

Modification de la naturalité des marais salés en baie du mont Saint-Michel : influence sur leur fonction de nurricerie pour l'ichtyofaune

Ridel A.¹ & Carpentier A.²



Mars 2022

¹ : UMR 6553 ECOBIO, Université de Rennes 1, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex

² : UMR BOREA, Université de Rennes 1, Muséum National d'Histoire Naturelle, CRESCO, 38, rue du port blanc, 35800 Dinard

Organismes financeurs :

- Agence de l'Eau Loire Bretagne

9 avenue Buffon, 45100 Orléans, France

- Conservatoire du littoral

La Corderie Royale, CS 10137 - 17306 ROCHEFORT cedex

- Syndicat du bassin versant du Couesnon

Parc d'activités de l'Aumallerie, 1 Rue Louis Lumière, 35133 La Selle-en-Luitré

Remerciements :

Nos remerciements vont d'abord aux différents organismes financeurs ainsi qu'aux nombreux collaborateurs ayant permis la réalisation de cette étude.

Merci aux personnes intervenues sur le terrain : Olivier Jambon, Nathan Viel, Martin Aumont, Thomas Barreau, Léni Guillotin, Nils Teichert, Bruno Serranito, Baptiste Chesnay, Goulvenn Le Néal, Gwendaline LeHen et Hubert Catroux.

Merci à Christine Dupuy, professeure à l'université de La Rochelle, et à son équipe pour le travail sur les échantillons de méso-zooplancton.

Table des matières

| | | |
|--------|---|----|
| 1. | Introduction..... | 4 |
| 2. | Matériel et méthodes..... | 7 |
| 2.1. | Site d'étude et stations d'échantillonnage..... | 7 |
| 2.2. | Protocole d'échantillonnage | 12 |
| 2.3.A. | Echantillonnage de l'ichtyofaune | 12 |
| 2.3.B | Echantillonnage des proies potentielles pour l'ichtyofaune dans les composantes aquatique (méso-zooplancton) et terrestre (<u>Orchestia gammarellus</u>) des marais salés..... | 14 |
| 2.3. | Analyse des contenus stomacaux | 14 |
| 2.4. | Calcul de l'indice de dominance des proies : Main Food Index (MFI)..... | 15 |
| 3 | Résultats..... | 16 |
| 3.2 | 3.1 Bilan des Captures..... | 16 |
| 3.1.A | Diversité et abondances des poissons et crustacés échantillonnés | 16 |
| 3.1.B | Structures en tailles des trois espèces majoritaires échantillonnées | 19 |
| 3.1.C | Abondances relatives des juvéniles | 21 |
| 3.1.C | Estimation de la croissance saisonnière des juvéniles des 3 espèces majoritaires | 23 |
| 3.3 | Contenus stomacaux..... | 25 |
| 3.2.A | Pourcentage de vacuité des estomacs | 25 |
| 3.2.B | Indice de ration instantanée (RI) | 26 |
| 3.4 | Disponibilité en proies..... | 27 |
| 3.3.A | Biomasses d' <u>Orchestia gammarellus</u> disponibles | 27 |
| 3.3.B | Disponibilités en zooplancton dans les chenaux | 29 |
| 3.2.C | Indice de dominance des proies : Main Food Index (MFI)..... | 31 |
| 4 | Conclusion générale | 35 |
| 5 | Bibliographie | 40 |

1. Introduction

Les marais salés sont des habitats de transition entre les milieux marins et terrestres (Adam, 1990). Ces écosystèmes sont parmi les plus rares au monde, ne couvrant à l'heure actuelle que 0,01% de la surface du globe (Desender & Maelfait, 1999 ; Lefeuvre *et al.*, 2003), mais également parmi les plus productifs (Lefeuvre *et al.*, 2000). De par leur position intertidale, les marais salés possèdent d'importantes fonctionnalités (Garbutt *et al.*, 2017), avec notamment l'export par la marée de grandes quantités de matière organique qui supportent directement la production secondaire des écosystèmes côtiers adjacents (phénomène d'outwelling) (Odum, 1968). A l'inverse, lors du flot, les chenaux qui assurent la jonction des marais salés avec la mer, sont brièvement immergés suivant les rythmes tidaux, et permettent un accès temporaire à l'ichtyofaune (Friese *et al.*, 2018), notamment pour s'y nourrir. Ces immersions temporaires sont bénéfiques pour les jeunes stades de poissons qui se nourrissent dans ces chenaux grâce une concentration importante en proies (e.g. forte abondance de vers polychètes dans la vase des chenaux et en petits crustacés comme les mysidacés, sphaeromes, crevettes, copépodes...). Par ailleurs, des arthropodes terrestres comme les amphipodes peuvent se retrouver dans ces chenaux où ils sont parfois largement consommés (Laffaille *et al.*, 2000a, 2001 ; Whitley & Bollens, 2014 ; Friese *et al.*, 2018).

Pour ces différentes raisons, les marais salés sont considérés par de nombreux auteurs comme des habitats de nurricerie pour la plupart des espèces de poissons capables de les exploiter (Cattrijsse *et al.*, 1994 ; Kneib, 1997 ; Cattrijsse & Hampel, 2006 ; Green *et al.*, 2009, 2012 ; Nunn *et al.*, 2016). Selon les travaux de référence de Beck *et al.* (2001), un habitat peut être considéré comme exerçant cette fonction de nurricerie pour une espèce donnée les caractéristiques suivantes sont vérifiées :

- 1) une grande densité de juvéniles de l'espèce cible est présente dans l'habitat ;**
- 2) les juvéniles s'alimentent de ressources provenant de cet habitat ;**
- 3) les juvéniles sont fidèles à cet habitat durant leur première année de croissance ;**
- 4) les juvéniles issus de cet habitat contribuent de manière significative à la fraction de la population adulte de l'espèce.**

Cette fonction de nourricerie, mais aussi le fonctionnement global et l'intégrité écologique des marais salés peuvent être affectés par les activités humaines comme l'eutrophisation ou le surpâturage (Adam, 2002). Le rejet des eaux usées et l'agriculture peuvent par exemple conduire à une eutrophisation de ces milieux (Adam, 2002). L'azote étant un facteur limitant dans ces écosystèmes, son augmentation a des conséquences sur les interactions de compétition entre espèces végétales (Bertness & Pennings 2000 ; Rozema *et al.*, 2000). Ainsi, l'intégration physiologique d'azote semble, pour le chiendent maritime (*Elymus athericus*), augmenter son halotolérance (Leport *et al.*, 2006) et permettre une amélioration de ses capacités clonales par multiplication végétative en condition inondée (Mueller *et al.*, 2021). C'est ce qui probablement observé en baie du Mont Saint-Michel où l'espace occupé par cette espèce a très fortement augmenté depuis les années 80 (111 à 1900 hectares colonisés entre 1984 et 2013, soit un recouvrement total de plus de 45% des marais salés de la baie à cette dernière date (Valéry *et al.*, 2017)). Initialement cantonné au haut schorre, il a progressivement colonisé l'entièreté de ce dernier (Pétillon *et al.*, 2005 ; Valéry *et al.*, 2017), transformant l'habitat de beaucoup d'invertébrés. Cette modification a induit un changement dans les communautés et notamment dans l'abondance des espèces (Pétillon *et al.*, 2005), entraînant par conséquent des modifications de la fonction de nourricerie pour les poissons (Laffaille *et al.*, 2005)

Autre source de modification des marais salés, le pâturage extensif est une des pratiques de gestion courante impactant fortement la biodiversité présente (Van Klink *et al.*, 2016). Cette pratique a entre autre pour effet de changer la couverture végétale (e.g. augmentation du recouvrement par la pucinellie *Puccinellia maritima*), engendrant une baisse de la richesse spécifique et de l'abondance des invertébrés terrestres (Davidson *et al.*, 2017). Cet impact sur l'abondance et la disponibilité des proies potentielles pour les poissons génère à son tour des changements dans leur régime alimentaire (Laffaille *et al.*, 2000 ; Friese *et al.*, 2018), perturbant donc également la fonction de nourricerie des marais salés pour l'ichtyofaune.

Le schorre de la baie du Mont Saint-Michel, avec ses 4000 hectares, est le plus grand marais salé d'Europe. Ce site est largement suivi et étudié depuis les années 1990 (Adam, 2000), ce qui en fait un bon modèle pour suivre et comprendre l'impact des changements liés aux activités humaines. Parmi ces activités et déjà évoqué, le pâturage ovin est pratiqué

depuis le XI^{ème} siècle. Actuellement, concernant la baie dans son ensemble, environ 3100 hectares sont engagés en mesures agro environnementales incluant le pâturage mais également la fauche. Ainsi, l'addition des zones pâturées et de celles colonisées par *Elymus athericus* engendre une baisse de la naturalité des marais salés de la baie du Mont Saint-Michel.

Compte tenu de ces deux facteurs majeurs de modification du couvert végétal originel des marais salés et leurs conséquences connues sur la fonction de nurricerie pour les poissons, cette étude propose une comparaison de deux zones, l'une modifiée par le pâturage ovin et l'autre par la colonisation du chiendent maritime. Plus précisément, nous chercherons à améliorer la compréhension des liens entre la modification du couvert végétal du site d'étude, l'abondance des proies potentielles pour l'ichtyofaune et la fonction de nurricerie. A cette fin, trois des critères de Beck et al. (2001) pour déterminer une nurricerie seront évalués :

Critère 1 : une grande densité de juvéniles de l'espèce cible est présente dans l'habitat. La structure en âge des fractions de population des différentes espèces de poissons échantillonnées donnera une indication sur les stades de vie fréquentant les deux sites. A défaut d'obtenir une estimation fiable des densités des différentes espèces, difficile à mesurer avec des espèces opportunistes, nous avons considéré la fraction de juvéniles de moins d'un an comme une indication de l'attractivité d'un site pour la fonction de nurricerie (critère 1). D'autres fonctions pourraient être mises en évidence comme celle d'alimentation pour les adultes et sub-adultes (en présence de ces stades), celle de frayère en présence d'individus matures ou encore la fonction de corridor en cas de présence d'espèces migratrices.

Critère 2 : les juvéniles s'alimentent de ressources provenant de cet habitat, est vérifié à travers plusieurs métriques. La part d'individus quittant les marais l'estomac vide (% de vacuité) reflète, si elle est élevée, que les conditions ne sont pas réunies pour permettre l'alimentation des poissons (défaut de présence ou d'accessibilité aux proies). Caractériser le régime alimentaire des juvéniles permet quant à lui de déterminer quelles proies sont consommées dans les marais (marines vs terrestres) et d'estimer indirectement la « productivité » de ces derniers. La croissance estimée des juvéniles entre les trois saisons nous donnera enfin une indication sur la présence pérenne des individus et indirectement de

la qualité relative des deux sites suivis en faisant le postulat que les individus sont relativement fidèles aux deux chenaux échantillonnés (critère 3, cf. infra) (cf. Joyeux *et al.* 2017).

Critère 3 : les juvéniles sont fidèles à cet habitat durant leur première année de croissance, est appréhendé à travers un échantillonnage saisonnier. Attester de la présence de juvéniles (individus de l'année) au printemps et en été (recrutement) puis à l'automne (juste avant la migration potentielle vers les habitats des adultes) est considéré comme un indicateur de la présence durable des juvéniles sur le site.

Le dernier critère concernant la contribution des juvéniles produits au stock adulte demande des moyens difficiles à mettre en place et dont nous ne disposons pas. L'idéal aurait été de comparer ces deux zones perturbées avec un témoin non perturbé, ce qui n'a pas pu être réalisé puisque l'intégralité des chenaux des marais salés de la baie est aujourd'hui confrontée à l'une ou l'autre de ces atteintes. Compte tenu des connaissances acquises jusqu'alors en baie du Mont Saint-Michel, nous nous attendons à ce que la fonction de nourricerie ne soit pas ou seulement partiellement remplie selon les espèces. Nous nous efforcerons cependant d'évaluer le niveau de dégradation de la fonction selon que le site soit pâturé ou colonisé par le chiendent.

2. Matériel et méthodes

2.1. Site d'étude et stations d'échantillonnage

La baie du Mont Saint-Michel est située au nord-ouest de la France, dans le sud du golfe Normand-Breton entre la Bretagne et le Cotentin (lat. 48°40'N, long. 1°35'W) (Fig.1.). Cette baie est un système macrotidal avec un marnage parmi les plus importants du monde (10-11m en moyenne et jusqu'à 16m). La zone intertidale s'étend sur environ 240km², et comprend 200km de vasière et 40km² de marais salés (Lefeuvre 2000). Les marais salés du site sont drainés par des chenaux qui se remplissent suivant les rythmes tidaux et pour des coefficients environ supérieurs à 80 (11,25m de hauteur d'eau). A partir d'un coefficient de 100, l'eau est susceptible de déborder des chenaux et d'inonder le schorre, ces marées sont alors considérées comme recouvrantes. L'ensemble des marais salés du site présentait historiquement une transition des communautés végétales du supra- vers l'infra-littoral, en lien avec la topographie du site ainsi qu'aux contraintes abiotiques que sont la durée de

submersion et la salinité. Le haut schorre était naturellement dominé par la soude maritime (*Suaeda maritima*), le schorre intermédiaire par l'obione (*Atriplex portulacoides*) et le bas schorre par la Puccinellie (*Puccinellia maritima*).

Conformément aux objectifs de l'étude, deux stations représentatives ont été retenues. La station colonisée par le chiendent maritime se situe à l'ouest du site (Fig.1).

