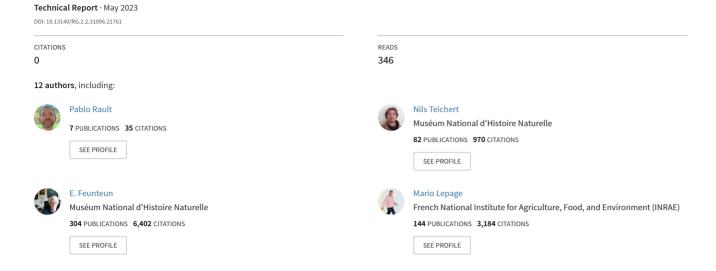
Projet d'étude AnaCoNoR : Analyse de la Connectivité et de la fonction de Nourricerie pour les jeunes stades de poissons du bassin de la Rance





Projet d'étude AnaCoNoR : Analyse de la Connectivité et de la fonction de Nourricerie pour les jeunes stades de poissons du bassin de la Rance

Pablo RAULT, Nils TEICHERT et Alexandre CARPENTIER

Avec la contribution de:

Eric FEUNTEUN, Nicolas DESROY, Mario LEPAGE, Gaël KERVAREC, Marion CHAPALAIN, Marie-Caroline HUSSET, Jordane PROD'HOMME, Thomas TRANCART et Anthony ACOU

Remerciements

Ce projet de recherche a pu voir le jour grâce au soutien financier de l'EPTB Rance-Frémur (Établissement public territorial de bassin Rance Frémur baie de Beaussais), de l'Agence de l'Eau Loire Bretagne et la Région Bretagne. La station marine de Dinard du MNHN, au travers de Nils TEICHERT et Alexandre CARPENTIER a assuré la conception, le portage, l'animation et la coordination de ce projet. Marie-Caroline Husset et Jordane Prod'Homme ont participé à la mise en place technique du projet lors des premières phases d'échantillonnage et de tri. Ces remerciements s'adressent également au personnel du CRESCO intervenu en renfort sur ces phases de terrain et aux pilotes de bateau de la station marine.

Liste et affiliations des auteurs

Structure porteuse du projet : Station marine (CRESCO) du Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) de Dinard, 38 rue du port blanc, 35800 DINARD

Porteurs de projet : Nils Teichert (MNHN – CRESCO) & Alexandre Carpentier (Université de Rennes 1), docteurs en écologie aquatique

Ingénieur d'étude en charge du projet : Pablo RAULT, chargé d'étude (MNHN – CRESCO)

Contribution: Éric Feunteun (MNHN – CRESCO), Nicolas Desroy (Ifremer - CRESCO), Mario Lepage (INRAE), Gaël Kervarec (EPTB Rance Frémur), Marion CHAPALAIN (EPTB Rance Frémur), Thomas Trancart (MNHN – CRESCO), Anthony Acou (UMS Patrinat), Marie-Caroline Husset (MNHN – CRESCO), Jordane Prod'Homme (MNHN – CRESCO)

Partenariats : - Université de Rennes 1

- EPTB Rance Frémur

Financement: - EPTB Rance Frémur (Établissement public territorial de bassin Rance-Frémur)

- Région Bretagne

- Agence de l'Eau Loire Bretagne

- MNHN (Museum National d'Histoire Naturelle)

Table des matières

١.		IN	NTRODUCTION6	
	Α.		Suivi de la qualité des masses d'eau littorales : le volet ichtyologique	6
	В.		Objectif de l'étude	10
II.		Μ	MATERIEL ET METHODES	
	Α.		Site d'étude : la Ria de la Rance	11
		1.	L'usine marémotrice de la Rance	11
		2.	. Un environnement naturel anthropisé	12
		3.	Peuplement ichtyologique	13
	В.		Pêches scientifiques	14
		1.	Plan d'échantillonnage spatio-temporel	14
		2.	Protocoles de pêche	16
	C.		Tri et détermination de l'ichtyoplancton	19
	D.		Traitement des données	20
		1.	. Abondance et diversité locale (alpha)	20
		2.	Diversité régionale (bêta)	21
Ш.	•	RI	RESULTATS	
	Α.		Déroulement des pêches scientifiques	22
	В.		Déroulement du tri et de la détermination des larves	24
	C.		Analyse de l'abondance et de la diversité locale	24
		1.	. Densité larvaire totale	24
		2.	Diversité en taxons	26
		3.	Diversité au niveau de la famille	29
		4.	. Guildes d'usages	33
		5.	Synthèse des abondances et diversité locale	36
	D.		Analyse de la diversité bêta et de ses composantes	37
	Ε.		Abondance des stades juvéniles et adultes	39
IV		DI	DISCUSSION	
	Α.		Fonctionnement de la nourricerie de la Rance	40
		1.	. Caractéristiques des assemblages larvaires	40
		2.	. Un recrutement spatio-temporel contrasté	41
		3.	. Une ria connectée à la mer	43
	В.		Comparaison avec d'autres études	43

	1.	Comparaison des assemblages et des stades larvaires	43
	2.	Comparaison quantitative des stades juvéniles et adultes	46
	3.	Comparaison qualitative des stades juvéniles et adultes	47
٧.	CON	NCLUSION49	
VI.	BIBL	LIOGRAPHIE53	
VII.	ANN	NEXES	

I. Liste des illustrations

Figure 1 : Etat écologique de la masse d'eau de transition de la Rance évalué dans le cadre de la DCE par l'indice ELFI et ses métriques constitutives (Rich. = richesse spécifique des poissons, Abond.= abondances de poissons toutes espèces confondues, Benthiq. = abondance relative des espèces de poissons benthiques, Resid. = abondance relative des espèces de poissons résidents estuariens, Mar. juv. = abondance relative des juvéniles des espèces de poissons marins, Diadr. = abondance relative des espèces de poissons diadromes) en comparaison avec deux autres masses d'eau situées à proximité : la ria du Trieux et la baie du Mont St Michel8 Figure 2: Localisation de la ria de la Rance et des autres sites suivis au titre de la DCE en Bretagne nord...... 10 Figure 4 : Cartographie des stations d'échantillonnage réparties dans les différents secteurs du bassin Figure 5 : Filet ichtyoplanctonique utilisé, maille 500 μm, collecteur amovible à l'extrémité (source KC Figure 7 : Echantillonnage automnal de post-larves au chalut à perche de 1,5 mètres (A) et 3 mètres (B) 19 Figure 11 : Variation de la densité larvaire en fonction de la saison et des habitats du bassin maritime de la Figure 12 : Variabilité de la densité larvaire totale en fonction du secteur d'échantillonnage du bassin maritime Figure 13 : Cartographie de la densité larvaire totale en fonction des stations et saisons d'échantillonnage sur Figure 14 : Variabilité de la richesse en taxons uniques en fonction de la saison et des habitats sur le bassin Figure 15 : Variabilité du nombre de taxons uniques en fonction du secteur d'échantillonnage sur le bassin Figure 16 : Cartographie du nombre de taxons uniques en fonction des saisons sur le bassin maritime de la Figure 17 : Variabilité de l'indice de Shannon en fonction de la saison et des habitats sur le bassin maritime de Figure 18 : Indice de Shannon en fonction du secteur d'échantillonnage sur le bassin maritime de la Rance et Figure 19 : Variabilité du nombre de familles en fonction de la saison et des habitats sur le bassin maritime de

la Rance en 2021....... 30

Annexe 3 : Densité larvaire moyenne (ind.1000 m³) des différents taxons échantillonnés sur les trois saisons	
printemps, été, automne	60
Annexe 4 : Résultats des échantillonnages au chalut à perche dans le bassin maritime de la Rance (code	
référence du trait de chalut : station_numéro de trait)	61
Annexe 5 : Résultats des analyses de variances (ANOVA) de différents indicateurs en fonction des facteurs	
saison, habitat, secteur	62
Annexe 6 : Aperçu de quelques taxons présents au stade larvaire dans le bassin maritime de la Rance : A)	
Trachurus trachurus, B) Syngnathus rostellatus, C) Labrus bergylta, D) Hyperoplus immaculatus, E)	
Callionymus lyra, F) Scophtalmus rhombus, G) Blennius pholis, H) Hippocampus hippocampus, I) Solea solea	, J)
Clupeidae, K) Gobiidae	65

I. INTRODUCTION

A. Suivi de la qualité des masses d'eau littorales : le volet ichtyologique

La dynamique des populations de la majorité des espèces de poissons repose en grande partie sur la disponibilité, la qualité, l'accessibilité et la connectivité d'habitats spécifiques qui sont essentiels pour l'accomplissement du cycle de vie, notamment à des stades critiques tels que la reproduction (habitats de frayère), puis l'installation et le développement des juvéniles (habitats de nourricerie). La mosaïque d'habitats marins et estuariens répond partiellement à ces besoins en procurant des niches écologiques diversifiées pour de nombreuses espèces de poissons estuariens, d'eau douce, marins et amphihalins (Potter et al., 2015). Les estuaires sont notamment fréquemment utilisés comme zones de nourricerie par les juvéniles de poissons (Beck et al., 2001). En effet, les habitats estuariens offrent des conditions environnementales favorables à la survie et la croissance des jeunes stades, à travers une disponibilité accrue en nourriture et la présence de zones peu profondes pouvant servir de refuge contre les prédateurs (Mathieson et al., 2000). Parmi ces habitats essentiels, les vasières intertidales et les habitats littoraux (marais, chenaux...), peuvent jouer un rôle majeur dans la croissance et l'installation des juvéniles, et ainsi, à terme, soutenir les populations locales et les stocks de poissons (Cattrijsse & Hampel, 2006).

Avant de s'installer sur les sites de croissance en estuaire, la majorité des espèces, qu'elles soient marines, estuariennes ou amphihalines, connaissent une phase larvaire pélagique (Potter et al., 2015). La durée de cette phase de dispersion est variable selon les espèces (entre quelques semaines et plusieurs mois) et permet notamment la colonisation d'habitats de nourricerie éloignés des zones de reproduction. En effet, alors que les espèces résidentes réalisent l'ensemble de leur cycle de vie en estuaire (ex. *Pomatoschistus* spp.), les larves des espèces amphihalines (ex. *Anguilla anguilla, Platichthys flesus*) et marines (ex. *Solea* spp., *Dicentrarchus* spp.) peuvent parcourir plusieurs dizaines (voire centaines) de kilomètres pour rejoindre les nourriceries côtières et estuariennes. Durant cette étape du cycle biologique, la dispersion des larves est principalement influencée par la courantologie, mais il existe une forte variabilité des traits de vie entre les espèces (ex. durée de la phase larvaire, éloignement et localisation des zones de ponte, taille et morphologie larvaire ... etc.) qui contraint les capacités de dispersion et conditionne les échanges entre sites. Dans ce contexte, la connectivité entre les habitats est une composante essentielle pour permettre l'accessibilité aux zones de croissance, ainsi que l'accomplissement des cycles de vie.

Le terme ria (ou aber) désigne une baie étroite, allongée et relativement profonde, formée par la partie inférieure d'un fleuve côtier, constituant ainsi un bras de mer. Les conditions de salinité sont très proches de celles du milieu marin à l'exception de la partie amont qui est sous influence fluviale, comme cela est observé sur le bassin de la Rance. La ria est encadrée par deux obstacles, un premier barrage doté d'une écluse (Le Châtelier) situé en amont de la ria qui limite les échanges avec le fleuve. Il assure un niveau d'eau suffisant pour un port de plaisance (Le Lyvet) et les voies navigables du canal d'Ille-et-Rance. La contrainte la plus importante se situe cependant à l'embouchure du bassin avec la construction en 1966, d'un important barrage support d'une usine marémotrice qui influence les processus hydro-sédimentaires (transit sédimentaire, hydrodynamique du bassin), mais également les conditions de connectivité entre la ria de la Rance et la mer (baie de Saint-Malo). En effet, le flux et le reflux sont artificiellement régulés en fonction de la stratégie de production du barrage, induisant notamment une modification de l'amplitude des marées et un décalage avec leur rythme naturel. Les flux (physique et faunistique) sont également contraints dans l'espace par la gestion des vannes et des turbines, conduisant à une altération de l'hydrodynamisme local en créant de très fortes turbulences au niveau des vannes laissées ouvertes pour le remplissage de la ria, ainsi que des vitesses de courant élevées dans le chenal. La présence de turbines hydroélectrique au niveau du barrage peu également influencer la connectivité en induisant des blessures ou des mortalités, notamment pour les organismes

aquatiques de grande taille. Depuis la construction du barrage se pose également la question d'une sédimentation accrue notamment dans les anses latérales et la partie amont de la ria. Ces modifications de la courantologie et de la connectivité avec la mer sont susceptibles d'affecter les échanges faunistiques entre la baie de Saint-Malo (aval du barrage) et la Rance (amont du barrage), notamment vis-à-vis des cortèges de poissons (Le Mao, 1985). En effet, une altération de la connectivité écologique se traduirait par des dissemblances entre les communautés de poissons (diversité β) présentes de part et d'autre du barrage, ainsi que le long du gradient de dispersion longitudinal. Dans le cadre d'un fonctionnement en métacommunauté qui suggère la présence d'échanges d'individus entre différents assemblages faunistiques, la diversité β peut être divisée en deux composantes (Figure 1) : le remplacement (i.e. turnover) et l'emboîtement (i.e. nestedness ; Baselga, 2010). Le turnover désigne un patron de dissimilarité où certaines espèces sont remplacées par d'autres en raison de contraintes environnementales (i.e. filtres environnementaux). Il mesure donc la dissimilarité en quantifiant la proportion d'espèces différentes entre deux assemblages. Il peut être distingué de l'emboîtement, qui reflète un processus non aléatoire de perte d'espèces où l'assemblage le plus pauvre en espèces est un sous-ensemble de l'assemblage le plus riche. Il mesure donc la dissimilarité en quantifiant la perte d'espèces similaires entre deux assemblages. Dans le contexte de la Rance, la distinction des deux composantes de la diversité β peut permettre de déterminer la contribution des mécanismes impliqués dans la colonisation du bassin maritime par les jeunes stades, tels que l'influence d'obstacles à la dispersion ou de gradients de dispersion ou environnementaux. Il s'agit donc d'un cadre théorique approprié pour déterminer le degré d'hétérogénéité entre les communautés et évaluer la possibilité que le bassin de la Rance joue un rôle de zone source et/ou puits dans le fonctionnement des populations locales, notamment ichtyologiques.

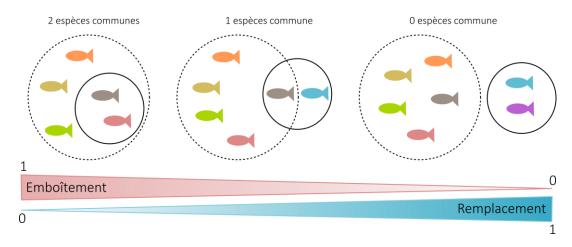


Figure 1 : Schéma conceptuel présentant illustrant la diversité β entre deux assemblages d'espèces et sa décomposition en emboitement et remplacement. À gauche, l'emboitement d'espèce est maximal : l'assemblage le plus pauvre n'héberge qu'un sous-ensemble d'espèces de l'assemblage le plus riche. À droite, le renouvellement des espèces est maximal, avec des espèces différentes dans chaque assemblage.

Les inventaires faunistiques généralistes réalisés à la suite de l'édification du barrage suggèrent une reconquête progressive de la ria par les espèces historiquement présentes, avec néanmoins une redistribution spatiale de celles-ci (Le Mao, 1985). L'état écologique y a été évalué dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE), de 2012 à 2014, sur la base d'un indice descriptif des communautés de poissons. Cet indice ELFI (Estuarine and Lagoon Fish Index, Courrat et al., 2009; Delpech et al., 2010) suggérait un état médiocre de la masse d'eau de transition de la Rance (Figure 2). Cette appréciation est essentiellement liée à de faibles abondances de poissons en comparaison aux autres estuaires français. Bien que la densité en espèces résidentes soient relativement importante, l'abondance des espèces amphihalines et des poissons juvéniles marins est nettement inférieure aux attentes pour les masses d'eau de transition.

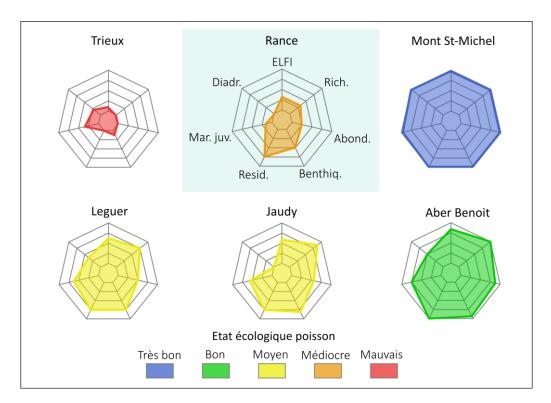


Figure 2 : Etat écologique de la masse d'eau de transition de la Rance évalué dans le cadre de la DCE par l'indice ELFI et ses métriques constitutives (Rich. = richesse spécifique des poissons, Abond.= abondances de poissons toutes espèces confondues, Benthiq. = abondance relative des espèces de poissons benthiques, Resid. = abondance relative des espèces de poissons résidents estuariens, Mar. juv. = abondance relative des juvéniles des espèces de poissons marins, Diadr. = abondance relative des espèces de poissons diadromes) en comparaison avec d'autres masses d'eau situées à proximité.

Au moins trois hypothèses peuvent être formulées pour expliquer le déficit en poissons juvéniles sur le bassin de la Rance : i) un fonctionnement écologique spécifique au bras de mer de type ria, ii) un biais d'efficacité lié à l'échantillonnage DCE, ou iii) un dysfonctionnement de la fonction de nourricerie.

- La première hypothèse suggère que les communautés de poissons présentes dans les rias diffèrent de celles observées sur d'autres estuaires, notamment au regard des faibles abondances en juvéniles et en espèces amphihalines (diadromes). Cette hypothèse est cohérente avec les évaluations DCE réalisées sur le Trieux, une autre ria située sur la côte nord Bretagne, qui indiquent un mauvais état écologique sur la base de l'élément de qualité poisson (Fig. 1). Cette masse d'eau présente globalement une faible richesse spécifique et de très faibles abondances. Néanmoins, des évaluations favorables pour d'autres estuaires de type ria semblent contredire ce postulat (ex. bon état pour l'Aber Benoit). Si cette hypothèse s'avérait juste, il serait alors nécessaire d'établir des références spécifiques pour ce type d'estuaire, voire imaginer une autre méthode d'évaluation de l'état écologique.
- La seconde hypothèse est liée, car elle suggère un biais d'efficacité du chalut à perche utilisé dans le protocole DCE pour l'échantillonnage des estuaires de type ria. Ces estuaires présentent généralement des profondeurs importantes dans le chenal et des zones latérales réduites ou rocheuses difficilement prospectables avec un chalut à perche. Ainsi, des méthodes d'échantillonnage complémentaires s'avèrent nécessaires pour vérifier la présence de poissons juvéniles dans les vasières intertidales latérales, généralement non échantillonnées dans le cadre de la DCE.
- Enfin, la troisième hypothèse suggère un dysfonctionnement de la fonction de nourricerie dans l'estuaire de la Rance pour les juvéniles de poissons, qui pourrait être en lien avec une altération de la courantologie locale, de la qualité de l'eau ou de la continuité écologique avec le milieu marin. Ce

phénomène pourrait expliquer le déficit en juvéniles marins et en poissons amphihalins, bien que la densité d'espèces résidentes réalisant leur cycle de vie dans la Rance soit conforme aux attentes. En effet, la baisse des abondances et de la diversité des espèces marines et amphihalines peut être interprétée comme un signe précoce de détérioration des conditions estuariennes. Dans ce dernier cas, comme l'estuaire de la Rance est une masse d'eau fortement modifiée au sens de la DCE, il serait nécessaire de revoir les objectifs et de décrire les conditions du bon potentiel écologique à atteindre dans les conditions actuelles.

Les échantillonnages entrepris dans le cadre de la surveillance pour la DCE ont pour objectifs de donner une vue d'ensemble de l'état de la masse d'eau, mais ne sont pas nécessairement appropriés pour formuler un diagnostic fin sur l'état de la connectivité et du succès de l'installation des jeunes stades de poissons. Il est donc nécessaire de mettre en place un suivi complémentaire pour identifier l'origine du problème afin d'aider à décider de la conduite à tenir pour atteindre les objectifs environnementaux pour cette masse d'eau. Le développement d'un protocole spécifique et des prélèvements complémentaires, ciblés sur les jeunes stades de poissons, sont nécessaires pour déterminer laquelle des trois hypothèses est la plus vraisemblable.

Dans ce projet, le MNHN en partenariat avec l'EPTB Rance Frémur proposent de se concentrer sur les communautés larvaires et post-larvaires de poissons qui constituent la fraction d'individus à l'origine des processus de colonisation et d'installation dans les habitats estuariens, et de cibler les juvéniles sur les zones intertidales. En effet, les stades larvaires et juvéniles des poissons s'avèrent être des outils utiles pour l'évaluation de l'état écologique des eaux de transition, en particulier dans les estuaires reconnus pour leur fonction de nourricerie (Ramos et al., 2012). Les populations ichtyoplanctoniques permettent par exemple de détecter des événements de courte durée de modifications hydrologiques ou de qualité de l'eau (Ramos, Cabral, & Elliott, 2015). L'inventaire des jeunes stades de poissons permettra de vérifier - ou non - la présence des espèces amphihalines et marines dans la ria, puis de comparer les communautés de la Rance avec des peuplements 'témoins' en aval du barrage pour identifier une altération éventuelle de la connectivité (modèle source/puits). Si la présence de larves marines et amphihalines est vérifiée sur le bassin de la Rance, des échantillonnages ponctuels de juvéniles sur les zones peu profondes permettront de déterminer dans quelle mesure les abondances faibles observées au cours de la surveillance DCE sont liées à un biais d'efficacité de l'échantillonnage ou à une altération des processus d'installation des juvéniles dans le milieu. Puisque les inventaires réalisés jusque-là ont surtout échantillonné les zones relativement profondes (en raison de la présence d'obstacle sur les zones de faible profondeur), des échantillonnages complémentaires seront réalisés sur les zones intertidales et dans les anses pour vérifier la présence de juvéniles de poissons sur ces zones potentielles de nourricerie.

Ce projet est réalisé au titre de l'atteinte des objectifs du SAGE Rance Frémur Baie de Beaussais (co-financeur et suivi de l'étude), afin de répondre à l'objectif général n°1, « Maintenir ou atteindre le bon état / bon potentiel des milieux aquatiques dans le périmètre du SAGE » et aux dispositions suivantes :

- <u>Disposition n°3</u>: Déterminer un objectif de bon potentiel écologique, élaborer un programme d'actions pour les masses d'eau fortement modifiées de la Rance entre Rophémel et l'usine marémotrice de la Rance;
- <u>Disposition n°11</u>: Mettre en place des protocoles de gestion patrimoniale des ouvrages hydrauliques identifiés pour favoriser la continuité écologique.

