, 2000). Parmi les estuaires de la façade Atlantique européenne, 40 familles et 97 espèces de poissons ont été recensées à travers l'étude de MATHIESON *et al.* (2000). D'un point de vue taxonomique, les peuplements ichthyologiques sont souvent représentés par les espèces appartenant à la famille des **Gobiidae** (CATRIJSSE, 1994 ; MATHIESON *et al.*, 2000 ; FRANCO *et al.*, 2008). Cette famille occupe une place dominante dans les assemblages ichthyologiques des marais estuariens d'Europe, comme celle des Cyprinodontidae dans les marais nord américains (HAMPEL, 2003). D'autres familles sont fréquemment observées dans les zones humides riveraines des estuaires européens atlantiques comme les Mugilidae, les Clupeidae et les Soleidae (MATHIESON, 2000 ; ELLIOTT et HEMINGWAY, 2002 ; FRANCO *et al.*, 2008). Le **gobie tacheté** *Pomatochistus microps* (KROYER, 1838) de la famille des Gobiidae, le **mulet lippu** *Chelon labrosus* (RISSO, 1827) de la famille des Mugilidae, le **bar franc** *Dicentrarchus labrax* (LINNE, 1758) de la famille des Moronidae, le **sole** commune *Solea solea* (LINNE, 1758) de la famille des Soleidae et le **flet commun** *Platichthys flesus* (LINNE, 1758) de la famille des Pleuronectidae sont couramment observées dans les marais estuariens atlantiques européens (FRANCO *et al.*, 2008). Certaines études montrent une forte proportion de juvéniles parmi les poissons recensées dans ces marais (CATRIJSSE, 1994 ; MATHIESON *et al.*, 2000).

L'approche taxonomique utilisée ici pour décrire les caractéristiques des peuplements ichthyologiques des marais estuariens s'avère limitée. En effet, ces communautés présentent des fluctuations importantes en termes de contribution, de distribution, d'abondance et de biomasse dans l'espace et le temps (KNEIB, 1997) empêchant d'établir des correspondances simplement sur le plan taxonomique. L'approche fondée sur le regroupement des espèces en guildes fonctionnelles à partir des traits biologiques communs a donc été développée et fréquemment utilisée pour caractériser les peuplements ichthyologiques dans les systèmes estuariens.

### 2.1.2 - Approche par guildes écologiques

Les poissons peuvent être classés selon leurs traits biologiques et leur degré de dépendance aux zones humides intertidales (MARCHAND et ELIE, 1983 ; POTTER, 1986). Cette démarche d'assemblages ichthyologiques permettra par la suite de réaliser des comparaisons intra et inter-systèmes tout en bénéficiant d'un langage commun aux études et aux auteurs. L'approche des communautés ichthyologiques par **guildes fonctionnelles** (espèces présentant des traits biologiques identiques) est devenue courante afin de comparer les assemblages entre eux et s'affranchir des différences liées aux écorégions (MARCHAND et ELIE, 1983 ; POTTER, 1984 ; ELLIOTT et DEWAILLY, 1995 ; MATHIESON 2000 ; ELLIOT & HEMINGWAY, 2002). Des critères supplémentaires comme le mode reproductif ou le niveau trophique peuvent être pris en compte pour établir un classement par guildes fonctionnelles (PARLIER, 2006).

---

<sup>5</sup> Une espèce ubiquiste est une espèce capable de fréquenter différents habitats

Le travail d'approche des guildes fonctionnelles réalisé par FRANCO *et al.* (2008) semble aujourd'hui constituer la référence en termes d'assemblage ichthyologique des estuaires et des marais riverains au niveau européen. Cette approche prend en considération toutes les remarques faites sur les précédents travaux traitant des assemblages. Elle est organisée de manière à prendre en compte l'utilisation du milieu, le régime alimentaire, le type de reproduction, et la fréquence d'apparition (Annexe 1).

### Les guildes fonctionnelles d'utilisation du milieu

Les guildes fonctionnelles par utilisation du milieu permettent de présenter les communautés ichthyologiques des marais estuariens selon six types (Figure 8) d'après FRANCO *et al.* (2008):

- les espèces estuariennes autochtones, également appelées résidentes. Ces poissons sont eumycètes et supportent ainsi des variations de salinité et de température importantes. Cela permet à ces espèces de réaliser leur cycle biologique dans son intégralité au sein des estuaires (PASQUAUD, 2006). Les gobies du genre *Pomatochistus spp.* sont caractéristiques de ces espèces résidentes (PARLIER, 2006).

- les espèces marines euryhalines. Ces espèces fréquentent les zones estuariennes selon les besoins associées à leur écophases. Les adultes migrent de manière saisonnière vers l'estuaire afin de s'alimenter comme le merlan *Merlangius merlangus* (LINNE, 1758), ou se reproduire comme l'anchois *Engraulis encrasicolus* (LINNE, 1758). Les juvéniles saisonniers tels que le bar franc, *D. labrax*, qui profitent de ces zones en tant que nourricerie, offrant des ressources idéales pour la croissance (LAFFAILLE, 2000).

- les espèces marines sténohalines, qualifiées parfois d'espèces opportunistes. Ces espèces se reproduisent en milieu marin et entrent en faible nombre dans les zones estuariennes, de manière irrégulière, pour y trouver refuge et/ou s'y alimenter (FRANCO *et al.*, 2008). C'est le cas des harengs *Clupea harengus* (LINNE, 1758) ou des maigres *Argyrosomus regius* (ASSO, 1801) qui entrent occasionnellement dans les zones situées en aval des estuaires.

- les espèces migratrices amphihalines anadromes. Ces espèces ont besoin de transiter par les milieux estuariens afin de se reproduire et d'achever leur cycle biologique. Cela se traduit par une migration vers le milieu marin pour se reproduire comme pour l'anguille *Anguilla anguilla* (LINNE, 1758). En plus d'offrir des ressources abondantes pour la croissance, l'estuaire constitue pour ces espèces un lieu de préparation physiologique pour passer de l'eau douce à l'eau de mer (PASQUAUD, 2006).

- les espèces migratrices amphihalines catadromes. Ces espèces ont également besoin de transiter par les eaux estuariennes pour se reproduire en milieu fluvial comme par exemple le saumon atlantique *Salmo salar* (LINNE, 1758). En plus d'offrir des ressources abondantes pour la croissance, l'estuaire constitue pour ces espèces un lieu de préparation physiologique pour passer de l'eau de mer à l'eau douce (PASQUAUD, 2006).

- les espèces dulçaquicoles euryhalines. Ces poissons d'origine fluviale, tel que la brème *Abramis brama* (LINNE, 1758) ou l'épinoche *Gasterosteus aculeatus* (LINNE, 1758), migrent vers les zones estuariennes pour y grandir et s'y alimenter. Ces individus inféodés aux bordures d'estuaires et des marais peuvent être qualifiées d'espèces « latéro-estuariennes » (MARCHAND et ELIE, 1983).

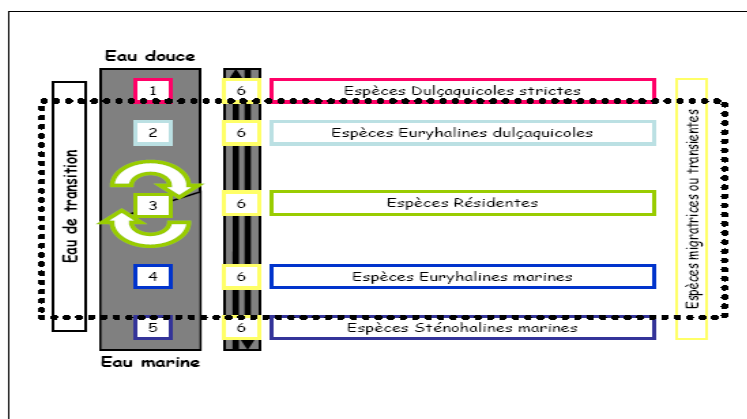


Figure 8: Schéma des guildes écologiques potentiellement (pointillés) rencontrées dans les eaux de transition (complexes estuariens) (FEUNTEUN et al., 2001).

### Les guildes par mode d'alimentation

Sept guildes fonctionnelles par régime alimentaire peuvent être identifiées à travers les communautés ichthyologiques des estuaires selon FRANCO *et al.* (2008) :

- les espèces micro et macrobenthivores colonisant les fonds, s'alimentant principalement de zoobenthos mais aussi de phytobenthos dont la taille est  $< 1$  cm et  $> 1$  cm respectivement.
- les espèces planctivores consommatrices de plancton ;
- les espèces hyperbenthivores se nourrissant de la faune mobile dans la colonne d'eau telle que le zooplancton, les crustacés et les poissons ;
- les espèces détritivores se nourrissant à la surface des fonds grâce aux algues, à la microfaune, aux matières organiques particulières et aux autres débris assimilables ;
- les espèces herbivores consommatrices d'algues et de macrophytes rencontrés dans la zone estuarienne ;
- les espèces présentant un régime omnivore composé principalement d'algues, de macrophytes, de périphyton et d'épifaune selon les ressources disponibles.

Le comportement alimentaire des communautés ichthyologiques des estuaires présente au final une variabilité importante traduisant une complexité et une abondance des ressources alimentaires dans ces milieux.

### Les guildes par mode de reproduction

Les six guildes fonctionnelles basées sur le mode de reproduction réalisées par FRANCO *et al.* (2008) sont certes moins sollicitées que les autres pour décrire les peuplements ichthyologiques mais apportent des renseignements supplémentaires sur l'écologie des espèces. Le mode de reproduction utilisé par les poissons fréquentant les estuaires et les marais attenants peut être divisé en deux catégories : les espèces vivipares d'un côté et les espèces ovipares de l'autre. Les espèces vivipares se caractérisent par une fécondation interne de la femelle qui donne naissance par la suite à des alevins. Les espèces ovipares se distinguent des espèces vivipares par la fécondation externe par le mâle des œufs déposés par la femelle. Enfin d'autres comportements de reproduction peuvent être observés chez les espèces ovipares comme l'incubation des œufs ou la surveillance d'un nid jusqu'à ce que les juvéniles soient aptes à survivre. Cependant peu d'espèces se reproduisent réellement dans les zones intertidales en raison du rythme d'immersion de ces zones.

### 2.1.3 - Guildes colonisatrices

Une approche différente des peuplements ichtyologiques par des **guildes colonisatrices** des estuaires et des marais attenants a été initiée par LAFFAILLE *et al.*, (2000b) puis par d'autres études (LE PAPE, 2005 ; PARLIER, 2006). Ces guildes regroupent les espèces en fonction de leur comportement colonisateur des estuaires. Les observations faites par COLCLOUGH (2005) sont en accord avec LAFFAILLE (2000) sur le fait que les espèces européennes ne peuvent pas être considérées comme résidentes des marais, car elles ne peuvent entrer dans le marais que lors des marées de vives eaux. En effet, même si l'on ne peut parler de poissons résidents au sens strict étant donné le laps de temps durant lequel les poissons sont présents dans les marais (LAFFAILLE, 2000), certaines espèces colonisent les marais toute l'année, d'autres à certaines écophases et d'autres à certaines saisons. Les espèces marines strictes ainsi que les espèces marines dépendantes des estuaires entrent dans le marais en large nombre à la période de recrutement printanière jusqu'en automne avant de s'en aller vers des zones plus profondes tandis que les espèces résidentes sont présentes constamment durant l'année avec un pic d'abondance en automne (LAFFAILLE *et al.*, 2000b). D'après PARLIER *et al.* (2006b), cinq comportements de colonisation des complexes estuariens peuvent ainsi être identifiés et regroupés en guildes colonisatrices :

- les jeunes de l'année *stricto sensu* (Young-of-the-Year ou YoY). Cette guilda permet de qualifier les jeunes espèces colonisatrices de l'année des marais salés ;
- les juvéniles colonisateurs des marais salés. Sous cette guilda sont regroupés tous les jeunes de l'année et les individus immatures qui colonisent les marais;
- les colonisateurs opportunistes des marais salés. Cette guilda comprend les taxons composés de diverses cohortes mais dont toutes les écophases ne sont pas répertoriées en système estuarien durant l'année;
- les colonisateurs résidents des marais salés . Ce groupe est utilisé pour qualifier les espèces dont toutes les cohortes sont présentes au long de l'année, malgré le côté temporaire de ces milieux subissant le marnage;
- les espèces diadromes. Cette guilda regroupe les taxons présentant une migration obligatoire par les masses d'eau de transition. Seulement certaines écophases sont capturés lors des migrations avant la fraye ou au stade juvéniles. Le complexe estuarien joue alors un rôle de corridor entre systèmes marins et systèmes dulcicoles.

L'utilisation des guildes fonctionnelles dans l'étude des expériences de reconnexion des zones humides estuariennes va permettre d'évaluer quelles guildes ou quels comportements sont présents ou absents, donnant des indications les fonctionnalités récupérées ou non. Pour comprendre les tenants et les aboutissants de la variabilité structurelle des communautés ichtyologiques.

## 2.2 - Variabilité du peuplement ichtyologique

Les communautés ichtyologiques des estuaires et des marais adjacents présentent une distribution et une organisation spatio-temporelle conditionnée par la salinité, le substrat (MAES, 1998) ainsi que par les conditions abiotiques, géomorphologiques, hydrologiques, et trophiques (WEINSTEIN, 1982) agissant en synergie (LAFFAILLE, 2000). Ces conditions vont favoriser les espèces euryèces. Cela permet d'expliquer en partie leur comportement migratoire et les variations spatio-temporelles du peuplement, qu'il s'agisse des espèces résidentes, marines et dulçaquicoles euryhalines ou des espèces amphihalines. En raison du



gradient de salinité longitudinal estuarien, les espèces marines euryhalines ont tendance à se déplacer vers l'amont des estuaires en été tandis que les espèces dulçaquicoles euryhalines se déplacent plutôt vers l'aval en hiver (LAFFAILLE, 2000). Les espèces résidentes évoluent sur l'ensemble de la zone estuarienne toute l'année. Les migrateurs fréquentent l'estuaire lors de leur période préférentielle de migration anadrome ou catadrome.

Enfin les variations spatio-temporelles des poissons fréquentant les marais estuariens vont être influencées par le rythme et l'amplitude des marées. En effet, les espèces ne vont accéder aux zones intertidales que sous certaines conditions. L'accès aux chenaux et à la végétation dans la partie haute intertidale n'est possible que lors des marées de grande amplitude. A titre d'exemple cela représentant 43% des marées pour les chenaux et entre 5 à 10% pour la végétation dans la baie du Mont Saint-Michel et entre une et deux heures en moyenne (LEFEUVRE *et al.*, 1999 ; 2000 in LAFFAILLE, 2000). Les juvéniles vont essayer de profiter des courants et/ou du transport tidal. Les adultes ne vont entrer que dans les zones profondes et turbides. Ces comportements migratoires jouent donc sur l'abondance et la diversité des espèces de poissons observées dans l'espace mais aussi dans le temps. Les services et les fonctionnalités des zones humides estuariennes ont également un rôle important dans leur colonisation par les peuplements ichthyologiques et leur structure.

## **2.3 - Fonctionnalités ichthyologiques des marais estuariens**

Les estuaires et les marais attenants constituent des milieux indispensables aux communautés ichthyologiques et à la réalisation de leur cycle écologique car ils sont le siège de quatre fonctions principales (ELLIOTT *et al.*, 1990 ; PIHL *et al.*, 2002 ; LOBRY, 2004 ; PARLIER, 2006 ; FRANCO *et al.*, 2008)

### 2.3.1 - Fonction de nourricerie ou zone de nurserie

La fonction de nourricerie caractérisée par BECK *et al.* (2003) se base selon quatre critères :

- la présence durable de fortes abondances de juvéniles ;
- l'alimentation à partir des ressources localement disponibles permettant la croissance ;
- la pérennité de la fréquentation permettant la survie ;
- le recrutement des juvéniles de la nurserie par une migration vers les sites de fraie fréquentés à l'âge adulte.