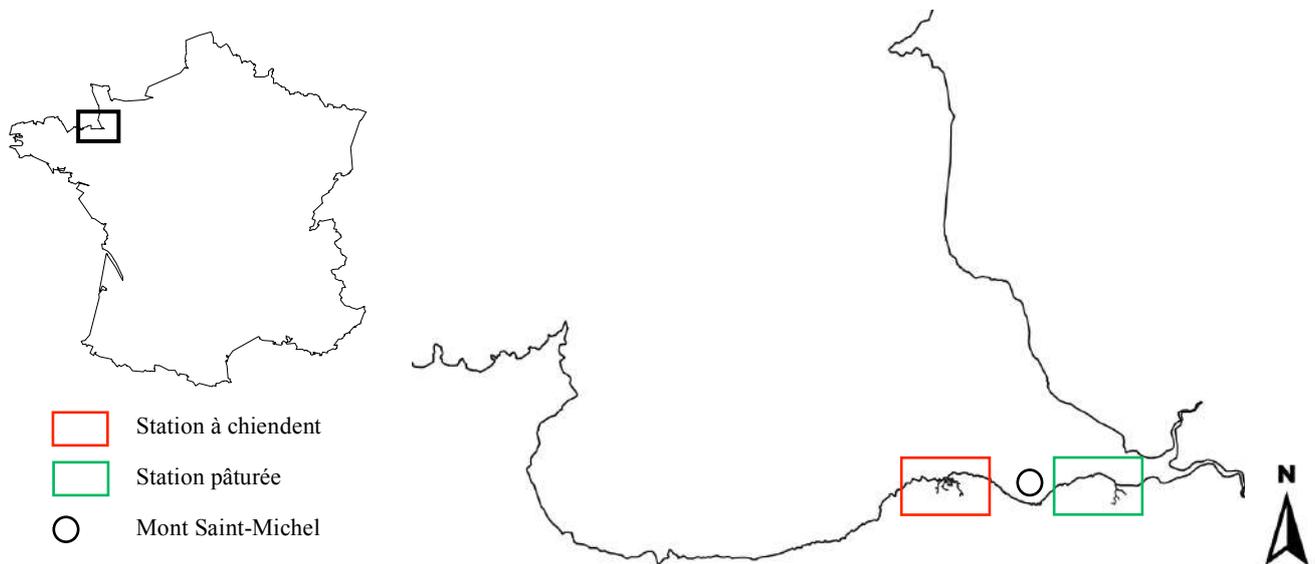


Fig. 1. Cartographie de la baie du Mont Saint-Michel et localisation des stations d'études dans la baie.

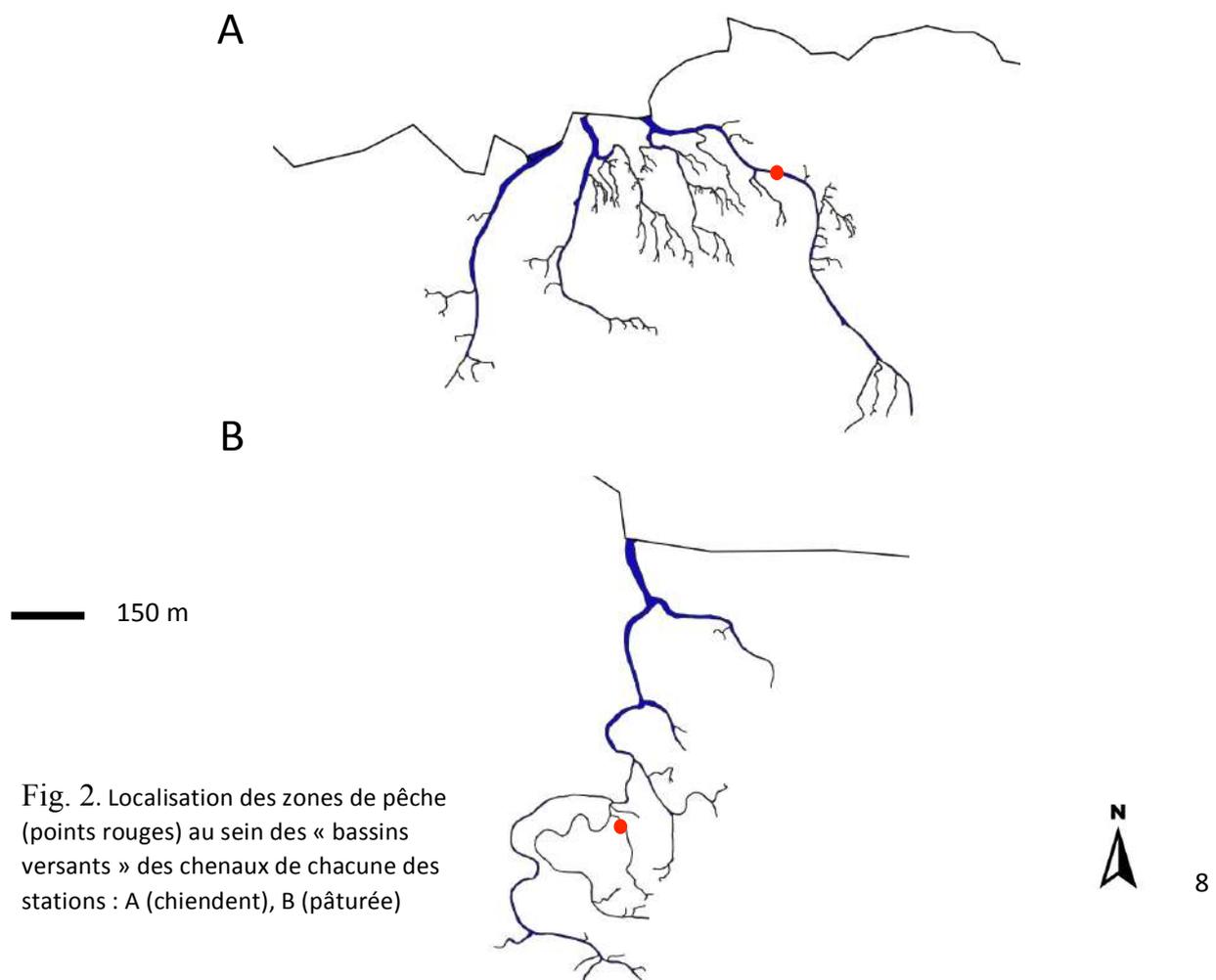


Fig. 2. Localisation des zones de pêche (points rouges) au sein des « bassins versants » des chenaux de chacune des stations : A (chiendent), B (pâturée)

La zone d'échantillonnage de l'ichtyofaune dans la station est localisée en figure 2-A. La végétation originelle de la station y est relictuelle et l'intégralité du schorre est dominée par *Elymus athericus* qui forme d'importants tapis monospécifiques (Fig.3-A). La station pâturée se situe quant à elle à l'est du site (Fig.1.). La zone d'échantillonnage de l'ichtyofaune dans la station est localisée en Fig.2-B. Le pâturage induit sur cette station la présence d'une végétation rase dominée par la puccinellie (*Puccinellia maritima*) (Fig.3-B.).



Fig.3. : Photographie de la station à chiendent (A) avec *Elymus athericus* largement dominante et de la station pâturée (B) avec une végétation rase dominée par *Puccinellia maritima*.

Le choix de ces stations est dicté par les contraintes de l'échantillonnage des poissons comprenant les dimensions des engins de capture et la sécurité des agents. Une trop grande profondeur et une trop grande largeur entraînent des courants trop puissants qui rendent les engins inopérants et un danger pour les personnes en charge des prélèvements. Le positionnement des filets dépend donc de ces contraintes tout en essayant de conserver un linéaire de « bassins versant » des sites en amont des engins de pêche relativement comparable, estimé à 1500 m pour les deux stations (estimation © Géoportail). Matériel biologique

Bien que l'intégralité de la communauté ichthyologique soit étudiée ici, un focus est réalisé sur deux espèces parmi les plus abondantes, le gobie tacheté et le bar européen qui sont également deux prédateurs susceptibles d'être plus dépendants des proies produites par les marais salés que ne le sont les mullets par exemple qui sont à dominance limnivore (microphytobenthos et meiofaune). Ces espèces bénéficient également d'un suivi de longue date sur la baie du Mont Saint-Michel, permettant ainsi la comparaison des résultats obtenus avec ceux d'études antérieures (Laffaille *et al.*, 2000a ; 2001 ; 2005). Nous avons a posteriori également opté pour sélectionner l'épinoche pour cette étude au vu du nombre d'individus non négligeable capturé (530 individus) et de son régime alimentaire carnivore à l'instar du gobie tacheté et du bar.

2.2.A. Le Bar européen

Le bar européen (*Dicentrarchus labrax*, ordre des Perciformes et famille des Moronidae) est un poisson pélagique présentant une aire de répartition s'étendant des îles Canaries à la Norvège en passant par la Méditerranée. Cette espèce est capable de supporter de larges variations de température et de salinité (Sanchez Vazquez & Munoz-Cueto, 2014). Largement consommé, ce prédateur supérieur représente un enjeu économique important mais également écologique de par sa position dans les réseaux trophiques. La reproduction intervient généralement entre janvier et avril (température de l'eau entre 11 et 13°C). Après une phase larvaire planctonique, les juvéniles rejoignent les côtes dans des habitats dits « de nourricerie » tout au long de leur première année de vie. Les connaissances sur ces habitats qualifiés d'essentiels (Rinjsdorp *et al.* 2009, Petigas *et al.* 2013) et leur importance dans le cycle de vie de cette espèce restent fragmentaires. Cependant, plusieurs études s'accordent sur l'importance des marais salés comme habitat de nourricerie pour l'espèce (Laffaille *et al.*,

2000a, 2001). Après un an, les individus sont considérés comme subadultes et quittent alors les marais salés.

2.2.B. Le Gobie tacheté

Le Gobie tacheté (*Pomatoschistus microps*, ordre des Perciformes et famille des Gobiidae) est une espèce que l'on retrouve en mer Baltique, de la Norvège jusqu'aux côtes du Maroc. Cette espèce côtière se reproduit généralement entre avril et août, mais est connue pour engendrer plusieurs cohortes de juvéniles au cours de l'année (Bouchereau et al. 1990). Dans la baie du Mont Saint-Michel, il peut être confondu avec le Gobie buhotte, *Pomatoschistus minutus* dont il est proche morphologiquement, lui-même étant très proche du *Pomatoschistus lozanoi*, signalé comme abondant en baie du Mont Saint Michel par Laffaille et al. (1999). Toutefois, une différence assez nette se situe au niveau de l'isthmus entre le gobie tacheté et les deux autres. Le choix du gobie tacheté s'est imposé suite à l'observation de la disparition des deux autres espèces aux cours de divers suivis ces dix dernières années. Le gobie tacheté possède lui aussi une place importante dans le réseau trophique en tant que prédateur intermédiaire liant notamment le micro-benthos aux poissons prédateurs supérieurs (Raffaelli & Milne, 1987).

2.2.C. L'épinoche à 3 épines

L'épinoche à 3 épines (*Gasterosteus aculeatus*, ordre des Gasterosteiformes et famille des Gasterosteidae) est une espèce répartie communément dans toute la moitié nord de l'Europe, mais qui reste présente bien que plus localisée en Europe du sud. Cette espèce se reproduit généralement de mars à juillet et affectionne les habitats tels que les lagunes et les estuaires pour sa reproduction. Les alevins ainsi produits restent tout d'abord groupés en banc autour du nid avant de s'émanciper. Cette espèce est notée comme abondante en baie du Mont Saint-Michel (Laffaille et al., 2000b).

2.2.D. Le mulot porc

Le mulot porc (*Chelon ramada*, ordre des Mugiliformes et famille des Mugilidae) est une espèce catadrome présente en Méditerranée, en mer Noire, et le long des côtes de l'Atlantique de la Norvège au Maroc (Keith et al., 2011). Cette espèce se reproduit en mer entre l'automne et l'hiver, puis occupe les milieux littoraux et les estuaires essentiellement au stade juvénile, pour ensuite rejoindre d'avantage les zones estuariennes et fluviales à

l'âge adulte (maturité sexuelle à l'âge de 3-4 ans). De par son mode de reproduction, cette espèce présente une large gamme de tolérance à la salinité de l'eau. Cette espèce est également bien représentée en baie du Mont Saint-Michel (Laffaille *et al.*, 2000b). Son régime alimentaire au stade adulte étant à dominance limnivore, particulièrement difficile à étudier et relativement indépendant des ressources produites par les marais salés, cette espèce n'est ici sélectionnée que dans le cadre de l'étude de la croissance des individus juvéniles. Le mulot doré (*Chelon aurata*) est une espèce très proche morphologiquement et écologiquement qui est régulièrement échantillonnée en baie du Mont Saint-Michel avec *Chelon ramada* ne sera pas considérée dans cette étude car elle est beaucoup moins abondante et difficile à distinguer. Il n'est donc pas exclu que cette espèce soit présente dans la comptabilisation des mulots au sens générique.

2.2 Protocole d'échantillonnage

2.3.A. Echantillonnage de l'ichtyofaune

Le protocole utilisé a été développé par Laffaille *et al.* (1998) et repris par Réserves Naturelles de France (RNF), l'Office Français pour la Biodiversité (OFB) et l'Agence de l'Eau Seine Normandie (AESN) (Leluhérne & Caillot, 2018). Ce protocole consiste à placer un filet de type verveux dans le chenal cible, précédé par 2 filets maillants. (Fig.4). Des sessions de pêche de 20 min sont répétées pendant toute la durée du jusant jusqu'à ce que les filets ne soient plus efficaces (hauteur d'eau dans le chenal d'environ 20 cm). A l'issue de chaque session de pêche, le contenu du filet verveux est vidé, puis un maximum de 30 individus par espèce cible (gobie tacheté, épinoche et bar) est placé au froid dans le but de stopper la digestion afin d'en analyser le contenu stomacal au laboratoire. Pour chaque espèce et si les effectifs le permettent, un minimum de 30 individus par espèce est mesuré puis relâché avec pour objectif de réaliser une structure en tailles de la fraction de population échantillonnée afin d'en discriminer les juvéniles (< 1 an) des autres classes d'âges. Les individus conservés pour analyse sont également mesurés et participent à cette analyse des tailles. Les individus surnuméraires sont simplement comptabilisés après identification et relâchés. La configuration des sites d'échantillonnage ayant permis la relève des filets sans les retirer du chenal, ils ont été considérés comme actifs pendant toute la durée du jusant.



- 1- Filet maillant N01
- 2- Filet maillant N02
- 3- Filet à plancton
- 4- Filet verveux

↑
Direction du jusant

Fig.4. : Illustration du dispositif de capture mis en place dans le chenal. La photographie à ici été prise sur la station à chiendent maritime.

La salinité et la température de l'eau sont relevées à minima toutes les 20 minutes. Tout au long des sessions de pêche, les individus de grande taille piégés dans les filets maillants sont récupérés au fur et à mesure, identifiés et mesurés avant d'être relâchés. Le détail des dates d'échantillonnage ainsi que les paramètres hydrologiques sont résumés dans le tableau 1. Les sessions de pêches ont toujours été réalisées à des hauteurs d'eau évitant que les chenaux soient submergés pour des raisons de sécurité et d'efficacité des engins de pêche.