B. Objectif de l'étude

Afin de déterminer les causes du classement en état médiocre pour l'élément de qualité « poisson » du bassin maritime de la Rance, il est proposé de mener une étude afin de réfuter ou valider tout ou partie des hypothèses mentionnées précédemment pour expliquer le déficit en poissons juvéniles sur le bassin de la Rance, à savoir :

- 1. un fonctionnement écologique spécifique au bras de mer de type ria,
- 2. un biais d'efficacité lié à l'échantillonnage DCE,
- 3. un dysfonctionnement de la fonction de nourricerie.

L'objectif de ce projet est de caractériser le fonctionnement du bassin de la Rance vis-à-vis de la fonction de nourricerie pour les jeunes stades de poissons, en lien avec la modification des processus hydro-sédimentaires et du degré de connectivité avec le milieu marin. Plus précisément, les communautés de larves et post-larves de poissons seront caractérisées sur l'ensemble de la ria de la Rance, ainsi que dans la baie de Saint-Malo afin de réaliser une approche comparée permettant d'évaluer les échanges entre les communautés marines et estuariennes de part et d'autre du barrage. Cette approche de la métacommunauté permettra in fine d'évaluer la contribution des habitats estuariens pour les jeunes stades de poisson et d'identifier des gradients de connectivité entre les sites pour caractériser des dynamiques écologiques de type source-puits. Finalement, par le biais d'une approche exploratoire, les communautés larvaires décrites seront confrontées aux inventaires piscicoles disponibles des communautés juvéniles et adultes en place dans la Rance et de 3 sites DCE les plus proches (Figure 3) afin de tenter de définir les zones de production larvaire (présence d'adultes géniteurs) et les capacités d'installation des jeunes stades sur les zones de croissance (présence de juvéniles). En complément, des échantillonnages seront réalisés sur les zones inaccessibles avec des chaluts à perche de 1,5 et 3 mètres. Des verveux à ailes seront également utilisés en complément en Rance dans les zones inaccessibles au chalut pour vérifier la présence de juvéniles, en particulier d'origine marine et de migrateurs amphihalins.

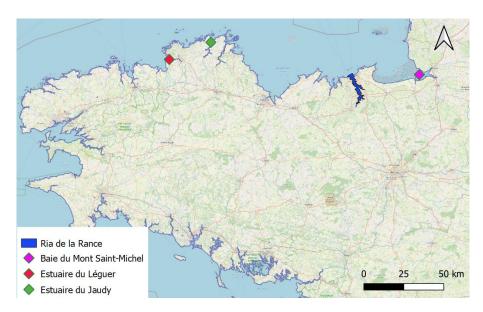


Figure 3 : Localisation de la ria de la Rance et des autres sites suivis au titre de la DCE en Bretagne nord

II. MATERIEL ET METHODES

A. Site d'étude : la Ria de la Rance

1. L'usine marémotrice de la Rance

La ria de la Rance est une baie étroite de plus de 20 km de long et relativement profonde. Formée par la partie inférieure du fleuve côtier de la Rance, elle débouche sur la Manche au niveau de la baie de Saint-Malo, en Bretagne. Les marées y atteignent une amplitude parmi les plus importantes du monde : 8,2 m de marnage en moyenne et 13,5 m lors des grandes marées. Ces caractéristiques exceptionnelles ont motivé la construction du barrage hydroélectrique de la Rance de 1963 à 1966, utilisant la puissance des courants de marée à l'embouchure de la ria. Ce barrage est devenu un site industriel, touristique et routier, majeur pour le dynamisme économique de la région malouine. Cet aménagement du territoire supporte une route à 4 voies avec un pont levant au-dessus de l'écluse, emprunté quotidiennement par plus de 25 000 véhicules. Ce tronçon routier est rapidement devenu indispensable, réduisant la distance qui relie Saint-Malo à Dinard à 15 kilomètres au lieu de 45 kilomètres s'il fallait traverser la Rance plus en amont. Il a contribué de façon indéniable au développement économique des deux rives au cours des 50 dernières années.

Le barrage hydroélectrique dispose d'un bassin d'exploitation représentant 184 000 000 m³ d'eau sur une surface de 22 km², comprise entre le barrage marémoteur et l'écluse du Châtelier. Il est long de 750 mètres et est bâti sur des fonds granitiques à 13 m au-dessous du 0 des cartes marines. Il se compose, d'ouest en est, d'une écluse, de l'usine marémotrice, d'une digue simple et d'un barrage mobile de 115 mètres de large composé de 6 vannes (Figure 4). Ces vannes peuvent assurer le passage d'un débit maximal de 9 600 m³/s lors de la marée montante. L'écluse large de 13 m permet le passage de 20 000 bateaux par an (https://www.edf.fr/usine-maremotrice-rance/presentation).

Mise en service en 1966, l'usine marémotrice produit annuellement environ 500 GWh, et couvre les besoins énergétiques de 225 000 habitants, soit l'équivalent de la ville de Rennes. Elle comprend 24 turbines de 10 mégawatts chacune, pouvant turbiner un maximum de 6 600 m³/s. Ces turbines horizontales à quatre pales tournent à 94 tours/minute et sont capables d'absorber un débit de 275 m³/sec. Elles peuvent turbiner dans les deux sens d'écoulement de l'eau. Néanmoins, le passage de l'eau se réalise majoritairement à travers les turbines et les vannes en marée montante, puis par les turbines seules en marée descendante. Le barrage est responsable de la rétention constante d'un grand volume d'eau, même à marée basse. L'apport en eau douce dans la ria de la Rance (débit fluvial moyen de 5.8 m3/s , Rtimi et al., 2022) est donc négligeable par rapport aux débits de l'usine marémotrice.

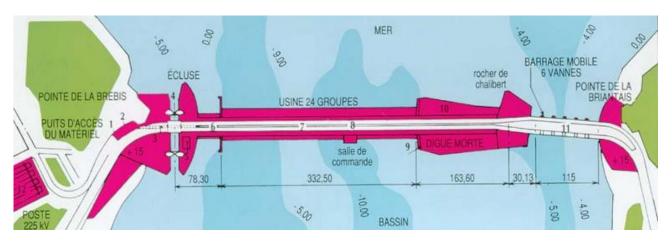


Figure 4 : Schéma du barrage supportant l'usine marémotrice de la Rance

2. Un environnement naturel anthropisé

La Ria de la Rance présente une morphologie irrégulière. Une succession d'anses plus ou moins profondes, aux versants boisés, sont séparées par des pointes rocheuses. Trois kilomètres en amont de l'embouchure, l'estuaire est fermé par l'usine marémotrice. Cette installation de taille importante a induit des modifications du régime hydrologique, tant au niveau du cycle semi-diurne de la marée que des caractéristiques physicochimiques, ce qui a entraîné une profonde modification des écosystèmes initiaux (Retière, 1979; Desroy, 1998). Concernant le cycle des marées, une réduction du marnage d'environ 40%, une augmentation de 2.5 m du niveau moyen, un décalage temporel et une prolongation des étales pouvant atteindre 3 heures sont observées. En conséquence, une diminution des surfaces exondables et un envasement de certaines anses ont été observés (Le Mao, 1985). Le front de salinité a remonté dans la Rance depuis la construction du barrage, il fluctue entre 2 km en aval de l'écluse du Châtelier en été (Rtimi et al., 2022) et 5 km l'hiver (Bonnot-Courtois & Marchand, 2002). Le brassage des masses d'eau est donc amoindri à l'amont de la ria.

Cette ria présente une forte valeur environnementale. Elle regroupe de nombreux milieux naturels d'intérêt halieutique, principalement des chenaux, vasières, prés salés, marais saumâtres. Une superficie de 3696 hectares est classée en Zone Naturelle d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFF n° 530014724). La zone Natura 2000 de l'estuaire de la Rance (n° FR5300061) couvre 2785 hectares, dont 32 % de « rivières et estuaires soumis à la marée, vasières et bancs de sable, lagunes » et 10% de « Marais salants, Prés salés, Steppes salées ».

Les berges en aval de la Rance sont constituées dans leur partie haute de sables fins intertidaux. La diversité des poissons et des macrocrustacés rencontrés tant dans les cuvettes permanentes que sur le sédiment de l'estran est relativement limitée : on ne peut guère citer que la présence des crustacés décapodes *Carcinus mænas* ou *Crangon crangon* ainsi que des poissons gobiidés *Pomatoschistus spp*. À marée haute, outre les crustacés précités, les Bernard l'Hermite *Eupagurus bernhardus* et *Diogenes pugilator*, ainsi qu'une communauté de poissons comprenant notamment *Pleuronectes platessa* et *Pomatoschistus* spp. effectuent des incursions dans la zone intertidale (Le Mao et al., 2020).

Au fur et à mesure que l'on progresse vers l'amont, les berges non rocheuses et les baies de la ria de la Rance sont de plus en plus occupées par des vasières et marais salés. Leur surface importante s'explique par la forte sédimentation intrinsèque au fonctionnement des estuaires, renforcée par la présence du barrage.

L'étage supralittoral est formé de marais salés, aussi appelés prés salés ou schorre, creusés de nombreux chenaux naturels. Leur végétation à caractère maritime halophile comporte principalement la soude (*Suaeda maritima*), l'obione (*Halimione portulacoides*), la spartine (*Spartina alterniflora*) et la salicorne (*Salicornia europaea*). La végétation des prés salés compte parmi les plus productives de la planète, avec une production annuelle moyenne de 25 tonnes de matière organique sèche produite par hectare et par an. La décomposition de la production végétale du pré salé produit de grandes quantités de débris et d'éléments organiques solubles. Une importante part de ces éléments quitte les herbus sous l'action des marées et peut être remobilisé à la base des réseaux trophiques estuariens. Néanmoins, il est possible que le fonctionnement du schorre sur la Rance soit perturbé par l'artificialisation du marnage, qui contraint fortement la dynamique tidale sur cet habitat.

D'une manière générale, l'étage médiolitoral et la partie supérieure de l'étage infralitoral de l'ensemble de la ria constituent de vastes zones de vasières, la slikke, constamment soumise à l'émersion et l'immersion par les marées. La haute slikke accueille une végétation éparse, composée de salicornes et de spartines (Le Mao et al., 2020). Néanmoins, la véritable richesse de la slikke est dans les tapis d'algues microscopiques poussant à la surface des vasières, alimentés par les apports organiques des prés salés. Ces algues unicellulaires microscopiques, essentiellement des diatomées, constituent de véritables prairies invisibles. Ces herbus et tapis de microalgues jouent un rôle prépondérant dans la productivité de la ria de la Rance, servant à l'alimentation

d'une multitude d'organismes vivant dans et sur le sédiment (coquillages, vers, crustacés, poissons). Malgré une richesse spécifique souvent faible, la biomasse au sein de cette communauté est souvent très élevée du fait de la présence des bivalves. Cette macrofaune benthique alimente à son tour de nombreux prédateurs, tels que les oiseaux limicoles, crustacés, poissons et céphalopodes. La slikke assure également une fonction de nourricerie pour un grand nombre d'espèces de poissons et de crustacés venant se reproduire dans les estuaires et qui, après un séjour d'environ une année, migrent vers la mer pour y achever leur croissance. Ces zones présentent donc un fort intérêt écologique, essentiel au bon déroulement du cycle biologique de nombreuses espèces (Le Mao et al., 2020).

La partie amont des estuaires, dont la Rance, accueille généralement une faune fortement appauvrie du fait de la dessalure des eaux. La faune doit y supporter quotidiennement des variations de salinité importantes et rapides. Peu d'espèces résistent à ces conditions difficiles, soit parce qu'elles s'y déminéralisent (espèces marines), soit parce qu'elles s'y déshydratent (espèces dulcicoles). Cette zone est toutefois riche en nourriture, car la production végétale locale est enrichie par des apports organiques fluviaux que la floculation des argiles piège dans les sédiments au fur et à mesure de leur dépôt (Bournerias et Pomerol, 1984). On y trouve principalement des poissons benthiques euryhalins comme les gobiidés et certains poissons plats comme les flets.

3. Peuplement ichtyologique

Les inventaires ichtyologiques réalisés à la suite de l'édification du barrage suggèrent une reconquête progressive de la ria par les espèces historiquement présentes. Deux décennies après la construction du barrage, l'estuaire de la Rance était une zone de frai et de nourricerie importante pour de nombreuses espèces de poissons, en particulier les poissons plats, sole et plie (Le Mao, 1985). Plus récemment, les évaluations de l'état écologique réalisées dans le cadre de la DCE, de 2012 à 2014, sur la base d'un indice descriptif des communautés de poissons (ELFI), suggèrent un état médiocre de la masse d'eau de transition de la Rance. Cette appréciation est essentiellement liée à de faibles abondances de poissons en comparaison aux autres estuaires français. Bien que la densité en espèces résidentes soit relativement importante, l'abondance des espèces amphihalines et des poissons juvéniles marins est nettement inférieure aux attentes pour les masses d'eau de transition. Ces éléments suggèrent une forte dégradation de l'état de fonctionnement de la Rance vis-à-vis du compartiment poissons entre les années 1985-1990 et 2012-2014.

Le recrutement des jeunes individus dans les populations d'adultes reproducteurs constitue un paramètre clé pour évaluer la dynamique d'un stock halieutique. La plupart des espèces de poissons possèdent une phase de vie pélagique pendant leur stade larvaire. Lorsque l'œuf éclot, la jeune larve n'est pas capable de nager et de chercher sa nourriture. Elle s'alimente initialement sur une réserve endogène contenue dans l'œuf, le vitellus. La post-larve ou l'alevin possède déjà certains caractères juvéniles tels que les rayons des nageoires. À ce stade de développement, l'individu est capable de nager et de se nourrir d'une alimentation exogène. Après une métamorphose, les larves atteignent le stade juvénile qui désigne de jeunes poissons présentant une morphologie comparable aux adultes, mais n'ayant pas encore atteint leur maturité sexuelle. Certains poissons ovovivipares comme les hippocampes et certains syngnathes échappent à cette typologie car les larves sont incubées dans une poche de leur géniteur mâle avant leur dissémination dans le milieu naturel.

Des larves d'espèces présentant différentes stratégies de vie sont présentes dans le bassin maritime de la Rance, qui leur offre un type d'habitat bien défini et adapté. On y rencontre des larves d'espèces migratrices, amphihalines, changeant une à deux fois de milieu au cours de leur vie. Elles utilisent l'estuaire comme un milieu de transition entre les milieux marins et continentaux. Ces espèces comprennent par exemple le flet (*Platichthys flesus*) ou l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*). Des espèces euryhalines d'origine marine sont également observées dans la ria de la Rance comme par exemple le sprat (*Sprattus sprattus*), le bar (*Dicentrarchus labrax*),

ou encore le merlan (*Merlangius merlangus*). Pour ces espèces, la ria sert principalement de nourricerie durant leurs stades juvéniles. Elle joue donc un rôle crucial de soutien des populations juvéniles assurant le recrutement et le maintien des populations halieutiques. Enfin, certaines espèces résidentes comme les gobies (*Pomatoschistus minutus*, *P. microps*, *P. pictus* ...), la motelle (*Ciliata mustela*), ou le dragonnet (*Callionymus lyra*), peuvent y effectuer l'ensemble de leur cycle biologique.

B. Pêches scientifiques

Afin de décrire la dynamique du recrutement, d'installation et de croissance des larves de poissons dans la ria de la Rance, des pêches scientifiques ont été réalisées en 2021 en mettant en œuvre différent protocoles d'échantillonnage : filet à plancton, chalut à perche et verveux. Ces pêches ont permis de réaliser un inventaire ichtyoplanctonique et de juvéniles de poissons en représentant au mieux la variabilité des assemblages. Ainsi, l'organisation spatio-temporelle du plan d'échantillonnage vise à explorer l'effet de plusieurs facteurs :

- La saisonnalité: trois campagnes de pêches réparties au printemps, en été et en automne ont été effectuées afin de prendre en compte l'ensemble des cohortes larvaires se succédant sur une année.
- L'habitat : des stations ont été placées sur des habitats de type vasière ou chenal, et également dans des chenaux des herbus.
- L'effet du barrage : des stations ont été placées de part et d'autre du barrage de l'usine marémotrice afin d'évaluer la connectivité des masses d'eau entre les habitats marins stricts (baie de Saint-Malo) et estuariens (ria) de la Rance.
- Le gradient halin, la distance au barrage: des stations ont été placées tout au long de la ria de la Rance, jusqu'à la partie amont proche de l'écluse du Châtelier afin de localiser les zones de nourricerie colonisées par les larves.
- Le stade ontogénique : le filet à plancton est l'engin de prélèvement principal utilisé pour capturer les larves de poissons. Le chalut à perche et le verveux ont également été employés en automne pour réaliser des échantillonnages complémentaires ciblant les stades post-larvaires et juvéniles (cf. infra pour les caractéristiques précises des engins d'échantillonnage).

1. Plan d'échantillonnage spatio-temporel

La collecte des échantillons s'est déroulée en 2021 lors de trois campagnes, au printemps, en début d'été et en début d'automne. Ces trois périodes sont en cohérence avec le calendrier biologique des espèces et l'occurrence des phases larvaires et post-larvaires des poissons dans les estuaires. Les stations de pêche ont été réparties sur un gradient amont-aval de la Ria (8 stations) et de la Baie de Saint-Malo (3 stations).

Huit stations ont été échantillonnées dans l'estuaire de la Rance. Elles étaient situées à l'amont du barrage (Figure 4) et étaient donc soumises à l'impact de l'aménagement marémoteur, influant sur les marées et les conditions physico-chimiques de la masse d'eau. Les huit sites de collecte ont été répartis le long de l'estuaire pour décrire les communautés larvaires le long d'un gradient de connectivité avec le milieu marin. Six stations couvraient les principales vasières intertidales de la Rance. Deux stations ont été placées dans le chenal. Les sites de vasières ont été privilégiés pour la recherche des larves en raison de leur rôle écologique lié à la fonction de nourricerie pour les espèces benthiques et démersales, alors que les sites dans le chenal ont permis de collecter des larves associées à d'autres habitats présents dans la Rance (zones rocheuses, herbiers ...) ou non liées à des substrats spécifiques, i.e. espèces pélagiques dans la colonne d'eau.

<u>Trois stations ont été positionnées dans la baie de Saint-Malo</u> en aval du barrage de la Rance (Figure 4) : deux stations sur des vasières et une station dans le chenal de navigation. Elles ont permis de comparer les peuplements de la Rance avec celles de la baie de Saint-Malo.

Le <u>filet ichtyoplanctonique</u> est l'engin de pêche utilisé pour cibler les larves de poissons. L'ensemble des 11 stations a été échantillonné lors de trois campagnes de prélèvement, au printemps, en été et en automne. Un total de 99 échantillons de larves et post-larves a été collecté tout au long de l'année 2021, suivant la configuration de prélèvement suivante : 3 saisons x 11 sites x 3 traits de filet.

Les <u>chaluts à perche</u> de 1,5m ou 3m ont été utilisés lors de la campagne automnale afin de cibler les stades plus avancés de poissons, les post larves et juvéniles. Toutes les stations ont été chalutées à raison d'un trait de chalut de 10 minutes.

Le <u>verveux</u> a permis d'échantillonner une station annexe positionnée sur une filandre. La filandre est un chenal naturel situé dans un pré salé, partie la plus haute de la zone intertidale de la ria. Cet engin de pêche cible également les stades post-larvaires et juvéniles, qui colonisent fréquemment les herbus pour profiter de la forte disponibilité alimentaire qu'ils procurent, des proies terrestres tombées dans le chenal ou des proies marines qui s'y trouvent concentrées.

L'ensemble des pêches au filet ichtyoplanctonique et au chalut à perche a été réalisé lors des grands coefficients de marée (valeur minimale 79 ; valeur maximale 111). En effet, l'étale de pleine mer devait submerger suffisamment les vasières et les filandres pour permettre un accès en bateau. En revanche, les coefficients de marée étaient plus faibles lors des pêches au verveux, afin que les filandres ne débordent pas à marée haute et que le courant de marée n'emporte pas les engins ou les rende inopérant.

Une **sectorisation de la zone étudiée** a été réalisée afin de caractériser la structuration spatiale de l'échantillonnage lors de l'analyse des données (Figure 5). Les quatre secteurs sont répartis suivant le gradient longitudinal amont — aval. Le secteur de la baie de Saint-Malo a été représenté par les stations BV7, BV8 et BC3. La ria a fait l'objet de l'effort d'échantillonnage le plus important et a été divisée en trois secteurs. Le secteur aval, contigu au barrage a été appelé « Ria 1 » et comprend les stations RV5, RV6 et RC2. Le secteur central « Ria 2 » était situé dans la baie de Saint-Suliac et comprend les stations RV3, RV4 et RC1. Le secteur amont « Ria 3 » se trouvait en amont du pont Saint-Hubert et comprend les stations RV1 et RV2.

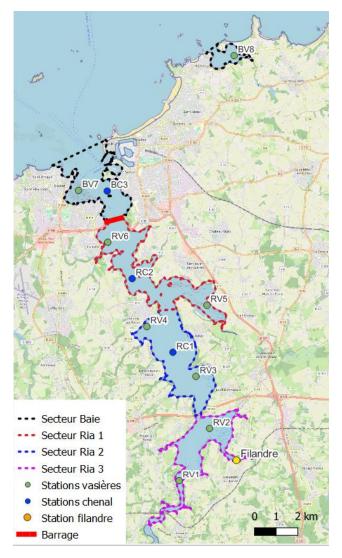


Figure 5 : Cartographie des stations d'échantillonnage réparties dans les différents secteurs du bassin maritime de la Rance

2. Protocoles de pêche

a) Échantillonnage des larves de poissons : filet ichtyoplanctonique

Afin de permettre une comparaison avec des campagnes réalisées sur d'autres estuaires français (ex. Gironde, Charente), le matériel et le protocole de pêche étaient similaires à ceux utilisés par Andreola et Lepage (2017). Ces échantillonnages quantitatifs ont pour objectif de déterminer les espèces présentes et d'estimer leur densité au sein de chaque site de collecte.

Le filet ichtyoplanctonique, tracté par une embarcation semi-rigide à faible tirant d'eau, a été utilisé lors des trois campagnes de prélèvements sur toutes les stations. Les pêches étaient réalisées de jour, durant les 2 à 3 heures qui englobent l'étale de marée haute, afin de pouvoir accéder aux vasières intertidales. Il convient de tenir compte du décalage de marée occasionné par la présence du barrage de l'usine marémotrice de la Rance. Les horaires et courbes de marées en Rance étaient mis à disposition par EDF (https://www.edf.fr/usine-maremotrice-rance/marees-en-rance).

Le filet d'un mètre de diamètre pour une surface d'entrée de 0,785 m² (Figure 6) permet de collecter les larves dans la partie supérieure de la colonne d'eau, en se focalisant sur le cortège larvaire et post-larvaire en phase de pré-installation. Long de quatre mètres, il est constitué d'une maille carrée de 500 micromètres et d'un

collecteur terminal amovible. Il est muni d'un volumètre à hélice afin de calculer les volumes d'eau filtrés pour chaque trait.