Les fonctions de croissance et de recrutement sont liées à la zone de nourricerie car sans ces deux fonctions, le rôle de nourricerie n'est pas joué pleinement (PARLIER, 2006). La fonction de refuge est également associée à cette fonction de nurserie puisqu'elle vise à protéger les juvéniles (LOBRY, 2004 ; PASQUAUD, 2006).

### 2.3.1 - Fonction d'alimentation

Cette fonction diffère de celle de nourricerie puisqu'elle ne concerne que les sujets sub-adultes et adultes (PIHL *et al.*, 2002). Les poissons qui bénéficient de ces zones d'alimentation sont les résidents des estuaires en premier lieu, mais également d'autres espèces marines et fluviales euryhalines qui pénètrent dans ces milieux à la recherche de ressources alimentaires. Ces espèces qui s'introduisent à certains moments sont parfois désignées comme des opportunistes (LOBRY, 2004 ; PARLIER, 2006).

### 2.3.1 - Fonction de voie migratoire

La fonctionnalité de voie migratoire des complexes estuariens est primordiale puisque sans elle il n'y aurait plus d'espèces migratrices amphihalines (ex : le saumon d'Atlantique) d'une part, et d'autre part, les espèces migratrices euryhalines (marines ou fluviales) ne pourraient effectuer leur cycle écologique dans leur intégralité, synonyme d'extinction de ces espèces. Cette fonction comprend également la phase de préparation physiologique à la migration (BROSSE, 2003 ; PASQUAUD, 2006) qui peut être réalisées au sein des zones humides intertidales et annexes. Le rôle de corridor écologique des marais estuariens se croise avec les autres citées précédemment puisque les fonctions de nourricerie, de reproduction et d'alimentation nécessitent une migration spatiale, certes plus courte que celle effectuée par les grands migrateurs amphihalins mais certainement aussi importante.

Les fonctions attribuées de nourricerie (associées avec la croissance, le recrutement et le refuge), d'alimentation et de corridor (comprenant la préparation physiologique) suggère un questionnement sur le degré dépendance des poissons vis-à-vis des estuaires et des marais riverains (MARCHAND et ELIE, 1983 ; DAY *et al.*, 1981). Il n'en reste pas moins que les services rendus par les marais estuariens participent indéniablement au maintien des stocks côtiers et à l'activité halieutique (MC LUSKY *et al.*, 1992; LAFFAILLE, 2000 ; COLCLOUGH *et al.*, 2003, LE PAPE *et al.*, 2005). On vient d'étudier les peuplements ichtyologiques ainsi que les fonctionnalités des zones humides intertidales estuariennes vis-à-vis des poissons. Cependant que se passe-t-il lorsqu'un marais poldérisé (endigué) est reconnecté à son estuaire ? La recolonisation par les poissons est-elle possible ? Si oui, est-ce les mêmes espèces et sont elles en même abondance ? Quelles sont les fonctionnalités des marais estuariens de nouveau assurées ?

## **3 - Les expériences de reconnexion des zones humides riveraines des grands estuaires comparables à la Gironde**

Les travaux entrepris depuis le XI<sup>ème</sup> siècle ont conduit à la « poldérisation » de 15 000 km<sup>2</sup> de marais, estuaires et wadden en Europe occidentale (GOELDNER-GIANELLA, 2007b). Le mouvement de « dépoldérisation » est apparu en même temps que les effets de la Politique Agricole Commune, ayant entraîné la déprise agricole. Suite à la surproduction dans les années 1980, le manque d'entretien de certains polders isolé, le recul des activités agricoles ainsi que la prise de conscience de l'intérêt écologique des zones humides ont influencé l'arrêt de la politique de poldérisation comme en Bretagne dans les polders du Finistère ou au sud du Portugal sur les rives de la Rio Formosa (BARON-YELLES *et al.* 2003 ; GOELDNER-GIANELLA, 2007).

### **3.1 - Les modalités de la dépoldérisation**

#### 3.1.1 - Terminologie

Les modalités de dépoldérisation sont complexes, tout comme le champ lexical employé. En effet, même si l'objectif principal est le retour de la mer dans les territoires poldérisés (BAWEDIN, 2007) la terminologie varie d'un pays à l'autre et n'a pas le même degré de précision suivant les termes employés. Les expressions anglaises comme «setback», « managed retreat » ou « managed realignment » traduisent le recul de la ligne de digue (GOELDNER-GIANELLA, 2007). Ces aménagements visent à protéger de la mer les digues reconstruites en arrière en intercalant des prés salés, dissipant les effets de la houle.

Cependant on ne peut pas savoir quelles techniques d'aménagement (brèches volontaires, accidentelles, arasement de la digue,...) se dissimulent derrière ces termes. Aux Etats-Unis on évoque seulement le terme de « salt marsh restoration » pour désigner les processus de dépollérisation mais également d'autre type de restauration. En France, on parle de « remarinisation » et de « réestuarisation » indifféremment pour désigner un processus de remise en eau. L'expression « dépollérisation » ou « remise en eau » est employée au sens large pour traduire le retour de l'eau dans les polders. La terminologie présente ainsi des termes précis, permettant de comprendre les moyens techniques mis en jeu, et d'autres plus vagues, pour faciliter le discours et ne pas heurter les opinions quant aux techniques d'aménagement employées. Néanmoins, aucun des ces mots ne traduit clairement le processus de déconstruction des polders (GOELDNER-GIANELLA, 2007). Aujourd'hui ces opérations de dépollérisation ont timidement permis de restituer plus de 6 000 ha soit environ 1 % de la surface totale poldérisée de l'Europe du nord-ouest (GOELDNER-GIANELLA, 2007b).

### 3.1.2 - Typologie

VERGER (2005) met en avant quatre degrés de dépollérisation à travers ses travaux :

- la pénétration limitée des eaux marines ou estuariennes par le biais d'ouvrages de type « buses » ou « vannes » (ex : le polder du Carmel alimenté par une vanne) ;
- la pénétration contrôlée des eaux marines ou des eaux estuariennes par l'intermédiaire d'ouvrages de type, « clapet », « porte maritime » ou « écluse » qui régule le débit (ex : le polder de Sébastopol au sud de Noirmoutier dont l'alimentation est régulée par une porte à marée) ;
- la libre pénétration des eaux marines ou estuariennes dans une brèche de la digue (ex : les polders de Mollenel, de Graveyron et de Mortagne-sur-Gironde) ;
- la suppression de la digue des polders au sens stricte, certes coûteuse, mais efficace pour restaurer un paysage maritime ou estuarien et accroître la productivité biologique d'une zone humide intertidale (ex : le polder de l'Aber de Crozon).

GOELDNER-GIANELLA (2007) a identifié quatre contextes de dépollérisation en fonction des objectifs recherchés, des acteurs associés, des caractéristiques physiques et économiques mais aussi des modalités techniques employées :

- les « dépollérisations à visée environnementale », destinées à l'amélioration de la qualité écologique dans des polders en déprise ;
- les « dépollérisations à visée protectrice », réalisées dans le but de concilier protection civile et préservation de l'environnement ;
- les « dépollérisations à visée touristique », inscrites dans un contexte économique délicat et dédiées au maintien du tissu social ainsi qu'au développement local des activités et des infrastructures de tourisme ;
- les « dépollérisations compensatoires », justifient quant à elles le dédommagement des pertes provoqués par les travaux d'endiguement et de protection des populations, infrastructures portuaires où des industries menacées notamment au nord-ouest de l'Europe.

Les nouveaux intérêts défensifs, environnementaux, touristiques et compensatoires apparaissent comme des éléments essentiels de la politique de dépollérisation. Même si ces nouveaux intérêts en faveur de la dépollérisation ne font pas l'unanimité dans l'opinion publique, ces derniers semblent aujourd'hui primer par rapport à ceux qui prônaient la poldérisation auparavant.

Les études concernant les processus de dépoldérisation et leur impact commencent à se développer (MARCADET & GOELDNER-GIANELLA, 2005 ; CURRIN *et al.*, 2008). L'étude bibliographique menée ici a pour principal objectif de connaître les effets de la réestuarisation sur les fonctionnalités ichtyologiques et les gains associés à partir des expériences et des diagnostics déjà existants, menées dans un contexte analogue à celui des grands estuaires. Même si ces expériences demeurent difficilement comparables entre elles pour différentes raisons (localisation, milieux différents, protocoles d'échantillonnage différents) il est possible d'observer des correspondances pouvant expliquer la récupération ou non de la biodiversité et des fonctionnalités suite à la dépoldérisation.

## **3.2 - Impact sur les paramètres abiotiques et la végétation**

### 3.2.1 - Hydrologie

La réouverture des polders provoque bien entendu une modification des flux hydrauliques désormais balancés de nouveau par le rythme des marées. Ces nouveaux échanges seront plus ou moins marqués selon l'amplitude tidale, le marnage, qui dépend du niveau topographique, de la pente et des modalités de dépoldérisation (DAUSSE, 2006). Une vanne n'aura pas le même effet qu'une porte à flot ou une brèche, sachant que plus l'ouverture est faible, plus le prisme tidal se restreint (BOUMANS *et al.*, 2002). Ces différents types de dépoldérisation présenteront alors des effets variables sur la résilience du fonctionnement écologique de ces zones. L'hydrologie est donc déterminante dans le processus de restauration des zones humides estuariennes reconnectées. Le rétablissement des courants de flot et de jusant va par ailleurs participer à la mise en place de flux sédimentaires caractérisant les échanges inter-systèmes. Un courant de flot dominant aura tendance à générer des imports de matières particulaires tandis qu'un courant de jusant prononcé entraînera plutôt un export (DAME & ALLEN, 1996).

### 3.2.2 - Sédimentologie

La dynamique de sédimentation est complexe sur les zones dépoldérisées, en raison des interactions entre les différents processus qui conduisent au changement d'élévation de la surface tels que le vent et sa direction, la profondeur, la saison, la composition des fonds, les rythmes de submersion et d'exposition à l'air libre ainsi que l'activité biologique (FRENCH *et al.*, 2000). Les sédiments provenant des zones les plus exposées à la remise en suspension sont importants dans la conduite du processus de sédimentation dans les zones plus abritées comme les zones endiguées à l'abandon, permettant ainsi l'élévation du niveau des fonds (FRENCH *et al.*, 2000). La colonisation des fonds par des films biologiques va permettre de stabiliser les sédiments et participer à l'accrétion de la zone. Par ailleurs, l'installation d'une végétation halophile va favoriser la production de matière organique et le piégeage des sédiments. L'étude des zones poldérisées abandonnées dans l'estuaire de Blyth au sud de l'Angleterre démontre que la plupart des marais matures et des marais pionniers connaissent une élévation de leur niveau supérieure à celle du niveau marin (FRENCH *et al.*, 2000). Les bas marais abandonnés non végétalisés présentent un taux d'élévation de la surface différent par rapport aux marais végétalisés (FRENCH *et al.*, 2000). Les zones les plus à l'abri des submersions sont favorables à l'installation d'un marais pionnier alors que celles plus exposées connaissent une érosion.



### 3.2.3 - Composition physico-chimique

Les zones humides estuariennes dépoldérisées subissent une modification de la salinité des eaux dues au marnage et aux modalités de réouverture. En effet, la variation des niveaux d'eau, les conditions de drainage et la présence d'ouvrages (digues, vannes,...) responsables des régimes d'inondations mais également la température et les précipitations sont les facteurs déterminant la salinité des eaux et du sol dans les marais restaurés (WOLTERS *et al.*, 2005). Par ailleurs, la salinité du milieu se révèle comme un facteur important dans la colonisation biologique des zones reconnectées. En plus de jouer un rôle dans la distribution des essences végétales, la salinité va également influencer la germination des graines (DAUSSE, 2006).

Les courants de flots et de jusant mais également les vents et la végétation conditionnent la turbidité du milieu. Cette turbidité est liée à la production locale et aux apports importants en matériaux de colmatage des eaux estuarienne. Le type d'ouverture va influencer les courants qui favoriseront ou non les apports et la sédimentation. Les communautés biologiques sont sensibles à ce facteur et certaines études démontrent leur rôle important en termes d'habitat et de protection pour les micro-organismes et les poissons juvéniles face aux prédateurs (SELLESLAGH, 2008).

### 3.2.4 - Végétation

Le retour de la mer provoque généralement un dépérissement de la végétation déjà en place comme par exemple lorsque l'une des lagunes protégée par un tombolo<sup>6</sup> à été envahie en 2009 à Plougrescant (Communication personnelle). La réapparition de la végétation halophile au sein des zones dépoldérisées peut intervenir dès le printemps de l'année suivante si les propriétés physico-chimiques du sol le permettent (COLCLOUGH *et al.*, 2005). Le type d'ouverture est un déterminant dans la rapidité du processus de restauration, une ouverture faible inférieure à un mètre empêchant la végétation d'évoluer alors qu'une ouverture supérieure à 2 mètres permettra l'installation d'une communauté végétale caractéristique des zones intertidales naturelles (BOUMANS *et al.*, 2002 ; DAUSSE, 2006). L'étude du site dépoldérisé de Carmel par DAUSSE en 2006 a démontré que la restauration d'une végétation de référence était limitée par la composition des sols, défavorable en raison du régime hydrologique observé. De même, la proximité des sites restaurés à des zones humides littorales et estuariennes naturelles va influencer la dynamique de recolonisation biologique du milieu. La présence de propagules de plantes halophiles dans les sols de ces marais dépoldérisés va également favoriser la colonisation végétale (DAUSSE, 2006). Sur le site dépoldérisé de Paull Holme Strays dans l'estuaire d'Humber, la diversité de plantes inféodées aux marais maritimes observées s'est révélée identique au marais de référence situé à l'extérieur de la digue (HEMINGWAY *et al.*, 2008). Cependant, selon l'impact déjà subi et les techniques de dépoldérisation employées, la dynamique de colonisation végétale sera plus ou moins rapide (DAUSSE, 2006). Les expériences menées en baie du Mont Saint-Michel ont démontré que la grande productivité primaire des marais littoraux à obione était à l'origine des rendements importants obtenus localement par l'ostréiculture et la mytiliculture (LAFFAILLE, 2000 ; LEFEUVRE, 2005). La végétation des marais salés joue aussi un rôle important dans l'alimentation des poissons pélagiques comme l'a mis en évidence l'observation de jeunes alevins à Abbots Hall dans la partie haute intertidale (COLCLOUGH *et al.*, 2005).

---

<sup>6</sup> Les tombolos sont des cordons de galets transversaux reliant la terre à des îlots

### 3.3 - Impacts sur les communautés ichthyologiques

La disparition de la moitié des zones intertidales estuariennes du Forth (Ecosse) est responsable d'une perte importante de l'habitat, des ressources alimentaires et des communautés biologiques (66% de l'ichtyofaune) (MC LUSKY *et al.*, 1992). Face à ce type de constat, on comprend l'intérêt des expériences de reconnexion des marais estuariens envers les peuplements de poissons et les fonctionnalités associés. Cependant, les poissons recolonisent-ils systématiquement les sites dépoldérisés ? Et dans le cas d'une réponse positive, les espèces et leur abondance sont-elles similaires à celles d'un marais naturel ? Quelles fonctionnalités envers l'ichtyofaune sont de nouveau assurées par ces milieux dépoldérisés ? Peu d'études sur la récupération des fonctionnalités ichthyologiques et sur les gains biologiques associés ont été réalisées dans ce contexte à l'heure actuelle (HAMPEL *et al.*, 2003). Les expériences déjà réalisées sont éloignées géographiquement (Tableau 2 et Figure 11) et ne présentent pas toujours la même configuration. Les approches, les peuplements, les protocoles d'échantillonnages et les temps écoulés suite au processus de dépoldérisation diffèrent. Dès lors, les croisements d'informations doivent se faire avec précaution sachant qu'il n'existe pas de relation claire entre le type de restauration et la recolonisation par les poissons ou bien entre la densité de poissons et l'âge du système restauré (BROWN *et al.*, 2007). Le rétablissement des marais endigués apporte néanmoins un effet positif sur l'utilisation de l'habitat par les poissons (CHAMBERLAIN & BARNHART, 1993).