Tab.1. : Résumé des dates d'échantillonnage dans les stations et paramètres hydrologiques associés. Les paramètres annotés par « * » utilisent la ville de Cancale comme référence.

| Saisons | Station à chiendent | | | Station pâturée | | |
|---------------------------------|---------------------|------------|------------|-----------------|------------|------------|
| | printemps | été | automne | printemps | été | automne |
| Date de l'échantillonnage | 24/05/2021 | 27/07/2021 | 11/10/2021 | 25/05/2021 | 24/07/2021 | 10/10/2021 |
| Coefficient de la pleine mer | 87 | 89 | 81 | 97 | 91 | 95 |
| Hauteur d'eau max à pleine mer* | 12,26m | 12,55m | 12,54m | 13,03m | 12,91m | 13,31m |
| Heure pleine mer* | 18h31 | 10h23 | 11h06 | 19h19 | 20h32 | 10h27 |
| Heure première relève | 18h37 | 10h28 | 11h29 | 19h34 | 20h47 | 10h49 |

2.3.B Echantillonnage des proies potentielles pour l'ichtyofaune dans les composantes aquatique (méso-zooplancton) et terrestre (*Orchestia gammarellus*) des marais salés.

Echantillonnage du méso-zooplancton

Pour échantillonner le méso-zooplancton, un filet à plancton (maille de 200µm) a été placé à mi profondeur et dans le sens du courant, entre les filets maillants et le verveux (Fig.4.). Le contenu du filet à plancton a été récolté puis alcoolisé à la fin de chaque session de pêche.

Echantillonnage des amphipodes terrestres *Orchestia gammarellus*

Le volet arthropodes terrestres a été réalisé en collaboration avec une autre équipe de recherche en charge de l'évaluation des communautés d'arthropodes. Ce volet sera également traité de manière plus exhaustive et indépendante dans un rapport dédié. Cette partie de l'étude se focalisera sur *Orchestia gammarellus*, une espèce d'amphipode terrestre détritivore, spécialiste des marais salés, et fortement représentée dans le régime alimentaire des poissons prédateurs fréquentant les marais salés (Laffaille *et al.*, 2000, Lafage *et al.*, 2021). Cette espèce a été échantillonnée par piège barber, méthode d'échantillonnage considérée comme représentative de la densité réelle des populations en marais salés (Mantzouki *et al.*, 2012). 16 pièges barbers ont été mis en place lors de 5 sessions d'échantillonnage de 7 jours : du 3 au 10 mai, du 10 au 17 mai, du 17 au 23 mai, du 31 mai au 08 juin, et enfin du 08 juin au 15 juin 2021. Les *Orchestias* ont été extraits puis comptabilisés. Une masse sèche par piège et par session a également été mesurée après rinçage et passage à l'étuve des individus (5 jours T=100°C). Ces mesures permettent de rendre compte de la biomasse disponible de l'espèce sur chacun des sites au printemps.

2.3 Analyse des contenus stomacaux

Au laboratoire, la longueur à totale des poissons (en mm), ainsi que la biomasse sont mesurées pour chaque individu (précision retenue à 0,0001 gramme). L'estomac des individus est ensuite extrait et pesé (p_sto) puis stocké en éthanol pour un minimum de 24h. Par la suite l'estomac est à nouveau pesé afin d'en obtenir le poids fixé (p_fix), puis celui-ci est ouvert et vidé de son contenu. L'enveloppe stomacal est ensuite pesée (p_env) afin d'obtenir le poids du bol alimentaire total (p_bol) par la soustraction suivante : $P_{bol} = P_{fix} - P_{env}$. Les estomacs vides sont comptabilisés afin d'obtenir le pourcentage de vacuité

correspondant à la proportion d'individus dont l'estomac est vide pour chaque espèce. La ration instantanée (RI) est également calculée de la manière suivante : $RI = (FW/BW \times 100)$. FW étant le poids frais de l'estomac et BW le poids du poisson considéré (Laffaille *et al.*, 2001). Les différentes proies extraites de l'estomac sont ensuite identifiées jusqu'au niveau taxinomique le plus précis possible. Ces proies sont également dénombrées, puis pesées par groupe taxinomique (voir Leluherne & Caillot (2018) pour plus de détails sur le protocole)

2.4 Calcul de l'indice de dominance des proies : Main Food Index (MFI)

Afin de décrire de manière la plus fidèle possible le régime alimentaire d'une espèce, il convient d'être capable de quantifier l'importance relative des différents taxons dans ce régime. Certaines proies peuvent être décrites comme « indispensables » si leur absence ou leur inaccessibilité dans l'habitat influent négativement sur le développement du prédateur (performances de croissance, reproduction etc.) (Berg, 1979). Cette description fidèle du régime alimentaire est également nécessaire pour faire le lien avec la fonction de nourricerie des marais salé (e.g. forte abondance de proies dominantes dans cet écosystème). Le Main Food Index (MFI) (Zander, 1982) a l'avantage de tenir compte à la fois des abondances de proies, de leur biomasse et de leur fréquence d'occurrence dans les estomacs. Par ailleurs, cet indice a déjà été utilisé sur cette problématique en baie du Mont Saint-Michel par Laffaille *et al.* (2005), permettant ainsi une comparaison des résultats obtenus avec cette étude à 20 ans d'intervalle.

Afin de calculer le MFI, les effectifs de chaque proie, leur biomasse et leur occurrence par estomac sont d'abord transformés en pourcentage rapporté à la population de proies totale considérée. Des regroupements sont ensuite effectués par site, par espèce ou par date.

Les MFI sont alors calculés selon la formule suivante :

$$MFI_i = [((B_i \times (N_i + FO_i)/2)^{1/2}) / \sum (MFI)] \times 100$$

Avec i : item alimentaire i

B_i = pourcentage de la biomasse en proies totale représenté par l'item i

N_i = pourcentage des abondances totales représenté par l'item i

FO_i = pourcentage du nombre d'estomac plein où l'item i est présente

La valeur des MFI est ensuite interprétée de manière catégorielle suivant le tableau 2.

Tab.2. : catégories d'interprétation des MFI

| Valeur du MFI | <26 | 26-50 | 51-75 | >75 |
|------------------------|------------|------------|------------|-------------|
| Importance de la proie | accessoire | secondaire | principale | essentielle |

3 Résultats

La salinité mesurée sur chacune des stations diffère de manière globale (test de Mann Whitney, $p < 0,005$), avec une moyenne obtenue de $29,7 \pm 2,8$ g.L-1 sur la station à chiendent, contre $15,5 \pm 4,3$ g.L-1 pour la station pâturée (Fig.5.). La salinité de la station à chiendent est donc proche de celle de la mer (35 g.L-1 en moyenne), tandis que celle de la station pâturée est presque 2 fois plus faible, et donc probablement plus influencée par le fleuve côtier à proximité, le Couesnon.

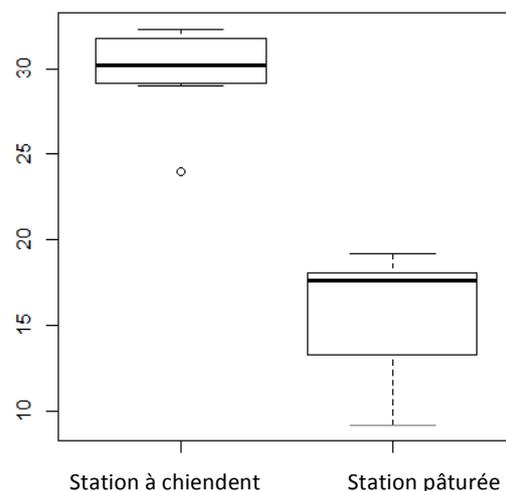


Fig.5. Salinité des stations à chiendent et pâturée en g.L-1 toutes saisons confondues.

3.23.1 Bilan des Captures

3.1.A Diversité et abondances des poissons et crustacés échantillonnés

L'ensemble des poissons et des crustacés capturés au cours des pêches pour chacune des stations est ici résumé dans le tableau 3. Le pourcentage que représente chaque espèce sur la communauté totale de poissons ou de crustacés est calculé par site pour chaque saison, ainsi que pour toutes les saisons confondues.

Tab.3. : Nombre d'individus de chaque espèce de poisson et de crustacé capturée au cours des sessions d'échantillonnage sur les stations à chiendent et pâturée. Le pourcentage total indique la proportion de chaque espèce au sein de chaque communauté, sur l'ensemble des saisons et par site. Le pourcentage total général est lui calculé pour les deux sites confondus.

| | | Station à chiendent | | | | Station pâturée | | | | %Total général |
|-----------|--|---------------------|-----|---------|--------|-----------------|-----|---------|--------|----------------|
| | | printemps | été | automne | %Total | printemps | été | automne | %Total | |
| Poissons | Bar (<i>Dicentrarchus labrax</i>) | 0 | 0 | 2 | 0,1 | 0 | 0 | 0 | 0,0 | <0,1 |
| | Épinoche (<i>Gasterosteus aculeatus</i>) | 16 | 6 | 0 | 1,1 | 513 | 0 | 1 | 7,7 | 6,1 |
| | Flet (<i>Platichthys flesus</i>) | 0 | 0 | 0 | 0,0 | 11 | 0 | 0 | 0,2 | 0,1 |
| | Gobie tacheté (<i>Pomatoschistus microps</i>) | 35 | 24 | 1923 | 96,7 | 0 | 143 | 5620 | 85,9 | 88,4 |
| | Mulet (<i>Chelon ramada</i>) | 27 | 2 | 13 | 2,0 | 400 | 0 | 21 | 6,3 | 5,3 |
| | Sprat (<i>Sprattus sprattus</i>) | 1 | 1 | 0 | 0,1 | 0 | 0 | 0 | 0,0 | <0,1 |
| Crustacés | Crabe vert (<i>Carcinus maenas</i>) | 9 | 43 | 3 | 10,6 | 0 | 50 | 23 | 6,1 | 7,5 |
| | Crevette grise (<i>Crangon crangon</i>) | 0 | 0 | 0 | 0,0 | 3 | 0 | 2 | 0,4 | 0,3 |
| | Sphaerome (<i>Lekanesphaera rugicauda</i>) | 0 | 2 | 1 | 0,6 | 2 | 1 | 0 | 0,3 | 0,4 |
| | Bouquet des marais (<i>Palaemonetes varians</i>) | 9 | 439 | 15 | 88,9 | 155 | 636 | 318 | 93,2 | 91,9 |

Concernant l'ichtyofaune, 6 espèces ont été capturées sur l'ensemble des sessions (Tab.3), une diversité apparaissant faible mais conforme au peuplement typique d'un marais salé. **L'espèce la plus représentée est le gobie tacheté qui représente plus de 88% des abondances** sur l'ensemble des stations. Vient ensuite l'épinoche avec 6,1%, puis le mullet porc avec 5,3%. **Le bar, le flet et le sprat ont été capturés en très faibles abondances relatives ($\leq 0,1\%$).** **Pour le bar, il semble important de souligner que ces résultats contrastent avec les travaux antérieurs en baie du mont Saint-Michel où l'espèce était bien représentée.** Que ce soit en zone pâturée (e.g. Laffaille *et al.*, 2000a), non impactée (Laffaille *et al.*, 2001) ou en zone à chiendent (Laffaille *et al.*, 2005), les auteurs notent une abondance relative de l'ordre de 8% à la fin des années 1990, début 2000. Plus récemment en 2017, Carpentier *et al.*, (2017) estiment cette abondance relative de l'ordre de 15% en zone à chiendent. Le gobie tacheté et le bar étant habituellement les espèces bioindicatrices complémentaires pour évaluer la fonction de nurricerie en raison de leur écologie contrastée (le gobie est plus résident et colonise les marais à tous les stades de vie) (Laffaille *et al.*, 2005), **l'absence du bar impacte les possibilités d'évaluation de la fonction de nurricerie de ces sites qui pourraient déjà être qualifiée de fait comme significativement dégradée.** Ce résultat ne souligne pas nécessairement une baisse de la population de cette espèce dans la baie du Mont Saint-Michel. Il faut cependant noter de manière générale que

même si cette espèce montre des fluctuations interannuelles fortes de recrutement, les stocks ont tendance à décliner en Manche depuis 2005 (Drogou *et al.*, 2014 ; Morin, 2016). La répercussion sur les nourriceries n'est donc pas à exclure. Bien qu'inhabituel, ce résultat demande à être confirmé.

De manière générale, on constate de grandes **fluctuations des abondances capturées en fonction des stations et des saisons**, ce qui est conforme avec des études précédentes en baie du Mont Saint-Michel (e.g. Laffaille *et al.*, 2000b, Carpentier *et al.*, 2017). Plus précisément, l'épinoche est bien plus abondante sur la station pâturée notamment au printemps. A l'inverse, le gobie tacheté, bien présent sur les deux stations d'études, semble montrer un pic d'abondance à l'automne. L'abondance des mulets semble elle maximale au printemps, minimale en été et intermédiaire en automne. Cette tendance est d'autant plus marquée sur la station pâturée où l'espèce a été capturée en grand nombre au printemps. Pour le bar, le flet et le sprat, le faible nombre d'individus capturés ne permet pas de faire ressortir de tendance temporelle ou spatiale. Toutes espèces confondues, le site pâturé est celui où les captures ont été les plus fortes avec un total de 6710 poissons, soient 76,5% des abondances totales.

Certaines tendances relevées ici sont retrouvées dans des études antérieures, avec notamment l'observation de fortes abondances en automne de *Pomatoschistus minutus*, une espèce proche du gobie tacheté. Néanmoins pour d'autres espèces comme le mulet, les abondances apparaissent plus variables (Laffaille *et al.*, 1998, 2000b). Dans le cadre de nos relevés, **nous constatons également des abondances saisonnières globalement plus fortes en station pâturée que sur la station à chiendent mais avec une plus forte variabilité.**

Les crustacés capturés sont eux représentés par quatre espèces, dont les plus abondantes sont le bouquet des marais (*Palaemonetes varians*) représentant 91,9% des abondances totales, et le crabe vert (*Carcinus maenas*) avec 7,5%. On retrouve ensuite la crevette grise (*Crangon crangon*), et une espèce de sphaeromatidae (*Lekanesphaera rugicauda*), avec des abondances relatives inférieures à 0,5% pour chacune de ces deux espèces. La variabilité saisonnière des captures est forte, les abondances de *Palaemonetes varians* et de *Carcinus maenas* apparaissant maximale en été sur chacune des stations. Ces deux espèces semblent également présenter des abondances du même ordre de grandeur sur chacune des stations. Enfin, les crevettes grises et les sphaeromes étant capturés en très

faibles effectifs, aucune tendance n'est discernable. Toutes espèces confondues, c'est là encore le site pâturé qui comporte le plus d'individus avec 1190 crustacés échantillonnés pour 69,6% des abondances totales.