Sur chaque site, trois traits de 10 minutes ont été réalisés. Le filet était tracté à 20 mètres derrière le bateau à une vitesse de 2 nœuds, et à une profondeur d'un mètre. L'échosondeur a permis d'éviter d'éventuels obstacles dans la colonne d'eau. Au début de chaque trait, la température, la salinité et la profondeur moyenne ont été relevées en surface à l'aide du sondeur et d'une sonde multiparamétrique. Un point GPS a été relevé au bout de 5 minutes de trait. A la fin de chaque trait, le filet était relevé rapidement, de façon manuelle, pour éviter l'échappement des larves. Le contenu du collecteur placé en queue de filet était déposé sur un tamis de 500 micromètres (Figure 7). L'échantillon était rincé si nécessaire pour en ôter la vase. Les organismes gélatineux (méduses, groseilles de mer) étaient systématiquement retirés. L'échantillon était ensuite fixé à l'aide de formaldéhyde à 4% dans un contenant dûment référencé. Les points GPS relevés au printemps ont permis de répliquer spatialement les traits lors des campagnes estivale et automnale.



Figure 6 : Filet ichtyoplanctonique utilisé, maille 500 μm, collecteur amovible à l'extrémité (source KC Denmark)



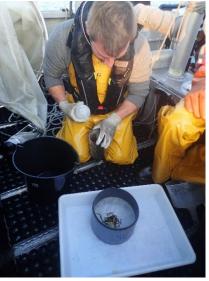


Figure 7 : Relève du filet ichtyoplanctonique (A) et vidange du collecteur dans le tamis de 500 μm (B)

b) Echantillonnage des post larves et juvéniles : chalut à perche et verveux

Lors de la campagne de septembre (début de l'automne) des échantillonnages complémentaires ont été réalisés sur les zones intertidales et de marais afin de vérifier – ou non – la présence de poissons juvéniles

installés sur les zones de nourricerie. L'objectif était de cibler les juvéniles issus des larves ayant colonisé le bassin de la Rance durant les périodes printanière et estivale précédentes. En fonction des stations, ces échantillonnages ont été réalisés à l'aide de trois types d'engins :

- Le chalut à perche de 3 mètres ou de 1,5 mètres, sur les stations de la ria.
- Le verveux à ailes, sur la station de la filandre (prés salés).

Chalut à perche :

Le chalut à perche est tracté par un chalutier, la perche rigide assurant le maintien de l'engin au fond et l'ouverture constante de la poche. Deux patins glissants sur le fond ainsi qu'une chaine permettent de racler le fond et faire entrer dans le filet ce qui s'en décolle.

Deux types de bateau et de chalut ont été utilisés (Figure 8). Le plus gros était le chalutier de recherche « Louis Fage », équipé d'un chalut à perche de 3 mètres de largeur (maille 10 mm de nœud à nœud et 20 mm en nœuds étirés). Il a été utilisé sur quelques stations de pêches mutualisées avec une étude de l'Ifremer (Thèse de Titouan Brébant). Le deuxième bateau utilisé était le semi rigide du CRESCO, l'Emeraude Explorer. Un petit **chalut à perche** de 1,5 m a été employé. La méthode standardisée DCE a été mise en œuvre. Le chalut était conforme à la norme AFNOR 2011 (XP T90-701 « Échantillonnage au chalut à perche des communautés de poissons dans les estuaires 2011). L'ouverture du filet était de 1.46 m x 0.45 m, avec des maillages successifs de 20 mm, 16 mm, puis 10 mm en queue de chalut).

La durée des traits de chalut était au minimum de 10 minutes et au maximum de 15 minutes à une vitesse de 1,8 – 2 nœuds. Un trait de chalut unique a été réalisé dans un intervalle de 2h autour de la pleine mer sur chaque site afin de minimiser les dégradations du milieu. L'échosondeur a permis de surveiller les éventuels accidents de bathymétrie. Si le trait de chalut était interrompu par un obstacle au fond, il était complété à proximité immédiate pour atteindre un temps minimal de pêche effective de 10 minutes par site. La pêche a été considérée comme effective dès que le chalut était positionné au fond, avec une longueur de fune constante. Durant chaque trait, la température, la salinité et la profondeur moyenne ont été relevées à l'aide du sondeur et d'une sonde multiparamétrique. Un point GPS était relevé au bout de 5 minutes de trait. Le chalut était ensuite viré au bout de 10 minutes de pêche effective minimum et son contenu vidé dans des bacs. Un pré-tri était effectué afin de séparer les poissons du reste de la biomasse et du substrat. Les poissons ont été stabulés en bac d'eau de mer. Ils ont ensuite été identifiés à l'espèce, dénombrés, mesurés en longueur avant d'être relâchés vivants sur leur lieu de capture.





Verveux à ailes :

Sur le haut des vasières, en limite de prés salés, où des chenaux de marée (filandres) sont présents et accessibles, un verveux à ailes a été utilisé pour vérifier la présence de poissons juvéniles et adultes, en particulier d'origine marine et de migrateurs amphihalins (Laffaille, Feunteun, & Lefeuvre, 2000). Un verveux est un filet lesté, monté sur des arceaux, épousant la forme d'une longue nasse (Figure 9). Les ailes du verveux sont constituées de deux filets droits formant un barrage de part et d'autre de l'entrée de la nasse. Le verveux et les ailes sont maintenus sur le fond au moyen de lests sur la partie inférieure des structures. Sur la partie supérieure des ailes, des flotteurs permettent au filet de se déployer verticalement, de manière à bloquer l'ensemble du chenal. Le verveux dispose d'une maille de 1 cm et est installé à l'étale de marée haute. Lors de leur redescente vers le chenal durant le jusant, les poissons sont alors bloqués, contraints à nager le long des ailes du verveux jusqu'à rentrer dans la nasse et y rester piégés. Le filet était relevé de façon périodique toutes les vingt minutes, jusqu'au retrait de la marée. Les poissons au stade juvénile ou adulte capturés au chalut et au verveux ont été dénombrés, mesurés et déterminés à l'espèce avant d'être remis à l'eau.



Figure 9 : Pêche automnale des post-larves au verveux dans une filandre de pré salé

C. Tri et détermination de l'ichtyoplancton

Les pêches au chalut à perche et au verveux ne capturent que des poissons aux stades juvénile et adulte, faciles à déterminer sur le terrain. Seuls les 99 échantillons de larves pêchées au filet ichtyoplanctonique ont été traités en laboratoire. Pour permettre la phase de tri au laboratoire, les échantillons fixés dans le formaldéhyde ont été filtrés et rincés à l'eau sous hotte aspirante. Ils étaient ensuite recouverts d'eau et laissé au repos une nuit sous la hotte, afin de permettre au formol résiduel de s'évaporer. Les larves de poissons ont ensuite été séparées du reste de la macrofaune et des débris végétaux sous loupe binoculaire. Cette phase de tri des poissons était une étape particulièrement chronophage, surtout pour les échantillons comprenant une grande quantité d'algues filamenteuses et de cnidaires.

Une fois les larves isolées, elles étaient conditionnées dans de l'éthanol à 70 %. L'identification des larves a été réalisée sous loupe binoculaire, en mettant à profit l'ensemble des clés de détermination disponibles dans les ouvrages, publications et rapports d'étude (Stratten, 1976; Munk & Nielsen, 2006; Ré & Meneses, 2008; Lecaillon, Murenu, & Hackradt, 2012; Rodriguez, Alemany, & Garcia, 2017). L'identification a été réalisée sur la base de critères morphologiques précis tels que le morphotype, la taille, la pigmentation (chromatophores), le nombre de rayons des nageoires et de myomères.

Plusieurs facteurs peuvent compliquer l'identification de certains spécimens. L'état de conservation de certains individus peut être relativement mauvais, suite aux étapes de pêche et de filtration. Le stade larvaire peut être très peu développé, diminuant les chances d'observer des caractères d'identification fiables. La pigmentation des larves peut être altérée légèrement par la fixation au formaldéhyde.

Les échantillons de larves ont été conservés afin de permettre l'analyse des tissus et des otolithes dans une perspective d'étude ultérieure visant à décrire la variabilité des traits d'histoire de vie (croissance individuelle, âge au recrutement, changement d'habitat).

D. Traitement des données

1. Abondance et diversité locale (alpha)

Les communautés ichtyoplanctoniques de la ria de la Rance ont été comparées sur la base d'indicateurs classiques permettant de décrire la biodiversité locale, appelée diversité alpha. Ces indicateurs fournissent une vue d'ensemble du fonctionnement des communautés de larves de poissons sur le site étudié, via plusieurs approches : la densité larvaire, la diversité taxonomique et la diversité fonctionnelle.

a) Estimation des densités larvaires

Le volume d'eau filtré sur chaque trait de filet ichtyoplanctonique a été calculé à l'aide d'un volumètre fixé au filet, qui a ensuite permis de calculer les densités des larves exprimées individus par mètre cube d'eau.

Volume d'eau filtré (m^3) = ouverture du filet (m^2) * nombre de tours d'hélice du volumètre * constante du volumètre

La **densité larvaire** en individus par mètre cube d'eau (ind.m⁻³) a été calculée pour chaque échantillons en divisant le nombre de larve par la quantité d'eau filtrée (m³). Ces densités ont ensuite été analysées en regroupant différents niveaux taxonomiques (ex. espèce, genre, famille) et groupes fonctionnels (ex. guilde d'usage).

b) Analyse de la diversité taxonomique

Une approche basée sur la **diversité taxonomique** a ensuite été menée, en calculant la richesse en espèces et en familles, ainsi que l'indice de Shannon pour chaque échantillon. Cet indice permet d'explorer la diversité spécifique d'un milieu, en prenant en compte le nombre d'espèces de ce milieu (**richesse spécifique**) et l'abondance des individus au sein de ces espèces (**équitabilité spécifique**). Plus l'indice est élevé, plus la diversité et / ou l'équitabilité spécifique est forte.

La diversité spécifique est exprimée par l'indice H de Shannon (Shannon and Weaver, 1963) et décrit comme suit : $\mathbf{H}' = -\sum_{i=1}^{S} \mathbf{p_i} \ \mathbf{Log_2} \ \mathbf{p_i}$

Où pi=Ni/N; Ni : nombre d'individus d'une espèce donnée, i allant de 1 à S (S = nombre total d'espèces), N : nombre total d'individus.

c) Analyse des groupes fonctionnels

Enfin, une approche basée sur la **diversité fonctionnelle** a été réalisée afin de s'intéresser à la répartition des larves entre différentes **guildes d'usage** des milieux de transition. La notion de « **guilde d'usage** » se définit comme un assemblage d'espèces ayant une utilisation similaire des éléments environnementaux. Cette méthode de classification se base sur le rôle fonctionnel des espèces et informe sur le fonctionnement global des habitats. Elle se base sur des classifications couramment utilisés en écologie estuarienne (Elliott et al., 2007; Henriques et al., 2017). La classification utilisée dans le cadre des suivis DCE a servi de modèle afin d'assigner une guilde d'usage à chaque espèce échantillonnée. Concernant les taxons indéterminés par la DCE, l'étude de leurs traits de vie a permis de leur attribuer une guilde d'usage cohérente.

- ER : Espèces Résidentes, vivant dans l'estuaire tout au long de leur cycle de vie.
- MA: espèces MArines, utilisant l'estuaire de façon sporadique, sans préférence lors de leur cycle de vie.
- MJ: espèces Marines Juvéniles, utilisant l'estuaire lors de leur phase juvénile pour sa fonction de nourricerie et d'abri.
- DIA: espèces DIAdromes, effectuant leur cycle de vie alternativement entre les eaux douces et marines.

Ainsi, les densités larvaires en fonction des guildes d'usage ont été calculées pour chaque échantillon, selon la formule présentée précédemment (a).

d) Analyses statistiques

L'ensemble des analyses de données ichtyoplanctoniques ont été menées à l'aide du logiciel R (R Core Team, 2018, R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.). Afin de décrire la structuration des assemblages larvaires, trois facteurs principaux ont été pris en compte pour tester d'éventuelles différences temporelles, spatiales, et environnementales.

- L'effet de la **saison** a été évalué sur les assemblages d'ichtyolarves. Trois campagnes de prélèvements ont été réalisées à trois saisons : <u>printemps</u>, <u>été et automne</u>.
- L'effet de l'habitat a été analysé afin de discriminer si le milieu de type <u>vasière ou chenal</u> avait un effet significatif ou non sur les assemblages d'ichtyolarves.
- L'effet spatial a été évalué à travers la position des stations au sein de la ria et de la baie de Saint-Malo, et sur le gradient aval amont de la ria. Le découpage de la zone d'étude en quatre secteurs ; <u>Baie, Ria 1, Ria 2, Ria 3,</u> a permis de déterminer quels secteurs de la Rance présentaient des différences significatives et quel était leur fonctionnement respectif.

Pour chaque indicateur de diversité alpha, une ANOVA a été réalisée pour évaluer si la saison, l'habitat et le secteur spatial induisaient des différences significatives sur les communautés ichtyoplanctoniques. Ensuite, des tests post-hoc de Tukey ont été réalisés afin de comparer deux à deux les saisons, les habitats et les secteurs. L'importance relative de chaque paramètre (saison, habitat, spatial) a permis de mieux décrire et comprendre les variations observées dans les assemblages de larves.

2. Diversité régionale (bêta)

La diversité bêta reflète l'étendue des différences entre les assemblages ichtyologiques à l'échelle régionale. Elle permet de synthétiser le degré de dissimilarité dans la composition en espèce des peuplements à l'échelle locale (alpha) via l'indice de dissimilarité de Jaccard. Cette diversité bêta peut être décomposée en deux phénomènes sous-jacents, permettant de discerner les processus structurants les assemblages d'espèces.

• Le **turnover** est un **remplacement** de taxons entre les stations. Il est induit par l'effet des filtres environnementaux ou des contraintes à la dispersion.

 Le nestedness est l'emboitement des communautés. Il reflète le taux de perte d'espèces entre une communauté pauvre en espèces formant un sous-ensemble d'une communauté plus riche. Ce phénomène renseigne sur les tolérances environnementales et indique une colonisation sélective des habitats disponibles.

Dans ce cadre, l'indice de dissimilarité de Jaccard reflète la dissimilarité totale tel que : indice de Jaccard = turnover + nestedness. Cette approche permet d'évaluer les échanges de larves entre les stations et les gradients de connexion entre communautés.

Les métriques de la diversité β (dissimilarité de Jaccard, turnover et nestedness) entre paires d'échantillons ont été calculées à partir des occurrences des taxons dans les prélèvements à l'aide de la fonction beta.pair (dissimilarité taxonomique) du package betapart (Baselga & Orme, 2012). Les dissimilarités entre échantillons ont ensuite été analysées au regard des trois facteurs décrits précédemment (i.e. saison, type d'habitat et secteur) à l'aide d'une analyse de partitionnement de la variance (Legendre, Borcard, & Roberts, 2012), afin de discerner les mécanismes qui conditionnent la répartition des larves dans la ria.

III. RESULTATS

A. Déroulement des pêches scientifiques

L'ensemble des échantillonnages a été réalisé sur un total de 15 jours, dont 13 jours en bateau (Tableau 1).

Les pêches au <u>filet ichtyoplanctonique</u> ont été réalisées en intégralité durant les trois campagnes de printemps, été et automne. Toutes les stations ont été prélevées à raison de trois traits de filet. Cela représente un total de 3 campagnes, 11 stations et 3 traits de filets sur chacune, soit 99 échantillonnages. Les coefficients de marée se situaient entre 79 et 111, avec une moyenne de 94.

La **1**ère campagne d'échantillonnage printanière s'est déroulée sur trois jours, du 28 au 30 avril 2021. Le filet planctonique a été déployé sur l'ensemble des stations suivies avec succès. Une forte abondance de méduses a été capturée dans le filet aux trois stations les plus en amont de l'estuaire, sans empêcher les prélèvements.

La 2^{ème} campagne d'échantillonnage estivale a été réalisée sur trois jours, du 23 au 25 juin 2021. Toutes les stations ont été correctement échantillonnées.

La **3**ème et dernière campagne d'échantillonnage automnale, a été réalisée sur neuf jours non consécutifs, du 6 septembre au 4 octobre 2021. Les échantillonnages au <u>filet ichtyoplanctonique</u> ont été réalisés sur trois jours, du 6 au 8 septembre.

Les échantillonnages au <u>chalut à perche</u> visant les stades juvéniles des poissons ont été réalisés sur l'ensemble des stations échantillonnées au filet ichtyoplanctonique. Seule la station RC2, située dans le chenal au niveau de l'île Chevret, n'a pas pu être chalutée en raison d'un fond rocheux. Trois stations (BC3, RV2, RV4) ont été échantillonnées à l'aide du chalutier scientifique Louis Fage équipé d'un chalut à perche de trois mètres, les 9 et 10 septembre. Ces deux journées ont été mutualisées avec les prélèvements de la thèse Ifremer de Titouan Brébant, supervisée par Nicolas Desroy de l'Ifremer et Eric Feunteun du MNHN. Cette thèse vise à étudier la structure, le fonctionnement et l'organisation du réseau trophique des communautés benthiques de la ria de la Rance et de la baie de Saint-Malo. Les stations restantes ont été chalutées avec le semi-rigide du CRESCO, équipé du chalut à perche d'un mètre cinquante, les 21 et 22 septembre. Les coefficients de marée s'étalaient

entre 93 et 101, avec une moyenne de 97. Certaines stations ont été chalutées à deux reprises, suite à des prélèvements nuls en terme de poissons et d'invertébrés benthiques (RV4, BV7, BV8).

Une filandre de pré salé a été pêchée au <u>verveux</u> à deux reprises, près du pont de Cieux, en aval du ruisseau de Coëtquen, sur la commune de Pleudihen-sur-Rance (22690) en rive nord (coordonnées géographiques 48.5185, -1.9453). Ce site a été choisi en raison de son accessibilité et de la largeur de la filandre (< 6 mètres) permettant de déployer le verveux de part et d'autre du chenal. Les deux pêches ont été réalisées le 15 septembre et le 4 octobre avec des coefficients de marée de 45 et 69. Les journées permettant d'intervenir de jour, avec des coefficients adaptés au site étaient peu nombreuses à l'automne. La hauteur de pleine mer devait être comprise entre 10 et 11 mètres afin que la filandre soit bien remplie sans déborder. La durée de pêche est de plusieurs heures en raison de l'étale de pleine mer allongée par le barrage. La marée subissait des oscillations due aux rebonds de l'onde de marée sur les bords découpés de la ria. Cela entrainait des inversions cycliques du courant dans la filandre, compliquant la pêche au verveux en déportant le filet d'un côté à l'autre. Il a parfois été nécessaire de les remonter lors de l'inversion du courant de l'aval vers l'amont. Les relèves du verveux étaient régulières, entre 10 et 20 minutes de pose.

Tableau 1 : Calendrier d'échantillonnage des sites et méthodes de pêches employées en 2021

mois	jour	coefficient de marée	RV1	RV2	RV3	RV4	RV5	RV6	RC1	RC2	всз	BV7	BV8	filandre	engin de pêche	
	28	111	Х	Х	Х							Х				
avril	29	108				Х	Х	Х	Х		Х				filet planctonique	
	30	99								Х			Х			
	23	82	Х	Х	Х											
juin	24	90				Х	Х		Х	Х	Х		Х		filet planctonique	
	25	94						Х		Х	Х	Х				
	6	79				Х		Х		Х		Х			filet planctonique	
	7	90	Х	Х			Х						Х			
	8	97		Х	Х				Х		Х					
	9	101		Х		Х									chalut à perche 3 m	
septembre	10	99									Х				chalut à perche 3 m	
	15	45												Х	verveux	
	21	93	Χ	Х	Χ	Х	Х	Х	Х	Х		Х			chalut à perche 1,5 m	
	22	94									Х		Χ		chalut à perche 1,5 m	
octobre	4	69												Х	verveux	

Les valeurs de salinité et températures ont été mesurées pour chaque trait de filet et de chalut. Ces données ont été moyennées par secteur et saison et sont synthétisées dans le Tableau 2. La salinité était relativement constante tout au long de l'année, aux alentours de 34. Sa valeur diminuait légèrement de 34.7 g.l⁻¹ en baie de Saint-Malo jusqu'à 31,6 g.l⁻¹ sur la station la plus en amont de la ria de la Rance. Une zone polyhaline commençait à être perceptible au niveau des stations RV1 et RV2, constituant le secteur Ria 3, sans qu'on atteigne un front de salinité bien marqué. La température variait relativement peu entre la baie et l'amont de

la ria. La température de la ria augmentait progressivement, passant de 11,8°C au printemps à 16,5°C en été puis 19,9°C en automne.

Tableau 2 : Température (°C) et salinités moyennes (± écart-type) pour chaque secteur et saison d'échantillonnage en 2021

	print	emps	é	té	automne		
Compartiment	T°	salinité	T°	salinité	T°	salinité	
Baie	11.5 ± 0.3	34.7 ± 0.3	16.2 ± 0.2	34.7 ± 0.3	19.1 ± 0.2	34.6 ± 0.2	
Ria 1	12.0 ± 0.3	35.0 ± 0.3	16.4 ± 0.2	34.7 ± 0.2	19.7 ± 0.6	34.4 ± 0.4	
Ria 2	11.9 ± 0.5	34.5 ± 0.4	16.9 ± 0.1	34.0 ± 0.1	20.0 ± 0.4	34.1 ± 0.4	
Ria 3	NC	32.9 ± 1.1	16.6 ± 0.1	31.2 ± 1.9	20.9 ± 0.6	33.5 ± 0.5	
Moyenne	11.8 ± 0.4	34.4 ± 0.9	16.4 ± 0.3	33.7 ± 1.8	19.8 ± 0.8	34.2 ± 0.5	

B. Déroulement du tri et de la détermination des larves

En raison de l'abondance de certains taxons et de la difficulté à les déterminer au niveau du genre ou de l'espèce, il a été choisi de les regrouper au niveau taxonomique de la famille. Ces familles sont les gobiidae, les labridae et les blenniidae. Certains individus appartenant à ces familles ont pu être déterminés à l'espèce du fait de leur stade de développement un peu plus avancé mais ils restent anecdotiques. Pour le reste des familles, la détermination a pu être menée au genre ou à l'espèce avec fiabilité. Un total de 3594 larves a été extrait des échantillonnages. 1487 larves ont été déterminées à l'espèce, 71 au genre et 1916 au niveau de la famille. Centvingt individus n'ont pu être déterminés, soit 3,3% de l'effectif total. L'analyse des classes de taille (histogrammes) permet de déterminer le groupe d'âge dominant (Cattrijsse & Hampel, 2000; Mahé, Le Roy, & Carpentier, 2008). Les caractéristiques des larves échantillonnées sur le bassin maritime de la Rance indiquent que pour de nombreuses espèces, les stades larvaires dominent largement. Quelques individus au stade post-larvaire étaient présents au sein des guildes marines (MA) et marines juvéniles (MJ)

C. Analyse de l'abondance et de la diversité locale

1. Densité larvaire totale

Dans l'ensemble, les larves capturées étaient de très petite taille, avec un stade de développement très peu avancé. Le nombre total des larves a diminué très nettement au cours de l'année. Elle est passée de 2086 larves au printemps, 1093 larves en été, 415 larves en automne, en prenant en compte l'ensemble des larves, déterminées ou non.