Tableau 2 : Récapitulatif des expériences de reconnexion liées à l'ichtyofaune en Europe occidentale.  
 A (Arasement de la digue) ; BA (Brèche accidentelle) ; BV (Brèche volontaire) ; C (Compensation) ; O (Ouvrage hydraulique de régulation) ; MR (Managed realignment).

Identifiant	Site dépoldérisé/réaligné/créé	Estuaire	Pays	Etudes réalisées	Date de dépoldérisation	Type de dépoldérisation
1	Abbotts Hall	Blackwater	Angleterre	Colclough (2005)	2002	BV+MR
2	Aber de Crozon	Aber	France	Guillaud <i>et al.</i> (1986)	1980	A
3	Alkborough	Humber	Angleterre	Hemingway (2008)	2004	BV +MR
4	Chowder Ness	Humber	Angleterre	Hemingway <i>et al.</i> (2008)	2006	BV +MR
5	Egypt Bay	Thames	Angleterre	Colclough (2005)	2002	MR
6	Freiston Shore	Wash	Angleterre	Brown <i>et al.</i> (2007)	2002	BV + MR
7	Greenwich	Thames	Angleterre	Colclough (2005)	1998	MR
8	Orpland	Blackwater	Angleterre	Colclough (2005)	1995	BV + MR
9	Paull Holme Strays	Humber	Angleterre	Mazik (2007); Hemingway <i>et al.</i> (2008)	2003	BV +MR
10	Sieperda	Westerschelde	Pays-Bas	Hampel <i>et al.</i> (2003)	1990	BA

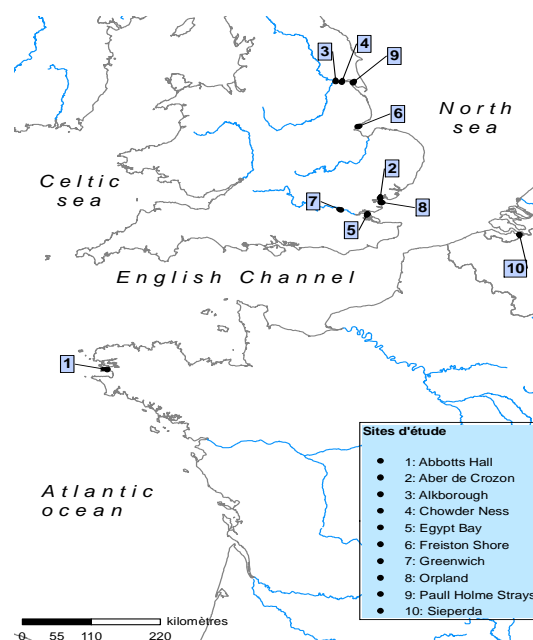


Figure 9: Localisation des différentes expériences de dépoldérisation en Europe occidentale.

### 3.3.1 - Effets sur la composition des peuplements ichthyologiques

#### Effets sur la richesse spécifique

Toutes les études recensées ont montré une recolonisation systématique des zones intertidales reconnectées cependant, différents degrés de recolonisation sont observables. L'étude de [HAMPEL \*et al.\* \(2003\)](#) dans l'estuaire de l'Escaut occidental (Pays-Bas) s'est attachée à comparer deux systèmes, le marais naturel de Saeftinghe et celui reconnecté de Sieperda. Au total, 15 espèces de poissons différentes ont été observées sur le marais reconnecté contre 13 dans le marais témoin. Mis à part des adultes de flet, *Platycthis flesus*, retrouvés uniquement sur le marais témoin de Saeftinghe, la composition du peuplement reste typique sur les deux marais avec des espèces telles que le gobie tacheté, *Pomatochistus microps* et le bar *Dicentrarchus labrax* ([HAMPEL \*et al.\*, 2003](#)). La richesse des espèces s'est avérée être très semblable à la fois au sein et en dehors du site restauré d'Alkborough et de Paull Holme Strays sur l'estuaire d'Humber (Angleterre) ([HEMINGWAY, 2008](#)). Les observations faites outre-Atlantique de [BURDICK \*et al.\* \(1997\)](#), [ROMAN \*et al.\* \(2001\)](#) et [SWAMY \*et al.\* \(2002\)](#) sur la richesse spécifique quasi similaire entre les marais témoins et les marais restaurés coïncident avec celle de [HAMPEL \*et al.\* \(2003\)](#) et [HEMINGWAY \*et al.\* \(2008\)](#). Cependant d'autres études ont mis en évidence des richesses spécifiques plus élevées dans les marais reconnectés. Par exemple, [BROWN \*et al.\* \(2007\)](#) ont remarqué sur le Wash la présence de 11 espèces à l'intérieur du site reconnecté de Freiston Shore (Angleterre) contre 6 espèces dans le marais référence. [HEMINGWAY \*et al.\* \(2008\)](#) ont également constaté que la diversité de l'ichtyofaune du marais reconnecté de Chowder Ness (Angleterre) était supérieure à celle du marais témoin. Ces deux exemples s'appliquent à des marais jeunes dépoldérisés depuis 3 ans pour Freiston Shore et depuis un an et demi pour Chowder Ness. Ces richesses spécifiques élevées seraient dues à un reliquat d'espèces dulçaquicoles ([BROWN \*et al.\*, 2007](#)) qui augmenterait cette valeur avec les nouvelles espèces résidentes, marines, et migratrices ayant désormais accès aux zones dépoldérisées. Au contraire, [RITTER \*et al.\* \(2008\)](#) ont mis en avant une richesse spécifique similaire entre un marais ouvert et un marais fermé, mais inférieure en ce qui concerne un marais quasi-fermé.

#### Effets sur l'abondance et la diversité numérique

Le gobie tacheté est l'espèce la plus abondante en Juillet dans les marais de Sieperda et Saeftinghe ([HAMPEL \*et al.\*, 2003](#)). Le bar, principalement des juvéniles de l'année, est le taxon le plus fréquemment capturées sur les marais reconnectés de Abbotts Hall et Orplands (Angleterre) ([COLCLOUGH \*et al.\*, 2005](#)). En période estivale, le flet a été trouvé en abondance sur le site de Abbotts Hall tout comme l'épinoche, *Gasterosteus aculeatus* ([COLCLOUGH \*et al.\*, 2005](#)). De fortes abondance de mullets à grosse lèvres, *Chelon labrosus* et d'athérines, *Atherina presbyter*, ont également été recensées dans la partie est du marais de Abbotts Hall, tandis que de nombreux jeunes harengs de l'année, *C. harengus*, ont été capturés dans l'ouest du marais, démontrant l'utilisation active des microhabitats par les poissons ([COLCLOUGH, 2005](#)). De même, les assemblages observés dans l'Aber de Crozon suite à la réouverture de l'estuaire sont dominés numériquement par les équilles, les mullets, les athérines et les gobies ([GUILLAUD \*et al.\*, 1986](#)). D'après l'étude d'[HEMINGWAY \*et al.\* \(2008\)](#), les densités d'espèces observées sur le site de Paull Holme Strays dans l'estuaire de Humber ne semblent pas différer de manière significative entre le site référence et le site réaménagé, les trois espèces les plus abondantes, le flet, le gobie des sables et le bar étant observées dans des proportions identiques. Les sites de référence et de réalignement de Chowder Ness ont montré les deux mêmes espèces dominantes (le flet et l'anguille) ([HEMINGWAY \*et al.\*, 2008](#)). Les flets ont été

capturés en abondance durant l'été sur le site restauré de Abbotts Hall, cependant, sur la base de capture par unité d'effort, le flet a été trouvé en moindre abondance à l'intérieur du site reconnecté de Chowder Ness (HEMINGWAY *et al.*, 2008). L'abondance numérique reste très similaire entre les sites référence et les marais reconnectés d'Alkborough et de Paull Holme Strays (HEMINGWAY *et al.*, 2008). Les densités de gobies sont plus élevées et leur séjour dure plus longtemps dans le marais témoin de Saeftinghe que dans le marais reconnecté d'après l'étude d'HAMPEL *et al.* (2003). Les densités de bar ont également démontré des valeurs plus élevées sur Saeftinghe que dans le marais restauré (HAMPEL *et al.*, 2003). A l'inverse les espèces appartenant à la famille des Clupeidae (*Clupea harengus* et *Sprattus sprattus*) montrent des densités dans le marais reconnecté de Sieperda significativement plus élevées que dans le marais mature référence (HAMPEL *et al.*, 2003). L'abondance numérique des espèces reste néanmoins inférieure dans le marais reconnecté de Sieperda notamment au printemps et à l'automne (HAMPEL *et al.*, 2003) ce qui rejoint les observations de MINELLO & WEBB (1997) et TALLEY (2000) concernant l'abondance supérieure des espèces dans le marais naturel comparé aux marais restaurés. Les marais reconnectés semblent ainsi présenter des densités d'individus inférieures à celles des marais références ce qui rejoint les observations de BROWN *et al.* (2007) cependant, lorsque le peuplement présente une richesse spécifique identique, la densité d'individus reste similaire entre les sites.

#### Effet sur les assemblages du peuplement

Les assemblages de poissons sont plus diversifiés et dominés par un faible nombre d'espèces sur le site réaménagé de Paull Holmes Strays et Chowder Ness, cela pouvant être interprété comme le retour vers une distribution des assemblages similaires à un marais naturel ou peut être le résultat d'un effort d'échantillonnage insuffisant (HEMINGWAY *et al.*, 2008). La composition des espèces reste très similaire sur le marais Sieperda et de Saeftinghe même au niveau des écophases, cependant des post-larves de mulot porc *L. ramado* ont été retrouvé uniquement sur les marais de Saeftinghe (HAMPEL *et al.*, 2003). De nombreux jeunes de l'année (bar, hareng) ont été également été capturés à Abbotts Hall (COLCLOUGH *et al.*, 2005). À l'intérieur du site restauré de Chowder Ness, les individus juvéniles sont généralement d'eau douce ou anadromes (ex : l'éperlan européen, *Osmerus eperlanus*) alors que dans le site de référence, ils ont été principalement saumâtres, mais d'origine marine (HEMINGWAY *et al.*, 2008). Les assemblages des marais reconnectés semblent finalement suivre une tendance caractérisée par un peuplement ichthyologique plus ou moins diversifié avec la domination d'un faible nombre d'espèces (notamment des juvéniles). La présence reliquat d'espèces dulçaquicoles provoque notamment une augmentation de la diversité spécifique. Par ailleurs, il semble également que les poissons juvéniles fréquentent et affectionnent les sites restaurés, quelle que soit leur configuration.

### 3.3.2 - Effets sur la structure des peuplements ichthyologiques

#### Effets sur la distribution des tailles

La taille des gobies tacheté reste de l'ordre de 9-13 mm dans le marais restauré de Sieperda tandis que sur Saeftinghe, la taille des individus augmente pour atteindre 19-27 mm en octobre (HAMPEL *et al.*, 2003). La distribution du gobie tacheté montre donc des différences claires entre les deux marais, la croissance de ces individus étant constatée à partir de juillet à Saeftinghe, alors qu'aucune croissance sur ces individus n'est observée à Sieperda durant leur période de développement, confirmant l'hypothèse que l'abondance de nourriture est le principal facteur causant les différences observées entre les deux marais (HAMPEL *et al.*,



2003). Les distributions de fréquence-longueur des trois autres principales espèces de poisson, le bar, le hareng et le sprat n'ont pourtant pas montré de différence significative entre les deux marais (HAMPEL *et al.*, 2003). La taille des flets et des merlans (*Merlangius merlangus*) capturés à l'intérieur du site reconnecté de Paull Holme Strays sont nettement inférieures à celles observées sur le site de référence, appuyant les fonctions de nurserie et de refuge des habitats estuariens peu profonds dans cette zone (HEMINGWAY *et al.*, 2008). La taille moyenne des flets est largement inférieure sur le site reconnecté de Chowder Ness avec une tendance similaire constatée pour l'anguille, mais aucun paramètre n'a pu être mis en évidence pour expliquer cet effet (HEMINGWAY *et al.*, 2008). La taille plus faible des individus observés à l'intérieur des sites reconnectés et donc la croissance plus faible semble être une tendance des marais restaurés. Ce constat semble lié à une moindre disponibilité des ressources alimentaires, signifiant une fonction de productivité primaire et secondaire partiellement recouvrées.

#### Effets sur la distribution des guildes fonctionnelles

Il apparaît une ségrégation au travers des guildes fonctionnelles écologiques colonisant les marais reconnectés. Environ 18 mois après la réouverture du site de Alkborough, trois poissons parmi les espèces recueillies sont des espèces d'eau douce ou euryhalines, typiques des habitats dulcicoles (HEMINGWAY *et al.*, 2008). Il semble que les espèces euryhalines dulçaquicoles soient fréquemment retrouvées dans les marais jeunes reconnectés, traduisant un régime d'inondation marine insuffisant ou un reliquat du peuplement tolérant aux nouvelles variations de salinités.

Deux espèces migratrices anadromes (alose feinte et éperlan) sont présentes sur le site reconnecté de Sieperda tandis qu'elles sont absentes sur le site de Saeftinghe (HAMPEL *et al.*, 2003). L'anguille a également été retrouvée uniquement sur le site de Paull Holme Strays (HEMINGWAY *et al.*, 2008). Les espèces migratrices semblent répondre favorablement à la dépoldérisation ce qui rejoint les observations de KIMBALL & ABLE (2007) sur les espèces transientes présentes en abondance supérieure dans les marais restaurés, traduisant la capacité ces zones en tant que voie migratoire (HAMPEL *et al.*, 2003).

Les épinoches capturées en abondance dans le site reconnecté de Abbotts Hall montrent que cette espèce résidente colonise volontiers le nouveau milieu. De même, les gobies des sables et tacheté, espèces ubiquistes, ont été observés en abondance à Abbotts Hall, avec des preuves de reproduction et de recrutement témoignant des conditions favorables à la colonisation par ces poissons (COLCLOUGH *et al.*, 2005). Les terrasses à angle droit du Greenwich Millenium semblent empêcher les espèces démersales, comme le flet, d'y accéder (COLCLOUGH *et al.*, 2005). Un faible nombre de grands individus ont été observés à Abbotts Hall et Orplands, ces habitats étant défavorables à la colonisation par des poissons adultes qui risqueraient de s'échouer ou d'être prédaté par les oiseaux (COLCLOUGH *et al.*, 2005). Les espèces résidentes semblent répondre favorablement à la reconnexion (Sieperda, Abbotts Hall, Paull Holme Strays) et confirment les propos de TEO & ABLE (2003) in KIMBALL & ABLE (2007) affirmant la recolonisation aisée des marais restaurés par les poissons résidents des complexes estuariens. Ce groupe présente également une abondance inférieure dans les marais restaurés ce qui coïncide avec les faits observés par KIMBALL & ABLE (2007) sur l'abondance moindre des espèces résidentes dans les milieux restaurés. La restriction de la marée semble affecter la composition du peuplement, favorisant les espèces appartenant à la guildes fonctionnelles des espèces résidentes au détriment des guildes fonctionnelles des espèces marines sténohalines et euryhalines (RITTER *et al.*, 2008).

### 3.3.3 - Effets sur les fonctionnalités ichtyologiques

Les fonctionnalités principales de nourricerie, d'alimentation et de voie migratoire des marais maritimes et estuariens ont été défini dans le paragraphe 2.3. Les marais dépoldérisés semblent assurer différemment ses fonctions selon le contexte de dépoldérisation.