3.1.B Structures en tailles des trois espèces majoritaires échantillonnées

La mesure de la longueur des individus capturés a permis la mise en évidence la structure en tailles des fractions de populations des espèces majoritaires échantillonnées. Des cohortes apparaissent, qu'il est possible de suivre au cours des trois saisons afin de discriminer les juvéniles des poissons adultes et subadultes (> 1 an) (Fig. 6).

Pour l'épinoche, les cohortes observées sont **des juvéniles sur les deux stations** (Fig. 6.) mais également sur les deux saisons. L'absence de progression des tailles moyennes observées entre le printemps et l'été sur la station à chiendent laisse penser qu'il ne s'agit pas des mêmes individus. En effet, il est fortement improbable que ces individus n'aient pas grandi au cours des deux mois qui séparent les échantillonnages de printemps et d'été. Il s'agit donc d'un second recrutement, observé en juillet sur la station à chiendent mais pas sur la station pâturée. Ce résultat laisse penser que l'espèce utilise les marais lors d'une phase courte de son cycle de vie et les quitte ensuite ou disparaît rapidement.

Pour le gobie tacheté, on observe sur la station à chiendent une cohorte printanière composée majoritairement d'individus de 35 à 40 mm (Fig. 6). Cette cohorte, par ailleurs absente de la station pâturée, correspond à des individus nés l'année précédente (recrutement tardif de 2020). En été, on discerne cette fois et sur les deux stations une cohorte composée d'individus mesurant entre 25 et 30 mm correspondant aux individus recrutés cette année. Enfin en automne on retrouve cette même cohorte qui a grandi et est présente sur les deux sites. Cette espèce à croissance rapide et reproduction étalée dans le temps peut engendrer l'observation de plusieurs cohortes par an (Bouchereau *et al.*, 1990) rendant parfois difficile la distinction des classes d'âge. C'est ce que l'on observe probablement sur la station pâturée où une cohorte majoritairement composée de juvéniles en été est présente (que l'on retrouve logiquement en automne (pic à 35 mm)) mais cette dernière est imbriquée dans une seconde cohorte d'individus plus grands (pic à 45 mm).

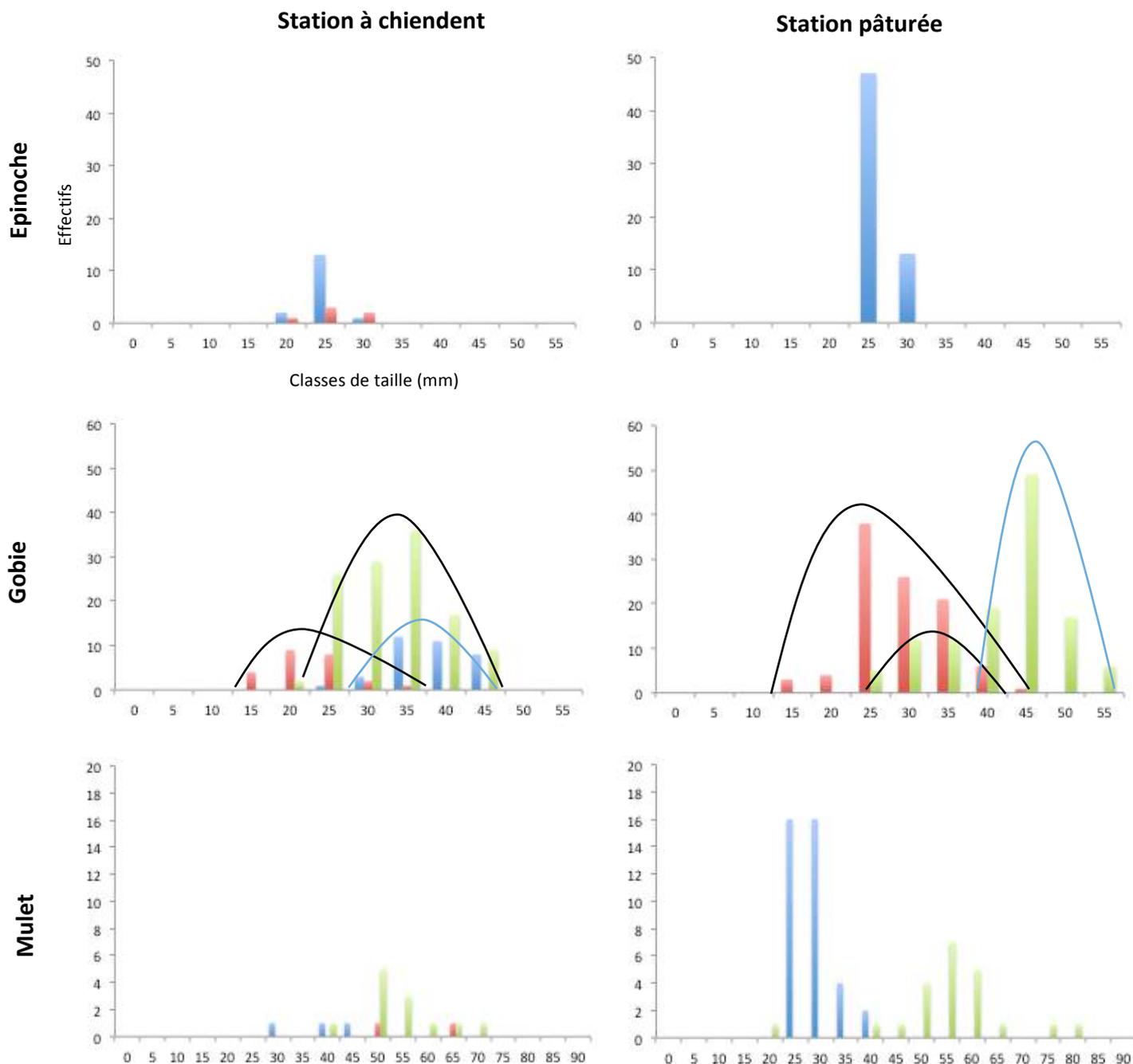


Fig.6. : Structures en tailles des fractions de populations des trois espèces majoritaires (gobie tacheté, mulet et épinoche) échantillonnées en baie du mont Saint-Michel en fonction des saisons (**printemps = bleu, été = rouge, automne = vert**) et en fonction des stations (station à chiendent à gauche et station pâturée à droite). Un exemple de discrimination des cohortes est présenté pour le gobie tacheté. Elles ont été matérialisées par des courbes noires pour les juvéniles, bleues pour les adultes et subadultes).

Pour le mulet au printemps et sur la station à chiendent, les résultats obtenus ont permis la mise en évidence de 2 cohortes bien distinctes avec des individus juvéniles autour de 40mm et des individus adultes autour de 440 mm (non représentés sur la figure pour en améliorer la lisibilité). En automne, nous retrouvons la cohorte de juvéniles après la phase

de croissance estivale. Sur la station pâturée, le schéma est identique pour les juvéniles et aucun adulte n'a été observé.

De manière générale, il semble que les dynamiques de recrutement soient relativement similaires sur les deux stations et pour ces trois espèces et dans leur globalité, conformes aux cycles naturels décrits dans la littérature. L'étape suivante consiste à estimer l'abondance relative des juvéniles et quand cela est possible la croissance moyenne des individus au cours des saisons.

3.1.C Abondances relatives des juvéniles

La fraction des juvéniles estimée dans la population de chaque espèce a été déterminée à partir des travaux sur les structures en tailles (Fig. 6) et est résumée dans le tableau 4.

Tab.4. : Pourcentage d'individus juvéniles par espèce de poisson (%), rapporté au nombre d'individus mesurés pour chaque saison et par station. Le symbole « - » signifie une absence de capture alors qu'un « 0 » indique l'absence de juvéniles.

| | Station à chiendent | | | Station pâturée | | |
|--|---------------------|-------|---------|-----------------|-------|---------|
| | printemps | été | automne | printemps | été | automne |
| Bar (<i>Dicentrarchus labrax</i>) | - | - | 0 | - | - | - |
| Epinoche (<i>Gasterosteus aculeatus</i>) | 100 | 100 | - | 100 | - | 0 |
| Flet (<i>Platichthys flesus</i>) | - | - | - | 100 | - | - |
| Gobie (<i>Pomatoschistus microps</i>) | 8,57 | 95,83 | 47,90 | - | 71,72 | 13,33 |
| Mulet (<i>Chelon ramada</i>) | 0,11 | 100 | 100 | 100 | - | 100 |
| Sprat (<i>Sprattus sprattus</i>) | 100 | 100 | - | - | - | - |

Cette analyse permet de vérifier deux des 4 critères émis par Beck et al. (2001) afin de définir la fonction de nourricerie d'un habitat à savoir 1) la présence de grandes densités de juvéniles et 2) leur présence durable lors de leur première année de vie (i.e. sur les trois saisons).

Concernant le bar, outre leur absence manifeste d'une bonne partie des campagnes d'échantillonnage, les deux individus observés mesuraient 22 cm et n'ont donc pas été considérés comme des juvéniles (âge > 1 an). **Selon le premier critère (fortes densités de juvéniles) de Beck et al. (2001), la fonction de nourricerie n'est donc pas assurée.**

Pour le flet, seuls 11 individus ont été observés, d'une taille systématiquement inférieure à 30 mm et donc considérés comme des juvéniles. Pour le sprat, 2 individus ont été

capturés, de 33 et 50 mm, considérés juvéniles également. Ces deux espèces sont donc présentes de façon anecdotique, les marais salés ne remplissent donc probablement pas cette fonction pour ces espèces qui les colonisent de façon opportuniste ce qui est conforme avec les études précédentes.

Pour l'épinoche, tous les individus ont été considérés juvéniles (taille systématiquement inférieure à 30 mm), à l'exception d'un individu de 45 mm considéré adulte. **Cette espèce est connue pour parfois n'effectuer son cycle que sur un an (Crivelli et Denys, 2020) ce qui semble être le cas en baie du Mont Saint-Michel.** Les individus se reproduisent puis meurent et il n'est donc alors observé qu'une seule cohorte dans les échantillonnages. Même si cela n'est pas tout à fait exact, **on peut donc considérer que seuls des individus juvéniles sont présents dans la population au printemps et en été.** Un seul individu probablement adulte a été échantillonné en automne sur la station à chiendent. Les individus juvéniles de cette espèce sont présents jusqu'en été sur la station à chiendent mais sans montrer de croissance ce qui laisse penser qu'il s'agit d'un nouveau recrutement. L'espèce n'est présente qu'au printemps sur la station pâturée, puis disparaît ensuite des relevés. Sur la base de ces proportions de juvéniles et des effectifs, **le premier critère de Beck et al (2001) «densité importante de juvéniles » est donc indirectement validé mais pas le second « présence durable des juvéniles » car les individus ne sont observés qu'une saison avant de disparaître.**

Enfin, pour les gobies et les mulets, une taille de respectivement 30 mm et 110 mm a été retenue au-delà de laquelle les individus sont considérés comme subadultes et adultes. Ces tailles respectives ont été déterminées grâce à la bibliographie (Bouchereau & Guelorget, 1997; Lebreton *et al.*, 2011), mais également à posteriori des résultats obtenus sur les cohortes en (Fig. 6). Pour le gobie on constate un accroissement fort des abondances de juvéniles entre le printemps et l'été sur la station à chiendent, suivi d'une chute à l'automne. Sur la station pâturée une tendance similaire est observée entre l'été et l'automne, l'espèce étant absente des relevés au printemps. **Les fortes proportions de juvéniles de gobies tachetés observées permettent donc de valider indirectement ici le premier critère de Beck et al. (2001) pour le gobie tacheté sur les deux stations. On peut également considérer que le second critère (présence durable des juvéniles) est incertain du fait de leur absence au printemps et une baisse assez forte en automne (13,3%) sur le site pâturé.**

Pour le mullet, un accroissement des abondances relatives de juvéniles est visible entre le printemps et l'été sur la station à chiendent, les adultes capturés au printemps n'étant pas réapparus ensuite. Sur la station pâturée seuls des juvéniles ont été capturés pour cette espèce mais seulement au printemps et en automne. **Ces données permettent donc la validation indirecte du premier critère (fortes densités de juvéniles) de Beck *et al.*, (2001) sur l'ensemble des stations, le second critère (présence durable des juvéniles) reste incertain avec, comme pour le gobie tacheté, des absences au printemps sur le site à chiendent, en été pour le site pâturé.** Il n'est pas à exclure que des dysfonctionnements (problème d'attractivité des sites) soient la cause de ces absences ponctuelles.

3.1.C Estimation de la croissance saisonnière des juvéniles des 3 espèces majoritaires

La croissance saisonnière des espèces majoritairement rencontrées a été évaluée en moyennant la taille des individus juvéniles capturés pour chaque saison et pour les 2 stations (Fig. 6). Ces estimations impliquent une certaine fidélité des individus au site de capture et que l'arrivée des poissons sur les sites de nurserie se déroule sur une période relativement courte et à un âge équivalent, ce qui reste à démontrer.