La densité larvaire moyenne d'avril à septembre était de 0.08 individus/m³. La **saison** influait de façon significative la densité larvaire totale par trait de filet à plancton (P < 0.001, Figure 10, Annexe 5). Toutes les saisons comparées deux à deux présentaient des densités significativement différentes. Le recrutement était maximal au printemps, puis la densité larvaire a diminué progressivement de l'été jusqu'à l'automne. L'**habitat**

n'a pas montré d'impact significatif sur la densité larvaire (P = 0.078), ce qui suggère que les larves ne se positionnaient pas de manière préférentielle au niveau du chenal ou de la vasière.

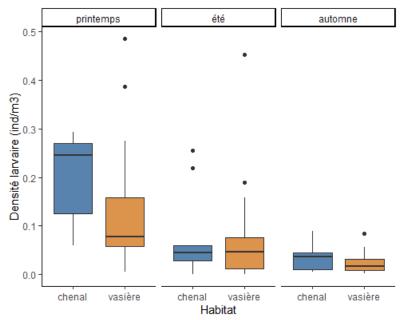


Figure 10 : Variation de la densité larvaire en fonction de la saison et des habitats du bassin maritime de la Rance en 2021

Les densités larvaires par trait de filet présentaient des différences significatives en fonction des **secteurs** (P < 0.001 ; Figure 11 ; Annexe 5). La densité formait une courbe en cloche, avec des valeurs minimales dans la baie de Saint-Malo (Baie) et à l'amont de la ria de la Rance (Ria 3). Les deux secteurs Ria 1 et surtout Ria 2 présentaient les abondances les plus élevées. Le barrage de la Rance se situe à la limite entre les secteurs Baie et Ria 1 qui ne montraient pas de différences significatives de densité larvaire. L'impact du barrage sur la connectivité longitudinale semble donc limité au regard de cette métrique car les abondances de larves sont comparables de part et d'autre du barrage, bien que les abondances dans le secteur ria1 semblent plus élevées (Tableau 3).

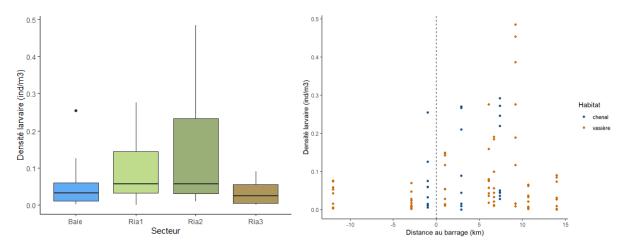


Figure 11 : Variabilité de la densité larvaire totale en fonction du secteur d'échantillonnage (à gauche) et de la distance au barrage (à droite) du bassin maritime de la Rance en 2021

La représentation cartographique de la densité larvaire pour chaque station et saison d'échantillonnage (Figure 12) permet d'identifier visuellement le préférendum spatio-temporel des larves. Le printemps apparait comme la saison la plus favorable vis-à-vis du recrutement larvaire. Les larves semblaient se concentrer sur le secteur Ria 2, encadré par les communes du Minihic sur Rance, Saint-Suliac et la Ville-Ès-Nonais. Ce secteur se situe

dans un élargissement de la Ria, formant une vaste poche. Ce phénomène d'agrégation localisée des larves avait tendance à diminuer au cours de l'année, allant vers une uniformisation progressive de la densité larvaire en automne.

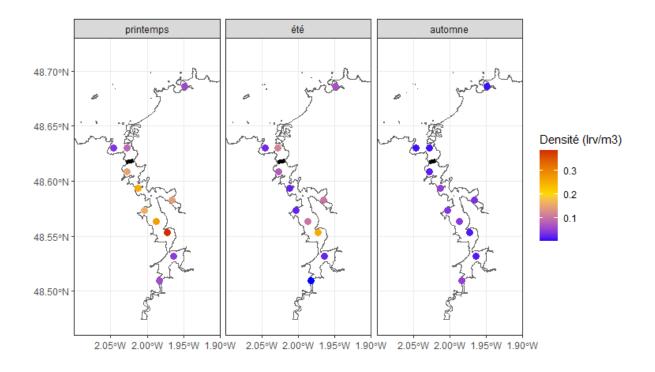


Figure 12 : Cartographie de la densité larvaire totale en fonction des stations et saisons d'échantillonnage sur le bassin maritime de la Rance en 2021

2. Diversité en taxons

La diversité taxonomique des larves apporte des informations précieuses permettant d'évaluer les différences inter-sites au sein de la Rance. Dans un premier temps, la richesse taxonomique et l'indice de Shannon ont été évalués sur la base du nombre de taxons uniques observés dans un échantillon, indépendamment du niveau de détermination. En effet, certaines larves ne peuvent pas être déterminées jusqu'au niveau de l'espèce, mais seulement au niveau du genre ou de la famille, en raison d'un stade de développement peu avancé ou d'une dégradation des tissus. Par exemple, les familles des gobiidae, blenniidae, ammodytidae, et dans une moindre mesure les labridae et syngnathidae, sont complexes à déterminer à l'espèce aux stades de développement très précoces. En conséquence, la richesse en taxon unique peut regrouper des individus ayant des niveaux de détermination différents, i.e. famille, genre et espèce. Elle sous-estime donc potentiellement la richesse spécifique réelle, car un taxon déterminé au niveau de la famille peut regrouper plusieurs espèces.

a) Richesse en taxons

38 espèces de poissons au stade larvaire ont été identifiées dans les échantillonnages de la baie de Saint-Malo et de la ria de la Rance. L'analyse de la richesse en taxon par trait de filet, en fonction des saisons a démontré une diversité maximale au printemps, décroissant ensuite de l'été jusqu'à l'automne (P < 0.001, Figure 13, Annexe 5). Bien que moins marqué que la saison, l'effet de l'habitat était significatif (P = 0.002), indiquant que le nombre de taxons était plus élevé dans le chenal que dans les vasières, notamment au printemps.

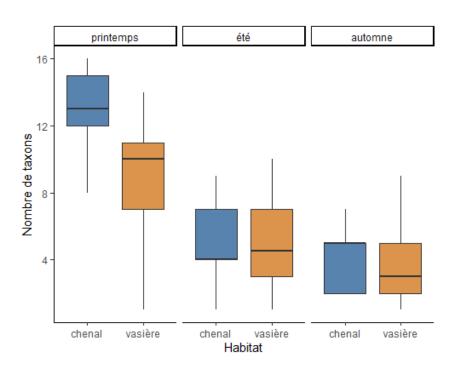


Figure 13 : Variabilité de la richesse en taxons uniques en fonction de la saison et des habitats sur le bassin maritime de la Rance et en baie de Saint Malo en 2021

La richesse en taxons par trait de filet était significativement influencée par les secteurs d'étude (P < 0.001, Figure 13, Annexe 5), avec des valeurs relativement faibles dans la baie de Saint-Malo. Une fois le barrage franchi, la diversité augmentait dans le premier secteur de la ria de la Rance (Ria 1), en raison de la diversification des espèces résidentes estuariennes. La richesse taxonomique était maximale dans les secteurs Ria 1 et 2, qui comportent de vastes anses et vasières. Le secteur Ria 3 est le plus en amont sur la ria et accueillait la diversité la plus faible de toute la zone d'étude.

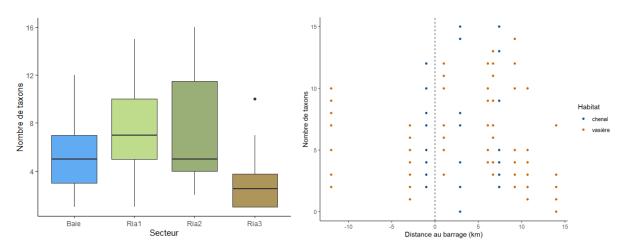


Figure 14 : Variabilité du nombre de taxons uniques en fonction du secteur d'échantillonnage (à droite) et de la distance au barrage (à gauche) sur le bassin maritime de la Rance et en baie de Saint Malo en 2021

La cartographie de la richesse en taxons icthyoplanctoniques en Rance suivant la saison reflète un appauvrissement après le printemps (Figure 15). On observe que le secteur Ria 2, situé au niveau de l'anse de Saint-Suliac, était celui qui accueillait le plus de taxons. Lorsqu'on remonte au niveau du secteur Ria 3, dans l'anse de Pleudihen sur Rance, le nombre de taxons chutait alors fortement, pour devenir le plus faible de l'ensemble du bassin maritime de la Rance.

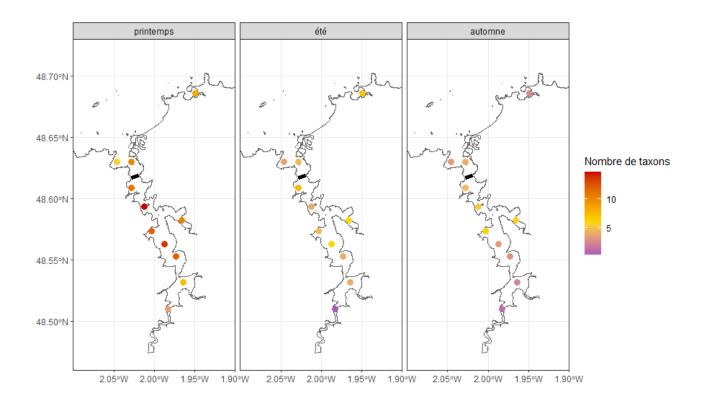


Figure 15 : Cartographie du nombre de taxons uniques en fonction des saisons sur le bassin maritime de la Rance et en baie de Saint Malo en 2021

b) Indices de Shannon

L'indice de Shannon permet d'estimer la diversité spécifique d'un milieu, en prenant en compte le nombre d'espèces présentes dans le milieu (nombre de taxons) et la répartition des individus au sein de ces taxons (équitabilité spécifique). Plus l'indice est élevé, plus la diversité et/ou l'équitabilité spécifiques sont fortes. Cet indice est donc complémentaire à une simple mesure de la richesse spécifique.

L'indice de Shannon était significativement influencé par la saison (P < 0.001, Annexe 5) avec des valeurs de diversité plus élevées au printemps que durant l'été ou l'automne (Figure 16). L'habitat échantillonné n'avait pas d'influence significative (P = 0.098), contrairement au secteur d'échantillonnage (P < 0.001, Figure 17). L'indice de Shannon était maximal au niveau du secteur Ria 1, et relativement similaire dans les secteurs Baie et Ria 2. La valeur d'indice la plus faible a été observée pour le secteur Ria 3.

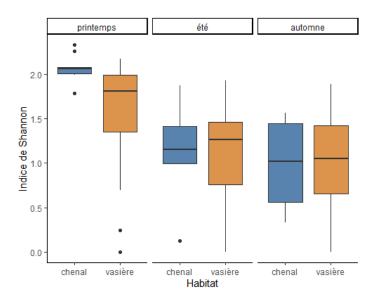


Figure 16 : Variabilité de l'indice de Shannon en fonction de la saison et des habitats sur le bassin maritime de La Rance en 2021

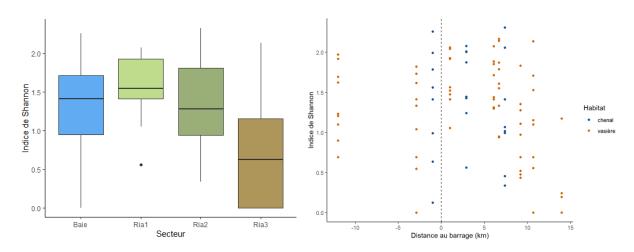


Figure 17 : Indice de Shannon en fonction du secteur d'échantillonnage (à droite) et de la distance au barrage (à gauche) sur le bassin maritime de la Rance et en baie de Saint Malo, en 2021

3. Diversité au niveau de la famille

a) Richesse au niveau de la famille

La richesse larvaire a également été évaluée au niveau de la famille afin d'obtenir une métrique de richesse basée sur un même niveau de détermination. La diversité taxonomique exprimée au niveau de la famille est moins précise que celle basée sur les espèces, mais elle apparait plus robuste dans le cas où les échantillons présentent différents niveaux de détermination. En effet, toutes les larves déterminées ont été identifiés à minima au niveau de la famille, tandis que les larves déterminées à l'espèce représentent seulement 43% de l'effectif déterminé.

17 familles de poissons au stade larvaire ont été identifiées dans les échantillonnages de la baie de Saint-Malo et de la ria de la Rance (Ammodytidae, Atherinidae, Gadidae, Blenniidae, Bothidae, Moronidae, Clupeidae, Syngnathidae, Labridae, Belonidae, Gobiidae, Carangidae, Liparidae, Callionymidae, Osmeridae, Soleidae, et Cottidae).

Dans l'ensemble, les patrons spatio-temporels mis en évidence par la richesse en familles restaient très similaires à ceux observés à partir de la richesse en taxons uniques. Cette observation souligne la reproductibilité et la relative robustesse des résultats présentés, même si l'ensemble des échantillons n'a pas pu être déterminé au niveau de l'espèce.

Le nombre de familles était significativement influencé par la saison d'échantillonnage (P < 0.001) et, dans une moindre mesure par l'habitat (P = 0.045). La Figure 18 représente le nombre de familles pour chaque saison et habitat. Le nombre de familles était maximal au printemps, puis diminuait progressivement de l'été jusqu'à l'automne.

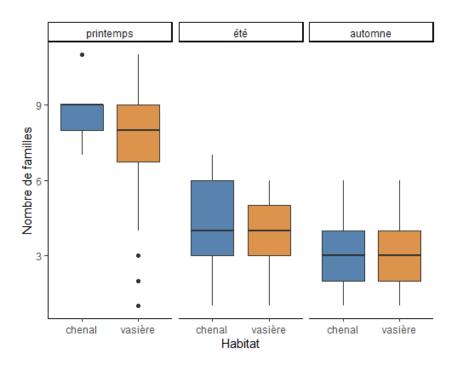


Figure 18 : Variabilité du nombre de familles en fonction de la saison et des habitats sur le bassin maritime de la Rance en 2021

De même, le nombre de familles identifiées variait significativement en fonction du secteur d'échantillonnage (P < 0.001; Annexe 5), comme l'illustre la Figure 19. En cohérence avec la densité totale et la richesse en taxons, la diversité au niveau de la famille était minimale en baie et à l'amont de la ria (Ria 3). Sur les secteurs aval (Ria 1) et médian (Ria 2), la diversité était maximale.

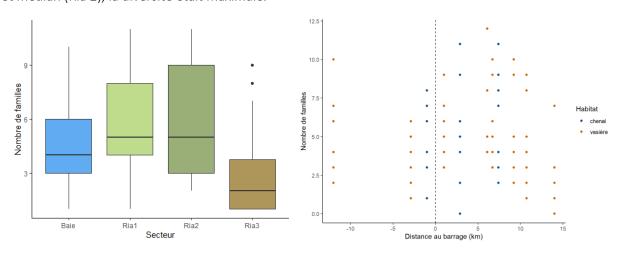


Figure 19 : Variabilité du nombre de familles en fonction du secteur d'échantillonnage (à droite) et de la distance au barrage (à gauche) sur le bassin maritime de la Rance et en baie de Saint Malo en 2021

La Figure 20 illustre également la diversité taxonomique importante au niveau de la famille au printemps, suivie d'un fort déclin progressif de l'été jusqu'à l'automne.

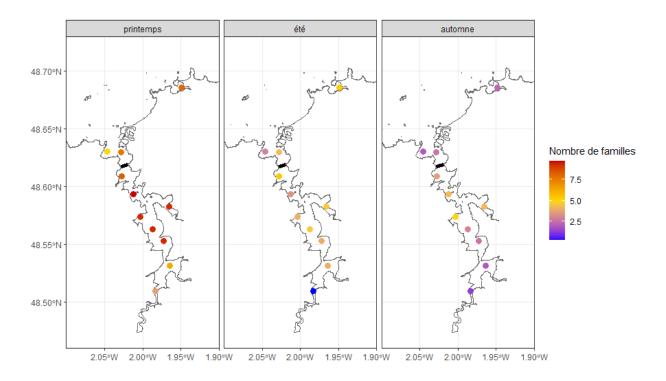


Figure 20 : Cartographie du nombre de familles du bassin maritime de la Rance et de la baie de Saint Malo en fonction des saisons, en 2021

b) Abondance relative des familles

L'abondance relative des familles taxonomiques a démontré une forte prépondérance des gobiidae et blenniidae au stade larvaire dans l'écosystème de la ria (Figure 21). Ces deux familles représentaient plus de la moitié de l'effectif larvaire, toutes saisons confondues. Les gobiidae présentaient un optimum de recrutement automnal, tandis qu'il était estival pour les blennidae. Ces taxons étaient rarement déterminables à l'espèce car les larves étaient très peu développées et similaires morphologiquement. Les espèces de la famille des gobiidae (gobie tacheté, buhotte, noir...) appartenaient quasi exclusivement à la guilde estuarienne. Les blenniidae présents en Rance comportaient principalement des espèces démersales de la guilde marine et estuarienne (MA et ER), non migratrices et pouvant vivre également en mer (ex. blennie gattorugine et mordocet). Les ammodytidae (lançons), gadidae (lieu jaune, motelle à 5 barbillons) et callionymidae (callionyme lyre) recrutaient principalement au printemps. Les syngnathidae (syngnathes) avaient une temporalité de recrutement opposée, leur arrivée étant majoritairement automnale.

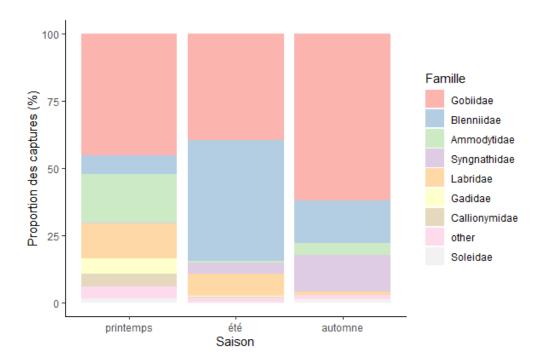


Figure 21 : Abondance relative des familles de larves échantillonnées sur le bassin maritime de la Rance en 2021

La cartographie des abondances relatives illustre la répartition des différentes familles larvaires présentes dans la baie de Saint-Malo et la ria de la Rance (Figure 22). Les répartitions variaient fortement suivant la saison et la localisation au sein du continuum baie, ria aval et amont. La distribution des différentes familles était plus équilibrée au printemps qu'en été et automne. Au printemps, des entrées importantes de larves d'ammodytidae marins ont été observées. En été, les larves de blennidae recrutaient fortement dans la baie et l'aval de la ria. A l'automne, la prépondérance des larves de gobiidae était maximale et une entrée de larves de syngnathidae marins était nettement visible. Les gobiidae étaient prépondérants dans la ria et l'anse de Rothéneuf, tout en restant peu représentés dans la baie. Le long du gradient spatial allant de la baie vers le haut de la ria, les gobiidae étaient présents majoritairement vers l'amont de la ria. Les blennidae étaient présentes sur l'aval de la ria et principalement représentés par la guilde marine.

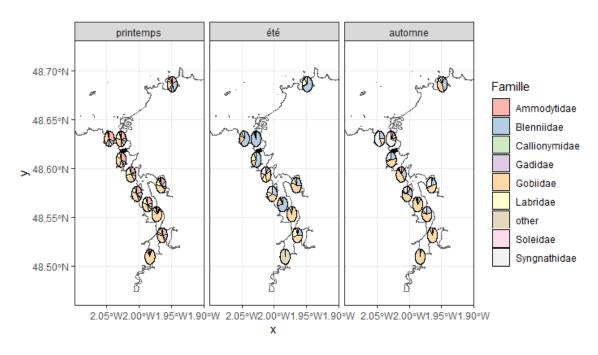


Figure 22 : Cartographie des abondances relatives des familles présentes suivant les trois saisons d'échantillonnage sur le bassin maritime de la Rance et en baie de Saint Malo, en 2021

4. Guildes d'usages

a) Abondance relative des guildes

Les Espèces Résidentes (ER) étaient prépondérantes dans le bassin maritime de la Rance (Figure 23). Elles vivent dans l'estuaire tout au long de leur cycle de vie. Leur proportion relative était plus importante à l'automne, certainement en raison d'une arrivée moindre de larves exogènes d'origine marine.

Les espèces **Ma**rines (**MA**) utilisant l'estuaire de façon sporadique, sans préférentiel temporel lors de leur cycle de vie, constituaient la deuxième guilde d'importance. Elles étaient présentes en toutes saisons, mais représentaient une part plus importante des assemblages en été.

La guilde des espèces Marines Juvéniles (MJ), utilisant l'estuaire lors de la phase juvénile, fréquente le bassin maritime de la Rance de façon marginale au printemps et à l'automne.

La guilde des espèces **Dia**dromes (**DIA**), effectuant leur cycle de vie alternativement dans les eaux continentales douces et marines était minoritaire, uniquement représentée par l'éperlan.

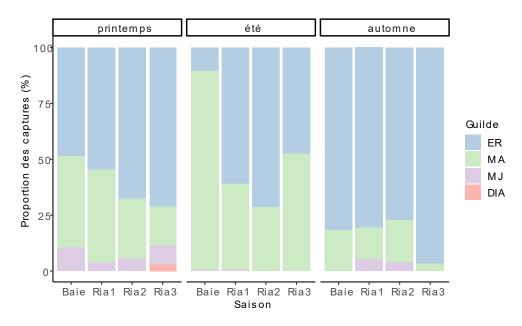


Figure 23 : Abondance relative des guildes d'usage des larves en fonction de la saison d'échantillonnage et des secteurs du bassin maritime de la Rance et en baie de Saint Malo en 2021

La distribution spatiale de ces différentes guildes tout au long du continuum amont — aval ne présente pas de tendance stable au fil des saisons (Figure 24). Au printemps, l'entrée et la circulation des espèces de la guilde marine était importante, comme le suggère leur présence jusqu'à la station la plus en amont de la ria. En été, les larves de la guilde marine étaient prépondérantes dans la baie de Saint-Malo et circulaient également en quantités notables dans la ria de la Rance. A l'automne, les assemblages larvaires étaient principalement constitués d'espèces estuariennes, comme les gobiidae.

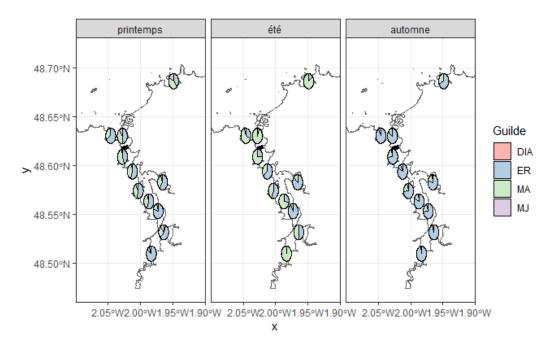


Figure 24 : Cartographie des abondances relatives des guildes d'usage des larves en fonction de la saison du bassin maritime de la Rance et en baie de Saint Malo en 2021

b) Densité des guildes

La densité en espèces marines (MA) variait significativement en fonction de la saison (P < 0.001; Figure 25; Annexe 5) et de l'habitat (P < 0.001), avec une densité supérieure observée dans le chenal. En revanche, le secteur d'échantillonnage n'avait aucun effet significatif sur la répartition de cette guilde, quels que soient les secteurs comparés deux à deux. La densité en espèces juvéniles marines (MJ) et en espèces résidentes (ER) variait significativement en fonction des saisons (P < 0.001) et des secteurs d'échantillonnage (P < 0.001). En revanche, l'habitat n'avait pas d'effet significatif sur ces guildes (P = 0.280 et 0.901 respectivement pour les espèces MJ et ER; Annexe 5).