#### Effets sur la fonction de nourricerie

La simple présence de juvéniles sur un marais reconnecté ne signifie pas forcément que la fonction de nourricerie est assurée. De nombreux juvéniles de bar et de hareng ont été recensés sur le marais restauré de Abotts Hall ainsi que des juvéniles d'éperlans ont été observés à l'entrée du site, attendant que la profondeur de l'eau et la vitesse soient suffisantes à l'intérieur du marais pour permettre une protection adéquate par la végétation (COLCLOUGH *et al.*, 2005). D'autres alevins d'éperlan ont été retrouvés à l'arrière de la terrasse du site du Greenwich Millenium dans l'estuaire du Thames (Angleterre) mais aussi devant les terrasses, en étroite relation avec la seule végétation intertidale habitable de la zone, et en tant que tel, fournisseur d'un nouvel habitat pour le macrobenthos et les poissons (COLCLOUGH *et al.*, 2005). Le poisson peut aussi réagir avec l'augmentation de la turbidité, qui réduit la visibilité et offre donc une protection supplémentaire contre les prédateurs (COLCLOUGH *et al.*, 2005). Les espèces piscivores semblent peu fréquenter les chenaux intertidaux ce qui suggère une utilisation par les autres poissons (y compris les juvéniles) de ces milieux comme zone de refuge (PATERSON & WITHFIELD, 2000). Les masses d'eau semi-permanentes apparaissent importantes pour les poissons, une grande diversité d'alevins ayant été observée dans cet habitat en comparaison avec les chenaux des marais comme par exemple sur le site d'Egypt Bay (Angleterre), où deux dépressions humides présentent une surabondance des populations de crevette, *Palaemon spp.* (COLCLOUGH *et al.*, 2005). Ces microhabitats semi-permanents, encore entourés de spartines dense constituent une importante source de nourriture pour les alevins s'ils peuvent y accéder lors des grandes marées de vives eaux (COLCLOUGH *et al.*, 2005). L'étude de BROWN *et al.* (2007) sur le site restauré de Freiston Shore a démontré que ce dernier présente une fonction de nourricerie pour de nombreuses espèces de poissons à caractère commercial comme le bar, le hareng et le sprat. Bien que le gobie tacheté, soit plus tolérant aux milieux dulcicoles que le gobie des sables, les deux espèces ont été omniprésentes à Abbotts Hall, avec des preuves de reproduction et de recrutement sur le site prouvant que la zone intertidale a bien été utilisée par les adultes et les jeunes poissons attirés par ces microhabitats (COLCLOUGH *et al.*, 2005). Cependant, la fonction de reproduction des marais restaurés reste nullement avérée dans les autres cas, ce qui laisse penser que cette dernière est difficile à atteindre pour les marais réaménagés. En revanche les sites réalignés semblent favoriser les juvéniles, même si cet effet semble être dépendant de l'espèce et des individus (HEMINGWAY *et al.*, 2008). Les poissons juvéniles ont ainsi tendance à s'appuyer sur la création de nouveaux habitats intertidaux qui peuvent alors jouer le rôle de nurserie pour les espèces marines et estuariennes (HEMINGWAY *et al.*, 2008).

#### Effets sur la fonction d'alimentation

La fonction d'alimentation est fondamentale pour recruter, accueillir et satisfaire les besoins des poissons. HAMPEL *et al.* (2003) émet l'hypothèse selon laquelle l'assèchement incomplet du marais restauré pourrait encourager les consommateurs de plancton comme les Clupeidae sur le site de Sieperda, en raison des mares profondes formées abritant la population résidente de zooplancton. Aucune différence dans l'incidence d'alimentation à l'intérieur et à l'extérieur du site restauré de Paull Holme Strays n'est apparue, avec des

poissons s'alimentant aussi bien dedans qu'en dehors (HEMINGWAY *et al.*, 2008). La diversité spécifique des proies, généralement identique entre les sites de références et de réalignements, ont montré des différences en ce qui concerne leur abondance relative respectives, reflétant probablement la disponibilité locale en ressource et la composition des assemblages de poissons (HEMINGWAY *et al.*, 2008). Toutefois, une forte proportion de mysidacés et de crevettes (*Corophium volutator*) ont retrouvés dans les contenus stomacaux des poissons capturés à l'intérieur du site dépoldérisé ainsi que des petits bivalves, principalement consommés par les flets (HEMINGWAY, 2008). Deux espèces (l'anguille et le flet) ont été retrouvées en abondance en train de s'alimenter à l'intérieur du site réaménagé de Chowder Ness (HEMINGWAY, 2008). Cependant beaucoup moins de poissons s'alimentant y ont été observés en comparaison avec le site référence, suite à une diminution de l'alimentation détectée à partir de l'analyse des contenus stomacaux (moins de crevettes *Corophium volutator*) (HEMINGWAY *et al.*, 2008). Cela peut être directement lié à la réouverture récente du site en 2006, les invertébrés benthiques, principalement *C. volutator*, n'ayant peut être pas encore eu le temps de coloniser pleinement le site (HEMINGWAY *et al.*, 2008). De même les tailles inférieures et la croissance moins forte de certains poissons observés sur les marais restaurés de Sieperda (gobies), Paull Holme Strays (flet, merlan) et Chowder Ness (flet) semble être corrélée au manque de ressources alimentaire au sein de ces marais reconnectés. MADON (2007) a également observé des variations des régimes alimentaires et des taux de croissance selon l'ouverture des marais. La fonction d'alimentation des marais restaurés apparaît délicate à atteindre pour satisfaire l'ensemble des peuplements ichtyologiques capables de les coloniser.

#### Effets sur la fonction de voie migratoire

La fonction de voie migratoire des marais estuariens est importante pour les espèces amphihalines à la recherche d'habitat particulier pouvant leur fournir des ressources et des conditions spécifiques nécessaires à la préparation physiologique pour la migration. Les migrateurs amphihalins, anadromes ou catadromes sont observés fréquemment dans les restaurés comme à Sieperda (alose feinte, éperlan) ou à Paull Holme Strays (anguille). La présence de ces espèces indique une utilisation des marais estuariens large, en tant qu'habitat et en tant que corridor migratoire. La capacité de ces zones en tant que voie migratoire (HAMPEL *et al.*, 2003) permet d'offrir un refuge, des ressources alimentaires et des conditions environnementales favorables à la colonisation ponctuelle par ces espèces au cours de leur migration. En général, les espèces migratrices semblent répondre favorablement à la restauration (KIMBALL & ABLE, 2007) ainsi qu'à la reconnexion des zones humides intertidales à l'estuaire.

#### 3.3.4 - Facteurs influençant la résilience du système de marais reconnecté

Les conditions favorisant la restauration des fonctionnalités ichtyologiques nécessitent un niveau d'eau, d'une profondeur et d'un régime d'inondations appropriées, la présence de propagules et d'une faune adjacente ainsi qu'une composition en nutriment et en matière organique adéquates (WEINSTEIN, 2001).

Les modalités de dépoldérisation peuvent favoriser le temps de séjour des eaux de la marée et maintenir des masses d'eau semi-permanentes, offrant un refuge pour la micro et la macrofaune. D'un autre côté, les assècs vont permettre le développement de micro-organismes comme le microphytoplancton, favorisant la stabilisation des sédiments, ainsi que de végétaux participant à l'alimentation du necton. L'ouverture a donc un rôle essentiel dans

la production primaire de ressources (DAUSSE, 2006). Une faible ouverture semble ainsi limiter les échanges et piège les matières organiques et minérales. Cependant elle ne permet pas le développement d'une végétation caractéristiques des marais salés alors qu'une ouverture plus large semble profiter d'avantage à l'implantation et l'expansion d'une végétation typique des marais salés (DAUSSE, 2006). L'élévation des fonds ainsi que le temps d'inondation sont également importants dans l'explication des variations de densité de poisson au sein des marais restaurés (BROWN *et al.*, 2007).

La salinité représente un facteur essentiel dans l'installation d'une végétation pionnière des marais reconnectés. Cette flore est indispensable à la fonction de refuge, de production de nourriture et de support de ponte (MC IVOR & ODUM, 1988 *in* COLCLOUGH *et al.*, 2005). La salinité agit également sur les assemblages biologiques notamment sur les communautés piscicoles juvéniles marines et résidentes des estuaires (MATHIESON *et al.*, 2000 ; SELLESLAGH & AMARA, 2007). D'après SIMENSTAD *et al.* (2000), la distribution et la fréquence d'occurrence des poissons sont influencées par l'eau, l'oxygène et la surface végétalisée. Selon BROWN *et al.* (2007) la salinité, la profondeur et la disponibilité en oxygène sont responsables de la variabilité du peuplement ichtyologique.

Par ailleurs, la turbidité est un paramètre important qui conditionne fortement l'assemblage des communautés du necton. Cet élément provoque une compétition intra et interspécifiques pour les ressources entraînées mais offre également des conditions d'habitat favorables au refuge de certaines espèces. La forte turbidité à marée montante est constatée dans les zones restaurées, et les chenaux qui sont sujet à ces fortes turbidités sont même considérés comme des « hot spot » biologiques (SIMENSTAD *et al.*, 1998 *in* COLCLOUGH *et al.*, 2005). Les chenaux constituent ainsi une zone de refuge importante pour l'ichtyofaune (CATRIJSSE, 1994 ; PATERSON & WITHFIELD, 2000 ; COLCLOUGH *et al.*, 2003). Les chenaux peu profonds de second ordre sont utilisés en priorité par les juvéniles alors que les individus plus gros fréquentent les chenaux plus profond de premier ordre (MADON, 2007).

Bien que les assemblages des poissons ne recolonisent pas les nouveaux marais de manière linéaire (WILLIAMS & ZEDLER, 1999) et qu'il n'existe pas de relation entre l'âge du système intertidal et le peuplement de poissons associés (BROWN *et al.*, 2007), de nombreux auteurs évoquent une période de temps nécessaire pour que le système atteigne son potentiel maximum de développement. Alors que certains marais apportent une réponse positive au bout de quelques années seulement (GUILLAUD *et al.*, 1986 ; COLCLOUGH *et al.*, 2005) d'autres ne présentent pas de réponse de nombreuses années après la restauration (GRAY *et al.*, 2002). La récupération des fonctions écologiques s'avère notamment plus rapide sur un ancien marais comparé à un polder agricole d'après LEVIN & TALLEY (2002) *in* MAZIK, (2007). Ainsi, le développement de la macrofaune sur l'ancien polder agricole reconnecté de Paull Holme Strays s'avère être un processus assez lent (MAZIK, 2007), expliquant la faible vitesse de récupération du système reconnecté. Néanmoins, les travaux de HEMINGWAY *et al.*, (2008) ont démontré que le site réaligné de Paull Holme Strays semblait avoir atteint un stade de maturité dans son développement, permettant de soutenir des espèces de poissons et de fournir des ressources comparables avec le site de référence 4 ans après sa création. DIONNE *et al.* (1999) ont observé que les marais restaurés du Golfe du Maine (U.S.A) présentaient des assemblages identiques à ceux des marais de référence environ 1 à 5 ans après restauration. Ces propos rejoignent ceux de SIMENSTAD & THOM (1996) *in* HAMPEL (2003), qui ont estimé que la diversité et la densité de poissons d'un marais restauré atteignait son maximum entre 3 et 5 ans. En revanche, les site de Chowder Ness et d'Alkborough ne semblent pas avoir encore développé leur plein potentiel (HEMINGWAY *et al.*, 2008). Certaines études réalisées

sur la restauration des zones intertidales avancent que l'utilisation des marais restaurés par les poissons augmente avec l'âge du système, la récupération des fonctionnalités et des échanges maritimes n'intervenant pas avant 15 ans (MINELLO & WEBB, 1997 ; WOLTERS *et al.*, 2005). HAMPEL *et al.* (2003) affirment également que le développement de toutes les fonctionnalités d'un marais reconnecté demande plus d'une dizaine d'années. De plus, la restauration des attributs écologiques tels que la production secondaires, la diversité d'habitats mais aussi d'espèces n'intervient pas avant 10 ans selon CRAFT (1999). D'après COLCLOUGH *et al.* (2005), le fonctionnement des marais reconnectés est équivalent à celui des marais naturels mature entre 5 et 15 ans après restauration. Ce développement peut être accéléré suite à la création de chenaux et à l'implantation d'une végétation de schorre (COLCLOUGH *et al.*, 2005).

## Conclusion

---

Les réponses des communautés nectoniques ont été récemment étudiées en Europe occidentale comparé aux recherches outre-Atlantique. Les principales études réalisées démontrent une récupération des peuplements et des fonctions principales mitigées. En effet, le fonctionnement des marais varie selon les estuaires et pour les différentes espèces de poisson (MINELLO & WEBB, 1997), les marais naturels et restaurés ne présentant pas toujours un fonctionnement et une habitabilité équivalente pour les communautés de poisson estuariennes (MINELLO & ZIMMERMAN, 1992). De plus, la présence et l'abondance de certaines espèces de poisson ou les caractéristiques potentielles de certaines (reproduction, taux de croissance, alimentation, etc.) fournissent une preuve directe de la mise en place d'un système d'éléments de qualité dans l'environnement restauré tels que les proies, la salinité, la température, l'oxygène dissous et le substrat (HEMINGWAY *et al.*, 2008). L'étude des communautés ichtyologiques reste donc une approche intéressante pour évaluer la résilience des marais reconnectés.

Même si la recolonisation par les communautés ichtyologiques s'avère être un processus rapide (ROMAN *et al.*, 2001 ; BURDICK *et al.*, 1997), la récupération des fonctions et les gains sont extrêmement variables d'un site reconnecté à un autre. Les crustacés semblent démontrer différents comportements en fonction de l'ouverture et de l'âge du système restauré. Les familles de Paleomonidae et de Crangonidae répondent négativement à la restauration, contrairement aux familles de Portunidae qui s'acclimatent assez facilement (RAPOSA, 2002). L'étude des gains ichtyologiques a souvent montré une richesse spécifique similaires entre un marais reconnecté et un marais référence (ex : Alkborough, Paull Holme Strays, Sieperda). Néanmoins, il apparaît un peuplement de poissons plus diversifié dans le cadre d'un marais reconnecté récemment (ex : Freiston Shore). De plus, il semblerait que les marais dépoldérisés présentent un peuplement dominé par un faible nombre d'espèces comme pour un marais naturel (ex : Alkborough). Dans le cas d'une richesse spécifique identique, on observe une densité d'espèces similaire entre un marais reconnecté (ex : Paull Holme Strays, Sieperda) et un marais référence. Les autres cas montrent cependant une densité d'espèces souvent inférieure à celle d'un marais naturel (ex : Alkborough, Chowder Ness). Dans le cas d'une réponse défavorable, on observe un assemblage très éloigné de l'assemblage typique des marais estuariens naturels, avec des densités et des abondances faibles mais une forte diversité d'espèces caractéristiques des milieux dulcicoles et saumâtres (HAMPEL *et al.*, 2003). A l'inverse, dans le cas d'une réponse favorable, on observe des guildes fonctionnelles des marais estuariens quasi-similaires à celles des zones références, dont les assemblages sont dominé par un faible nombre d'espèces en forte abondance (juvéniles notamment) comprenant des guides résidentes, transitoires et marine et opportunistes (COLCLOUGH *et al.*, 2005).



En ce qui concerne les fonctionnalités, on observe des réponses variables, certains marais reconnectés ayant récupéré de nombreuses fonctions (ex : Abotts Hall) et d'autres peu (ex : Alkborough). En effet, les différents assemblages de poissons observés dans les sites réalignés reflètent l'état d'avancement des successions écologiques comme à Paull Holme Strays, qui a atteint un profil très similaire à ceux des zones intertidales de référence. Ce n'est pas le cas des sites réaménagés de Chowder Ness et Alkborough, en raison de la diminution du régime de salinité dans ces zones (HEMINGWAY *et al.*, 2008). Les sites réalignés semblent présenter des fonctions de nourricerie rapidement, même si cet effet semble être dépendant de l'espèce. En général, les poissons juvéniles marins et résidents répondent favorablement à la création de nouveaux habitats intertidaux qui peuvent alors jouer le rôle de nourricerie pour ces espèces (HEMINGWAY *et al.*, 2008). La fonction d'alimentation est souvent assurée par les marais reconnectés cependant celle-ci semble mettre un certain temps avant d'atteindre un niveau comparable à un marais naturel (ex : Paull Holme Strays), et dépend notamment de l'ouverture (MADON, 2007). Enfin, la fonction de voie migratoire semble rapidement récupérée et cela dès la reconnexion du marais à l'estuaire (ex : Chowder Ness).