Tab.5. : Tailles moyennes (en mm) des individus juvéniles mesurés (\pm écart type) en fonction de la saison d'échantillonnage sur les deux stations confondues.

| | Station à chiendent | | | Station pâturée | | |
|----------|--------------------------|--------------------------|---------------------------|--------------------------|--------------------------|---------------------------|
| | printemps | été | automne | printemps | été | automne |
| Epinoche | 22,4 \pm 1,8 (n=16) | 23,5 \pm 2,6 (n=6) | - | 24,1 \pm 1,6 (n=60) | - | - |
| Gobie | - | 20 \pm 4,8 (n=24) | 31,3 \pm 5,7 (n=119) | - | 26,9 \pm 5,6 (n=99) | 40,1 \pm 7,0 (n=120) |
| Mulet | 38,3 \pm 7,6 (n=3) | 57,5 \pm 10,6 (n=2) | 58,4 \pm 17,2 (n=13) | 27,0 \pm 4,0 (n=38) | - | 53,2 \pm 7,0 (n=22) |

Les taux de croissance ne peuvent être estimés pour l'épinoche car, comme nous l'avons vu sur la figure 6, les cohortes observées pour cette espèce sont différentes entre le printemps et l'automne. Les tailles moyennes mesurées ne sont par ailleurs pas différentes entre le printemps et l'été sur la station à chiendent (22,4 \pm 1,8 mm (n=16) et 23,5 \pm 2,6 mm (n=6), respectivement au printemps et en automne, différence non significative, test de Student, p=0,26). La taille moyenne des individus était de 24,1 \pm 1,6 mm sur la station pâturée au printemps (n=60). Ces résultats découlent directement de l'écologie de l'espèce.

Comme indiqué précédemment cette espèce possède un cycle annuel (Crivelli et Denys, 2020).

Pour le gobie tacheté, les croissances sont à considérer uniquement entre les saisons d'été et d'automne au vu de la présence majoritaire d'individus adultes mis en évidence au printemps sur la station à chiendent. **Sur cette station la croissance des gobies entre l'été et l'automne atteint en moyenne 11 mm** (différence entre les tailles moyennes des juvéniles, test de Mann Whitney, $p < 0,0001$). La durée de l'étude comprenant 76 jours entre ces deux dates, **la croissance journalière serait de 0,14 mm pour cette espèce. Sur la station pâturée, la croissance journalière obtenue entre ces deux mêmes saisons est de 0,17 mm, et apparait significative** (différence entre les tailles moyennes des juvéniles, test de Mann Whitney, $p < 0,0001$). A titre de comparaison, une étude réalisée au début des années 90 au sud de l'Angleterre fait état pour *P. microps* d'une croissance de 11 mm entre juillet et octobre, semblant conforme à nos résultats malgré l'absence de date précise des échantillonnages (Bouchereau & Guelorget, 1997).

Pour le mulot, la croissance estimée entre le printemps et l'automne sur la station à chiendent (durée de l'étude =140 j) atteint 20,1 mm, soit une croissance journalière de 0,14 mm. Néanmoins le faible nombre d'individus juvéniles capturés sur les deux premières saisons interdit ici toute comparaison statistique fiable. **Concernant la station pâturée, la croissance journalière obtenue entre le printemps et l'automne serait de 0,19 mm.** (différence entre les tailles moyennes des juvéniles entre les deux saisons, test de Mann Whitney, $p < 0,0001$). A titre de comparaison, lors d'une étude en 2017, les mulots ont montré une croissance journalière estimée de 0,28 mm avec des tailles similaires au printemps (de l'ordre de 40 mm) mais pour atteindre en moyenne plus de 80 mm en octobre. Il paraît difficile de tirer un enseignement de ces informations compte tenu de telles différences mais elles méritent d'être notées à de fins de comparaison pour de futurs travaux. **Pour conclure, le mulot et le gobie tacheté sont présents sur les deux sites vraisemblablement de manière pérenne (malgré des échantillonnages saisonniers parfois infructueux) et montrent une croissance significative. Cette dernière est supérieure sur le site pâturé de l'ordre de 20% pour le gobie et 35% pour le mulot, bien que ces deux espèces présentent des régimes alimentaires très différents : carnivore pour le gobie et limnivore pour le mulot.**

3.3 Contenus stomacaux

Les contenus stomacaux sont analysés ici à la fois sur la base de la vacuité des estomacs (un individu qui ressort des marais l'estomac vide ne s'y est pas alimenté), de la richesse spécifique et la nature des proies consommées. Toutes ces analyses sont effectuées par station de manière séparée, mais également par saisons, et ce afin d'apprécier leurs variations spatio-temporelles. Pour ces analyses des contenus stomacaux, seuls les gobies ont ici été traités. En effet les épinoches capturées durant la première session de pêche étaient trop petites pour que ce type d'analyse soit réalisable (tableau 3).

3.2.A *Pourcentage de vacuité des estomacs*

Le pourcentage de vacuité est obtenu en divisant le nombre d'estomac vide par le nombre d'estomac analysé sur un site et une saison donnée. Il représente donc le pourcentage d'individus analysés repartant du marais salé sans s'y être alimenté, et est résumé dans le tableau 6.

Tab.6. : Pourcentage de vacuité des gobies tachetés rapporté au nombre d'individus analysés pour chaque saison et pour chaque station. Ainsi que pour le total = toutes saisons confondues

| | Station à chiendent | | | | Station pâturée | | | |
|-----------------------------|---------------------|-------|---------|-------|-----------------|------|---------|-------|
| | printemps | été | automne | total | printemps | été | automne | total |
| % vacuité | 8,82 | 52,17 | 43,30 | 35,04 | - | 1,81 | 13,30 | 13,30 |
| nombre d'individus analysés | 34 | 23 | 60 | 117 | - | 55 | 60 | 115 |

Il ressort de ces résultats qu'au niveau de la station à chiendent au printemps, un pourcentage faible d'individus repart du marais salé sans s'y être alimenté (Tab. 6). Ce pourcentage augmente ensuite fortement en été et en automne, où environ la moitié des individus repart sans s'être alimenté. Sur la station pâturée, cette tendance s'observe également mais avec un décalage temporel. En effet, l'augmentation de la proportion d'individus ne s'étant pas alimenté augmente entre l'été et l'automne (absence d'individus sur le site au printemps). **Globalement, les pourcentages de vacuité sur la station pâturée sont beaucoup plus faibles que sur la station à chiendent en été et en automne.** En comparaison, l'étude de Laffaille *et al.* (1999) réalisée en 1997 a montré également des % de vacuité assez élevés pour *P. minutus* et *P. lozanoi* (13,2 et 27,6 %, respectivement). Ces

valeurs sont cependant difficiles à mettre en relation dans la mesure où les saisons sont confondues et qu'il ne s'agit pas des mêmes espèces : ce sont également des gobies des sables mais de plus grande taille.

3.2.B Indice de ration instantanée (RI)

La ration instantanée est pour rappel obtenue en divisant le poids frais de l'estomac avec le poids de l'individu considéré, multiplié par 100. Cet indice est donc un proxy de la quantité de nourriture ingérée par le poisson lors de son passage dans le marais salé comparable quelle que soit la taille des individus. Il a été calculé dans un premier temps pour chaque station (Fig.7.), puis par station en fonction des saisons d'échantillonnage (Fig.8.), ici encore pour distinguer les variations spatiale et temporelle.

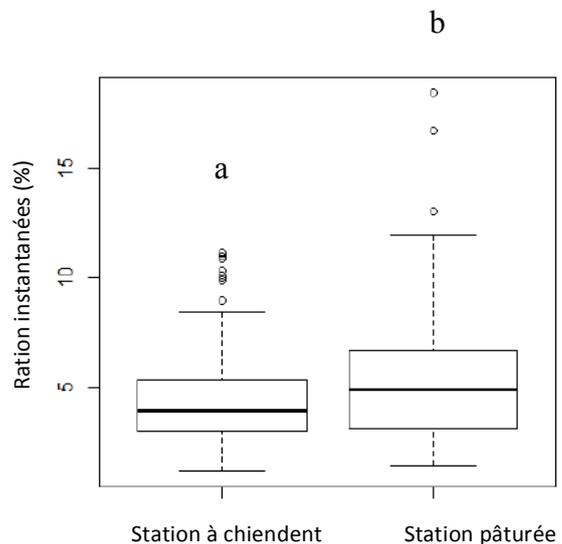


Fig.7. Indice de ration instantanée RI (%) calculé pour les gobies en fonction du type de station échantillonnée et pour toutes saisons confondues. Des lettres différentes indiquent des différences significatives

Il ressort que les gobies capturés s'alimentent proportionnellement moins sur la station à chiendent de manière significative (test de Mann Whitney, $p=0,0381$), cependant cet écart est faible avec respectivement une moyenne de 4% contre 5% (Fig.7.). Ces résultats semblent relativement conformes avec ceux trouvés par Laffaille et al. (1999) en 1997, sur deux autres espèces de gobies (*P. minutus* et *P. lozanoi*) pour lesquelles les auteurs estiment une ration instantanée de 4 et 2,4 %, respectivement, toutes saisons confondues.

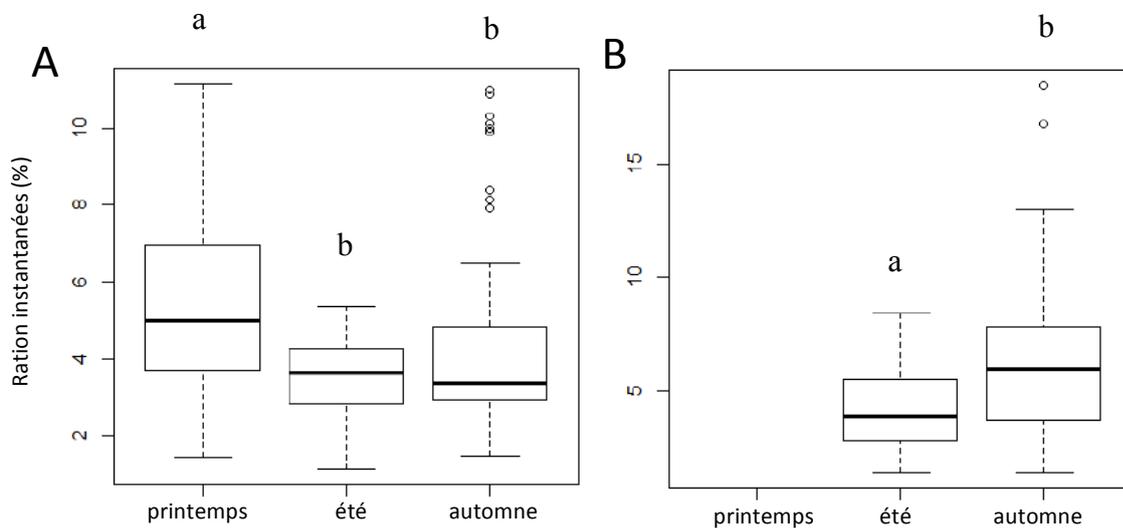


Fig.8. Indice de ration instantanée IR (%) calculé pour les gobies en fonction de la saison échantillonnée pour les stations à chiendent (A) et pâturée (B). Des lettres différentes indiquent des différences significatives

L'analyse des rations instantanées moyennes par station montre des différences significatives entre les saisons sur la station à chiendent (test de Kruskal Wallis, $p < 0,005$) (Fig.8.A). Cependant seules les rations obtenues pour le printemps (5,4%) diffèrent significativement de celles des autres saisons (3,5% en été et 4,3% en automne) (test non paramétrique asymptotique : printemps-été $p < 0,005$; printemps-automne $p < 0,05$; automne-été $p < 0,05$). De même, des différences significatives sont retrouvées entre les rations instantanées obtenues pour l'été (4,2%) et l'automne (6,4%) sur la station à chiendent (test de Mann Whitney, $p < 0,001$) (Fig.8.B).

3.4 Disponibilité en proies

3.3.A Biomasses d' *Orchestia gammarellus* disponibles

Les biomasses moyennes par piège barber en *Orchestia gammarellus* ont d'abord été calculées par station sans distinction des sessions de piégeages, afin d'observer si des différences sont observées de manière globale (Fig.9.). Par la suite, les biomasses moyennes ont été calculées pour chacune des 5 sessions d'échantillonnages (5 x une semaine du 10/05 au 15/06) afin d'observer les variations spatiales de ces biomasses représentées uniquement sur la station à chiendent (Fig.10.), les densités sur la station pâturée étant trop faibles et non significativement différentes (cf. infra).

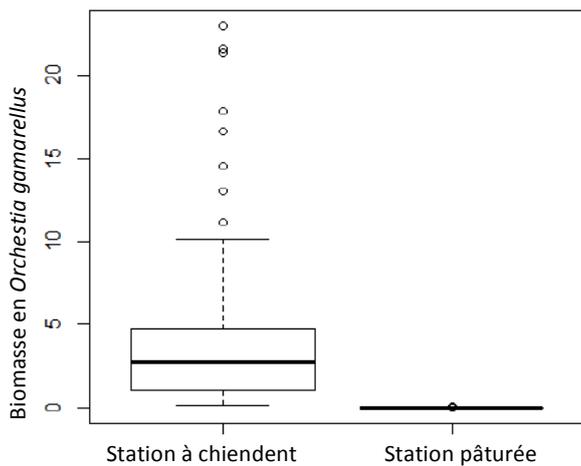


Fig.9. : Biomasse moyenne (en g) par piège Barber en *Orchestia gammarellus* sur chacune des stations.

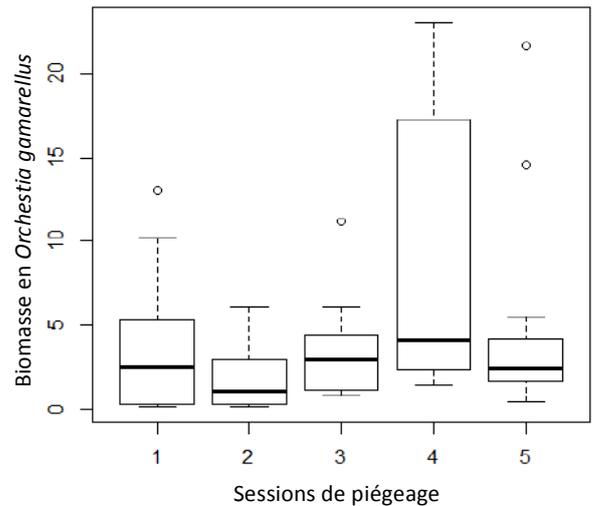


Fig.10. : Biomasse moyenne (en g) par piège Barber en *Orchestia gammarellus* lors des 5 sessions d'échantillonnage 10 mai- 15 juin sur la station à chiendent.

Il ressort de ces résultats une biomasse moyenne (\pm erreur standard) disponible en *Orchestia gammarellus* significativement plus forte sur la station à chiendent ($4,33 \pm 0,61$ g par piège), que sur la station pâturée, sur laquelle cette biomasse est quasiment nulle ($0,02 \pm 0,001$ g par piège) (test de Mann Whitney, $p < 0,001$).