La densité des larves de la guilde des poissons juvéniles marins MJ était environ dix fois plus faible que celle des poissons estuariens ER et marins MA. Le printemps représentait toujours la principale saison de recrutement, quelle que soit la guilde considérée. Les abondances larvaires des guildes de poissons estuariens (ER) et juvéniles marins (MJ) ne varient pas en fonction de l'habitat, alors que les abondances de poissons marins (MA) étaient plus élevées dans le chenal que dans les vasières, notamment au printemps.

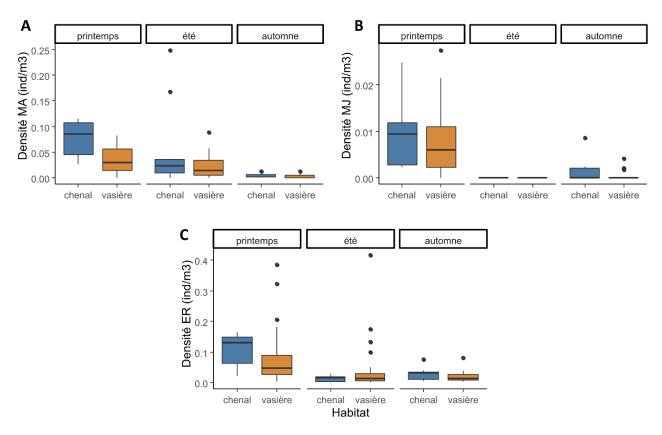


Figure 25 : Variation de densité des larves des espèces marines (A), marines juvéniles (B) et estuariennes (C) en fonction de la saison et l'habitat sur le bassin maritime de la Rance en 2021

En cohérence avec les tendances observées pour la densité totale, les densités larvaires de chaque guilde prise séparément ont révélé des valeurs plus faibles sur la Baie et le secteur Ria 3 en amont (Figure 26). Le secteur Ria 2 était toujours la zone présentant les densités les plus élevées, sauf pour la guilde marine, pour laquelle le pic de densité était observé dans le secteur Ria 1 situé en amont immédiat du barrage.

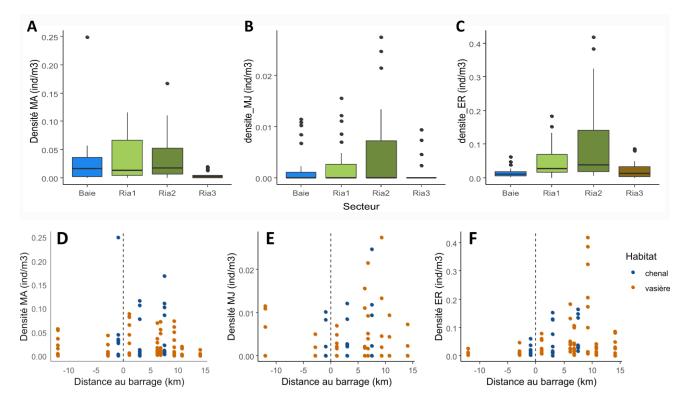


Figure 26 : Variabilité de la densité des larves des espèces marines (A, D), marines juvéniles (B, E) et estuariennes (C, F) en fonction des secteurs et de la distance au barrage du bassin maritime de la Rance et de la baie de Saint Malo en 2021

5. Synthèse des abondances et diversité locale en larves de poissons

Dans l'ensemble, l'analyse de la densité larvaire et de la diversité locale a démontré une influence majeure de la saison sur l'ensemble des métriques, avec des abondances et une richesse en taxons larvaires plus élevées durant le printemps que les deux autres saisons (Tableau 3). Ce résultat souligne que la majorité des recrutements en larves dans la ria de la Rance a lieu à cette période, quelle que soit la guilde écologique considérée (ER, MA, MJ). En été et à l'automne, les densités et la richesse en taxons larvaires sont beaucoup plus faibles. Cela indique un maigre recrutement larvaire au cours de ces périodes, et l'absence d'un certain nombre de taxons qui étaient présents au printemps. La perte de ces taxons peut être due à une mortalité des larves en raison de conditions environnementales défavorables ou à un biais dans l'efficacité de capture des larves et post-larves plus âgées lié à un changement de niche écologique lors de l'installation des larves (i.e. passage d'un mode de vie pélagique à benthique).

La localisation géographique des assemblages larvaires sur les différents secteurs du bassin maritime de la Rance était le second facteur le plus influent, avec un effet significatif pour six métriques sur les sept analysées (Tableau 3). Ce facteur a reflété les variations de composition et de densité larvaires le long du gradient amont-aval de la ria de la Rance. Les plus fortes valeurs d'abondance et de diversité ont été observées sur le secteur Ria 2, alors que les minimums étaient généralement observés dans la baie et l'amont de la ria (i.e. Ria 3). Ces observations soulignent l'intérêt majeur des secteurs centraux de la ria de la Rance pour l'accueil des larves de poissons. Les densités de larves ne présentaient généralement pas de différence significative entre les secteurs Ria 1 et Baie, situés de part et d'autre du barrage, ou pour certaines guildes, une augmentation en amont du barrage (Tableau 3). Ce résultat suggère une relative porosité du barrage vis-à-vis du passage des larves, car les espèces d'origine marine sont observées en amont. Seuls le nombre de taxons et la richesse en famille présentaient des différences entre ces secteurs, avec des valeurs plus élevées sur le secteur Ria 1. Ce

résultat est essentiellement lié à la présence d'espèces estuariennes dans la ria, qui ne sont pas collectées dans la baie.

Enfin, les densités de larves n'étaient pas significativement influencées par l'habitat d'échantillonnage, à l'exception des espèces marines qui étaient plus abondantes dans le chenal (Tableau 3). Cette tendance a également été observée au niveau de la richesse en taxons et en familles, avec une diversité plus élevée dans le chenal en raison de la présence d'espèces d'origine marine. Néanmoins, ce résultat suggère une absence de sélection des larves vis-à-vis de l'habitat pour la plupart des espèces estuariennes et juvéniles marines, à ce stade de développement.

Tableau 3 : Synthèse des analyses statistiques de la diversité alpha via différents indices et valeurs suivant les paramètres de saisonnalité, habitat et secteur du bassin maritime de la Rance (Anova, suivi d'un test post hoc de Tukey ; les cases en bleu sont significatives, * peu significatif, ** significatif, *** très significatif)

	Densité larvaire	Richesse taxon	Richesse famille	Indice shannon	Densité espèces marines	Densité espèces juvéniles marines	Densité espèces résidentes
Saison	***	***	***	***	***	***	***
Eté - printemps	prin > été	prin > été	prin > été	prin > été		prin > été	prin > été
Automne - printemps	prin > aut	prin > aut	prin > aut	prin > aut	prin > aut	prin > aut	prin > aut
Automne - été	été > aut		été > aut		été > aut		
Habitat		**	*		***		
vasière - chenal		che > vas	che > vas		che > vas		
Secteur	***	***	***	***		**	***
Ria1-Baie		ria1 > baie	ria1 > baie				
Ria2-Baie	ria2 > baie	ria2 > baie	ria2 > baie			ria2 > baie	ria2 > baie
Ria3-Baie				baie > ria3			
Ria2-Ria1			•				ria2 > ria1
Ria3-Ria1		ria1 > ria3	ria1 > ria3	ria1>ria3			
Ria3-Ria2	ria2 > ria3	ria2 > ria3	ria2 > ria3	ria2 > ria3		ria2 > ria3	ria2 > ria3

D. Analyse de la diversité bêta des larves de poissons

La diversité bêta permet d'évaluer la dissimilarité taxonomique entre les paires d'échantillons et s'exprime par l'indice de Jaccard. La valeur de cet indice peut être divisée en deux composantes : le remplacement (turnover) et l'emboitement (nestedness). La complémentarité de ces deux composantes permet de mieux appréhender les processus impliqués dans la dynamique de structuration des assemblages larvaires.

Les valeurs de l'indice de Jaccard ont été calculées sur la base des taxons uniques déterminés et variaient entre 0 et 1, avec une moyenne de 0.77 pour l'ensemble du jeu de données. En moyenne, le turnover était la composante dominante (0.56) par rapport à l'emboitement (0.20). Cela indique que les différences entre échantillons étaient principalement liées à des changements d'espèces plutôt qu'à des pertes de richesse dans les assemblages.

La décomposition de la variance des trois indices en fonction de la saison (printemps, été, automne), de l'habitat (chenal, vasière) et du secteur (baie de Saint-Malo versus secteurs de la ria de la Rance) a démontré l'influence dominante de la saison sur la structure des assemblages. Le Tableau 4 représente les proportions de variance de la diversité bêta expliquées par les paramètres saison, habitat et secteur. Leur importance était très variable, exprimée dans leur ordre d'importance ci-dessous.

• Le facteur **saison** explique 21% de la variance de l'indice de Jaccard et 24% du turnover. La saison était donc le principal facteur qui explique la différence de composition au sein des communautés larvaires. Contrairement à l'emboitement, le turnover était important entre les différentes saisons (24% de la

- variance), ce qui indique un changement des espèces capturées au fil du temps plutôt qu'un appauvrissement de la communauté.
- Le **secteur** (Baie, Ria 1, Ria 2, Ria 3) explique seulement 3% de la variance de l'indice de Jaccard, mais 19% de la variance de l'emboitement. Ce résultat traduit un emboitement des communautés le long du gradient amont aval sur la Rance, en lien avec la diminution de la richesse spécifique en remontant vers l'amont de la ria (Figure 15).
- L'habitat de type chenal ou vasière explique moins de 1% de la variance des trois indices de diversité bêta. Son effet sur la structuration des assemblages larvaires au sein de la Rance était donc négligeable au regard de la saison et du secteur.
- Le **résidu**, c'est-à-dire le pourcentage de variance de la diversité bêta ne pouvant être expliqué par les facteurs saison, habitat ou secteur représente environ 76% pour chaque indice. Ce résultat met en évidence une forte variabilité dans la composition taxonomique des assemblages.

Tableau 4 : Décomposition de la variance de la diversité bêta en fonction des trois facteurs structurants (saison, habitat et secteur) pour les trois indices : indice de Jaccard, remplacement et emboitement

	Indices							
	Jaccard Remplacement Emboiteme							
Saison	0.206	0.235	0.051					
Habitat	0.004	0.009	-0.022					
Secteur	0.035	0.004	0.193					
Résidu	0.763	0.768	0.753					

L'influence de la saison étant majoritaire, la description de la diversité bêta a par la suite été réalisée au regard de ce paramètre (Figure 27).

La valeur de l'**indice de dissimilarité de Jaccard** était de 0,6 au printemps et a significativement augmenté jusqu'à 0,8 en automne (P < 0.001, Figure 27). Cette tendance reflète une augmentation de la structuration spatiale des assemblages larvaires au fur et à mesure de l'avancée du cycle de recrutement annuel. C'est-à-dire que les différences de composition entre les échantillons collectés durant une même saison ont tendance à augmenter du printemps jusqu'à l'automne.

Le **remplacement** des taxons entre les stations affichait des valeurs deux à trois fois plus élevées que l'emboitement. Il représentait donc la composante majoritaire de la diversité régionale (bêta) de la ria de la Rance. Sa valeur augmentait au fil de l'année, passant de 0,4 à 0,65. Ce résultat suggère qu'au printemps, les différentes espèces étaient réparties dans la ria sans démontrer de fortes structurations spatiales. Au fur et à mesure du cycle annuel, les différences dans la composition des assemblages étaient plus marquées et suggèrent une répartition différente des espèces le long du gradient longitudinal aval – amont de la ria.

L'emboitement des communautés avait globalement un effet plus modéré que le remplacement pour expliquer la diversité bêta. L'emboitement variait peu, il a diminué faiblement au fil de l'année, passant de 0,2 à 0,1. Au printemps, les espèces des guildes non résidentes (marines, marines juvéniles, diadromes) étaient plus représentées dans la baie et à l'aval de la ria. L'occurrence de ces espèces non résidentes a progressivement diminué au printemps et en automne, conduisant à un appauvrissement de la richesse de ces taxons à l'échelle de la ria et donc, à une certaine homogénéisation tout au long du continuum amont-aval. De plus, le front de colonisation des espèces marines était moins haut en automne, les syngnathidae et ammodytidae étaient quasiment absents du secteur Ria 3. Les gobiidae, appartenant à la guilde estuarienne, étaient de plus en plus présents (Figure 23), et dans une moindre mesure les blenniidae. Le préférendum écologique de ces deux

familles couvre donc une large partie du continuum aval – amont de la ria, notamment grâce à leur tolérance aux fluctuations environnementales (salinité, température, oxygénation...).

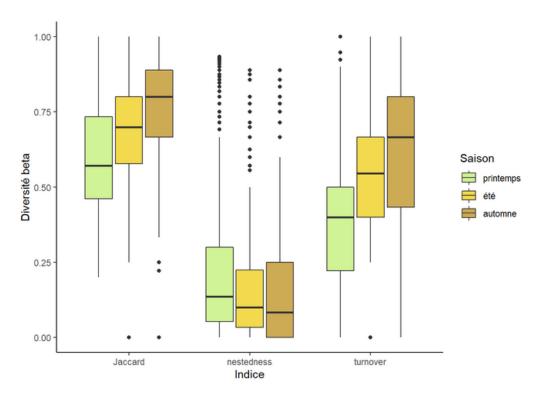


Figure 27 : Boxplot de la diversité bêta (indice de Jaccard), composée du nestedness et du turnover

En résumé, l'analyse de la diversité bêta a mis en évidence une forte structuration des assemblages larvaires entre les saisons et le long du continuum mer – ria aval et amont. En revanche, le type d'habitat d'échantillonnage n'avait pas un effet structurant, comme l'avait déjà suggéré l'analyse des densités et de la diversité locale.

Les différences de composition des assemblages entre les saisons et les sites étaient principalement liées à la présence de taxons différents, comme l'indiquent les valeurs élevées de turnover. Ces différences spatiales avaient tendance à augmenter au cours des saisons, suggérant une diminution progressive de la connectivité ou une sélectivité spatiale plus marquée des taxons. Le phénomène d'emboitement était beaucoup plus faible et essentiellement observé le long du gradient longitudinal de la ria de la Rance, en lien avec la diminution de la richesse spécifique sur les secteurs amonts.

E. Abondance des stades juvéniles et adultes

Afin d'évaluer la capacité des larves à s'établir dans la ria pour leur grossissement, des échantillonnages au chalut à perche et au verveux ont été effectués. Ces engins de pêche aux mailles de 1 cm visent les stades de développement post-larvaires, juvéniles et adultes.

La pêche au chalut à perche a été réalisée à l'automne 2021 sur l'ensemble des stations suivies au filet ichtyoplanctonique. Huit traits de chalut sur treize ont été relevés sans capture de poisson et un total de 8 espèces a été observé. Quatre espèces de gobiidés ont été capturés, comportant des individus aux stades juvénile et adulte : *Pomatoschistus microps* et *Pomatoschistus minutus*, *Gobius paganellus* et *Gobius niger*. Les

espèces suivantes ont toutes été échantillonnées à des stades de développement peu avancés, les tailles étant très réduites par rapport aux tailles adultes observées en mer ou dans la littérature : le crénilabre mélops (*Symphodus melops*), la vieille (*Labrus bergylta*), l'hippocampe (*Hippocampus hippocampus*) et le callionyme lyre (*Callionymus lyra*). Les données d'échantillonnage et de biométrie sont présentées en Annexe 4.

Afin de comparer les échantillonnages au chalut à perche avec les suivis DCE réalisés en Rance et en baie du Mont Saint-Michel, les densités ont été calculées en individus par hectares. La densité des poissons échantillonnés au chalut à perche, toutes espèces confondues, était de **21,3 individus par hectare** à l'automne 2021.

Les **pêches au verveux** dans la filandre de pré salé ont permis de capturer 4 espèces, dont une espèce qui n'avait pas été observée lors des pêches au chalut : le mulet porc. Ce protocole de pêche visait à apporter des données qualitatives en termes de présence / absence d'espèces, si bien que les données d'abondance ne peuvent être comparées avec d'autres protocoles. Lors des deux marées de pêche, 12 mulets porcs juvéniles (*Chelon ramada*) et 27 gobies de trois espèces à des tailles variables (12 *Pomatochistus microps*, 14 *Pomatochistus minutus*, 1 *Gobius paganellus*) ont été capturés.

Dans l'ensemble, les espèces de poissons capturés dans la ria de la Rance au chalut ou au verveux étaient de petite taille par rapport aux tailles adultes fréquemment observées dans la littérature. Les poissons étaient majoritairement au stade juvénile, à l'exception des gobies pour lesquels des tailles adultes ont été observés.

IV. DISCUSSION

A. Fonctionnement de la nourricerie de la Rance

1. Caractéristiques des assemblages larvaires

La densité larvaire était significativement supérieure dans la ria de la Rance par rapport à la baie de Saint-Malo. Les larves échantillonnées dans la ria tout au long de l'année étaient de très petite taille, avec un stade de développement très peu avancé. La présence de jeunes larves tout au long de l'année suggère un recrutement larvaire fonctionnel et régulier, bien que variable dans son intensité et en fonction des guildes écologiques. Par la suite, il était vraisemblable que les larves aient rencontré des difficultés d'installation dans la ria de la Rance. En effet, la distribution des classes de tailles larvaires était clairement déséquilibrée en faveur des larves très peu développées. Les larves plus âgées, les post-larves et les juvéniles étaient très peu présents dans la ria de la Rance, quelles que soient leurs guildes écologiques. On peut néanmoins citer quelques exceptions. Par exemple, certaines espèces marines, tels que le lieu et l'orphie, arrivent dans la ria à des stades post-larvaires plus avancés, mesurant alors quelques centimètres.

Deux groupes écologiques aux fonctionnements bien distincts étaient présents dans le bassin maritime de la Rance.

- 1) Le groupe prépondérant en densité était composé de larves appartenant à la guilde résidente estuarienne, comme les gobiidés et blenniidés. Ces espèces réalisent l'ensemble de leur cycle de vie au sein de la ria. Les larves des espèces résidentes estuariennes sont issues d'événements de reproduction se produisant dans la ria ou en zone côtière proche, comme en témoigne le stade de développement très précoce mis en évidence dans les échantillons.
- 2) Les larves d'origine marines, appartenant aux guildes MA, MJ, DIA constituaient le second groupe, représentant 39 % de l'effectif global, toutes saisons confondues. Les larves marines (MA) représentaient 35,5% de l'effectif global, contre 3,7% pour les espèces utilisant l'estuaire pour leur phase juvénile (MJ) et 0,1% pour les diadromes (DIA). La reproduction de ces espèces est essentiellement marine, notamment pour les juvéniles marins (MJ), mais peut également intervenir

dans le bassin de la Rance pour certaines espèces côtières, telles que la vieille (Labrus bergylta), l'hippocampe (Hippocampus hippocampus), ou encore le callionyme lyre (Callionymus lyra). En effet, le caractère maritime de la ria de la Rance peut offrir des conditions favorables pour l'ensemble du cycle de vie de ces espèces, contrairement à un estuaire classique marqué par d'importantes fluctuations physico-chimiques. En revanche, la reproduction des espèces diadromes (DIA) et marines juvéniles (MJ) observées en estuaire est essentiellement marine. Pour ces espèces, la ria de la Rance peut constituer une zone de puits conduisant à la perte d'individus si les larves et les juvéniles ne rencontrent pas de conditions environnementales favorables à leur développement.

Parmi les espèces de la guilde diadrome (DIA), seul l'éperlan (Osmerus eperlanus) a été échantillonné lors de cette étude, au stade larvaire. En estuaire, la guilde diadrome (DIA) est généralement dominée par trois espèces : le flet, le mulet et l'anguille. Aucune de ces espèces n'a été capturée lors des échantillonnages au filet a plancton. Cette technique d'échantillonnage n'est pas adaptée pour les espèces présentant un caractère benthique. L'absence de civelle dans les prélèvements pourrait s'expliquer par une faible densité et une pêche diurne. En revanche, la capture de larves de flets (avant installation) et de larves et juvéniles de mulets était attendu avec le filet. Ces derniers ont toutefois été capturés au stade juvénile au niveau de la filandre à l'aide du verveux, ce qui suggère une forte sélectivité des jeunes stades pour les zones intertidales, notamment du schorre où ils profitent des ressources trophiques disponibles à pleine mer.

Les lamproies marines et les saumons n'exploitent plus la ria et le bassin versant de la Rance depuis quelques décennies (https://www.observatoire-poissons-migrateurs-bretagne.fr/etudes-et-suivis-sur-les-poissons-migrateurs-en-bretagne-2017/category/193-volet-poissons-migrateurs-2016-35). Les écluses du canal d'Ille et Rance amoindrissent la continuité écologique pour les espèces diadromes, la première étant celle du Châtelier, en aval de Dinan. La grande alose est présente en aval des premières écluses. La seule espèce diadrome encore en mesure de coloniser l'amont du bassin de manière régulière est l'anguille. Elle fait l'objet d'un effort de restauration de la continuité écologique, avec la présence d'une passe à civelles et anguillettes sur le barrage de Rophémel et sur l'ouvrage du Châtelier.

2. Un recrutement spatio-temporel contrasté

Le principal facteur structurant le peuplement larvaire de la Rance était lié à la saison. Le recrutement des larves de poissons était principalement printanier : la richesse en taxon et la densité totale étaient maximums au printemps. Ces paramètres ont ensuite diminué de façon progressive de l'été jusqu'à l'automne. Le recrutement printanier et estival est un phénomène couramment observé dans d'autres estuaires, tel Mondego au Portugal (Primo et al., 2011), Chesapeake au Canada (Campfield & Houde, 2011). La température est généralement citée comme étant parmi les principaux facteurs des variations observées (Faria, Morais, & Chícharo, 2006; Marques et al., 2006; Campfield & Houde, 2011; Amorim et al., 2016; Zhang et al., 2019; Guerreiro et al., 2021). En effet, l'occurrence des larves est étroitement liée à la dynamique et la stratégie de reproduction des espèces. Les données ont démontré des différences fortes en fonction des familles échantillonnées. Par exemple, les larves de Callionymidae, Soleidae et de Gadidae étaient essentiellement observées au cours de la campagne printanière, alors que la proportion de Syngnathidae augmentait au cours des saisons. D'autres espèces, comme les Gobiidae ou les Blenniidae, étaient observées lors des trois campagnes ce qui suggère l'occurrence de plusieurs événements de reproduction au cours de l'année, ce qui classiquement observé chez les espèces estuariennes de petites tailles tel que les gobies.