Différents *scenarii* sont possibles en ce qui concerne le succès d'une opération de reconnexion d'un marais salé à l'estuaire. Trois tendances peuvent se dégager suite à la réalisation de cette synthèse bibliographique. Le premier scénario est relatif aux zones humides estuariennes reconnectées faisant l'objet d'une ouverture faible ou récemment reconnectées. On observe alors une forte abondance mais une faible diversité d'espèces caractéristiques des milieux dulcicoles et saumâtres (ex : Chowder ness). Cet assemblage reflète ainsi l'absence des fonctions typique des marais salés. Le deuxième scénario s'apparente aux marais salés dépoldérisés dont l'ouverture est large, contrôlée par l'intermédiaire d'un ouvrage ou dans le cas d'un marais reconnectés depuis plus de cinq ans. Les espèces inféodées aux milieux dulcicoles et saumâtres sont moins présentes et laissent place à des espèces colonisatrices (bar, mullet), résidentes (gobies) et transitoires (anguille) des milieux estuariens. Ces assemblages restent diversifiés mais l'abondance des espèces augmente, traduisant un retour vers un assemblage typique des marais et une récupération partielle des fonctions de nourricerie, d'alimentation et de voie migratoire (ex : Paull Holme Strays). Enfin le troisième scénario est associé aux marais totalement dépoldérisés et matures (plus de dix ans). Dans ces conditions, les facteurs abiotiques se trouvent quasi-similaires à ceux d'un marais naturel. Le peuplement ichtyologique se caractérise alors par une forte présence de juvéniles, d'espèces résidentes, transitoires et opportunistes dont la diversité faible et la forte abondance démontrent un retour marqué à des assemblages caractéristiques des marais salés estuariens (ex : Sieperda). Les fonctions de nourricerie, d'alimentation et de voie migratoire sont de nouveau assurées traduisant alors un fonctionnement trophique similaire à un marais naturel mature.

Dans la littérature, il n'existe pas de preuve d'une récupération linéaire du peuplement ichtyologique, ni de relation entre la densité de poissons, l'âge et l'ouverture du marais. Néanmoins, les habitats dont les échanges maritimes sont optimisés apparaissent plus utiles pour les espèces de poisson commerciales et migratrices (ROZAS & MINELLO, 1999). Favoriser la reconnexion des marais aux estuaires d'Europe occidentale permettrait aux espèces du necton de coloniser de nouveaux systèmes capables de développer des fonctions de nourricerie, d'alimentation et de voie migratoire. Pour conclure, il semblerait que les communautés de poissons et de crustacés des marais salés ne répondent à la reconnexion des marais uniquement à moyen et à long terme (HAMPEL *et al.*, 2003) laissant supposer que le marais dépoldérisé de Mortagne (caractérisé par une large brèche survenue il y a bientôt dix ans) offre une réponse très favorable aux peuplements ichtyologiques des marais estuariens.

## Bibliographie

---

- Able, K.W., Grothues, T. M., Hagan, S.M., Kimball, M.E., Nemerson, D.M. & Taghon, G.L., 2007, « Long-term response of fishes and other fauna to restoration of former salt hay farms: multiple measures of restoration success », Research Paper, *Revue Fish Biology Fisheries*, 2008, 18, p. 65–97.
- Allen, G. P., Castaing, P., Feral, A., Klingebiel, A., Vigneaux, M., 1970, « Contribution à l'étude du faciès de comblement et interprétation paléogéographique de l'évolution des milieux sédimentaires récents et actuels de l'estuaire de la Gironde », *Bulletin de l'Institut Géologique Bassin Aquitaine*, n°8 p. 99-155.
- Allen, G. P., 1973, « Etude des processus sédimentaires dans l'estuaire de la Gironde », *Sciences Naturelles. Bordeaux, Université de Bordeaux I*, 314 pp.
- Anras, L., Blacher, P., Hussenot, J., Lagardere, J.-P., Lapouyade, P., Masse, J., Poitevin, B. & Rigaud, C., 2004, « Les marais salés atlantiques. Mieux connaître pour mieux gérer. », *Cahier technique du Forum des Marais Atlantiques*, 71 pp.
- Anras, L. & Miossec, G., 2006, « Les prés salés du littoral Atlantique – Manche. Vivre en Marais. », *Forum des Marais Atlantiques*, 19 pp.
- 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, p. 29-51.
- Baron-Yellès N., Bertrand F., Goeldner-Gianella L., Costa S., Arnaud-Fassetta G., Beltrando G. & Davidson R., 2003, « Enjeux et limites de la gestion environnementale d'un marais lagunaire d'Europe méridionale : la Ria Formosa, Algarve, Portugal », *L'Espace géographique*, n° 1, p. 31-46.
- Baron-Yellès, N. & Goeldner-Gianella, L., 2001, « Les marais maritimes d'Europe Atlantique », Paris, PUF, 294 pp.
- Bawedin, V., 2007. Y a-t-il développement durable quand la dynamique littorale est contrecarrée ? La politique de gestion du littoral des Bas-Champs de Cayeux à la Baie de Somme: des stratégies d'affrontement. In: Actes du Colloque national, Université de Picardie Jules Vernes, LPBS, pp 163-169.
- Beck, M. W., Heck, K. L. Jr., Able, K. W., Childers, D. L., Eggleston, D. B., Gillanders, B. M., Halpern, B., Hays, C. G., Hoshino, K., Minello, T. J., Orth, R. J. Sheridan, P. F., Weinstein, M. P. 2003. The role of nearshore ecosystems as fish and shellfish nurseries. *Issues in Ecology* 11, p. 1-12.
- Blanchard, G.F., Patterson, D.M., Stal L.J., Richard, P., Galois, R., Huet, V., Kelly, J., Honeywill, C., De Brouwers, J., Dyers, K., Christie, M. & Seguignes, M., 2000, « The effect of geomorphological structure on potential biostabilisation by macrophytobenthos in intertidal mudflats », *Continental Shelf Research* n°20, p. 1243-1256.
- Boumans R.M., Burdick D.M. & Dionne M., 2002, « Modelling habitats changes after tidal restoration », *Restoration Ecology* n°42, p. 543-555.
- Brophy, L.S., 2007, « Estuary Assessment: Component XII of the Oregon » Watershed Assessment Manual, (Green Point Consulting), Prepared for the Oregon Department of Land Conservation and Development, Salem, OR and the Oregon Watershed Enhancement Board, Salem, OR, 103 pp.
- Brown, S. L., Pinder, A., Scott, L., Bass, J., Rispin, E., Brown, S., Garbutt, A., Thomson, A., Spencer, T., Moller, I. & Brooks, S. M., 2007, « Wash Banks Flood Defence Scheme. Freiston Environmental Monitoring 2002-2006 », In. DEFRA & Environment Agency, p. 378-378.
- Burdick, D. M., Dionne, M., Boumans, R. M. & Short, F. T., 1997, « Ecological responses to tidal restorations of two northern New England salt marshes », *Wetland Ecology and Management* 4, p. 129-144.
- Cattrijsse, A., Makwaia, E.S., Dankwa, H.R., Hamerlynck, O., Heminguay M., 1994, « Nekton communities of an intertidal creek of a European estuarine brackish marsh », *Marine Ecology Progress Series*, vol.109, p. 195-208.

- Chamberlain, R. H. & Barnhart, R. A., 1993, « Early use by fish of a mitigation salt marsh, Humboldt Bay », *California, Estuaries* 16, p. 769-783.
- Colclough L., Fonseca L., Astley T., Thomas K. & Watts W., « Fish utilisation of managed realignments », *Fisheries Management and Ecology*, 2005, 12, p. 351-360.
- Colclough S.R., Gray G., Bark A. & Knights B., 2002, « Fish and fisheries of the tidal Thames: management of the modern resource, research aims and future pressures », *Journal of Fish Biology*, 2002, 61(Suppl. A), p. 64-73.
- Craft C.B, Broom S.W. & Seneca E.D., 1989, « Exchanges of nitrogen, phosphorus and organic carbon between transplanted marshes and estuarine water », *Journal of Environmental Quality*, n°18, p. 206-211.
- Currin, C. A., Delano, P. C. & Valdes-Weaver, L. M., 2008, « Utilization of a citizen monitoring protocol to assess the structure and function of natural and stabilized fringing salt marshes in North Carolina », *Wetlands Ecology and Management* 16, p. 97-118.
- Dame R.M. & Allen D.M., 1996, « Between estuaries and sea », *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, n°200, p. 169-185.
- Dausse A., 2006, « Dynamique de la végétation et des flux inter-systèmes d'un polder reconnecté à la mer », Thèse de doctorat en Biologie, Rennes 1, 184 pp.
- Day, J. H., S. J. M. Blaber, et al. (1981). *Estuarine fishes. Estuarine ecology with particular reference to Southern Africa*. J. H. Day. Balkena, Cape Town, p. 197-221.
- Decho A. W., 2000, « Microbial biofilm in intertidal systems: an overview », *Continental Shelf Research* n°20, p. 1257-1273.
- Duhamel, S., De Roton G., et al., 2002, « Etat actuel de la ressource halieutique dans l'estuaire de la Seine ». THEME IV Halieutique: populations, peuplements et habitats. Programme Seine Aval, CSLHN Le Havre, Université de Rennes 1, 65 p.
- Marchand, J. et P. Elie, 1983, « Contribution à l'étude des ressources benthodémersales de l'estuaire de la Loire: biologie et écologie des principales espèces », *Rapport CSEEL*, 159 pp.
- Elliott M. & Dewailly F., 1995, « The Structure and Components of European Estuarine Fish Assemblages », *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 1995, 29(3-4), p. 397-417.
- Elliott M. & Hemingway K., 2002, « Field Methods », In: M. Elliott & K.L. Hemingway (eds) *Fishes in Estuaries*, Oxford, Blackwell Science, 2002, 410-509 pp.
- Elliott, M., A. K. Whitfield, et al. (2007). "The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: a global review." *Fish and Fisheries* 8(3), p. 241-268.
- Franco, A., M. Elliott, et al. (2008). « Life strategies of fishes in European estuaries: the functional guild approach », *Marine Ecology Progress Series* 354, p. 219-228.
- French C.E., French J.R., Clifford N.J., Watson C.J. & Houwing E.-J., 2000, « Sedimentation-Erosion dynamics of abandoned reclamations : the role of waves and tides », *Continental Shelf Research* n°20, p. 1711-1734.
- Galois R., Blanchard G., Seguignes M., Huet V. & Joassard L., 2000, « Spatial distribution of sediment particulate organic matter on two estuarines intertidal mudflats: a comparison between Marennes-Oléron Bay (France) and the Humber estuary (UK) », *Continental Shelf Research* n°20, p.1199-1217.
- Guillaud J.F, Levasseur J., Crosnier C., Lahaye J. et Deniel C., 1986, « Etude de l'Aber en Crozon, Finistère », rapport de contrat, inédit, IFREMER, Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres, Université de Rennes I, Université de Bretagne Occidentale, p. 37-60.

Goeldner-Gianella L., 2000, « L'Allemagne et ses polders. Conquête et renaissance des marais maritimes », Paris, CTHS, 254 pp.

Goeldner-Gianella L., 2007, « Dépoldériser en Europe occidentale », *Annales de Géographie* 655, p. 339-360.

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, p. 278-289.

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 », *Helgol Marine Research* 2005, 59, p. 151-162.

Hemingway, K.L., Cutts, N.C. & R. Pérez-Dominguez., 2008, « Managed Realignment in the Humber Estuary, UK. », Institute of Estuarine & Coastal Studies (IECS), University of Hull, UK. Report produced as part of the European Interreg IIIB HARBASINS project, 44 pp.

Kimball M.E. & Able W.K., 2007, « Tidal Utilization of Nekton in Delaware Bay Restored and Reference Intertidal Salt Marsh Creeks » *Estuaries and Coasts*, December 2007, Vol. 30, No. 6, p. 1075-1087.

Kneib R.T., 1997, « The role of tidal marshes in the ecology of estuarine nekton », *Oceanography Marine Biology, Annual Review* 35, p. 163-220.

Laffaille P., 2000, « Relation entre l'ichtyofaune et les marais salés macrotidaux: l'exemple de la baie du Mont Saint-Michel », Thèse de Doctorat, Biologie, Université de Rennes 1, 2000, 269 p.

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

Laffaille, P., Lefeuvre, J.-C., *et al.*, 2001, « Feeding ecology of 0-group sea Bass, *Dicentrarchus labrax*, in salt marshes of Mont Saint-Michel bay (France) », *Estuaries* 24(1), p. 116-125.

Ledoux, L., 2003, « Wetland Valuation: State of the Art and Opportunities for Further development », *Proceedings of a Workshop 24, Organised for the Environment Agency by Environmental Futures Ltd. and CSERGE, Bristol, Environment Agency*, p. 5-17.

Lefeuvre J.-C., Dame R. F., 1994, « Comparative studies of salt marsh processes in the New and Old Worlds: an introduction », In Mitsch, W.J. (ed.), *Global wetlands: Old and new world*, Elsevier Science BV, Amsterdam, 169-179 pp.

Lefeuvre, J.-C., Bertru, G., Burel, F., Brient, L., Creach, V., Gueune, Y., Lévasseur, L., Mariotti, A., Radureau, A., Retiere, C., Savoure', B. & Troccaz, O., 1994, « Comparative studies of salt marsh processes: Mont Saint-Michel Bay, a multi-disciplinary study », In *Global Wetlands: Old World and New* (Mitsch, W.J., ed.), Elsevier Science BV, pp. 215-234.

Lefeuvre J.-C., Laffaille P., Feunteun E., Bouchard V., Radureau A., 2003, « Biodiversity in salt marshes : from patrimonial value to ecosystem functioning. The case of the Mont Saint Michel bay », *Compte Rendus Biologies* 326, Editions Elsevier, p. 125-131.

Le Hir P., Roberts W., Cazaillet O., Christie M., P. Bassoulet & Bacher C., 2000, « Characterization of intertidal mudflat hydrodynamics », *Continental Shelf Research* n°20, p.1433-1459.

Le Pape O., 2005, « Les habitats halieutiques essentiels en milieu côtier : les identifier, comprendre leur fonctionnement et suivre leur qualité pour mieux gérer et pérenniser les ressources marines exploitées : l'exemple des nourriceries côtières de poissons plats », Mémoire d'habilitation à diriger des recherches, Ifremer, Agrocampus Rennes, Université de Bretagne Occidentale, 78pp.

Lobry J., 2004. « Quel référentiel de fonctionnement pour les écosystèmes estuariens ? » - Le cas des cortèges de poissons fréquentant l'estuaire de la Gironde. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux I, 195 pp.