Sur la station à chiendent, des différences significatives de biomasse apparaissent entre les sessions de piégeage effectuées, rappelons-le, entre mai et juin (test de Kruskal Wallis, $p < 0,05$) (Fig.10.). Plus précisément, une différence significative est obtenue entre les biomasses des sessions 2 (la plus faible avec $1,8 \pm 0,4$ g par piège en moyenne) et 4 (la plus forte avec $8,5 \pm 2,1$ g par piège en moyenne) (test post hoc non paramétrique asymptotique, $p < 0,05$) (package R nparcomp), les autres combinaisons de session ne différant pas significativement ($p > 0,1$ dans chacun des cas). De manière générale il est à noter une forte variabilité des données. Pour la station pâturée, aucune différence significative n'a pu être relevée entre les différentes sessions d'échantillonnage (test de Kruskal Wallis, $p = 0,17$).

Ces résultats sur l'effet du chiendent maritime sur les amphipodes sont conformes aux études antérieures comme celle de Laffaille *et al.*, (2005) en baie du Mont Saint-Michel, où une comparaison entre stations naturelle et colonisée par le chiendent a été effectuée durant l'été 2003. Les données sont exprimées en nombre d'individus et atteignent $190 \pm$

170 ind./piège/j. en station à chiendent contre 1260 ± 1139 ind./piège/j. en station non envahie, soit une diminution d'un facteur 6,5. A titre de comparaison, les effectifs obtenus pour nos échantillonnages sont de 166 ± 150 ind./piège. Plus tard, Carpentier et al. (2017) en Baie du Mont St-Michel ont mesuré des biomasses moyennes en amphipodes capturées par piège dans le chiendent maritime de $1,46 \pm 0,19$ g et $2,28 \pm 0,27$ g en mai et en juillet, respectivement, inférieures à celles de notre étude.

Concernant le pâturage, il est reconnu dans la baie comme impactant fortement les communautés d'arthropodes (Pétillon *et al.*, 2007 ; Leroy *et al.*, 2014) et avait déjà été reporté comme négatif par Fouillet (1986) pour les amphipodes en particulier. Laffaille et al. (2000) ont montré, toujours en baie du Mont Saint-Michel, que le régime alimentaire des juvéniles de bars changeait entre les zones pâturées et les zones à obione avec le remplacement des amphipodes par d'autres proies (e.g. annélides, copépodes) mais surtout une proportion plus importante d'individus ressortant des marais l'estomac vide (proche de 0% dans les zones naturelles et atteignant jusqu'à 24% en zone pâturée).

Pour conclure, nos résultats confirment ce qui a été observé sur le site auparavant, à savoir, par rapport à une zone non altérée, une diminution importante des densités en amphipodes en zone pâturée, moindre en zone à chiendent.

3.3.B Disponibilités en zooplancton dans les chenaux

Les abondances relatives des différents taxons de zooplancton échantillonnés au filet à plancton sont présentées par station et par saison, dans le but d'observer à la fois la variabilité spatiale et saisonnière de leur disponibilité (Fig. 11).

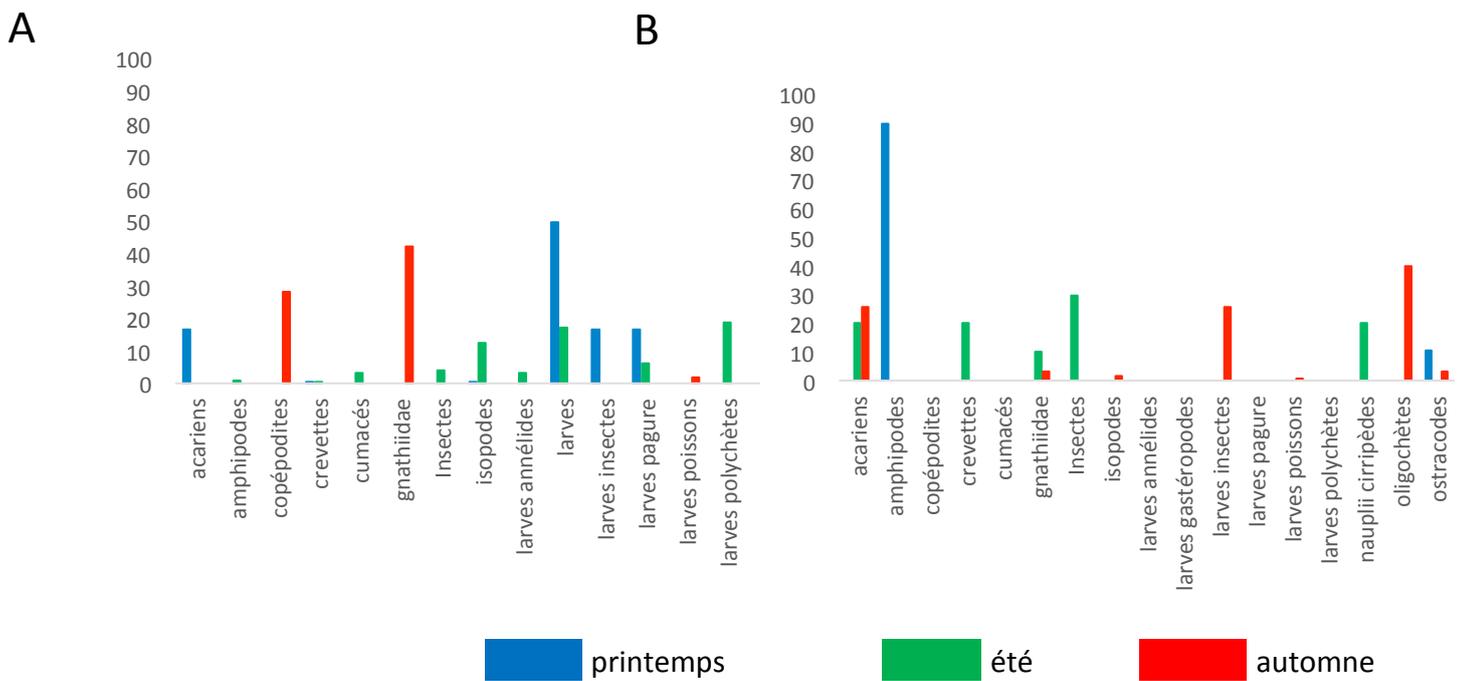


Fig.11. : Abondances relatives des taxons du zooplancton (copépodes exclus) par station (A = station à chiendent, B= station pâturée) et par saison.

Les copépodes représentent 98, 93 et 98% des effectifs zooplanctoniques sur la station à chiendent, 99, 99 et 89% sur la station pâturée, respectivement pour le printemps, l'été et l'automne. Si l'on exclue ces copépodes, on constate sur la station à chiendent une dominance des larves de gastéropodes au printemps, alors que ce sont les amphipodes qui dominent en station pâturée. En été, ce sont les oligochètes ainsi que les larves polychètes et de gastéropodes qui dominent sur la station à chiendent, alors qu'en station pâturée ce sont les insectes, crevettes et les acariens qui ressortent. Enfin en automne la communauté zooplanctonique est dominée par les gnathiidae, les copépodites et les ostracodes sur la station à chiendent, alors que cette communauté est plutôt dominée par des oligochètes, des larves d'insectes et des acariens sur la station pâturée. De manière générale on constate une richesse taxonomique plus forte en station à chiendent qu'en station pâturée (respectivement 16 et 11). **On notera une présence ponctuelle significative d'amphipodes en station pâturée au printemps. Ces résultats sont contradictoires avec celui obtenu précédemment par piégeage Barber (Fig.9.), mais ne concernent pas forcément la même**

espèce. Il peut également s'agir d'individus d'*O. gammarellus* provenant de zones adjacentes non pâturées. Cette présence d'amphipodes échantillonnés dans la colonne d'eau pourrait également expliquer une certaine part des régimes alimentaires des poissons (cf. 3.2.C).

3.2.C Indice de dominance des proies : Main Food Index (MFI)

Les valeurs des MFI ont été calculées pour chaque item alimentaire, par saison et par station et ce, dans le but d'apprécier d'éventuels changements saisonniers dans le régime alimentaire des gobies. Un bilan est également calculé toutes saisons confondues par station, afin d'apprécier si des différences entre station sont perceptibles de manière globale (variabilité spatiale). Les proies ont été classées comme étant d'origine terrestre (taxons considérés comme résidents du marais salés, et possédant un stade terrestre au moins sur une partie de leur cycle de développement), ou marine (taxons accompagnant les poissons avec le flot de marée). Ces MFI participent à l'évaluation du critère 3 de Beck et al. (2001) pour définir un habitat de nourricerie : « Utilisation de la matière produite in situ pour la croissance ».

Tab.7. : Occurrence relative(F), abondance relative (N), biomasse relative (B) et MFI (Main Food Index) des proies identifiées dans les estomacs du gobie tacheté en fonction des saisons et par station, ainsi que pour toutes saisons confondues pour chaque station. Les taxons alimentaires terrestres sont surlignés en vert, les taxons marins en bleu. Les MFI des proies sont surlignés selon s'ils sont considérés comme accessoires (gris), secondaires (jaune), principaux (orange) ou essentiels (rouge). Les taxons proies qui n'ont pas pu être identifiés ne sont ici pas représentés mais sont tous considérés comme accessoires sur la base de leur MFI. (L)= Larve. Le nombre d'estomacs de gobie tacheté analysés au printemps, en été et en automne sont respectivement de n=35, n=25, n=60 pour la station à chiendent, et en été et en automne respectivement de n=55, n=60 pour la station pâturée. Les taxons avec un MFI surligné en gris, jaune, orange ou rouge sont respectivement considérés comme accessoires (≤ 25), secondaires ($25 < \text{MFI} \leq 50$), principaux ($50 < \text{MFI} \leq 75$) ou essentiels (> 75).

| | Station à chiendent | | | | | | | | | | | | Station pâturée | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------------------|---------------------|------|------|-------------|------|------|------|------|---------|------|------|-------------|--------------------|------|------|-------------|------|------|------|-------------|---------|------|------|-------------|--------------------|------|------|-------------|---|---|---|-----|---|---|---|---|
| | printemps | | | | été | | | | automne | | | | saisons confondues | | | | été | | | | automne | | | | saisons confondues | | | | | | | | | | | |
| | F | N | B | MFI | F | N | B | MFI | F | N | B | MFI | F | N | B | MFI | F | N | B | MFI | F | N | B | MFI | F | N | B | MFI | F | N | B | MFI | | | | |
| Acari | - | - | - | - | - | - | - | - | 2,9 | 2,4 | 0,0 | 0,2 | 1,3 | 0,1 | 0,0 | 0,1 | 1,9 | 0,1 | 0,0 | 0,1 | 7,7 | 3,4 | 0,0 | 0,2 | 4,7 | 0,2 | 0,0 | 0,1 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Annélide polychète | 6,5 | 0,1 | 1,2 | 2,0 | - | - | - | - | - | - | - | - | 2,6 | 0,1 | 0,3 | 0,8 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Bivalve | 3,2 | 0,1 | 0,0 | 0,2 | - | - | - | - | - | - | - | - | 1,3 | 0,1 | 0,0 | 0,1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Carabidae (L) | 3,2 | 0,1 | 0,5 | 0,9 | - | - | - | - | - | - | - | - | 1,3 | 0,1 | 0,1 | 0,3 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Coléoptère | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1,9 | 0,8 | 0,2 | 0,6 | 0,9 | 0,0 | 0,1 | 0,3 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Copépode harpacticoïde | 87,1 | 99,0 | 96,0 | 92,8 | 27,3 | 22,9 | 5,0 | 11,8 | - | - | - | - | 39,5 | 94,4 | 26,3 | 46,7 | 90,7 | 97,7 | 57,8 | 61,0 | 1,9 | 42,4 | 0,2 | 2,6 | 47,2 | 96,0 | 11,4 | 32,1 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Copépode sp. | - | - | - | - | 9,1 | 31,4 | 6,9 | 12,4 | - | - | - | - | 1,3 | 0,7 | 0,2 | 0,5 | - | - | - | - | 1,9 | 0,8 | 0,0 | 0,1 | 0,9 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Crangon crangon</i> | 3,2 | 0,1 | 0,0 | 0,2 | - | - | - | - | - | - | - | - | 1,3 | 0,1 | 0,0 | 0,1 | - | - | - | - | 1,9 | 0,8 | 0,0 | 0,1 | 0,9 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Crustacé sp. | - | - | - | - | - | - | - | - | 11,8 | 9,5 | 9,5 | 10,6 | 5,3 | 0,3 | 6,6 | 4,8 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Diptère (L) | 3,2 | 0,1 | 0,0 | 0,2 | - | - | - | - | 20,6 | 19,0 | 2,9 | 8,0 | 10,5 | 0,6 | 2,0 | 3,8 | 13,0 | 0,3 | 2,2 | 3,1 | 3,8 | 1,7 | 0,8 | 1,8 | 8,5 | 0,3 | 1,0 | 2,4 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Foraminifère | 3,2 | 0,1 | 0,0 | 0,2 | - | - | - | - | - | - | - | - | 1,3 | 0,1 | 0,0 | 0,1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Hediste diversicolor</i> | 3,2 | 0,1 | 1,4 | 1,5 | 9,1 | 2,9 | 25,4 | 12,9 | 70,6 | 57,1 | 86,2 | 78,0 | 34,2 | 1,8 | 61,3 | 37,0 | 38,9 | 0,6 | 24,7 | 18,2 | 75,0 | 33,1 | 96,8 | 90,4 | 56,6 | 1,6 | 82,8 | 55,0 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Hémiptère | 3,2 | 0,1 | 0,0 | 0,2 | - | - | - | - | - | - | - | - | 1,3 | 0,1 | 0,0 | 0,1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Hétérocère | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1,9 | 0,8 | 0,1 | 0,4 | 0,9 | 0,0 | 0,1 | 0,2 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Hétérocère (L) | - | - | - | - | - | - | - | - | 2,9 | 2,4 | 0,0 | 0,2 | 1,3 | 0,1 | 0,0 | 0,1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Hétéroptère | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 27,8 | 0,7 | 9,0 | 9,3 | - | - | - | - | 14,2 | 0,7 | 1,7 | 4,0 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Insecte | - | - | - | - | 9,1 | 2,9 | 3,9 | 5,1 | - | - | - | - | 1,3 | 0,1 | 0,1 | 0,3 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Décapode (L mégalope) | 3,2 | 0,1 | 0,0 | 0,2 | - | - | - | - | - | - | - | - | 1,3 | 0,1 | 0,0 | 0,1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Orchestia gammarellus</i> | 6,5 | 0,1 | 0,6 | 1,4 | 63,6 | 40,0 | 58,7 | 57,8 | - | - | - | - | 11,8 | 1,1 | 1,9 | 3,9 | 16,7 | 0,4 | 4,0 | 4,8 | 3,8 | 1,7 | 1,9 | 2,8 | 10,4 | 0,5 | 2,3 | 3,9 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Ostracode | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 5,8 | 12,7 | 0,0 | 0,2 | 2,8 | 0,4 | 0,0 | 0,1 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Sphaerome sp. | - | - | - | - | - | - | - | - | 5,9 | 4,8 | 1,3 | 2,8 | 2,6 | 0,1 | 0,9 | 1,3 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Richesse spécifique | 11 | | | | 5 | | | | 6 | | | | 17 | | | | 6 | | | | 10 | | | | 11 | | | | | | | | | | | |

Richesse spécifique en proies consommées

Sur la station à chiendent, la richesse en proies est à son maximum au printemps avec 11 taxons identifiées, pour ensuite redescendre à 5 et 6 espèces respectivement en été et en automne (Tab.7.). Sur la station pâturée une tendance inverse est observée puisque la richesse en proies passe de 6 espèces en automne pour ensuite augmenter à 10 espèces. Un total de 17 taxons différents est obtenu toutes saisons confondues sur la station à chiendent, contre seulement 11 pour la station pâturée. Cette richesse en proies consommées plus faible en zone pâturée est cohérente avec la richesse en taxons zooplanctoniques plus faible obtenue pour cette station (Fig.11.).