Les larves des espèces d'origine marine (MA), et surtout des juvéniles marins (MJ), étaient essentiellement présentes au printemps. La chute des densités pour les deux saisons suivantes peut poser la question du succès de l'installation des larves dans la ria de la Rance. En effet, il n'a pas été possible d'observer de croissance sur les larves et post-larves capturées entre les trois campagnes, ce qui suggère une importante mortalité.

Le deuxième facteur structurant le peuplement larvaire de la Rance était d'ordre spatial. Sur une échelle longitudinale amont — aval couvrant les différents secteurs du bassin maritime de la Rance, les larves démontraient des différences de densité significatives. Les secteurs Ria 1 et Ria 2 en amont du barrage présentaient des densités larvaires supérieures à celles observées en baie de Saint-Malo. Les larves semblaient donc se concentrer principalement sur le secteur central de la ria, Ria 2 au niveau de Saint-Suliac. Cette zone de forte densité où se rassemblent les larves et les très jeunes poissons semble faire office de nourricerie. Il y a une quarantaine d'années, la zone de nourricerie principale de la Rance était située plus en amont, sur la plaine de Pleudihen sur Rance (Le Mao, 1985). En ce qui concerne les poissons benthiques et démersaux, les nourriceries les plus importantes sont généralement localisées dans les zones littorales abritées comme les estuaires et baies (Desaunay, Perodou, & Beillois, 1981).

Il est difficile d'établir si les larves ont un rôle actif ou non dans leur répartition contrastée au sein de l'estuaire. Sont-elles capables de se maintenir sur des zones de préférendum environnementaux ? Ou bien s'agit-il d'une répartition passive, due aux mouvements des masses d'eau dans la ria ? Le fonctionnement de l'usine marémotrice influence fortement le cycle des marées en Rance, avec une phase de flot plus rapide qu'en mer et une phase de jusant beaucoup plus lente et étalée dans le temps. Les courants dans la ria de la Rance sont importants, avec un courant de flot supérieur à celui du jusant. Dans ce contexte, certaines larves possédant des capacités motrices pourraient remonter la Rance en utilisant le transport tidal passif, puis se maintenir de façon active sur les habitats favorables grâce à un jusant modéré. Des vitesses de déplacements larvaires vers l'amont estuarien de plusieurs dizaines de kilomètres en quelques jours ont déjà été documentées (Jager, 1999). L'hypothèse d'un transport actif reste cependant peu probable pour la grande majorité des ichtyolarves qui sont de très petite taille, avec une capacité de déplacement très restreinte, fortement contrainte par le flot et le jusant. Néanmoins, cette hypothèse est plus envisageable pour les larves d'origine marine qui sont globalement de plus grande taille que les larves estuariennes.

Le temps de résidence de l'eau dans la ria semble être un facteur plus pertinent pour expliquer la densité larvaire supérieure dans la ria. En effet, le temps de résidence est d'environ 1,5 jours dans la petite baie de Saint-Malo, contre 2 jours en vive eau et 4 jours en morte eau dans le secteur Ria 1 en amont immédiat du barrage. Il est d'environ 8 jours dans le secteur central Ria 2 à Saint-Suliac, et d'environ 20 jours pour l'eau saumâtre et douce du secteur amont Ria 3 délimité par l'écluse du Châtelier (Conseil scientifique du plan de gestion des sédiments de l'estuaire de la Rance, 2022). Le temps de résidence de l'eau dans la Rance est donc largement supérieur à celui de la baie, surtout au niveau de la partie amont de la Ria. Il est probable que la ria fonctionne comme un réservoir, permettant l'accumulation progressive de larves grâce à ce différentiel de temps de résidence des masses d'eau. Les larves s'accumuleraient donc progressivement dans le secteur Ria 1, puis de façon plus concentrée dans le secteur Ria 2 qui a un temps de résidence de l'eau plus long. Le secteur amont Ria 3 est faiblement saumâtre en raison de l'apport d'eau douce de la Rance, avec une salinité avoisinant 32,5 g.l⁻¹ aux stations RV1 et RV2. Il est probablement moins favorable à la survie des larves non résidentes et moins accessible car plus éloigné de la mer. Cela pourrait expliquer la faible densité larvaire observée sur ce secteur malgré un temps de résidence de l'eau qui y est maximal.

Dans l'ensemble, les habitats de type chenal ou vasière n'ont pas d'effet significatif sur la densité de larves dans la colonne d'eau. Ainsi, les larves ne démontraient pas de positionnement préférentiel, à l'exception des larves appartenant à la guilde marine (MA). Ces dernières étaient retrouvées plus abondamment dans le chenal, ce qui a également contribué à augmenter la richesse sur ce secteur. Il est possible que ces larves d'origine marine transitent majoritairement au sein des principales veines de courant, sans accéder aux milieux latéraux. En général, les zones de vasières et de schorres sont reconnues comme des habitats favorables pour les jeunes stades de poissons, car ils fournissent des refuges contre les prédateurs ainsi qu'une importante disponibilité en ressource trophique (França, Costa, & Cabral, 2009; Loureiro, Reis-Filho, & Giarrizzo, 2016). A l'heure actuelle aucune donnée disponible ne permet de déterminer si la disponibilité en ressource trophique présente

un caractère limitant sur la Rance pour la croissance des larves et juvéniles de poissons. La valeur de nourricerie des habitats intertidaux a été mise en évidence pour plusieurs espèces et groupes écologiques, notamment au stade juvénile (Cattrijsse & Hampel, 2006; Teichert et al., 2018). Comme détaillé précédemment, il est probable que les larves échantillonnées dans le cadre de ce projet n'aient pas les capacités natatoires suffisantes pour sélectionner et se maintenir sur un habitat spécifique en raison de leur petite taille, ce qui explique les différences avec les études précédemment citées qui portent sur des poissons juvéniles.

3. Une ria connectée à la mer

Ces échantillonnages n'ont pas mis en évidence d'effet significatif de la présence du barrage sur la connectivité de la mer vers l'estuaire pour les assemblages larvaires. En effet, les densités larvaires entre la baie de Saint-Malo et la partie aval de la ria de la Rance (secteur Ria 1) étaient soit non différentes, soit supérieures en amont du barrage. Les espèces d'origine marine pénétraient dans la ria lors du flot, via les vannes et turbines du barrage et leur densité était comparable, voire supérieure dans la ria par rapport à la baie de Saint-Malo. La guilde marine était principalement présente sur les secteurs Ria 1, puis Ria 2. La guilde des juvéniles marins était présente principalement dans le secteur médian Ria 2, suivi du secteur aval Ria 1. Ces larves d'origine marine étaient présentes en plus faible quantité dans la baie de Saint-Malo. Cette accumulation de larves marines dans les parties aval et médiane de la ria peut s'expliquer par différents scénarios. Si les larves d'origine marine ne sont pas ou peu mobiles, leur sur-représentation serait uniquement due à un temps de résidence de l'eau plus important en Rance. En effet, au début de la vague de recrutement, une accumulation se réalise dans le secteur Rance où les larves séjournent sur une plage de temps supérieure à la baie de Saint-Malo. La ria de la Rance agirait alors comme un réservoir pour les larves d'origine marine (i.e. reproduction en mer), qui se remplirait progressivement.

Le débit de la Rance maritime est canalisé via les turbines et vannes du barrage, ce qui entraine une forte accélération du courant et des turbulences importantes, surtout lors du flot, avec des pointes de courant à 2 m.s⁻¹ en amont des vannes et jusqu'à la pointe de Cancaval (Conseil scientifique du plan de gestion des sédiments de l'estuaire de la Rance, 2022). En remontant ensuite progressivement vers l'amont, les vitesses diminuent mais peuvent atteindre 1,2 – 1,4 m/s à la cluse lors des pics de flot. Le franchissement du barrage peut alors potentiellement altérer l'état physiologique des larves et réduire leur capacité de survie. Cet impact est probablement supérieur lors du jusant, car l'eau est majoritairement évacuée par turbinage, ce qui pourrait entrainer plus de dommages sur les larves qu'un passage par les vannes. L'impact des fortes vitesses de courant et de la pression sur la survie des larves n'a pas pu être étudié au cours de notre étude. Néanmoins, Le Mao (1985) avait établi que le passage des turbines d'axe horizontal, d'un diamètre de 5,35 m et avec une vitesse de rotation 94 tours/min, pouvait être essentiellement impactant pour les poissons adultes. Pour les jeunes stades, les impacts observés étaient principalement indirects, notamment via la prédation dans les bancs désorganisés en sortie de barrage par les oiseaux ou les poissons prédateurs.

B. Comparaison avec d'autres études

1. Comparaison des assemblages et des stades larvaires

Il existe un manque criant de connaissances sur les populations larvaires estuariennes en France et en Europe (Amorim et al., 2016). La stratégie de reproduction de nombreuses espèces de poissons implique d'émettre d'énormes quantités d'œufs pour pallier à un taux de mortalité extrêmement important durant les stades de vie larvaire et juvéniles. Les œufs et larves de poissons peuvent être benthiques ou pélagiques, mais leurs capacités motrices restent extrêmement limitées ce qui les rend vulnérables face aux prédateurs et à des environnements parfois défavorables à leur survie. Au cours de leur développement, de larves en post-larves, puis en juvéniles, le taux de mortalité des individus décroit de façon significative. Ces différences de taux de survie entre stades ontogéniques rendent complexe l'interprétation des différences entre les assemblages de différents estuaires. En effet, les taux de mortalité sont extrêmement variables et dépendent des espèces

considérées, de leurs stades de développement, des conditions environnementales et biologiques de chaque estuaire.

Cette étude est la deuxième dédiée au compartiment ichtyoplanctonique du bassin maritime de la Rance. En conséquence, il existe une source de données fournissant des références historiques pour ce compartiment. Une trentaine de traits de filet a plancton avait été réalisé par Le Mao de fin avril à mi-juillet 1982, sur l'ensemble de la ria de la Rance permettant d'identifier 19 espèces au stade larvaire, appartenant aux guildes des espèces résidentes (n = 9), marines (n = 4), marine juvéniles (n = 6) et aucune diadrome. Cet effort de prélèvement, presque équivalent à une de nos saisons d'échantillonnage, a été réalisé sur une période à cheval entre les campagnes d'échantillonnages du printemps et de l'été 2021. La richesse spécifique larvaire constatée en 1982 apparait donc du même ordre de grandeur que celle observée à l'automne 2021 (15 espèces), mais plus faible que celle observée au printemps (31 espèces). Une comparaison quantitative de ces données avec les densités observées en 2021 n'est malheureusement pas possible car les densités par espèces n'avaient pas été calculées.

Les assemblages larvaires de la Rance ont été comparés à ceux des estuaires de la **Gironde** et de la **Charente**, qui ont été échantillonnés avec des protocoles analogues en 2013 et 2014 (Andreola & Lepage, 2017). Dans ces estuaires, des traits de filets ichtyoplanctoniques ont été réalisés en subsurface et au fond, ce qui permet de déterminer l'efficacité relative des deux modes de pêche. Néanmoins, la densité de larves échantillonnées était relativement similaire entre les traits réalisés en subsurface et au fond. Les larves et post-larves de gobies, d'anchois et de sprats constituaient près de 91% de l'abondance des captures réalisées en Charente et près de 95% des captures réalisées en Gironde. Au total, 17 espèces ont été capturées en Charente (contre 20 en Gironde). Neuf espèces étaient rencontrées au stade larvaire/post-larvaire (contre 13 en Gironde), et 8 étaient exclusivement rencontrées au stade juvénile/adulte (contre 7 en Gironde).

- La première différence notable entre la Rance et ces estuaires concerne le stade de développement des individus capturés. Malgré un échantillonnage mensuel en Gironde et Charente, les très jeunes larves sont quasiment absentes et les post-larves supérieures à 10 mm constituent l'essentiel de la communauté, quel que soit le taxon considéré. A l'inverse, sur la Rance, les stades larvaires précoces étaient extrêmement dominants dans les prélèvements, et les post-larves quasiment absentes. Bien que cette différence puisse être liée à un biais d'échantillonnage due à l'absence d'échantillonnage benthique sur la Rance, cette hypothèse est peu probable au regard de l'importance de ce différentiel. En effet, même si des espèces benthiques, telles que les gobies, ont tendance à présenter des tailles plus élevées au fond, la taille moyenne annuelle des captures en subsurface est de 15 mm en Gironde, avec quelques individus allant jusqu'à 30 mm. Sur la Rance, la taille moyenne annuelle reste inférieure à 5 mm pour les larves de ces mêmes espèces. De plus, les espèces pélagiques, telles que l'anchois ou le sprat devraient être efficacement capturées, même aux stades post-larves et juvéniles. Par exemple, sur la Gironde, ces espèces étaient plus abondantes dans les traits de filet en subsurface qu'au fond et présentaient des tailles moyennes annuelles de 20 et 35 mm respectivement, avec des post-larves allant jusqu'à plus de 40 et 60 mm.
- La seconde différence est liée à l'absence de croissance notable dans les cohortes de recrutement. En Gironde et Charente, les larves et post-larves présentent des classes de taille relativement équilibrées. La croissance des cohortes y est bien visible tout au long de l'année, que ce soit pour les espèces résidentes (ex. gobiidés), ou les espèces marines (ex. anchois et sprat). En revanche, sur la Rance, les tailles des captures étaient restées stables pour toutes les espèces et n'ont pas permis de mettre en évidence de croissance dans les cohortes de recrutement. Par exemple, les gobiidés ne démontraient pas de croissance par cohortes de taille tout au long de l'année, avec une taille moyenne annuelle

inférieure à 5 mm, contre 20 mm de moyenne annuelle sur la Gironde. Ce résultat est en lien direct avec l'absence de larves de grande taille et de post-larves dans les captures. Il suggère une nette rupture entre les populations larvaires et post-larvaires, possiblement liée à un très faible taux de survie des larves dans le bassin maritime de la Rance.

• Enfin, les abondances larvaires sont différentes selon les estuaires. En Rance, la densité larvaire moyenne d'avril à septembre était de 0.08 individus/m³. Cette valeur est nettement inférieure à la densité larvaire moyenne de la Gironde sur la même plage saisonnière (i.e. 0.17 individus/m³ en subsurface). Ces différences de densité entre la Gironde et la Rance peuvent s'expliquer par des différences de recrutement larvaire, mais également par des variations de survie entre les deux estuaires. Le taux de survie des jeunes larves est extrêmement faible chez beaucoup d'espèces de poissons en raison de la vulnérabilité des jeunes stades face aux risques de prédation ou encore de manque de nourriture. Ces risques diminuent au cours du développement avec l'apparition de capacités motrices permettant de développer des comportements d'échappement et de recherche de nourriture. En conséquence, il apparait difficile de comparer finement les densités larvaires observées sur la Rance avec celles de la Gironde et de la Charente où les post-larves et juvéniles dominent les assemblages.

Néanmoins, les densités larvaires témoignent d'un effort de reproduction plus important parmi les guildes des espèces résidentes (ER, 0.05 individus/m³ en moyenne sur l'étude) et marines (MA, 0.03 individus/m³) au sein du bassin de la Rance. En revanche, le recrutement larvaire des espèces juvéniles marins (MJ, 0.003 individus/m³ en moyenne sur l'étude) était nettement inférieur à celui observé en Gironde et en Charente, notamment vis-à-vis du sprat et de l'anchois.

Dans l'ensemble, la comparaison avec les prélèvements de larves réalisés sur la Gironde et la Charente témoigne d'une faible densité larvaire sur la Rance. La production larvaire est dominée par les guildes des espèces résidentes (ER) et marines (MA) au sein du bassin de la Rance. Le recrutement larvaire des espèces marines juvéniles (MJ) était nettement inférieur et peut refléter une problématique régionale car la reproduction de ces espèces a généralement lieu en pleine mer. Dans ce contexte, la Rance est tributaire des arrivées de larves exogènes provenant des zones de reproduction marines. Néanmoins, il est possible que le positionnement géographique vis-à-vis des courants océaniques et des zones de reproduction, ne favorise pas le recrutement des larves d'origine exogène dans la Rance. Il n'existe malheureusement pas de données disponibles sur les estuaires voisins permettant d'étayer ces hypothèses en comparant les abondances de ces espèces aux stades larvaire et post-larvaire.

Malgré un recrutement larvaire significatif chez les espèces résidentes et côtières, la comparaison avec d'autres estuaires a souligné une faible densité totale, ainsi qu'une nette rupture entre les populations larvaires et post-larvaires dans la ria de la Rance. Contrairement à la Gironde et à la Charente, la croissance des cohortes n'a pu être mise en évidence en raison de l'absence de post-larve dans les captures. Ce résultat suggère un très faible taux survie des larves dans la ria ce qui limite fortement l'installation des juvéniles. Cette observation semble se confirmer par les faibles abondances de poissons juvéniles capturés au chalut à perche dans l'ensemble du bassin maritime de la Rance et au verveux dans la filandre de pré salé. Cependant, nos résultats ne permettent pas d'évaluer le taux de survie des larves dans la Rance et cette hypothèse devra être étayée par des expérimentations complémentaires.

2. Comparaison quantitative des stades juvéniles et adultes

Les données recueillies au chalut à perche dans la ria de la Rance ont permis de donner un aperçu des espèces présentes aux stades juvéniles et adultes. Le protocole mis en place était standardisé, permettant ainsi de comparer les densités calculées avec celles observées historiquement dans certains estuaires voisins. En conséquence, plusieurs sources de données ont été mobilisées pour comparer nos résultats.

- Des programmes de surveillance des peuplements de poissons ont été réalisés de façon bi-annuelle au printemps et à l'automne, au chalut à perche de 1,5 mètres dans le cadre de la DCE sur la ria de la Rance de 2012 à 2014 (Carpentier, Feunteun, & Acou, 2012, 2013, 2014), en baie du mont Saint-Michel de 2016 à 2021 (Négrier & Bauchet, 2021, 2022) et sur les estuaires du Jaudy et du Léguer de 2020 à 2021 (Persohn & Baudinière, 2022). Ils fournissent des données sur les populations juvéniles et adultes au printemps et en automne de chaque année suivie. La localisation de ces zones suivies est illustrée dans la Figure 3.
- Une **thèse** est actuellement en cours à l'Ifremer sur la structure, le fonctionnement et l'organisation du réseau trophique des communautés benthiques du bassin maritime de la Rance et de la baie de Saint-Malo. L'objectif de ces travaux est de comprendre l'impact du phénomène d'envasement sur le fonctionnement écologique du bassin de la Rance, en vue d'aider à la construction d'un plan de gestion pérenne des sédiments. Des campagnes de chalutage ont été réalisées à l'automne 2021 et au printemps 2022 afin d'échantillonner la faune benthique et piscicole de la Rance. Elles ont fourni des données contemporaines sur les poissons juvéniles et adultes. Les stations de pêche ne sont pas positionnées au même endroit que celles de ce projet Anaconor mais forment également un maillage homogène sur l'ensemble de la Ria.

Tableau 5 : Densités piscicoles toutes espèces confondues échantillonnées au chalut à perche en Rance et baie du Mont Saint-Michel, exprimées en individu par hectare

		D	CE rand	ce	DCE BMSM			Anaconor Rance	Thèse Benthos et réseau trophique Rance	DCE Jaudy	DCE Leguer			
		2012	2013	2014	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2021	2022	2020 - 2021	2020 - 2021
	Printemps	79	176	60	688	919	685	315	488	600		14	411	184
CPUE ind / ha	Automne	288	109	64	4392	2449	7003	941	1045	580	21		297	914
	Moy annuelle	183	143	62	2540	1684	3844	628	767	590				
	Moy pluriannuelle		129			2689			662		1	.8	354	549

Le **suivi DCE réalisé entre 2012 et 2014** dans la **ria de la Rance** a permis d'estimer une densité piscicole moyenne de 129 individus par hectare et une richesse spécifique totale de 38 espèces (

Tableau 5). À l'automne 2021 et au printemps 2022, la densité totale en poisson sur la Rance était très faible, avec une moyenne de 18 ind./ha., soit 7 fois moins qu'en 2012-2014. Les traits de chalut réalisés à l'automne 2021 dans le cadre de l'étude Anaconor et de la thèse sur le benthos ont permis d'estimer une richesse totale de 21 espèces de poissons aux stades juvénile ou adulte (Anguilla anguilla, Callionymus lyra, Ctenolabrus rupestris, Gobius cobitis — paganellus — niger, Labrus bergylta, Mullus surmuletus, Nerophis lumbriciformis, Pomatoschistus microps, Pomatoschistus minutus, Solea solea, Spondyliosoma cantharus, Symphodus bailloni, Symphodus melops, Syngnathus acus, Taurulus bubalis, Tripterygion delaisi, Trisopterus minutus, Zeus faber, Hippocampus hippocampus).

Au printemps 2022, la campagne de chalutage de la thèse sur le benthos de la Rance a permis d'échantillonner seulement trente-huit poissons de 13 espèces piscicoles différentes sur un effort de pêche de 12 traits de 10 minutes au chalut à perche de 3 mètres, soit deux heures de chalutage effectif (*Callionymus lyra, Chelon ramada, Ctenolabrus rupestris, Gobius niger, Labrus bergylta, Lepadogaster candolii, Platichthys flesus, Pomatoschistus minutus, Solea solea, Spondyliosoma cantharus, Symphodus bailloni, Symphodus melops, Taurulus bubalis*). Cette campagne a mis en évidence la densité piscicole la plus faible jamais observée sur l'ensemble des études comparées, soit 14 individus par hectare. Les espèces résidentes comme les gobiidae étaient très peu présentes, alors qu'elles sont facilement capturables au chalut à perche sur d'autres estuaires. Les espèces de poissons plats étaient également quasiment absentes de la ria. Néanmoins, cette dernière observation est en accord avec Le Mao (1985) qui faisait état d'une reconfiguration de la population ichtyologique après la construction du barrage, en faveur des poissons « bons nageurs » et au détriment des poissons plats.

Le suivi DCE réalisé de 2016 à 2021 en baie du Mont Saint-Michel démontre des densités de poissons beaucoup plus élevées. Elles étaient 20 à 30 fois supérieures à celles observées sur la ria de la Rance. Cette baie, réputée pour la richesse de son milieu naturel, est une zone de confluence de trois estuaires, Couesnon, Sélune et Sée. Malgré tout, une érosion des stocks halieutiques y est également constatée, avec une division par quatre de la densité ichtyologique en quelques années. Elle passe d'une moyenne de 2689 ind/ha sur les trois années 2016 à 2018, à 662 ind/ha pour les trois années suivantes 2019 à 2021. Lors du suivi au printemps et à l'automne 2021, 15 et 17 espèces de poissons y ont été respectivement détectées.

Le suivi DCE réalisé en 2020 – 2021 sur les estuaires du Jaudy et du Léguer présente des abondances piscicoles intermédiaires entre la Rance et la baie du Mont Saint-Michel. Le Jaudy et le Léguer ont une productivité moyenne respective de 354 et 549 ind/ha. Ces valeurs comparatives confirment que la densité halieutique de la Rance est extrêmement faible.