- Lobry J., Rochard E. & Elie P., 2005, « Les communautés de poisson et l'organisation trophique de l'estuaire de la Gironde », Publication CEMAGREF Bordeaux, Unité de Recherche « Ecosystèmes estuariens et Poissons migrateurs amphihalins », 2005, 3 pp.
- Madon, S. P., 2007, « Fish community responses to ecosystem stressors in coastal estuarine wetlands: a functional basis for wetlands management and restoration », *Wetlands Ecology Management* 16, p. 219-236.
- Maes, J., Tailieu, A., Van Damme, P.A., Cottenie K. & Ollevier F., 1998, « Seasonal patterns in the fish and crustacean community of a temperate estuary (Zeeschelde Estuary, Belgium) », *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 47, 143-151.
- Marchand J, 1972, « Bionomie benthique de l'estuaire de la Loire », *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* n°36 (1), p. 47-67.
- 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*, vol.204, p.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*, 2007, 55, p. 564-578.
- Mc Lusky, D.S. (1981), *The estuarine ecosystem* Wiley, New York, 150 pp.
- McLusky, D.S., Bryant, D.M., Elliott, M., 1992, « The impact of land-claim on macrobenthos, fish and shorebirds on the Forth estuary, eastern Scotland », *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems*, n° 2, p. 211-222.
- Minello, T. J. & Zimmerman, R. J., 1992, « Utilization of natural and transplanted Texas salt marshes by fish and decapod crustaceans », *Marine Ecology Progress Series* 90, p. 273-285.
- Minello, T. J. & Webb JR, 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, p. 165-179.
- Möller, H., 1987, « Spawning and feeding migration of the fish in the Elbe estuary » In *Proceeding of the 5<sup>th</sup> International Wadden Sea Symposium*, Copenhagen.
- Nixon S.W., 1980, « Between costal marshes and costal waters : twenty years of research of salt marshes », in Hamilton P. & MacDonalds K.B. (eds), *Estuarine and wetland processes with emphasis and modeling*, Plum Press New York, p. 438-512.
- Odum E.P. & De la Cruz A.A., 1967, « Particulate organic detritus in Georgia salt marsh estuarine system », in Lauff G.H. (eds), *American association for the advancement of Science*, Washington, *Estuaries*, p.383-388.
- Odum, E. P., 1968, « A research challenge: evaluating the productivity of coastal and estuarine water », In *Proceeding of the second Sea Grant Conference*, University of Rhode Island 1, p. 63-64.
- Odum E.P., 1980, « The status of three ecosystem-level hypothesis regarding salt marsh estuaries: tidal subsidy, outwelling and detritus-based for food chains, in Kennedy V., (eds), *Estuarine perspectives*, p. 485-495.
- Odum E.P., 2000, « Tidal marshes as outwelling/pulsing systems », in Weinstein M. P. & Kreeger D. A., (eds), *Concept and Controversies in Tidal Marsh Ecology*, Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, p. 3-7.
- Odum E.W., Fisher J.S. & Pickal J.C., 1979, « Factors controlling the flux of particulate organic carbon in wetland », in Linvington R.J. (eds), *Ecological processes in coastal and marine systems*, Plenum press, New York, p. 69-80.
- Parlier E., 2006, « Approche quantitative de la fonction de nourricerie des systèmes estuaires-vasières », Thèse de Doctorat spécialité Océanologie Biologique et Environnement Marin, Université de la Rochelle, 283 pp.



- Parlier, E., F. Albert, P.A. Cuzange, J. Don, E. Feunteun (2006b). « Impact of vegetation structure dynamics and usage on the nursery function of West European tidal salt-marshes. », Submitted in Cahier de Biologie Marine. 47(1), p. 47-62
- Paskoff, R., 1998, Les littoraux: impact des aménagements sur leur évolution, Collection Géographie, Masson, Paris, 260 p.
- Pasquaud S., 2006, « Les relations trophiques : élément de structuration des peuplements ichthyologiques en milieu estuariens ; Application à l'estuaire de la Gironde », Thèse de Doctorat en Océanographie, 2006, Ecole Doctorale Université de Bordeaux I, CEMAGREF, 369 pp.
- Paterson, D.M., Tolhurst T.J., Kelly, J.A., Honeywill, C., De Deckere, E.M.G.T., Huet V., Shayler S.A., Black K.S., De Brouwer J. & Davidson I., 2000, « Variation in sediment properties, Skeffling mudflat, Humber estuary, UK », Continental Shelf Research n°20, p. 1373-1396.
- Paterson, A.W. & Whitfield A.K., 2000 « Do Shallow-water Habitats Function as Refugia for Juvenile Fishes? », Estuarine, Coastal and Shelf Science, 51, p.359-364.
- Pihl, L., Cattrijsse, A., Codling, I., Mathieson, S., McLusky, D.S., & Roberts, C., 2002, « Habitat use by fishes in estuaries and other brackish areas. », In Fishes in estuary (eds M. Elliott & K.L. Hemingway), Blackwell Science Ltd, London., p. 10-53.
- Potter, I. C., P. N. Claridge, et al., 1986, « Consistency of seasonal changes in an estuarine fish assemblage », Marine Ecology Progress Series 32, p. 217-228.
- Raposa K., 2002, « Early response of fishes and crustaceans to restoration of a tidal restricted New England salt marsh », Restoration Ecology, vol. 40 n°4, pp. 665-676.
- Rince, Y., 1983, « Hydrologie – Planctonologie », Rep. No. Tome II. Minist. Env. /Minist. Mer/ C.S.E.E.L.
- Ritter, A. F., Wasson, K., Lonhart, S. I., Preisler, R., K., Woolfolk, A., Griffith, K. A., Connors, S. & Heiman, K. W., 2008, « Ecological Signatures of Anthropogenically Altered Tidal Exchange in Estuarine Ecosystems », Estuaries and Coasts 31, p. 554-571
- Roman, C. T., Raposa, K. B., Adamowicz, S. C., James-Pirri, M. J. & Cetera, J. G., 2001, « Quantifying vegetation and nekton response to tidal restoration of a New England salt marsh ». Restoration Ecology vol 10 (3), p.450-460.
- Rozas, L. P. & Minello, T. J., 2001, « Marsh terracing as a wetland restoration tool for creating fishery habitat », Wetlands 21, p. 327-341.
- Salgado, J., H. Cabral, et al., 2004, « Nekton use of salt marsh creeks in the upper Tejo estuary » Estuaries and Coasts 27(5), p. 818-825.
- Selleslag, J. & Amara, R., 2007, « Inter-season and interannual variations in fish and macrocrustacean community structure on a eastern English Channel sandy beach: Influence of environmental factors », Estuarine, Coastal and Shelf Science 77, 2008, p. 721-730.
- Selleslag, J., Amara, R., Laffargue, P., Lesourd, S., Lepage, M. & Girardin, M., 2008, « Fish composition and assemblage structure in three Eastern English Channel macrotidal estuaries: A comparison with other French estuaries », Estuarine, Coastal and Shelf Science 81, 2009, p. 149–159.
- Simenstad, C., Toft, J., Higgins, H. & Cordell, J., 2000, « Sacramento/San Joaquin Delta Breached Levee Wetland Study (BREACH) », Preliminary Report. In. BREACH Interdisciplinary Research Team, University of Washington School of Fisheries.
- Teal J.M., 1962, « Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia, Ecology n°43, p. 614-624
- Uncles R.J & Stephens J.A., 2000, « Observations of current, salinity, turbidity and intertidal mudflat characteristics and properties in the Tavy estuary, UK », Continental Shelf Research n°20, p. 1531-1549.

Verger F., 1988, « Marais et wadden du littoral français », Biscaye, Bordeaux, 541 p. Réédition, Collection Terre et Société, Caen, Editions Paradigme, 550 p.

Verger F., 2005, « Marais et estuaires du littoral français », Paris, Belin, 335 pp.

Vilas C., Drake P. & Pascual E., 2008, « Inter- and intra-specific differences in euryhalinity determine the spatial distribution of mysids in a temperate European estuary », *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 369, p. 165-176.

Weinstein, M.P. (1982) « Commentary: a need for more experimental work in estuarine fisheries ecology », *Northeast Gulf Science*, 5, 59-64.

Weinstein, M. P., Teal, J. M., Baletto, J. H. & Strait, K. A., 2001, « Restoration principles emerging from one of the world's largest tidal marsh restoration projects », *Wetlands Ecology and Management* 9, p. 387-407.

Williams, G. D. & Zedler, J. B., 1999, « Fish assemblage composition in constructed and natural tidal marshes of San Diego Bay: Relative influence of channel morphology and restoration history », *Estuaries* 22 (3A), p. 702-716

Wolters, M., Garbutt, A. & Bakker, J.P., 2005, « Saltmarsh restoration: evaluating the success of de-embankment in north-west Europe », *Biological Conservation* n°123, p. 249-268.

## Table des illustrations

---

Figure 1: Schéma des marais maritimes (VERGER, 2005).....	3
Figure 2: Schéma d'un marais estuarien (adapté d'après GUILCHER, 1979 in PASKOFF, 1995). .....	4
Figure 3: Schémas des habitats estuariens et de la zone de mitigation (GOOD, 1999 ; CORTRIGHT et al., 1987 in BROPHY, 2007). .....	7
Figure 4: Végétation des marais maritimes de la côte Atlantique (ANRAS & MIOSSEC, 2006). .....	11
Figure 5: Egretta garzetta (Source : Caldas).....	11
Figure 6: Crangon Crangon (Source: Naslain). .....	11
Figure 7: Modèle théorique des échanges entre le marais et l'estuaire (LEFEUVRE et al., 2000).....	12
Figure 8: Schéma des guildes écologiques potentiellement (pointillés) rencontrées dans les eaux de transition (complexes estuariens) (FEUNTEUN et al., 2001).....	15
Figure 9: Localisation des différentes expériences de dépoldérisation en Europe occidentale. ....	22
Tableau 1: Les différentes fonctions écologiques des marais et valeurs associées (D'après Short et al., 2000 in Dausse, 2006). .....	5
Tableau 2 : Récapitulatif des expériences de reconnexion liées à l'ichtyofaune en Europe occidentale. ....	22

## Annexe 1

*The following appendix accompanies the article*

### Life strategies of fishes in European estuaries: the functional guild approach

Anita Franco<sup>1,\*</sup>, Michael Elliott<sup>2</sup>, Piero Franzoi<sup>1</sup>, Patrizia Torricelli<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Department of Environmental Sciences, University of Venice, Castello 2737/b, 30122 Venice, Italy

<sup>2</sup>Institute of Estuarine & Coastal Studies, University of Hull, Hull HU6 7RX, UK

Email: afranco@unive.it

*Marine Ecology Progress Series 354:219–228 (2008)*

#### Appendix 1

Table A1. Estuarine use functional group (EUFG) categories, their main characteristics and previous categorisations (synonyms) according to literature (original sources and later uses or modifications) (modified from Elliott et al. 2007). 1: Day et al. (1981) (temperate and tropical estuaries); 2: Elliott et al. (1990) (Forth, UK); 3: Potter et al. (1990) (temperate Western Australia & Southern Africa estuaries); 4: Whitfield (1994) (South African estuaries); 5: Elliott & Dewailly (1995) (European estuaries, Atlantic seaboard); 6: Thiel et al. (1995) (Elbe, Germany); 7: Marshall & Elliott (1996) (Humber, UK); 8: Blaber (1997) (tropical estuaries); 9: Mariani (2001) (Fogliano & Caprolace, Italy); 10: Thiel & Potter (2001) (Elbe estuary, Germany); 11: Blaber (2002) (tropical estuaries); 12: Elliott & Hemingway (2002) (European estuaries); 13: Lobry et al. (2003) (Gironde, France); 14: Nordlie (2003) (estuarine saltmarshes, eastern North America); 15: Thiel et al. (2003) (Tagus, Portugal, and Elbe, Germany); 16: McLusky & Elliott (2004) (estuarine ecosystem); 17: Able (2005) (re-examination of estuarine dependence); 18: Akin et al. (2005) (Koycegiz, Turkey); 19: Maes et al. (2005) (Scheldt, Netherlands); 20: Pombo et al. (2005) (Ria de Aveiro, Portugal); 21: Elliott et al. (2007) (guild revision for worldwide application). See main article 'Literature cited' for full details of citations here

#### ESTUARINE SPECIES, ES:

May breed in the estuary; highly euryhaline species, able to move throughout the full length of the estuary

<b>Including</b>	Species spawning only in estuaries, where they complete their life cycle Species with a marine larval dispersal phase, and postlarval stages and early juveniles returning to estuary to complete their life cycle Species showing regular movements between the estuary and adjacent aquatic habitats Species also represented by discrete marine populations
<b>Synonyms</b>	Truly estuarine resident (2), (5), (6), (7), (12), (13), (16), (20); solely estuarine, estuarine & marine (3), (10), (15), (19); estuarine residents, estuarine migrants (9), (18), (21); estuarine species (1), (4), (8), (11), (17), (18); permanent residents (14); euryhaline freshwater species (4), (17)

#### MARINE MIGRANTS, MM:

Spawn at sea and regularly enter estuaries in large numbers; highly euryhaline species, able to move throughout the full length of the estuary

<b>Including</b>	Marine species using estuaries as nursery grounds (entering as juveniles, staying there until the sub-adult stage is attained, then migrating seawards), either opportunistically or being dependent on estuarine nurseries (main representatives of the group) Species spending much of their life within estuaries, either using them as nursery and visiting them regularly at adult stages Species paying seasonal visits only at adult and sub-adult life stages
<b>Synonyms</b>	Marine seasonal migrant, marine juvenile migrant (2), (5), (6), (7), (12), (13), (16), (20); marine estuarine-opportunists (3), (10), (15), (19); marine migrants (1), (8), (9), (11), (17), (18), (21); marine nursery (14); euryhaline marine species (4), (17); marine estuarine-opportunists, marine estuarine-dependent (21)

#### MARINE STRAGGLERS, MS:

Spawn at sea; usually associated to coastal marine waters, enter estuaries accidentally in low numbers; predominantly stenohaline species, occur most frequently in the estuary lower reaches

<b>Synonyms</b>	Marine adventitious visitors (2), (5), (6), (7), (12), (13), (16), (20); marine stragglers or adventitious visitors (3), (10), (15), (19); marine stragglers (9), (18), (21); marine transient (14), (17); marine species (4)
-----------------	---

#### FRESHWATER SPECIES, F:

Spawn in freshwaters

<b>Including</b>	Species entering regularly into estuaries, in moderate numbers, moving varying distances down estuaries Species entering accidentally into estuaries, in low numbers, and restricted to low-salinity, upper reaches of estuaries and to periods of heavy freshwater flooding
<b>Synonyms</b>	Freshwater adventitious (2), (5), (6), (7), (12), (13), (16), (20); freshwater (3), (10), (15), (19); freshwater stragglers (9), (18), (21); freshwater migrants (1), (4), (8), (11), (17), (18), (21)



Appendix 1 (continued)

Table A1. (continued)

<b>ANADROMOUS SPECIES, A:</b>	
Live in the sea but regularly use estuaries as pathways of migration to freshwaters, where they reproduce	
<b>Including</b>	Species whose spawning run from the sea extends as far as the upper estuary, rather than going into freshwater Species migrating from the sea to freshwater and in which the migration is not related to reproduction Species (or a part of their populations) which may spend part of their life in estuaries
<b>Synonyms</b>	Diadromous migrant (2), (5), (6), (7), (12), (13), (16), (20); anadromous, semi-anadromous (3), (10), (15), (19); anadromous (1), (4), (8), (9), (11), (17), (18), (21); diadromous (14); semi-anadromous, amphidromous (21)
<b>CATADROMOUS SPECIES, C:</b>	
Live in freshwater but regularly use estuaries as pathways of migration to the sea, where they reproduce	
<b>Including</b>	Species whose spawning run is only to estuarine areas rather than the marine environment Species migrating to the sea from freshwater and in which the migration is not related to reproduction Species (or a part of their populations) which may spend part of their life in estuaries
<b>Synonyms</b>	Diadromous migrant (2), (5), (6), (7), (12), (13), (16), (20); catadromous (3), (10), (15), (19); obligate catadromous (4); catadromous (1), (4), (8), (9), (11), (17), (18), (21); diadromous (14); semi-catadromous, amphidromous (21)