Variabilité spatio-temporelle du régime alimentaire.

Sur la station à chiendent au printemps, seuls les copépodes harpacticoides ressortent en terme de MFI pour cette saison (Tab.7.). Cette proie est largement dominante puisqu'elle ressort aussi bien en fréquence dans les estomacs qu'en abondance ou en biomasse cumulée. De plus, aucune proie secondaire n'est détectée pour cette saison. En été, les gobies s'alimentent davantage sur *Orchestia gamarellus*, une espèce d'amphipode terrestre connue pour être présente en forte abondance dans la baie du Mont Saint-Michel et largement consommée par les poissons dans les marais salés (Laffaille *et al.*, 2001 ; 2005, Carpentier *et al.*, 2017). Étonnamment aucune proie secondaire n'est détectée. Enfin en été, c'est *Hediste diversicolor*, une annélide polychète résidant dans les chenaux qui est détectée comme proie essentielle. Sur cette station, les gobies s'alimentent donc majoritairement de proies à affinité terrestre en été (63%), et de proies à affinité marine le reste des saisons (moins de 10%) (Fig.12.).

Sur la station pâturée, aucun gobie n'a été capturé au printemps. En été, ce sont les copépodes harpacticoides qui constituent la proie majoritaire (MFI = 61), et secondairement *Hediste diversicolor* (MFI=18,2). En automne, comme pour la station à chiendent c'est *Hediste diversicolor* qui ressort comme proie essentielle (MFI=90,4). Sur cette station, les gobies semblent s'alimenter majoritairement de proies marines (79,2 et 93,4% en été et en automne, respectivement) (Fig.12.).

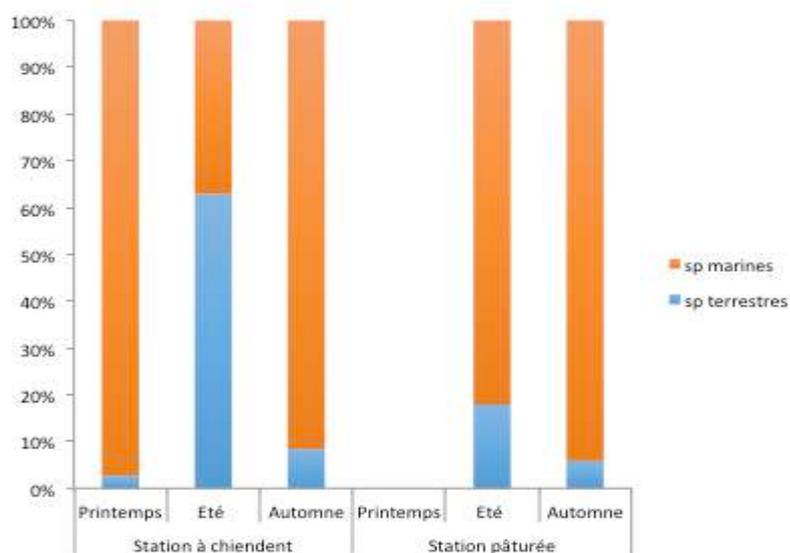


Fig.12. : Représentativité (MFI cumulés) des proies d’origines terrestre et marine pour le gobie tacheté aux trois saisons et sur les deux stations d’échantillonnage (absence de l’espèce au printemps sur la zone pâturée).

L’alimentation des gobies d’avantage portée sur les copépodes harpacticoides en début de saison pourrait s’expliquer par la taille des individus mais il n’en est rien car au contraire, ce sont plutôt des adultes qui sont présents au printemps. De manière intéressante, une transition entre une alimentation majoritairement basée sur des copépodes, évoluant sur de plus grosses proies est visible entre le printemps et l’automne sur la station à chiendent mais pas entre l’été et l’automne sur la station pâturée ce qui conforte encore l’absence d’effet taille des poissons. L’étude de Le Bris et al. (2018) en baie du Mont Saint Michel (petite baie) montre aussi une forte proportion de copépodes dans l’alimentation des gobies tachetés (60 à 80%) en été et jusqu’à 95% en automne, l’autre proie majoritaire étant un corophium (20 à 40 %).

Une explication plausible est que *Orchestia gammarellus*, proie majoritaire en été sur la station à chiendent, et globalement absente sur la station pâturée ne permet pas cette transition (comme mis en évidence Fig.9.). En fin de saison, la consommation majoritaire d’*Hediste diversicolor* sur les deux stations pourrait suggérer une baisse de l’abondance en *Orchestia gammarellus* disponible, comme décrite par Carpentier et al. (2017) sur deux stations envahies par le chiendent en Baie du Mont Saint Michel. Ces auteurs avaient cependant également observé des MFI importants pour les amphipodes (pour le gobie tacheté mais également pour le bar) en été et en automne, suggérant que malgré une baisse

de d'abondance de cette proie, cette dernière n'était pas limitante. Ces résultats sont en partie cohérents avec ceux obtenus par Laffaille *et al.* (2005) qui montrent un remplacement des amphipodes dans le régime alimentaire des bars et des gobies buhottes (*P. minutus*) dans les stations à chiendent par des mysidacés pour le bar et par *H. diversicolor* pour le gobie buhotte. La comparaison avec notre étude reste au niveau du changement de proies car il ne s'agit pas de la même espèce de gobie et Le Bris *et al.* (2018) a montré récemment que *P. microps* et *P. minutus* pouvaient avoir des régimes alimentaires très différents. Carpentier *et al.* (2017) avaient également remarqué la présence d'une autre proie dans les régimes alimentaires qui n'a pas été trouvée dans cette étude : les mysidacés, présentant des MFI très importants en juillet aussi bien pour les gobies que pour les bars. Ce taxon, régulièrement observé dans les régimes alimentaires des poissons en marais salé semble apparaître sous forme de blooms saisonniers et il est possible que notre échantillonnage n'ait pas permis de les détecter.

Ces résultats montrent que la différence de ressources disponibles sur la station pâturée (absence d'amphipode) se répercute sur l'alimentation des gobies, diminuant significativement la contribution des proies terrestres sur cet habitat. **Le critère 2 de Beck et al. (2001) : « les juvéniles s'alimentent de ressources provenant de l'habitat de nourricerie », semble ici uniquement validée pour la station à chiendent en saison estivale.**

4 Conclusion générale

Cette étude visait à évaluer la qualité de la fonction de nourricerie pour l'ichtyofaune des marais salés dans deux contextes en baie du Mont Saint-Michel: une zone de marais dominée par le chiendent maritime, espèce qualifiée d'envahissante localement (voir par exemple Laffaille *et al.*, 2005) et une zone pâturée, où la végétation, rase, est dominée par la puccinellie. Rappelons que la fonction de nourricerie pour les poissons a été décrite par Beck *et al.* en 2001 et se résume en 4 critères dont seuls les trois premiers ont pu être évalués.

- 1) une grande densité de juvéniles de l'espèce cible est présente dans l'habitat ;**
- 2) les juvéniles s'alimentent de ressources provenant de cet habitat ;**
- 3) les juvéniles sont fidèles à cet habitat durant leur première année de croissance ;**

4) les juvéniles issus de cet habitat contribuent de manière significative à la fraction de la population adulte de l'espèce.

D'après la littérature sur les mêmes sites entre 1997 et 2002, ces deux conditions (i.e. zone pâturée et zone à chiendent) ont été décrites comme perturbées pour cette fonction mais en ne prenant en compte que le bar pour l'effet du pâturage (Laffaille *et al.*, 2000a) et le bar et le gobie buhotte (*Pomatoschistus minutus*) pour l'effet du chiendent (Laffaille *et al.*, 2005). Les auteurs ont montré des changements dans la composition du régime alimentaire de ces deux espèces, des rations alimentaires plus faibles et un % de vacuité plus fort sur les sites perturbés en comparaison avec des sites où la végétation était dominée par l'obione (l'espèce dominante de marais salés non perturbés).

Les échantillonnages ont révélé des proportions d'individus juvéniles fortes pour l'épinoche, le gobie tacheté et le mulot porc, habituelles pour ces espèces et ce type de milieu, mais **l'absence du bar est à noter**. Les abondances ont été plus faibles dans la station à chiendent par rapport à la station pâturée, mais avec une meilleure régularité saisonnière, impliquant potentiellement un attrait plus fort et une meilleure fidélité au site. La présence d'adultes de mulots, habituellement observés sur ces habitats, n'a été notée que sur la station à chiendent démontrant une seconde fonction des marais salés souvent décrite : l'alimentation pour ces stades adultes qui consomment le biofilm qui se développe à la surface des vases des chenaux. L'absence de ces individus aux autres saisons et sur la station pâturée demanderait un éventuel suivi de cette ressource mais peut aussi être en lien avec le caractère opportuniste de l'espèce (Carpentier *et al.*, 2014 ; Lafage *et al.*, 2021). Les vitesses de croissance calculées ont permis d'émettre l'hypothèse **d'une certaine fidélité pour le gobie** car il semble que l'on puisse suivre les cohortes entre l'été et l'automne. **Le schéma est proche pour le mulot** mais avec des effectifs très faibles et donc un calcul de croissance seulement possible entre le printemps et l'automne. Les valeurs obtenues sont comparables avec celles de la littérature montrant que malgré une fidélité aux sites qui semble relative, les poissons ont une croissance normale. **L'épinoche ne fréquente visiblement les sites que de façon ponctuelle** car aucune différence de taille n'est observée entre les saisons.

Concernant les résultats obtenus sur l'alimentation des gobies, la seule espèce que nous avons pu évaluer sur ces aspects, le pourcentage de poissons ne s'étant pas alimenté en

sortant des marais (% de vacuité) est fortement variable et significativement plus fort dans la station à chiendent où il dépasse 50% en été. Cette forte variabilité avait été observée pour d'autres espèces (gobies buhotte et lozanoi) en marais salé non perturbé (Laffaille *et al.* 1999) et pouvait atteindre ponctuellement ces valeurs mais plutôt en hiver, les valeurs pour les autres saisons ne dépassaient pas 35%. Une seconde étude comparant le bar et le gobie buhotte sur un site avant et après l'arrivée du chiendent, montre une forte augmentation du pourcentage de vacuité, passant de 13 à 24% pour le gobie buhotte (1,4 à 25,5 % pour le bar). **Nous pouvons donc raisonnablement penser que la station à chiendent offre des conditions non optimales pour l'alimentation du gobie tacheté.** Les rations alimentaires sont proches pour les deux sites et dans l'ordre de grandeur de celles observées pour les autres espèces de gobies pourtant plus grandes (*P. minutus* et *P. lozanoi*) sur le même site (Laffaille *et al.* 1999). **Nous ne les considérons donc pas comme discriminantes.**

La disponibilité en proies pour les poissons a été estimée de deux manières. **Les amphipodes terrestres sont quasiment absents de la zone pâturée** et en densités équivalentes à celles d'études similaires sur l'effet du chiendent (e.g. Laffaille *et al.*, 2005). **Notons que le chiendent, d'après la littérature, montre une diminution d'un facteur 6,5 de la densité en amphipodes par rapport à une station non envahie** (Laffaille *et al.*, 2005). Concernant les ressources en zooplancton, les copépodes, comme dans une étude précédente (Carpentier *et al.*, 2017), sont très dominants (environ 90% des abondances) sur les deux sites. Notons dans ces échantillonnages, la présence significative d'amphipodes au printemps sur la station pâturée.

Ces disponibilités en proies montrent une certaine concordance avec celles observées majoritaires dans le régime alimentaire du gobie tacheté, où *Orchestia gammarellus* ressort comme proie dominante uniquement en été et sur la station à chiendent, les autres proies dominantes étant exclusivement marines. Les copépodes sont dominants dans les régimes au printemps sur la station à chiendent et en été sur la station pâturée. Leur importante disponibilité dans l'eau des chenaux doit permettre aux gobies de s'alimenter quand d'autres proies préférées sont moins disponibles. Le changement de régime est très important d'une saison à l'autre montrant la plasticité de l'espèce mais n'indique pas ses préférences alimentaires. Il se focalise sur *H. diversicolor* (annélide polychète abondante de la vase des chenaux) en automne sur les deux sites. Ce changement

de régime avait déjà été observé par Laffaille *et al.* (2005) pour un autre gobie (*P. minutus*) mais en comparant une zone envahie par le chiendent avec une zone préservée et sur plusieurs saisons confondues (printemps, été, automne).