Dans l'ensemble, les abondances piscicoles dans les estuaires et baies du golfe Normand-Breton et de Bretagne nord semblent présenter une tendance à la baisse, aussi bien pour les espèces marines qu'estuariennes. L'année 2021 semble être une année pour laquelle les abondances en poissons juvéniles étaient particulièrement faibles, même en baie du Mont St-Michel. Ce déficit en poissons d'origine marine peut donc refléter une problématique à l'échelle régionale. Néanmoins, ces éléments nécessitent d'être confirmés en raison de la forte variabilité interannuelle du recrutement dans les estuaires. Sur la Rance, les abondances de poissons juvéniles et adultes présentent des niveaux extrêmement faibles en comparaison aux estuaires voisins et à la baie du mont Saint-Michel. Le contraste marqué entre les densités larvaires observées et les abondances de poissons juvéniles suggèrent ici aussi un problème de survie et / ou d'installation des jeunes stades dans la ria de la Rance.

3. Comparaison qualitative des stades juvéniles et adultes

Dans un second temps, les assemblages larvaires ont été comparés aux peuplements de poissons, actuels ou historiques de la ria de la Rance, ainsi qu'avec d'autres écosystèmes côtiers de la côte d'émeraude et du golfe Normand-Breton. Compte tenu des différences de protocole et de stade de vie ciblés par les études, une approche qualitative en occurrence des espèces (présence – absence) a été privilégiée afin de décrire les communautés piscicoles des différents sites. En plus des échantillonnages DCE réalisés sur la Rance et les estuaires du golfe Normand-Breton, deux autres sources de données ont été mobilisées.

 Le Mao a réalisé une thèse en 1985 sur les peuplements piscicoles et teuthologiques du bassin maritime de la Rance afin d'évaluer l'impact de l'aménagement marémoteur. Ces données ont été utilisées en présence – absence pour comparer les peuplements du début des années 1980 à maintenant, c'est-àdire à 40 ans d'intervalle. Deux comparaisons ont été menées : la première est à l'échelle de l'ensemble de la ria, tous stades de développements confondus, puis un focus a été réalisé sur la zone de la nourricerie de Pleudihen sur Rance, portant sur les stades larvaires et post-larvaires.

 Le projet Marineff a pour objectif d'élaborer des infrastructures marines améliorant l'état écologique des eaux côtières le long de la Manche. Il a fourni des données de présence des espèces piscicoles observées en plongée sur un réseau de neuf stations réparties sur la côte d'émeraude, du cap Fréhel à la pointe du Grouin (Figure 28).

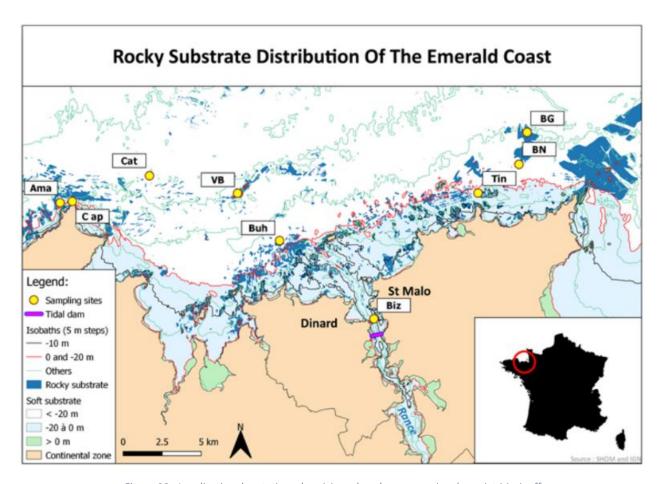


Figure 28 : Localisation des stations de suivi en plongée sous-marine du projet Marineff

Le Tableau 6 met en évidence le nombre de taxons communs entre les assemblages larvaires du bassin maritime de la Rance en 2021 et d'autres études et suivis DCE. En 1984, Le Mao faisait état d'un assemblage ichtyologique riche et diversifié dans le bassin maritime de la Rance, avec 77 espèces de poissons marins et dulcicoles. Cette richesse spécifique, largement supérieure, est à relativiser au vu de l'effort considérable de pêche qui a été mis en œuvre tout au long de la thèse de Le Mao, par divers engins et sur différents milieux naturels de la ria. Le suivi DCE en Rance de 2012 à 2014 avait établi la présence de 39 espèces. En 2021, 40 espèces ont été détectées au stade larvaire en Rance lors de l'étude Anaconor. La ria abrite toujours des espèces herbivores, planctonophages et aussi des prédateurs de haut niveau comme le bar ou le lieu jaune. Lors des échantillonnages au chalut à perche de l'automne 2021 réalisés dans le bassin maritime de la Rance dans le cadre de l'étude Anaconor et de la thèse sur le benthos, 20 espèces ont été retrouvées au stade juvénile ou adulte. Cette richesse est moindre que ce qui a été détecté lors des suivis DCE 2012 à 2014 en Rance. Cela peut probablement s'expliquer par l'effort d'échantillonnage sur trois ans qui était alors bien plus conséquent. Cependant, la densité en ind/ha (

Tableau 5) et la biomasse (estimée, non mesurée) des poissons juvéniles et adultes en Rance s'est avérée extrêmement faible lors des échantillonnages au chalut à perche en 2021 par rapport aux autres estuaires du nord de la Bretagne et par rapport à la baie du Mont Saint-Michel.

Les suivis DCE sur d'autres estuaires nord-Bretons tels que le Jaudy et le Léguer (Figure 3) ont mis en évidence 22 et 23 espèces respectivement sur deux saisons de chalutage en 2021. De la même façon, le suivi DCE en baie du Mont Saint-Michel a permis d'observer 20 espèces. Ces richesses spécifiques en poissons juvéniles et adultes sont donc comparables à ce qu'on a pu observer en Rance à l'aide du même moyen de pêche visant les juvéniles et adultes (20 espèces à l'automne 2021).

La chute importante de la densité des poissons adultes apparait donc comme le problème majeur des assemblages ichtyologiques du bassin maritime de la Rance. On peut noter un important décalage entre la richesse spécifique de la Rance au niveau larvaire, avec 40 espèces détectées, contre seulement 20 espèces au stade juvénile et adulte. Ce résultat interroge donc la capacité d'installation et de croissance des larves, puis des juvéniles, dans le bassin maritime de la Rance.

Tableau 6 : Comparaison des communautés ichtyologique larvaire du bassin maritime de la Rance en 2021 avec les communautés halieutiques juvéniles et adultes d'autres études réalisées sur la Rance ou en Bretagne nord. Le nombre de taxon unique observé pour chaque étude (i.e. étude autre et Anaconor larves) et le nombre de taxon commun est présenté au niveau de l'espèce et de la famille (i.e. rang taxonomique regroupant le genre et l'espèce), ainsi que pour la guilde des poissons marins juvéniles. Le nombre de taxon est présenté et le pourcentage entre parenthèse.

		Espèces			Familles		Poissons marins juvéniles			
Etude comparée :	étude autre	Commun	Anaconor larves	étude autre	Commun	Anaconor larves	étude autre	Commun	Anaconor larves	
Thèse Le Mao - ria de la Rance 1985	41 (44,6 %)	44 (47,8 %)	7 (7,6 %)	18 (46,2 %)	19 (48,7 %)	2 (5,1 %)	6 (37,5 %)	10 (62,5 %)	0	
Thèse Le Mao - focus nourricerie pleudihen 1985	18 (50 %)	10 (27,8 %)	8 (22,2 %)	6 (35,3 %)	9 (52,9 %)	2 (11,8 %)	7 (70 %)	1 (10 %)	2 (20 %)	
Suivi DCE - Rance 2012 - 2014	18 (26,1 %)	27 (39,1 %)	24 (34,8 %)	6 (22,2 %)	13 (48,1 %)	8 (29,6 %)	4 (28,6 %)	7 (50 %)	3 (21,4 %)	
Chalut à perche Anaconor - juvéniles, automne 2021	8 (13,8 %)	13 (22,4 %)	37 (63,8 %)	3 (13 %)	9 (39,1 %)	11 (47,8 %)	1 (9,1 %)	2 (18,2 %)	8 (72,7 %)	
Suivi plongée Marineff - côte d'émeraude 2019 - 2022	20 (27,8 %)	17 (23,6 %)	35 (48,6 %)	12 (36,4 %)	12 (36,4 %)	9 (27,3 %)	2 (16,7 %)	5 (41,7 %)	5 (41,7 %)	
Suivi DCE - Baie du mont Saint-Michel 2021	11 (18 %)	11 (18 %)	39 (63,9%)	6 (23,1 %)	7 (26,9 %)	13 (50 %)	3 (23,1 %)	4 (30,8 %)	6 (46,2 %)	
Suivi DCE - Estuaire du Jaudy, printemps automne 2021	8 (13,8%)	14 (24,1 %)	36 (62,1 %)	4 (16,7 %)	10 (41,7 %)	10 (41,7 %)	3 (23,1 %)	3 (23,1 %)	7 (53,8 %)	
Suivi DCE - Estuaire du Leguer, printemps automne 2021	8 (13,8%)	15 (25,9 %)	35 (60,3 %)	5 (20 %)	10 (40 %)	10 (40 %)	2 (16,7 %)	5 (41,7 %)	5 (41,7 %)	

V. CONCLUSION

Les zones estuariennes présentent des conditions physiques, chimiques et hydrologiques complexes et variables, avec des facteurs environnementaux changeant radicalement dans le temps et l'espace (Harris & Cyrus, 1995; Hettler & Hare, 1998). Ces zones riches en nutriments permettent une productivité primaire élevée et une forte production zooplanctonique. Ces conditions environnementales fournissent une nourriture abondante aux poissons, à tous leurs stades de développement. À ce titre, les estuaires sont fréquemment utilisés comme zone de nourricerie par l'ichtyoplancton de nombreuses espèces. Ce stade, comprenant les œufs et les larves, est crucial pour le recrutement des stocks de poisson (Zhang et al., 2022). Les communautés estuariennes d'ichthyoplancton évoluent dans le temps et l'espace en fonction des différentes saisons de reproduction des poissons et des facteurs environnementaux (Harris, Cyrus, & Beckley, 2001).

L'état écologique de la Rance en 2012 - 2014 a été évalué par l'indicateur développé pour répondre à la Directive Cadre Européenne sur l'eau. L'indicateur ELFI (Estuarine and Lagoon Fish Index, Courrat et al., 2009 ; Delpech et al., 2010) a été créé pour les masses d'eau de transition. La Rance a été classée en état médiocre,

du fait d'un indice ELFI faible pour le compartiment ichtyologique. Afin d'expliquer le déficit en post-larves et poissons juvéniles sur le bassin de la Rance, ce projet a caractérisé les communautés larvaires et post-larvaires de poissons qui constituent la fraction d'individus à l'origine des processus de colonisation et d'installation dans les habitats estuariens, et inventorié les poissons juvéniles et adultes présents dans la ria.

Trois facteurs structurant les assemblages larvaires ont été étudiés comparativement. Le facteur temporel au travers de la saisonnalité est prépondérant pour l'explication de la variation des recrutements larvaires. Le printemps est la saison de recrutement principale, la richesse spécifique et la densité larvaire y sont à leur apogée. L'assemblage larvaire décroit ensuite progressivement en été puis en automne. Le facteur spatial intervient ensuite, dans le sens longitudinal défini par la distance à la mer. La présence du barrage de l'usine marémotrice ne pose pas de problème de continuité écologique pour les larves. Les assemblages larvaires varient fortement suivant leur position dans la baie ou dans les parties aval, médiane et amont de la ria. En revanche, le facteur spatial transversal correspondant à l'habitat est négligeable. Les larves ne présentent pas d'agrégation significative dans le chenal ou sur les vasières.

La zone médiane de la ria est apparue comme la principale zone de nourricerie larvaire, accueillant les densités totales et les richesses les plus importantes. Historiquement, les prélèvements réalisés par Le Mao (1985) indiquaient des abondances importantes de poissons marins juvéniles sur la plaine de Pleudihen sur Rance. Il semble donc que la zone préférentielle occupée par les poissons juvéniles et les larves se soit progressivement décalée vers des secteurs plus aval.

La densité supérieure dans la partie médiane de la ria pourrait s'expliquer par trois facteurs distincts.

- Le facteur principal est la **présence importante de larves d'espèces résidentes**, effectuant l'ensemble de leur cycle de vie dans l'estuaire. Les gobiidae, les blenniidae constituent la majorité de l'effectif larvaire dans la ria et expliquent en grande partie cette densité larvaire plus importante dans l'estuaire que dans la baie.
- Le deuxième facteur est l'accumulation des larves d'origine marine dans la ria, en quantité plus importante que dans la baie. Ces espèces d'origine marine (hippocampe, syngnathe, lançons, bar, lieu) sont globalement plus développées que les espèces résidentes et atteignent parfois le stade post-larvaire. Il est possible que ces espèces possèdent une mobilité plus importante. Elles peuvent donc se maintenir sur leur préférendum écologique et se sédentariser dans l'estuaire, notamment sur la nourricerie du secteur Ria 2.
- Le troisième facteur est le différentiel du temps de résidence de l'eau entre la baie et la ria de la Rance. La majorité des larves estuariennes et une partie des larves d'origine marine sont très petites, peu mobiles et leurs déplacements sont soumis principalement aux courants de marées. Leur accumulation en densité supérieure dans la ria pourrait provenir du temps de résidence de l'eau supérieur dans la ria. Ce dernier dépasse une semaine dans le secteur médian Ria 2, atteignant 3 semaines pour le secteur amont Ria 3. La ria fonctionnerait alors comme un réservoir d'accumulation, stockant un apport constant de larves d'origine marine de la baie vers l'amont de la ria.

La connectivité écologique au travers du barrage est avérée pour l'assemblage ichtyoplanctonique dans le sens de la baie de Saint-Malo vers la ria de la Rance. Le barrage ne constitue pas un obstacle pour les larves d'origine marine qui pénètrent correctement dans la ria.

Sur le plan qualitatif, le recrutement larvaire de la ria de la Rance est satisfaisant. La ria de la Rance accueille une faune piscicole diversifiée au stade larvaire, avec un assemblage de 38 espèces, appartenant à 17 familles. Sa richesse spécifique est relativement élevée par rapport aux autres estuaires européens ou étrangers. Parmi

les 38 espèces présentes dans la ria de la Rance, 18 sont résidentes dans la ria, y effectuant la totalité de leur cycle de vie. Vingt taxons sont considérés comme non-résidents, appartenant majoritairement à la guilde des poissons marins visitant de façon occasionnelle les estuaires (MA), accessoirement à la guilde des poissons marins effectuant leur phase de croissance en estuaire (MJ). La guilde des poissons diadromes réalisant leur cycle de vie en eaux douce et salée (DIA) est présente de façon anecdotique. Néanmoins, l'importante diversité des stades larvaires observés dans cette étude ne suggère pas d'impact significatif sur le calcul de l'indicateur ELFI si les espèces se maintiennent aux stades juvénile et / ou adulte.

Sur le plan quantitatif, la densité ichtyoplanctonique de la ria de la Rance est élevée par rapport à la baie de Saint-Malo, mais présente des déséquilibres en fonction des guildes écologiques. Les densités larvaires observées dans la ria étaient principalement soutenues par les espèces résidentes (ER) et marines (MA), alors que les densités des espèces diadromes (DIA) et de juvéniles marines (MJ) étaient bien plus réduites. De par le fonctionnement de la ria, marqué par une forte salinité, certaines espèces marines (MA) sont en capacité de se reproduire dans la ria et en proche côtier, ce qui contribue à expliquer leurs fortes densités au stade larvaire. En revanche, les espèces diadromes et juvéniles marines sont exclusivement issues de reproductions exogènes à la ria (i.e. larves en provenance de la mer). Les faibles densités observées suggèrent donc un recrutement limité de ces espèces dans la Rance, en raison d'une faible attractivité de la ria ou encore d'une faible disponibilité en larve à l'échelle régionale. Il est possible que la quantité limitée de larves rejoignant la Rance ne permette pas aux juvéniles de s'y installer en raison de la faible survie des jeunes stades. Cet élément est préoccupant et entraine une dégradation de l'indicateur ELFI en partie basé sur la densité de poissons juvéniles marins et des espèces diadromes.

La densité piscicole aux stades juvéniles et adultes est extrêmement faible dans le bassin maritime de la Rance en 2021. Cette densité a chuté d'un facteur sept entre les suivis de 2012 à 2014 et les suivis 2021 – 2022. Les estuaires voisins et la baie du Mont Saint-Michel présentent des densités beaucoup plus élevées. Sur les années 2020 à 2022, la baie du Mont Saint-Michel présente une densité 38 fois supérieure, et les estuaires du Jaudy et du Léguer sont 20 à 31 fois plus peuplés respectivement. Ces chiffres sont à prendre avec précaution car les variations interannuelles peuvent être importantes. Cependant, l'importance de cette perte de densité piscicole aux stades adultes sur le bassin maritime de la Rance peut être considérée comme alarmante.

En 2021, malgré un recrutement larvaire qui semblait fonctionnel, notamment pour les espèces résidentes, une très faible abondance des stades post-larvaires, juvéniles et adultes a été observée. Ce différentiel entre la population larvaire et la très faible population adulte indique un probable dysfonctionnement de la fonction de nourricerie estuarienne de la Rance. Or, Le Mao attestait en 1984 que la croissance des poissons étudiés (hareng, bar, mulet lippu, mulet doré) n'était pas perturbée dans la ria de la Rance. L'étude des stades de maturité des gonades couplée à celle de l'ichtyoplancton et à l'observation des pontes fixées l'ont conduit à affirmer que sur les 77 espèces de poissons qui peuplaient la Rance ou en occupaient le domaine pélagique, 29 s'y reproduisaient de façon certaine, et quelques autres de façon probable.

Les protocoles d'échantillonnages des larves au filet ichtyoplanctonique et des juvéniles / adultes avec un chalut à perche de 1,5 mètres étaient comparables à ceux mis en place dans d'autres estuaires (ex. suivis ichtyoplanctoniques en Gironde et Charente, suivis DCE dans les masses d'eau de transition). Les potentiels biais liés à des protocoles d'échantillonnage sélectifs peuvent donc être écartés. Le milieu d'accueil offert par la ria de la Rance ne semble pas permettre la croissance des larves de poissons. Il est possible qu'une importante mortalité survienne au stade larvaire, ce qui expliquerait la chute des densités au cours des saisons et les abondances extrêmement faibles de post-larves et juvéniles. Il est difficile de diagnostiquer précisément les causes de la défaillance lors des phases d'installation et de croissance. Les communautés ichtyoplanctoniques, de par la vulnérabilité des stades de développement, sont très sensibles aux fonctionnements hydrologique, hydro-sédimentaire, thermique et trophique de l'estuaire. En effet, la disponibilité trophique lors de la

transition entre les phases de nutrition endogène et exogène est déterminante, car les larves doivent trouver de la nourriture dans une fenêtre temporelle très restreinte. Au-delà de la disponibilité alimentaire, d'autres causes de mortalités peuvent potentiellement intervenir, telles que l'altération de l'hydrologie, la modification des habitats, ou encore une dégradation de la qualité de l'eau. La prolifération des algues filamenteuses, le plus souvent fixées, sur les estrans intertidaux de La Rance pourraient également contribuer à altérer la qualité de ces habitats pour les larves et les stades juvéniles. En effet, la présence de tapis d'algues vertes peut limiter l'accès aux habitats benthiques, voir entrainer même des hypoxies locales. L'effet des algues vertes sur les jeunes stades de poissons a déjà été mis en évidence en Bretagne (Le Luherne et al. 2016, 2017), et constitue donc une piste à investiguer pour expliquer un dysfonctionnement de la fonction de nourricerie sur la Rance.

Il est difficile d'établir si le recrutement larvaire est suffisant pour soutenir les peuplements de poissons dans la Rance. Les larves présentes dans la ria étaient observées à des stades très précoces, tandis que les larves présentes dans les estuaires de la Gironde et de la Charente l'étaient à des stades larvaires et post-larvaires plus avancés. Les densités larvaires ne peuvent donc pas être comparées directement, en raison du taux de mortalité décroissant rapidement au fur et à mesure du développement. Notre étude étant réalisée sur une seule année, elle ne permet pas d'établir si la densité en larves juvéniles observée dans la ria peut être considérée comme satisfaisante ou non. En effet, les assemblages larvaires estuariens connaissent des variations interannuelles souvent très importantes en lien avec des fluctuations environnementales et de dynamique de reproduction (Zhang, Xian, & Liu, 2016; Monteiro et al., 2021; Pinto et al., 2021). Il est donc difficile d'établir si le recrutement larvaire est suffisant pour assurer une dynamique stable des populations ichtyologiques dans la ria.

Au-delà de cette problématique de survie et d'installation, l'origine des larves (i.e. locale ou exogène) est un élément crucial à prendre en considération. En effet, alors que la densité larvaire des espèces se reproduisant localement (ER et MA) était importante, l'abondance des larves issues d'évènements de reproduction exogènes à la ria et à la baie (MJ et DIA) était extrêmement réduite. Il est probable que ce phénomène soit lié à une problématique régionale, car la ria de la Rance est tributaire de la qualité de l'écosystème marin du golfe Normand-Breton pour son apport en larves et juvéniles de poissons marins. L'interdépendance des systèmes marins, estuariens, et même continentaux pour les poissons diadromes est avérée. De multiples facteurs peuvent alors entrer en jeu, tels que la dégradation des milieux côtiers, la pêche, la continuité écologique souvent dégradée pour les poissons migrateurs amphihalins...

Le dysfonctionnement de la fonction de nourricerie de la ria et la raréfaction des stades ichtyologiques juvéniles et adultes sont à prendre au sérieux. En effet, la Directive Cadre sur l'Eau fixe l'objectif de classer en « bon état » 100% des masses d'eau françaises en 2027. Or, pour l'année 2019, seules 38 % des eaux estuariennes de Bretagne étaient conformes au classement en bon état écologique et 50 % pour le bon état chimique selon l'Observatoire de l'Environnement en Bretagne. L'atteinte du bon état écologique de l'estuaire de la Rance en 2027 semble difficile sans avoir identifié clairement les causes réelles du problème actuel. La recherche et l'étude approfondie des pressions pesant sur le compartiment piscicole du bassin maritime de la Rance pourraient être une perspective d'étude intéressante permettant d'accompagner des mesures de gestion ou de restauration en vue de la reconquête du bon état écologique. De même, la mise en place d'un réseau de suivi du recrutement larvaire et post-larvaire à moyen-long terme sur le bassin maritime de la Rance, ainsi que d'autres estuaires du golfe Normand-Breton, pourrait permettre de mieux comprendre les sources de fluctuations interannuelles exogènes à l'estuaire (i.e. reproduction et dispersion marine), notamment pour les espèces juvéniles marines. En effet, les poissons juvéniles marins et amphihalins entrent directement dans le calcul de l'indicateur ELFI, si bien qu'un déficit de recrutement pour ces espèces entrainerait une chute de

l'évaluation alors que les causes ne seraient pas endogènes à la masse d'eau. Ce type de suivi pourrait être entrepris à l'aide de pièges passifs lumineux, classiquement utilisés pour capturés des post-larves, ou de traits de filet a plancton afin de refléter l'intensité des évènements de recrutement en fonction des saisons et de la position géographique par rapport aux zones de frayères.