Table A2. Feeding mode functional group (FMFG) categories, their main characteristics and previous categorisations (synonyms) according to literature (original sources and later uses or modifications) (modified from Elliott et al. 2007). 1: Elliott & Dewailly (1995) (European estuaries, Atlantic seaboard); 2: Blaber (1997) (subtropical & tropical fishes); 3: Wootton (1999) (teleost fishes); 4: Elliott & Hemingway (2002) (European estuaries); 5: Horn & Ferry-Graham (2006) (California marine fishes); 6: Elliott et al. (2007) (guild revision for worldwide application). See main article 'Literature cited' for full details of citations here

<b>MICROBENTHIVORES, Bmi:</b>	
Feed mainly on benthic, epibenthic and hyperbenthic fauna, with prey size <1 cm	
<b>Synonyms</b>	Benthic invertebrate feeders (5); invertebrate feeders (1); bed feeders, hyperbenthos feeders (4); benthophagous, hyperbenthophagous (6); meiofauna feeders (2);, benthivores (3)
<b>MACROBENTHIVORES, BMa:</b>	
Feed mainly on benthic, epibenthic and hyperbenthic fauna, with prey size >1 cm	
<b>Synonyms</b>	Benthic invertebrate feeders (5); invertebrate feeders (1); bed feeders, hyperbenthos feeders (4); benthophagous, hyperbenthophagous (6); macrobenthos feeders (2); benthivores (3)
<b>PLANKTIVORES, PL:</b>	
Feed predominantly on zooplankton and occasionally on phytoplankton in the water column, mainly by filter feeding.	
<b>Synonyms</b>	Zooplankton feeders (5); plankton feeders (1), (2); zooplanktonic feeders, phytoplanktonic feeders (4); planktivorous (6); zooplanktivores, phytoplanktivores (3)
<b>HYPERBENTHIVORES/ZOOPLANKTIVORES, HZ:</b>	
Feed just over the bottom, predominantly either on smaller mobile invertebrates living over the bottom and zooplankton; different feeding strategies for prey capture (ram, suction, or manipulation)	
<b>Synonyms</b>	Zooplankton feeders, benthic invertebrate feeders (5); carnivorous (1); zooplanktonic feeders, hyperbenthos feeders (4); planktivorous, hyperbenthophagous (6); plankton feeders (2)
<b>HYPERBENTHIVORES/PISCIVORES, HP:</b>	
Feed just over the bottom, predominantly either on larger mobile invertebrates living over the bottom and fish; different feeding strategies for prey capture (ram, suction; or manipulation)	
<b>Synonyms</b>	Fish feeders (5); hyperbenthos feeders, piscivorous (4); hyperbenthophagous, piscivorous (6); carnivorous (1); piscivorous (2); benthivores, piscivores (3)
<b>DETRITIVORES, DV:</b>	
Feed on all the small organisms in or on the surface layer of the substratum (e.g. benthic algae such as diatoms, microfauna including Foraminifera and Flagellata, and to a lesser extent smaller meiofauna) and associated organic matter (usually of plant origin); ingest relatively large volumes of sand or mud (by suction mechanisms), digest the food material and pass out the inorganic particles	
<b>Synonyms</b>	Detritivores (3), (5); detritivores and scavengers (4); detritivorous (6); iliophagous (2)

Appendix 1 (continued)

Table A2. (continued)

**HERBIVORES, HV:**

Graze predominantly on living macroalgal and macrophyte material

**Synonyms** Herbivores (5); herbivorous (2), (4), (6); grazers, browsers (3)

**OMNIVORES, OV:**

Ingest both plant and animal material by feeding mainly on macrophytes, periphyton, epifauna and filamentous algae

**Synonyms** Omnivores (3), (5); partly carnivorous, partly herbivorous (1); omnivorous (1), (6); partial herbivores (2)

Table A3. Reproductive mode functional groups (RMFG) categories, their main characteristics and previous categorisations (synonyms) according to literature (original sources and later uses or modifications) (modified from Elliott et al. 2007). 1: Elliott & Dewailly (1995) (European estuaries, Atlantic seaboard); 2: Wootton (1999) (teleost fishes); 3: DeMartini & Sikkil (2006) (California marine fishes); 4: Elliott et al. (2007) (guild revision for worldwide application). See main article 'Literature cited' for full details of citations here

**VIVIPAROUS, V:**

Internal fertilisation and live-bearing of young with a broad range of provisioning post-fertilisation, from no (strictly lecithotrophic viviparity, with live-bearing of young provisioned entirely by ovum yolk) to extensive provisioning beyond the nutrition provided by ovum yolk (matrotrophic viviparity)

**Synonyms** Viviparous, ovoviviparous (1), (3), (4); internal bearers (2)

**OVIPAROUS:**

Lecithotrophic maternal provisioning (limited to the yolking of ovarian oocytes prior to fertilisation) and external fertilisation; zygotes developing outside the maternal environment and independent of further energetic investment by either parent

**Further distinguished in:**

**Oviparous with PELAGIC EGGS, Op:**

Buoyant, pelagic eggs

**Synonyms** Oviparous, pelagic eggs (1), (4); non-guarders, open substrate spawners, pelagic spawners (2)

**Oviparous with BENTHIC EGGS, Ob:**

Demersal eggs settling on the substratum

**Synonyms** Oviparous, benthic eggs (1), (4); non-guarders, open substrate spawners, benthic spawners (2)

**Oviparous with ADHESIVE EGGS, Ov:**

Demersal eggs, adhesive and attached to substrata and/or vegetation

**Synonyms** Oviparous, adhesive eggs (1), (4); non-guarders, open substrate spawners, benthic spawners, brood hiders (2)

**OVIPAROUS GUARDERS, Og:**

Post-fertilisation parental care of eggs by guarding them externally, e.g. in a nest, where they develop into a post-larva or juvenile before being released into the surrounding waters

**Synonyms** Oviparous, guarders (1), (4); guarders, substrate choosers, nest spawners (2)

**OVIPAROUS SHELTERERS, Os:**

Post-fertilisation parental care of eggs by sheltering them in a part of their body (e.g. mouth, brood pouch) where they develop into a post-larva or juvenile before being released into the surrounding waters

**Synonyms** Oviparous, sheltered eggs (1), (4); external bearers (2)

Appendix 1 (continued)

Table A4. Fish species in European transitional environments. The functional groups and the frequency (freq.) of occurrence in the study sites (see Tables A1 to A3 for explanation of abbreviations)

Species	EUFG	FMFG	RMFG	Freq.	Species	EUFG	FMFG	RMFG	Freq.
1 <i>Abramis brama</i>	F			0.32	59 <i>Cobitis taenia</i>	F			0.16
2 <i>Acipenser sturio</i>	A			0.11	60 <i>Conger conger</i>	MS			0.32
3 <i>Agonus cataphractus</i>	ES,MS	Bmi, BMa	Ov	0.26	61 <i>Coregonus albula</i>	F			0.05
4 <i>Aidablennius sphyinx</i>	MS			0.03	62 <i>Coregonus lavaretus</i>	ES	HZ	Ob	0.05
5 <i>Alburnus alburnus</i>	F			0.32	63 <i>Coregonus oxyrinchus</i>	ES	HZ	Ob	0.05
6 <i>Alburnus chalcoides</i>	F			0.03	64 <i>Coris julis</i>	MS			0.08
7 <i>Alosa alosa</i>	A			0.18	65 <i>Cottus gobio</i>	F			0.13
8 <i>Alosa fallax</i>	A			0.58	66 <i>Crystallogobius linearis</i>	MS			0.03
9 <i>Ameiurus melas</i>	F			0.05	67 <i>Ctenolabrus rupestris</i>	MS			0.16
10 <i>Ammodytes marinus</i>	MS			0.05	68 <i>Ctenopharyngodon idella</i>	F			0.03
11 <i>Ammodytes tobianus</i>	ES,MS	PL	Ob	0.45	69 <i>Cyclopterus lumpus</i>	MM,MS	HZ	Og	0.32
12 <i>Anarhichas lupus</i>	MS			0.03	70 <i>Cyprinus carpio</i>	F			0.42
13 <i>Anguilla anguilla</i>	C			0.87	71 <i>Dactylopterus volitans</i>	MS			0.03
14 <i>Aphanius fasciatus</i>	ES	OV	Ov	0.21	72 <i>Dasyatis pastinaca</i>	MM,MS	BMa	W	0.13
15 <i>Aphanius iberus</i>	ES	Bmi	Ov	0.03	73 <i>Deltentosteus quadrimaculatus</i>	MS			0.03
16 <i>Aphia minuta</i>	ES,MM	PL	Ov	0.29	74 <i>Dentex dentex</i>	MS			0.03
17 <i>Argyrosomus regius</i>	MS			0.11	75 <i>Dentex gibbosus</i>	MM	HZ,HP	Op	0.03
18 <i>Arnoglossus imperialis</i>	MS			0.03	76 <i>Dicentrarchus labrax</i>	MM	HZ,HP	Op	0.79
19 <i>Arnoglossus laterna</i>	MS			0.16	77 <i>Dicentrarchus punctatus</i>	MM	HZ,HP	Op	0.13
20 <i>Aspius aspius</i>	F			0.05	78 <i>Dicologlossa cuneata</i>	MM	Bmi, BMa	Op	0.16
21 <i>Atherina boyeri</i>	ES	HZ	Ov	0.45	79 <i>Diplecogaster bimaculata</i>	ES	Bmi	Og	0.03
22 <i>Atherina hepsetus</i>	MS			0.08	80 <i>Diplodus annularis</i>	MM,MS	OV	Ob	0.39
23 <i>Atherina presbyter</i>	MM	PL	Ov	0.39	81 <i>Diplodus bellottii</i>	MM	OV	Ob	0.05
24 <i>Atherina spp.</i>	ES	PL,HZ	Ov	0.03	82 <i>Diplodus cervinus</i>	MM	OV	Ob	0.03
25 <i>Balistes capricus</i>	MS			0.11	83 <i>Diplodus puntazzo</i>	MM,MS	OV	Ob	0.16
26 <i>Ballerus ballerus</i>	F			0.05	84 <i>Diplodus sargus</i>	MM,MS	OV	Ob	0.42
27 <i>Barbatula barbatula</i>	F			0.05	85 <i>Diplodus vulgaris</i>	MM,MS	OV	Ob	0.32
28 <i>Barbus barbus</i>	F			0.16	86 <i>Dipturus batis</i>	MS			0.05
29 <i>Barbus bocagei</i>	F			0.05	87 <i>Echüchthys vipera</i>	MS			0.29
30 <i>Barbus plebejus</i>	F			0.05	88 <i>Economidichthys pygmaeus</i>	F			0.03
31 <i>Bathyraja brachyrops</i>	MS			0.08	89 <i>Enchelyopus cimbrius</i>	MS			0.05
32 <i>Belone belone</i>	MM,MS	HP	Ov	0.58	90 <i>Engraulis encrasicolus</i>	MM,MS	PL	Op	0.63
33 <i>Blennius ocellaris</i>	MS			0.03	91 <i>Entelurus aequoreus</i>	MS			0.16
34 <i>Blicca bjoerkna</i>	F			0.24	92 <i>Epinephelus aeneus</i>	MS			0.03
35 <i>Boops boops</i>	MS			0.24	93 <i>Esox lucius</i>	F			0.29
36 <i>Bothus podas</i>	MS			0.08	94 <i>Eutrigla gurnardus</i>	MM,MS	Bmi, BMa,HP	Op	0.29
37 <i>Buglossidium luteum</i>	MS			0.24	95 <i>Fundulus heteroclitus</i>	ES	OV	Ov	0.05
38 <i>Callionymus lyra</i>	MS			0.39	96 <i>Gadus morhua</i>	MM	HZ,HP	Op	0.45
39 <i>Callionymus maculatus</i>	MS			0.11	97 <i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	MS			0.08
40 <i>Callionymus pusillus</i>	MS			0.03	98 <i>Gaidropsarus vulgaris</i>	MS			0.08
41 <i>Callionymus reticulatus</i>	MS			0.05	99 <i>Galeorhinus galeus</i>	MS			0.08
42 <i>Callionymus risso</i>	MS			0.08	100 <i>Gambusia affinis</i>	ES,F	OV	V	0.34
43 <i>Capoeta capoeta bergamae</i>	F			0.03	101 <i>Gasterosteus aculeatus</i>	A,ES,F	HZ	Og	0.63
44 <i>Carassius auratus</i>	F			0.13	102 <i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	MS			0.05
45 <i>Carassius carassius</i>	F			0.34	103 <i>Gobio gobio</i>	F			0.18
46 <i>Carassius gibelio</i>	F			0.05	104 <i>Gobius ater</i>	ES	Bmi	Og	0.03
47 <i>Centrolabrus exoletus</i>	MS			0.08	105 <i>Gobius auratus</i>	ES,MS	Bmi	Og	0.05
48 <i>Chelidonichthys cuculus</i>	MS			0.08	106 <i>Gobius cobitis</i>	MS			0.08
49 <i>Chelidonichthys lucernus</i>	MM,MS	Bmi, BMa,HP	Op	0.45	107 <i>Gobius cruentatus</i>	MS			0.05
50 <i>Chelon labrosus</i>	MM	DV	Op	0.82	108 <i>Gobius niger</i>	ES	Bmi,HP	Og	0.63
51 <i>Chirolophis ascanii</i>	MS			0.05	109 <i>Gobius paganellus</i>	ES	Bmi,HP	Og	0.26
52 <i>Chondrostoma nasus</i>	F			0.03	110 <i>Gobius strictus</i>	ES	Bmi	Og	0.03
53 <i>Chondrostoma toxostoma</i>	F			0.03	111 <i>Gobiusculus flavescens</i>	MS			0.16
54 <i>Ciliata mustela</i>	MM	Bmi, BMa	Op	0.39	112 <i>Gymnocephalus cernuus</i>	F			0.24
55 <i>Ciliata septentrionalis</i>	MS			0.08	113 <i>Halobatrachus didactylus</i>	ES	Bmi,HP	Og	0.11
56 <i>Citharus linguatula</i>	MS			0.03	114 <i>Helicolenus dactylopterus</i>	MS			0.03
57 <i>Clinitrachus argentatus</i>	MS			0.03	115 <i>Hippocampus guttulatus</i>	ES,MS	Bmi	Os	0.24
58 <i>Clupea harengus</i>	MM	PL	Ov	0.47	116 <i>Hippocampus hippocampus</i>	ES,MS	Bmi	Os	0.26



## Appendix 1 (continued)

Table A4. (continued)