Enfin, **la contribution des proies terrestres**, qui reflète la contribution réelle des marais salés en termes alimentaires **pour les gobies s'avère dominante (>60%) uniquement en été et seulement sur la station à chiendent**. Aux autres saisons et sur la station pâturée, elle est toujours inférieure à 20%. **Quelques insectes (diptères et hétéroptères) apparaissent en été sur la station pâturée et compense un peu la très faible représentativité des amphipodes**.

Nous avons tenté de synthétiser les résultats pour les 4 espèces échantillonnées et évaluées selon 3 des critères décrits par Beck *et al.* (2001) pour définir la fonction de nourricerie d'un habitat (Tab.8.). Des notes sont attribuées à titre indicatif et n'ont pas de valeur réelle étant basées sur la compilation de mesures qu'il conviendrait de hiérarchiser.

Tab.8. : Synthèse des résultats de l'évaluation de la fonction de nourricerie pour 4 espèces de poissons selon 3 critères (Beck et al. (2001)) : 1) densités de juvéniles, 2) alimentation à partir des ressources de l'habitat, 3) fidélité à l'habitat. « NA » signifie que le critère ne peut pas être évalué ; « 0 » signifie que le critère ou sous-critère n'est pas réalisé ; le nombre d'« * » est proportionnel au niveau de réalisation du critère ou sous-critère.

| | Critère 1 | Critère 2 | | | Critère 3 | Note finale |
|---------------|------------------------------|----------------------|---------|-----|-----------|-------------|
| | densités/ prop. juvéniles | proies terrestres | vacuité | RI | fidélité | |
| | Zone à chiendent | | | | | |
| Bar | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0/15 |
| Epinoche | *** | NA | NA | NA | 0 | 3/6 |
| Gobie tacheté | *** | ** | * | *** | *** | 12/15 |
| Mulet porc | * | NA | NA | NA | ** | 3/6 |
| | Zone pâturée | | | | | |
| Bar | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0/15 |
| Epinoche | *** | NA | NA | NA | 0 | 3/6 |
| Gobie tacheté | *** | 0 | ** | *** | *** | 11/15 |
| Mulet porc | ** | NA | NA | NA | * | 3/6 |

Il en ressort des notes assez similaires, les critères se compensant les uns les autres en fonction des deux habitats étudiés. Le bilan est mitigé, **l'absence des bars et la fidélité médiocre des autres espèces tendent à montrer que la fonction de nurricerie est dégradée dans les deux conditions. Seul le gobie tacheté semble encore utiliser ces marais comme habitat de nurricerie mais il se nourrit peu des proies des marais salés et notamment en situation pâturée. L'espèce a cependant compensé par d'autres proies d'origine marines, de type résidentes benthiques (annélide) ou pélagiques, dont l'accès est probablement facilité par la configuration des chenaux avec un probable effet de concentration. En ce sens, la zone à chiendent semble un peu plus fonctionnelle que la zone pâturée.** L'importance relative des marais salés pour ces espèces reste cependant spéculative car rien pour le moment ne permet d'évaluer la proportion de juvéniles d'une population donnée qui passent par les marais salés pour grandir (critère 4, Beck *et al.* (2001), ni si cet habitat de nurricerie est indispensable au maintien des populations.

5 Bibliographie

- Adam P. (1990). *Saltmarsh Ecology*, Cambridge studies in Ecology. Cambridge University Press, Cambridge. 476p
- Adam P. (2002). Saltmarshes in a time of change. *Environmental Conservation* 29, 39-61.
- Beck M. W., Heck K. L. J., 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. (2001). The Identification, Conservation, and Management of Estuarine and Marine Nurseries for Fish and Invertebrates. *Bioscience* 51 (8), 633-641.
- Berg J. (1979). Discussion of methods of investigating the food of fishes with a reference to preliminary study of the prey of *Gobiusculus flavescens*. *Marine Biology* 50, 263-273.
- Bertness M.D. & Pennings S.C. (2000) Spatial variation in process and pattern in salt marsh plant communities in eastern North America. In: Concepts and Controversies in *Tidal Marsh Ecology*, ed. M.P. Weinstein & D.A. Kreeger, pp. 39–57. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer
- Bouchereau J.C. & Guelorget O. (1997). Comparison of three Gobiidae (Teleostei) life history strategies over their geographical range. *Oceanologica Acta* 21(3), 503-517.
- Carpentier A., Como S., Dupuy C., Lefrançois C. & Feunteun E. (2014). Feeding ecology of *Liza spp.* in a tidal flat: evidence of the importance of the primary production (biofilm) and associated meiofauna. *Journal of Sea Research* 92, 86-91.
- Carpentier A., Jorigné B. & Pétillon J. (2017). Evaluation de la fonction de nourricerie pour l'ichtyofaune des marais salés en Baie du Mont Saint-Michel. Rapport AFB, RNF, AESN, MNHN et Université de Rennes 1, 54 p.
- Cattrijsse A., Makwaia E.S., Dankwa H.R., Hamerlynck O. & Hemminga M.A. (1994). Nekton communities of an intertidal creek of a European estuarine brackish marsh. *Marine Ecology Progress Series* 109, 195-208.
- Cattrijsse A. & Hampel H. (2006). European intertidal marshes: a review of their habitat functioning and value for aquatic organisms. *Marine Ecology Progress Series* 324, 293-307.
- Crivelli A. & Denys G. (2020). Ordre des Gasterosteiformes. pp. 547-548. In "Les poissons d'eau douce de France" Collection inventaires & biodiversité, Biotope, Muséum National d'Histoire Naturelle. 552pp.
- Davidson K.E., Fowler M.S., Skov M.W., Doerr S.D., Beaumont N. & Griffin J.N. (2017). Livestock grazing alters multiple ecosystem properties and services in salt marshes: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 54, 1395-1405.

- Devogel P. (2022). Etude comparative des communautés d'arthropodes terrestres en fonction des modalités de gestion des prés salés de la Baie du Mont Saint-Michel. Titre provisoire.
- Drogou M., Biseau A. & Le Goff R. (2014). Les stock de bar commun et les mesures de gestion dans l'union Européenne. Direction générale des politiques internes, IFREMER.
- Garbutt A., de Groot A., Smit C. & Pétilion J. (2017). European salt marshes: ecology and conservation in a changing world. *Journal of Coastal Conservation* 21, 405–408.
- Green B.C., Smith D.J., Earley S.E., Hepburn L.J. & Underwood G.J.C. (2009). Seasonal changes in community composition and trophic structure of fish populations of five salt marshes along the Essex coastline, United Kingdom. *Estuarine Coastal & Shelf Science* 85, 1-10.
- Green B.C., Smith D.J., Grey J. & Underwood G.J.C. (2012). High site fidelity and low site connectivity in temperate salt marsh fish populations: a stable isotope approach. *Oecologia* 168, 245-255.
- Joyeux E., Carpentier A., Corre F., Haie S. & Pétilion J. (2017) Impact of salt-marsh management on fish nursery function in the Bay of Aiguillon (French Atlantic coast), with a focus on European sea bass diet. *Journal of Coastal Conservation* 21, 435-444.
- Keith P., Persat H., Feunteun E. & Allardi J. (2011). Les poissons d'eau douce de France. Collection inventaires & biodiversité, Biotope, Muséum National d'Histoire Naturelle. 552pp.
- Kneib R.T. (1997). Early life stages of resident nekton in intertidal marshes. *Estuaries* 20, 214-230.
- Lafage D., Carpentier A., Duhamel S., Dupuy C., Feunteun E., Lesourd S. & Pétilion J. (2021). Site Characteristics More Than Vegetation Type Influence Food Web Structure of Intertidal Salt Marshes. *Frontiers in Marine Science*. doi:10.3389/fmars.2021.669759
- Laffaille P., Brosse S., Feunteun E., Baisez A. & Lefeuvre J-C. (1998). Role of fish communities in particulate organic matter fluxes between salt marshes and coastal marine waters in the Mont Saint-Michel bay. *Hydrobiologia* 373-374, 121-133. DOI: 10.1023/A:1017079823670
- Laffaille P., Feunteun E. & Lefeuvre J-C. (1999). Compétition alimentaire entre deux espèces de gobies, *Pomatoschistus lozanoi* et *P. minutus*, dans un marais salé macrotidal. *C. R. Acad. Sci.* 322, 897-906.
- Laffaille P., Lefeuvre J.-C. & Feunteun E. (2000a). Impact of sheep grazing on juvenile sea 780 bass, *Dicentrarchus labrax* L., in tidal salt marshes. *Biological Conservation* 96, 271–278. DOI: 10.1016/S0006-3207(00)00081-1.

- Laffaille P., Feunteun E. & Lefeuvre J.-C., (2000b). Composition of fish communities in a European macrotidal salt marsh (the Mont Saint Michel bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51, 429-438.
- Laffaille P., Lefeuvre J.-C., Schricke M.-T. & Feunteun E. (2001). Feeding ecology of 0-group Sea Bass, *Dicentrarchus labrax*, in salt marshes of Mont Saint Michel Bay (France). *Estuaries* 24, 116–125.
- Laffaille P., Pétilion J., Parlier E., Valéry L., Ysnel F. & Radureau A., Feunteun E. & Lefeuvre J.C. (2005). Does the invasive plant *Elymus athericus* modify fish diet in tidal salt marshes? *Estuarine Coastal and Shelf Science* 65, 739–746. doi: 10.1016/j.ecss.2005.07.023
- Le Bris H., Goyot L., Husset M.-C., Desroy N., Le Mao P. & Roussel J.-M. (2018). Programme de suivi de la vidange de la rivière Sélune: effets sur les biocénoses benthiques et le fonctionnement trophique de la Sélune maritime. Rapport INRAE, Agrocampus, Ifremer. Convention AESN. 47 pp.
- Lebreton B., Richard P., Parlier E., Guillou G. & Blanchard G. (2011). Trophic ecology of mullets during their spring migration in a European salt marsh: A stable isotope study. *Estuarine, Coastal and shelf science* 91 (4), 502-510.
- Lefeuvre, J.-C., Bouchard, V., Feunteun, E., Grare, S., Laffaille, P., & Radureau, A. (2000). European salt marshes diversity and functioning: the case study of the Mont Saint-Michel bay, France. *Wetlands Ecology and Management* 8, 147-161.
- Lefeuvre, J.-C., Laffaille, P., Feunteun, E., Bouchard, V., & Radureau, A. (2003). Biodiversity in salt marshes: from the patrimonial value to the ecosystem functioning. The case study of the Mont Saint-Michel bay. *Comptes Rendus Biologies* 326, 125–131.
- Leluherne E. & Caillot E. (2018). Définition d'un protocole national de surveillance scientifique des "Fonctions écologiques des prés salés (ouverts à la mer) pour l'ichtyofaune" et sa mise en place sur le Bassin Seine-Normandie en 2017. Observatoire du Patrimoine Naturel Littoral (RNF-AFB), 127 p.
- Leport, L., Baudry, J., Rudureau, A., Bouchereau, A. (2006). Sodium, potassium and nitrogenous osmolyte accumulation in relation to the adaptation to salinity of *Elytrigia pycnantha*, an invasive plant of the Mont Saint-Michel Bay. *Cahiers de biologie marine* 47, 31-37.
- Leroy, B., Le Viol, I., & Pétilion, J. (2014). Complementarity of rarity, specialisation and functional diversity metrics to assess community responses to environmental changes, using an example of spider communities in salt marshes. *Ecological Indicators* 46, 351–357.
- Mantzouki, E., Ysnel, F., Carpentier, A., Pétilion, J. (2012). Accuracy of pitfall traps for monitoring populations of the amphipod *Orchestia gammarella* (Pallas 1766) in saltmarshes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 113, 314-316.
- Morin, M. (2016). La gestion de la pêche française de bar. *Neptunus* 22 (4), 1-13.

- Mueller, P., Do, H.T., Smit, C., Reisdorff, C., Jensen, K., Nolte S. (2021). With a little help from my friends: physiological integration facilitates invasion of wetland grass *Elymus athericus* into flooded soils. *Oikos* 130, 431-439. doi: 10.1111/oik.07863
- Nunn A.D., Clifton-Day D. & Cowx I.G. (2016). Managed realignment for habitat compensation: use of a new intertidal habitat for fishes. *Ecological Engineering* 87, 71-79.
- Odum, E.P. (1968). Energy flow in ecosystems: a historical review. *American Zoology* 8, 11-18.
- Pétillon, J., Ysnel, F., Canard, A., & Lefeuvre, J.-C. (2005). Impact of an invasive plant (*Elymus athericus*) on the conservation value of tidal salt marshes in western France and implications for management: Responses of spider populations. *Biological Conservation* 126, 103–117.
- Pétillon, J., Georges, A., Canard, A., Ysnel, F. (2007). Impact of cutting and sheep grazing on ground-active spiders and carabids in intertidal salt marshes (Western France). *Animal Biodiversity and Conservation* 30, 201-209.
- Petitgas P., Rijnsdorp A. D., Dickey-Collas M., Engelhard G. H., Peck M. A., Pinnegar J. K., Drinkwater K., Huret M. & Nash R. DM., 2013. Impacts of climate change on the complex life cycles of fish. *Fisheries Oceanography*, 22(2): 121-139.
- Rijnsdorp A. D., Peck M. A., Engelhard G. H., Möllmann C. & Pinnegar J. K., 2009. Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* fsp056.
- Rozema, J., Leendertse, P., Bakker, J. & van Wijen, H. (2000). Nitrogen and vegetation dynamics in European salt marshes. In: *Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology*, ed. M.P. Weinstein & D.P. Kreeger, pp. 469–491. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer.
- Sanchez Vazquez F.J. & Munoz-Cueto J.A. (Eds.). (2014). *Biology of European Sea Bass*. CRC Press.
- Van Klink R.S., Nolte F.S., Mandema G., Lagendijk M.F., WallisDeVries J.P., Bakker P., Esselink P. & Smit C. (2016). Effects of grazing management on biodiversity across trophic levels – The importance of livestock species and stocking density in salt marshes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 235, 329–339.
- Whitley S. N. & Bollens S. M. (2014). Fish assemblages across a vegetation gradient in a restoring tidal freshwater wetland: diets and potential for resource competition. *Environmental Biology of Fishes* 97, 659–674. DOI: 10.1007/s10641-013-0168-9.
- Zander C. D. (1982). Feeding ecology of littoral gobiid and blenioid fish of the Banyuls area (Mediterranean sea). 1. Main food and trophic dimension of niche and ecotope. *Vie et Milieu* 32, 1-10.