Species	EUFG	FMFG	RMFG	Freq.	Species	EUFG	FMFG	RMFG	Freq.
117 <i>Hippoglossoides platessoides</i>	MS			0.08	172 <i>Mullus surmuletus</i>	MM,MS	Bmi, BMa	Op	0.45
118 <i>Hippoglossus hippoglossus</i>	MS			0.03	173 <i>Muraena helena</i>	MS			0.03
119 <i>Hyperoplus lanceolatus</i>	MS			0.29	174 <i>Mustelus asterias</i>	MS			0.03
120 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	F			0.11	175 <i>Mustelus mustelus</i>	MS			0.08
121 <i>Hyporhamphus picarti</i>	MM	HV	Ov	0.05	176 <i>Myliobatis aquila</i>	MS			0.03
122 <i>Knipowitschia caucasica</i>	ES,F	Bmi	Og	0.08	177 <i>Myoxocephalus scorpius</i>	ES,MS	HP	Og	0.37
123 <i>Knipowitschia panizzae</i>	ES	Bmi	Og	0.08	178 <i>Nerophis lumbriciformis</i>	ES	Bmi,HZ	Os	0.11
124 <i>Labrus bergylta</i>	MS			0.18	179 <i>Nerophis maculatus</i>	MS			0.03
125 <i>Labrus merula</i>	MS			0.03	180 <i>Nerophis ophidion</i>	ES,MS	Bmi,HZ	Os	0.32
126 <i>Labrus mixtus</i>	MS			0.05	181 <i>Oblada melanura</i>	MM,MS	OV	Op	0.08
127 <i>Labrus viridis</i>	MS			0.13	182 <i>Oedalechilus labeo</i>	MS			0.11
128 <i>Lagocephalus lagocephalus</i>	MS			0.03	183 <i>Oncorhynchus mykiss</i>	F			0.21
129 <i>Lampetra fluviatilis</i>	A			0.32	184 <i>Osmerus eperlanus</i>	A			0.34
130 <i>Lampetra planeri</i>	F			0.03	185 <i>Pagellus acarne</i>	MM,MS	Bmi, BMa	Op	0.08
131 <i>Lepidorhombus boscii</i>	MS			0.03	186 <i>Pagellus bogaraveo</i>	MM,MS	Bmi, BMa,HP	Op	0.11
132 <i>Lepidorhombus whiffiagonis</i>	MS			0.05	187 <i>Pagellus erythrinus</i>	MS			0.08
133 <i>Lepidotrigla cavillone</i>	MS			0.03	188 <i>Pagrus major</i>	MS			0.03
134 <i>Lepomis gibbosus</i>	F			0.11	189 <i>Pagrus pagrus</i>	MS			0.05
135 <i>Leucaspis delineatus</i>	F			0.08	190 <i>Parablennius gattorugine</i>	MS			0.11
136 <i>Leuciscus cephalus</i>	F			0.24	191 <i>Parablennius incognitus</i>	MS			0.03
137 <i>Leuciscus idus</i>	F			0.11	192 <i>Parablennius sanguinolentus</i>	ES,MS	HV	Og	0.13
138 <i>Leuciscus leuciscus</i>	F			0.16	193 <i>Parablennius tentacularis</i>	MS			0.05
139 <i>Leuciscus pyrenaicus</i>	F			0.03	194 <i>Parablennius zvonimiri</i>	MS			0.03
140 <i>Leucoraja naevus</i>	MS			0.03	195 <i>Paralipophrys trigloides</i>	ES	OV	Og	0.03
141 <i>Lichia amia</i>	MS			0.08	196 <i>Pegusa impar</i>	ES,MM	Bmi, BMa	Op	0.05
142 <i>Limanda limanda</i>	MM	Bmi, BMa	Op	0.37	197 <i>Pegusa lascaris</i>	MM,MS	Bmi, BMa	Op	0.21
143 <i>Liparis liparis</i>	ES,MM	Bmi, Ov			198 <i>Pelecus cultratus</i>	F			0.03
144 <i>Liparis montagui</i>	MS			0.05	199 <i>Perca fluviatilis</i>	F			0.34
145 <i>Lipophrys adriaticus</i>	ES	OV	Og	0.03	200 <i>Petromyzon marinus</i>	A			0.32
146 <i>Lipophrys dalmatinus</i>	ES	OV	Og	0.03	201 <i>Pholis gunnellus</i>	ES,MS	Bmi, BMa	Og	0.37
147 <i>Lipophrys pholis</i>	MS			0.03	202 <i>Phoxinus phoxinus</i>	F			0.08
148 <i>Lithognathus mormyrus</i>	MM,MS	Bmi, BMa	Ob	0.24	203 <i>Phrynorhombus norvegicus</i>	MS			0.03
149 <i>Liza aurata</i>	MM	DV	Op	0.61	204 <i>Phycis phycis</i>	MS			0.05
150 <i>Liza carinata</i>	MM	DV	Op	0.03	205 <i>Platichthys flesus</i>	MM	Bmi, BMa	Op	0.79
151 <i>Liza ramado</i>	C,MM	DV	Op	0.68	206 <i>Pleuronectes platessa</i>	MM	Bmi, BMa	Op	0.45
152 <i>Liza saliens</i>	C,MM	DV	Op	0.47	207 <i>Pollachius pollachius</i>	MM,MS	HP	Op	0.32
153 <i>Lophius piscatorius</i>	MS			0.11	208 <i>Pollachius virens</i>	MS			0.21
154 <i>Lota lota</i>	F			0.08	209 <i>Polyprion americanus</i>	MS			0.03
155 <i>Lumpenus lampretaeformis</i>	MS			0.03	210 <i>Pomadasyd incisus</i>	MS			0.03
156 <i>Maurollicus muelleri</i>	MS			0.03	211 <i>Pomatomus saltatrix</i>	MS			0.08
157 <i>Melanogrammus aeglefinus</i>	MS			0.16	212 <i>Pomatoschistus canestrinii</i>	ES	Bmi	Og	0.08
158 <i>Merlangius merlangus</i>	MM,MS	HP	Ob	0.39	213 <i>Pomatoschistus knerii</i>	ES	HZ	Og	0.03
159 <i>Merluccius merluccius</i>	MS			0.16	214 <i>Pomatoschistus lozanoi</i>	MM,MS	Bmi,HZ	Og	0.13
160 <i>Micrenophrys lilljeborgii</i>	MS			0.03	215 <i>Pomatoschistus marmoratus</i>	ES,MS	Bmi	Og	0.24
161 <i>Microchirus azevia</i>	MM	Bmi, BMa	Op	0.05	216 <i>Pomatoschistus microps</i>	ES	Bmi	Og	0.71
162 <i>Microchirus ocellatus</i>	MM	Bmi, BMa	Op	0.03	217 <i>Pomatoschistus minutus</i>	ES,MM	Bmi	Og	0.66
163 <i>Microchirus variegatus</i>	MS			0.03	218 <i>Pomatoschistus pictus</i>	MS			0.24
164 <i>Micromesistius poutassou</i>	MS			0.08	219 <i>Pomatoschistus sp.</i>	ES	Bmi	Og	0.03
165 <i>Micropterus salmoides</i>	F			0.03	220 <i>Pomatoschistus tortonesei</i>	ES	Bmi	Og	0.03
166 <i>Microstomus kitt</i>	MS			0.18	221 <i>Psetta maxima</i>	MM,MS	HP	Op	0.55
167 <i>Misgurnus fossilis</i>	F			0.05	222 <i>Pseudophoxinus stymphalicus</i>	F			0.03
168 <i>Molva molva</i>	MS			0.05					
169 <i>Monochirus hispidus</i>	MS			0.05					
170 <i>Mugil cephalus</i>	C,ES, MM	DV	Op	0.50					
171 <i>Mullus barbatus</i>	MM,MS	Bmi, BMa	Op	0.26					

Appendix 1 (continued)

Table A4. (continued)

Species	EUFG	FMFG	RMFG	Freq.	Species	EUFG	FMFG	RMFG	Freq.
223 <i>Pseudorasbora parva</i>	F			0.08	272 <i>Squalus acanthias</i>	MS			0.08
224 <i>Pteromylaeus bovinus</i>	MS			0.03	273 <i>Squatina squatina</i>	MS			0.03
225 <i>Pungitius pungitius</i>	F			0.32	274 <i>Symphodus bailloni</i>	MS			0.13
226 <i>Raja clavata</i>	MS			0.21	275 <i>Symphodus cinereus</i>	MS			0.16
227 <i>Raja microcellata</i>	MS			0.03	276 <i>Symphodus mediterraneus</i>	MS			0.03
228 <i>Raja montagui</i>	MS			0.03	277 <i>Symphodus melops</i>	ES,MS	Bmi, BMa	Og	0.32
229 <i>Raja undulata</i>	MS			0.08	278 <i>Symphodus ocellatus</i>	MS			0.03
230 <i>Raniceps raninus</i>	ES,MS	BMa,HP	Op	0.24	279 <i>Symphodus roissali</i>	ES	Bmi, BMa	Og	0.03
231 <i>Remora remora</i>	MS			0.03	280 <i>Symphodus sp.</i>	MS			0.03
232 <i>Rhodeus amarus</i>	F			0.03	281 <i>Symphodus tinca</i>	MS			0.08
233 <i>Rhodeus sericeus</i>	F			0.13	282 <i>Synapturichthys kleinii</i>	MS			0.05
234 <i>Rutilus rutilus</i>	F			0.37	283 <i>Syngnathus abaster</i>	ES,MM	Bmi	Os	0.45
235 <i>Rutilus ylikiensis</i>	F			0.03	284 <i>Syngnathus acus</i>	ES,MM,MS	Bmi	Os	0.61
236 <i>Salaria basilisca</i>	ES	OV	Og	0.03	285 <i>Syngnathus rostellatus</i>	ES	HZ	Os	0.37
237 <i>Salaria fluviatilis</i>	F			0.05	286 <i>Syngnathus taenionotus</i>	ES	HZ	Os	0.08
238 <i>Salaria pavo</i>	ES,MS	OV	Og	0.26	287 <i>Syngnathus tenuirostris</i>	MM	Bmi	Os	0.03
239 <i>Salmo salar</i>	A			0.39	288 <i>Syngnathus typhle</i>	ES,MS	HZ	Os	0.45
240 <i>Salmo trutta</i>	A,F			0.50	289 <i>Syngnathus variegatus</i>	MS			0.03
241 <i>Sander lucioperca</i>	F			0.26	290 <i>Synodus saurus</i>	MS			0.03
242 <i>Sardina pilchardus</i>	MM,MS	PL	Op	0.53	291 <i>Taurulus bubalis</i>	MS			0.29
243 <i>Sardinella aurita</i>	MM,MS	PL	Op	0.05	292 <i>Thorogobius ephippiatus</i>	MS			0.03
244 <i>Sarpa salpa</i>	MM,MS	HV	Op	0.32	293 <i>Thymallus thymallus</i>	F			0.03
245 <i>Scardinius acarnanicus</i>	F			0.03	294 <i>Tilapia spp.</i>	F			0.03
246 <i>Scardinius erythrophthalmus</i>	F			0.21	295 <i>Tinca tinca</i>	F			0.26
247 <i>Sciaena umbra</i>	MS			0.08	296 <i>Torpedo marmorata</i>	MS			0.08
248 <i>Scomber scombrus</i>	MS			0.39	297 <i>Trachinotus ovatus</i>	MS			0.03
249 <i>Scomberesox saurus</i>	MS			0.08	298 <i>Trachinus araneus</i>	MS			0.03
250 <i>Scophthalmus rhombus</i>	MM,MS	HP	Ob	0.55	299 <i>Trachinus draco</i>	MS			0.16
251 <i>Scorpaena porcus</i>	ES,MS	BMa,HP	Ob	0.11	300 <i>Trachurus mediterraneus</i>	MS			0.03
252 <i>Scorpaena scrofa</i>	MS			0.05	301 <i>Trachurus trachurus</i>	MS			0.39
253 <i>Scyliorhinus canicula</i>	MS			0.13	302 <i>Trigla lyra</i>	MM,MS	Bmi, BMa,HP	Op	0.11
254 <i>Scyliorhinus stellaris</i>	MS			0.03	303 <i>Trigloporus lastoviza</i>	MS			0.05
255 <i>Serranus cabrilla</i>	MS			0.03	304 <i>Triglopsis quadricornis</i>	ES	Bmi, BMa,HP	Og	0.05
256 <i>Serranus hepatus</i>	MM,MS	BMa,HP	Ob	0.13	305 <i>Trisopterus esmarkii</i>	MS			0.08
257 <i>Serranus scriba</i>	MS			0.05	306 <i>Trisopterus luscus</i>	MM	Bmi, BMa,HP	Op	0.32
258 <i>Silurus glanis</i>	F			0.05	307 <i>Trisopterus minutus</i>	MS			0.24
259 <i>Solea aegyptiaca</i>	MM	Bmi, BMa	Op	0.03	308 <i>Umbra cirrosa</i>	MM,MS	Bmi, BMa	Op	0.18
260 <i>Solea senegalensis</i>	MM	Bmi, BMa	Ob	0.21	309 <i>Uranoscopus scaber</i>	MS			0.03
261 <i>Solea solea</i>	MM	Bmi, BMa	Op	0.84	310 <i>Vimba melanops</i>	F			0.05
262 <i>Sparisoma cretense</i>	MS			0.03	311 <i>Vimba vimba</i>	F			0.05
263 <i>Sparus aurata</i>	MM,MS	Bmi, BMa	Ob	0.53	312 <i>Xyrichtys novacula</i>	MS			0.03
264 <i>Sphoeroides spengleri</i>	MM	Bmi, BMa	?	0.03	313 <i>Zebrus zebrus</i>	MS			0.03
265 <i>Sphyraena sphyraena</i>	MS			0.11	314 <i>Zeugopterus regius</i>	MS			0.03
266 <i>Spicara maena</i>	MM	OV	Op	0.03	315 <i>Zeus faber</i>	MS			0.03
267 <i>Spicara smaris</i>	MS			0.05	316 <i>Zoarces viviparus</i>	ES,MS	Bmi, BMa	V	0.39
268 <i>Spicara sp.</i>	MS			0.03	317 <i>Zosterisessor ophiocephalus</i>	ES	Bmi, BMa	Og	0.13
269 <i>Spinachia spinachia</i>	ES,MS	HZ	Og	0.21					
270 <i>Spondyliosoma cantharus</i>	MM,MS	OV	Ob	0.26					
271 <i>Sprattus sprattus</i>	MM	PL	Op	0.63					



Appendix 1 (continued)

Table A5. Percentage species richness of each functional group in European estuarine fish assemblages (see Tables A1 to A3 for explanation of abbreviations). Data for feeding modes functional groups (FMFG) and reproductive modes functional groups (RMFG) are reported separately for estuarine species (ES) and marine migrants (MM). Different letters (in brackets) indicate significant differences as determined from pairwise comparisons (Mann-Whitney test).  
n: mean number of species

	Mean ± SD	Range	CV(%)	Mean ± SD	Range	CV(%)
<b>EUFG (n = 53)</b>						
ES	19.0 ± 7.5 (ab)	2.6–30.0	39			
MM	29.9 ± 9.3 (a)	8.0–51.7	31			
MS	27.7 ± 12.7 (a)	0.0–56.4	46			
F	14.0 ± 14.2 (bc)	0.0–58.0	101			
A	5.7 ± 4.8 (cd)	0.0–17.4	84			
C	3.7 ± 2.6 (d)	0.0–12.5	70			
<b>FMFG ES (n = 10)</b>				<b>MM (n = 15)</b>		
DV	0.2 ± 1 (c)	0.0–6.2	500	16.7 ± 16.1 (ab)	0.0–57.1	96
Bmi	47.4 ± 14 (a)	0.0–75.0	30	16.6 ± 5.6 (a)	7.1–32.5	34
BMa	7.7 ± 8.1 (b)	0.0–22.7	105	15.9 ± 4.8 (a)	7.1–23.3	30
HP	8.9 ± 5.4 (b)	0.0–16.7	61	18.5 ± 8.4 (a)	4.2–34.5	45
HZ	22.6 ± 11.0 (a)	7.1–50.0	49	7.4 ± 5.3 (b)	1.9–25.0	72
PL	7.3 ± 10.1 (bc)	0.0–50.0	138	16.9 ± 10.5 (a)	0.0–50.0	62
HV	0.2 ± 1.4 (c)	0.0–8.3	700	0.5 ± 2.0 (c)	0.0–11.1	400
OV	5.8 ± 11.1 (bc)	0.0–42.9	191	7.4 ± 9.7 (b)	0.0–26.7	131
<b>RMFG ES (n = 10)</b>				<b>MM (n = 15)</b>		
Op	2.1 ± 3.6 (c)	0.0–11.1	171	71.5 ± 8.6 (a)	52.6–90.0	12
Ob	5.0 ± 6.4 (c)	0.0–25.0	128	14.2 ± 11.2 (b)	0.0–40.0	79
Ov	18.8 ± 17.8 (b)	0.0–100	95	10.1 ± 6.5 (b)	0.0–25.0	64
Og	46.5 ± 13.1 (a)	0.0–75.0	28	2.7 ± 4.6 (c)	0.0–16.7	170
Os	24.0 ± 11.3 (b)	0.0–50.0	47	0.7 ± 2.3 (c)	0.0–9.5	329
V	3.6 ± 4.5 (c)	0.0–14.3	125	0.4 ± 1.2 (c)	0.0–4.3	300