Pour conclure, au regard des résultats mis en évidence dans le cadre de cette étude, les hypothèses les plus à même d'expliquer le déficit en poissons juvéniles apparaissent liées à i) un dysfonctionnement de la fonction de nourricerie et ii) un faible recrutement exogène de larves sur le bassin de la Rance.

Ce déficit concerne principalement les guildes des espèces juvéniles marines (e.g. sole, bar...) ainsi qu'amphihalines (e.g. mulets, flet...) et un défaut d'installation des larves en général dans la ria, contribuant à expliquer la note médiocre de l'indicateur ELFI. Bien qu'en faible quantités, les larves sont présentes mais n'évoluent pas en taille en lien avec la saison, comme si un flux constant de très jeunes individus entrait en Rance et disparaissait ensuite (fonctionnement de type « puits »).

La présente étude révèle qu'aucun élément ne remet en question l'efficacité du protocole d'échantillonnage DCE (chalut à perche) pour les juvéniles, les autres méthodes d'échantillonnage (filets fixes verveux ou maillants) utilisés dans les habitats latéraux (milieux intertidaux et chenaux de marée), soutenant le même constat de faibles densités de poissons. La comparaison avec des sites voisins de configuration similaire (Jaudy et Léguer) selon le même protocole d'échantillonnage, confirme les très faibles densités observées en Rance. Des études complémentaires apparaissent nécessaires afin de dissocier les implications locales (dysfonctionnement de la nourricerie), des problématiques régionales (production et dispersion larvaires en mer) pour ces espèces présentant un cycle de vie complexe. La présence d'algues vertes filamenteuses au niveau des vasières intertidales pourrait contribuer à expliquer le faible succès de l'installation des jeunes poissons dans la Rance.

VI. BIBLIOGRAPHIE

- AFNOR, 2011. Méthodes Qualité de l'eau Échantillonnage au chalut à perche des communautés de poissons dans les estuaires (XP T90-701) 16p. (n.d.). https://www.sandre.eaufrance.fr/.
- Amorim, E., Ramos, S., Elliott, M., & Bordalo, A. A. 2016. Immigration and early life stages recruitment of the European flounder (Platichthys flesus) to an estuarine nursery: The influence of environmental factors. Journal of Sea Research, 107: 56–66.
- Andreola, V., & Lepage, M. 2017. Distribution , survie et croissance de I' ichthyoplancton en Gironde aval . : rapport d'étude IRSTEA, HAL Id: hal-02605478, 53p.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. Global Ecology and Biogeography, 19: 134–143.
- Baselga, A., & Orme, C. D. L. 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. Methods in Ecology

- and Evolution, 3: 808–812.
- Beck, M. W., Heck, K. L., 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., & Weinsten, M. P. 2001. The Identification, Conservation, and Management of Estuarine and Marine Nurseries for Fish and Invertebrates. BioScience, 51: 633–641.
- Bonnot-Courtois, C., & Marchand, Y. 2002. La baie du Mont-Saint-Michel et l'Estuaire de la Rance: Environnements sédimentaires, aménagements et évolution récente. (M. Centre Rech. Elf Explor. Prod., Ed.) (Environnem.). CNRS.
- Campfield, P. A., & Houde, E. D. 2011. Ichthyoplankton community structure and comparative trophodynamics in an estuarine transition zone. Fishery Bulletin, 109: 1–19.
- Carpentier, A., Feunteun, E., & Acou, A. 2012. Directive cadre eau suivi ichtyologique des masses d'eau de transition : compte rendu des opérations de pêche sur l'estuaire 2012.
- Carpentier, A., Feunteun, E., & Acou, A. 2013. Directive cadre eau suivi ichtyologique des masses d'eau de transition : compte rendu des opérations de pêche sur l'estuaire 2013.
- Carpentier, A., Feunteun, E., & Acou, A. 2014. Directive cadre eau suivi ichtyologique des masses d'eau de transition : compte rendu des opérations de pêche sur l'estuaire 2014.
- Cattrijsse, A., & Hampel, H. 2000. Life history and habitat use tables: subproject 1: nursery function Westerschelde: final report, Ghent University, 24.
- 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.
- Courrat, A., Lobry, J., Nicolas, D., Laffargue, P., Amara, R., Lepage, M., Girardin, M., & Le Pape, O. 2009. Anthropogenic disturbance on nursery function of estuarine areas for marine species. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 81: 179–190.
- Delpech, C., Courrat, A., Pasquaud, S., Lobry, J., Le Pape, O., Nicolas, D., Boët, P., Girardin, M., & Lepage, M. 2010. Development of a fish-based index to assess the ecological quality of transitional waters: the case of French estuaries. Marine pollution bulletin, 60: 908–918.
- Desaunay, Y., Perodou, J.-B., & Beillois, P. 1981. Étude des nurseries de poissons du littoral de la Loire-Atlantique. Science et Pêche, 23.
- Desroy, N. 1998. Les peuplements benthiques de substrats meubles du bassin maritime de la Rance : évolution de la biodiversité et effets de l'activité prédatrice de Nephtys hombergii (annelide polychète) sur le recrutement.
- Elliott, M., Whitfield, A. K., Potter, I. C., Blaber, S. J. M., Cyrus, D. P., Nordlie, F. G., & Harrison, T. D. 2007. The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: a global review. FISH and FISH ERIES, 28.
- Faria, A., Morais, P., & Chícharo, M. A. 2006. Ichthyoplankton dynamics in the Guadiana estuary and adjacent coastal area, South-East Portugal. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 70: 85–97.
- França, S., Costa, M. J., & Cabral, H. N. 2009. Assessing habitat specific fish assemblages in estuaries along the Portuguese coast. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 83: 1–12.
- G. Lecaillon, M. Murenu, F. Hackradt, P. L. 2012. (PDF) Guide d'identification des post-larves de Méditerranée. (Ecocean, Ed.).
- Guerreiro, M. A., Martinho, F., Baptista, J., Costa, F., Pardal, M. Â., & Primo, A. L. 2021. Function of estuaries and coastal areas as nursery grounds for marine fish early life stages. Marine Environmental Research,

- 170: 105408.
- Harris, S. A., & Cyrus, D. P. 1995. Occurrence of fish larvae in the St Lucia Estuary, KwaZulu-Natal, South Africa. https://doi.org/10.2989/025776195784156601, 16: 333–350.
- Harris, S. A., Cyrus, D. P., & Beckley, L. E. 2001. Horizontal Trends in Larval Fish Diversity and Abundance Along an Ocean-Estuarine Gradient on the Northern KwaZulu-Natal Coast, South Africa. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 53: 221–235.
- Henriques, S., Cardoso, P., Cardoso, I., Laborde, M., Cabral, H. N., & Vasconcelos, R. P. 2017. Processes underpinning fish species composition patterns in estuarine ecosystems worldwide. Journal of Biogeography, 44: 627–639.
- Hettler, W. F., & Hare, J. A. 1998. Abundance and size of larval fishes outside the entrance to Beaufort Inlet, North Carolina. Estuaries 1998 21:3, 21: 476–499.
- Jager, Z. 1999. Selective Tidal Stream Transport of Flounder Larvae (Platichthys flesus L.) in the Dollard (Ems Estuary). Estuarine, Coastal and Shelf Science, 49: 347–362.
- Laffaille, P., Feunteun, E., & Lefeuvre, J. C. 2000. Composition of Fish Communities in a European Macrotidal Salt Marsh (the Mont Saint-Michel Bay, France). Estuarine, Coastal and Shelf Science, 51: 429–438.
- Conseil Scientifique du Plan de Gestion des Sédiments de la Rance, 2022. Fonctionnement hydro-sédimentaire du bassin maritime de la Rance : rapport diagnostic et suggestions pour le plan de gestion des sédiments de la Rance, v. provisoire, 85p + annexes.
- le Mao, P. 1985. Peuplements piscicoles et teuthologiques du bassin maritime de la Rance : impact de l'aménagement marémoteur. Thèse ENSAR, 125.
- le Mao, P., Godet, L., Fournier, J., Desroy, N., Gentil, F., Eric, T., Pourinet, L., Cabioch, L., Retière, C., & Chambers, P. 2020. Atlas de la faune marine invertébrée du golfe Normano-Breton Volume 1/7 Présentation et Volume 7/7, 1: 48–52.
- Le Luherne (2016) : Impacts des marées vertes sur les habitats essentiels au renouvellement des ressources halieutiques des secteurs estuariens et côtiers. Thèse de doctorat. Agrocampus Ouest.
- Le Luherne, E., Le Pape, O., Murillo, L., Randon, M., Lebot, C., & Réveillac, E. (2017). Influence of green tides in coastal nursery grounds on the habitat selection and individual performance of juvenile fish. PLoS One, 12(1), e0170110.
- Legendre, P., Borcard, D., & Roberts, D. W. 2012. Variation partitioning involving orthogonal spatial eigenfunction submodels. Ecology, 93: 1234–1240.
- Loureiro, S. N., Reis-Filho, J. A., & Giarrizzo, T. 2016. Evidence for habitat-driven segregation of an estuarine fish assemblage. Journal of fish biology, 89: 804–820.
- M. Bournerias, C. Pomerol, Y. T. 1984. La Manche de Dunkerque au Havre : Flandre, Boulonnais, Picardie, Haute-Normandie. (Persée, Ed.).
- Mahé, K., Le Roy, D., & Carpentier, A. 2008. Poissons de Manche orientale et sud mer du Nord: courbes de croissance (taille et poids) et maturité sexuelle.
- Marques, S. C., Azeiteiro, U. M., Marques, J. C., Neto, J. M., & Pardal, M. Â. 2006. Zooplankton and ichthyoplankton communities in a temperate estuary: spatial and temporal patterns. Journal of Plankton Research, 28: 297–312.
- Mathieson, S., Cattrijsse, A., Costa, M. J., Drake, P., Elliott, M., Gardner, J., & Marchand, J. 2000. Fish assemblages of European tidal marshes: a comparison based on species, families and functional guilds.

- Marine Ecology Progress Series, 204: 225–242.
- Monteiro, M., Azeiteiro, U. M., Martinho, F., Pardal, M. A., & Primo, A. L. 2021. Long-term changes of ichthyoplankton communities in an Iberian estuary are driven by varying hydrodynamic conditions. Journal of Plankton Research, 43: 33–45.
- Munk, P., & Nielsen, J. G. 2006. Eggs and Larvae of North Sea Fishes. Edited by Munk P. and Nielsen J. G. Biofolia, Frederiksberg, Denmark, 2005, 215 pp. ISBN 87-9131-924-2. DKr375. Journal of Plankton Research, 28: 533–533.
- Négrier, A., & Bauchet, R. 2021. Rapport de terrain : mise en oeuvre du programme de surveillance des peuplements de poissons dans les eaux de transition du district seine-Normandie (lot3). Campagne de printemps 2021 sur les masses d'eau HT04, HT05 et HT06.
- Négrier, A., & Bauchet, R. 2022. Rapport de terrain : mise en oeuvre du programme de surveillance des peuplements de poissons dans les eaux de transition du district seine-Normandie (lot3). Campagne d'automne 2021 sur les masses d'eau HT04, HT05 et HT06.
- Persohn, C., & Baudinière, E. 2022. Inventaire des poissons dans les estuaires du jaudy et du leguer (cotesd'armor) contrôle de surveillance DCE 2019-2021, lot n°4.
- Pinto, M., Monteiro, J. N., Crespo, D., Costa, F., Rosa, J., Primo, A. L., Pardal, M. A., & Martinho, F. 2021. Influence of oceanic and climate conditions on the early life history of European seabass Dicentrarchus labrax. Marine Environmental Research, 169: 105362.
- Potter, I. C., Tweedley, J. R., Elliott, M., & Whitfield, A. K. 2015. The ways in which fish use estuaries: A refinement and expansion of the guild approach. Fish and Fisheries, 16: 230–239.
- Primo, A. L., Azeiteiro, U. M., Marques, S. C., & Pardal, M. Â. 2011. Impact of climate variability on ichthyoplankton communities: An example of a small temperate estuary. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 91: 484–491.
- Ramos, S., Amorim, E., Elliott, M., Cabral, H., & Bordalo, A. A. 2012. Early life stages of fishes as indicators of estuarine ecosystem health. Ecological Indicators, 19: 172–183.
- Ramos, S., Cabral, H., & Elliott, M. 2015. Do fish larvae have advantages over adults and other components for assessing estuarine ecological quality? Ecological Indicators, 55: 74–85.
- Ré, P., & Meneses, I. 2008. Early Stages of Marine Fishes Occurring in the Iberian Peninsula. IMAR/University Lisboa: IPIMAR, 282pp.
- Retière, C. 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normano-breton.
- Retière, Ch., Bonnot-Courtois, C., le Mao, P., & Desroy, N. 1997. Etat écologique du Bassin maritime de la Rance au terme de 30 ans de fonctionnement de l'usine marémotrice. https://doi.org/10.1051/lhb/1997024, 83: 106–108.
- Rodriguez, J. M., Alemany, F., & Garcia, A. 2017. A guide to eggs and larvae of 100 common Western Mediterranean Sea bony fish species.
- Rtimi, R., Sottolichio, A., Tassi, P., Bertier, C., Le Brun, M., Vandenhove, M., & Parquet, L. 2022. Three-dimensional hydrodynamic model of the Rance estuary (France) influenced by the world's second largest tidal power plant. LHB: Hydroscience Journal, 108: 1–8.
- Stratten, R. F. 1976. The eggs and planktonic stages of British marine fishes. Academic Press.
- Teichert, N., Carassou, L., Sahraoui, Y., Lobry, J., & Lepage, M. 2018. Influence of intertidal seascape on the functional structure of fish assemblages: Implications for habitat conservation in estuarine ecosystems.

- Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 28: 798–809.
- Zhang, H., Wang, Y., Liang, C., Liu, S., & Xian, W. 2022. Estuarine Ichthyoplankton Studies A Review. Frontiers in Marine Science, 9.
- Zhang, H., Xian, W., & Liu, S. 2016. Autumn ichthyoplankton assemblage in the Yangtze Estuary shaped by environmental factors. PeerJ, 2016: e1922.
- Zhang, H., Yoshizawa, S., Iwasaki, W., & Xian, W. 2019. Seasonal Fish Assemblage Structure Using Environmental DNA in the Yangtze Estuary and Its Adjacent Waters. Frontiers in Marine Science, 6: 515.

VII. ANNEXES

Code station	X_standard	Y_standard
BC3_A1	48.62935	-2.0239
BC3_A2	48.62975	-2.029133333
BC3_A3	48.63076667	-2.031616667
BV7_A1	48.6273	-2.050133333
BV7_A2	48.63075	-2.045816667
BV7_A3	48.63258333	-2.042383333
BV8_A1	48.68565	-1.947916667
BV8_A2	48.68815	-1.950233333
BV8_A3	48.68411667	-1.948383333
RC1_A1	48.5625	-1.983783333
RC1_A2	48.56321667	-1.986166667
RC1_A3	48.56378333	-1.9914
RC2_A1	48.59308333	-2.0126
RC2_A2	48.5937	-2.0109
RC2_A3	48.59423333	-2.01425
RV1_A1	48.50706667	-1.98185
RV1_A2	48.50938333	-1.983716667
RV1_A3	48.51253333	-1.98405
RV2_A1	48.53001667	-1.965116667
RV2_A2	48.53125	-1.963716667
RV2_A3	48.53346667	-1.96375
RV3_A1	48.55236667	-1.97295
RV3_A2	48.5541	-1.973416667
RV3_A3	48.55301667	-1.971783333
RV4_A1	48.5747	-2.001966667
RV4_A2	48.57393333	-2.002033333
RV4_A3	48.57281667	-2.006133333
RV5_A1	48.58735	-1.964383333
RV5_A2	48.58295	-1.97045
RV5_A3	48.57763333	-1.962583333
RV6_A1	48.607	-2.027416667
RV6_A2	48.60965	-2.02805
RV6_A3	48.60965	-2.02805
filandre	48.519323	-1.944105

Annexe 1 : Localisation géographique des stations d'échantillonnage des ichtyolarves dans la baie de Saint-Malo et la ria de la Rance, au centre du trait de chalut printanier

nom scientifique	nom commun	famille	genre	espece	guilde DC(-	adultes Le Ma	larves Le Mao 🗸	DCE rance 2012 - 20 🔻	ANACONOR 2021
Alosa fallax	alose feinte	Clupeidae	Alosa	fallax	DIA	1	0	0	0
Ammodytes marinus	lançon nordique	Ammodytidae	Ammodytes	marinus	ER	1	0	0	1
Ammodytes tobianus Anguilla anguilla	lançon équille anguille européenne	Ammodytidae Anguillidae	Ammodytes Anguilla	tobianus anguilla	ER DIA	1	0	0	0
Aphia minuta	nonnat	Gobiidae	Aphia	minuta	ER	1	0	1	0
Argyrosomus regius	maigre	Sciaenidae	Argyrosomus	regius	MA	0	0	0	0
Arnoglossus laterna	arnoglosse de médit.	Bothidae	Arnoglossus	laterna	MA	1	0	1	0
Atherina presbyter	atherine orphie	Atherinidae Belonidae	Atherina Belone	presbyter belone	ER MA	1	0	0	1
Belone belone Blennius gattorugine	blennie gattorugine	Blenniidae	Blennius	gattorugine	MA	1	1	1	1
Blennius ocellaris	blennie ocellée	Blenniidae	Blennius	ocellaris	ER	1	1	0	1
Blennius pholis	blennie pholis, mordo	Blenniidae	Lipophrys	pholis	MA	1	1	0	1
Blennius pilicornis	blennie pilicorne	Blenniidae	Blennius	pilicornis	MA	0	0	0	0
Buglossidium luteum	petite sole jaune	Soleidae	Buglossidium	luteum	MA	1	0	1	0
Callionymus lyra Centrolabrus exoletus	callionyme lyre centrolabre	Callionymidae Labridae	Callionymus Centrolabrus	lyra exoletus	ER MA	0	0	0	1
Chelidonichthys lucerna	grondin perlon	Triglidae	Chelidonichthys	lucerna	MJ	1	0	1	0
Chelon aurata	mulet doré	Mugilidae	Chelon	aurata	ER	1	0	0	0
Chelon labrosus	mulet gris aux lèvres	Mugilidae	Chelon	labrosus	DIA	1	0	0	0
Chelon ramada	mulet porc	Mugilidae	Chelon	ramada	DIA	1	0	0	0
Ciliata mustela Ciliata septentrionalis	motelle à 5 barbillons motelle nordique	Gadidae Gadidae	Ciliata Ciliata	mustela septentrionalis	ER ER	0	0	0	1
Clupea harengus	hareng	Clupeidae	Clupea	harengus	MJ	1	0	0	0
Conger conger	congre	Congridae	Conger	conger	MA	1	0	0	0
Ctenolabrus rupestris	cténolabre rupestre	Labridae	Ctenolabrus	rupestris	MA	1	0	1	0
Cyclopterus lumpus	lompe	Cyclopteridae	Cyclopterus	lumpus	MA	1	0	0	0
Dasyatis pastinaca	pastenague commune	Dasyatidae Moropidae	Dasyatis	pastinaca	MA	0	0	0	0
Dicentrarchus labrax Diplodus sargus	bar européen sar	Moronidae Sparidae	Dicentrarchus Diplodus	labrax sargus	MJ	0	0	0	0
Echiichthys vipera	petite vive	Trachinidae	Echiichthys	vipera	MA	1	1	0	0
Engraulis encrasicolus	anchois	Engraulidae	Engraulis	encrasicolus	MA	1	0	0	0
Entelurus aequorus	entelure	Syngnathidae	Entelurus	aequorus	MA	1	1	0	1
Gasterosteus aculeatus	épinoche à trois épine	Gasterosteidae	Gasterosteus	aculeatus	ER	1	0	0	0
Gobius cobitis Gobius niger	gobie à grosse tête gobie noir	Gobiidae Gobiidae	Gobius Gobius	cobitis niger	ER ER	0	0	0	0
Gobius niger Gobius paganellus	gobie paganel	Gobiidae	Gobius	paganellus	ER	1	0	1	0
Gobiusculus flavescens	gobie nageur	Gobiidae	Gobiusculus	flavescens	ER	1	0	1	0
Gymnammodytes semisquamatus	grande cicerelle	Ammodytidae	Symnammodytes	semisquamatus	MA	1	1	0	1
Hippocampus hippocampus	hippocampe à nez co	Syngnathidae	Hippocampus	hippocampus	ER	1	1	1	1
Hyperoplus immaculatus Hyperoplus lanceolatus	lançon immaculé lançon commun	Ammodytidae Ammodytidae	Hyperoplus Hyperoplus	immaculatus lanceolatus	MA	1	0	0	1
abrus bergylta	vieille commune	Labridae	Labrus	bergylta	MA	1	0	1	1
_abrus mixtus	vieille coquette	Labridae	Labrus	mixtus	MA	0	0	0	0
Lepadogaster candollii	lepadogaster de Cand	Gobiesocidae	Lepadogaster	candollii	ER	1	0	1	0
Liparis liparis	Grande limace de me	Liparidae	Liparis	liparis	ER	0	0	0	1
Liparis montagui	limace de mer baudroie	Liparidae	Liparis	montagui	ER MA	1	0	0	0
Lophius piscatorius Melanogrammus aeglefinus	églefin	Lophiidae Gadidae	Lophius Melanogrammus	piscatorius aeglefinus	MA	1	0	0	1
Merlangius merlangus	merlan	Gadidae	Merlangius	merlangius	MJ	1	0	0	1
Mullus surmuletus	rouget barbet	Mullidae	Mullus	surmuletus	MJ	1	0	1	0
Nerophis lumbriciformis	nerophis lombricoide	Syngnathidae	Nerophis	lumbriciformis	ER	1	0	1	1
Nerophis ophidion	nérophis à nez droit	Syngnathidae	Nerophis	ophidion	ER	0	0	0	1
Nerophis spp Osmerus eperlanus	NA éperlan	Syngnathidae Osmeridae	Nerophis Osmerus	NA eperlanus	ER DIA	1	0	0	1
Pagrus pagrus	pagre rouge	Sparidae	Pagrus	pagrus	MA	0	0	0	0
Pegusa lascaris	sole pole	Soleidae	Pegusa	lascaris	MA	0	0	0	0
Pholis gunellus	gonelle	Pholidae	Pholis	gunellus	MA	1	0	0	0
Platichtys flesus	flet d'europe	Pleuronectidae	Platichtys	flesus	DIA	1	0	1	0
Pleuronectes platessa Pollachius pollachius	plie d'europe lieu jaune	Pleuronectidae Gadidae	Pleuronectes Pollachius	platessa pollachius	MJ MJ	1	0	1	0
Pomatischistus microps	gobie tacheté	Gobiidae	Pomatischistus	microps	ER	1	1	1	1
Pomatoschistus minutus	gobie buhotte	Gobiidae	Pomatoschistus	minutus	ER	1	1	1	1
Pomatoschistus pictus	gobie varié	Gobiidae	Pomatoschistus	pictus	ER	1	0	1	1
Raja undulata	raie brunette	Rajidae	Raja	undulata	MA	0	0	1	0
Sardina pilchardus	sardine	Clupeidae	Sardina	pilchardus scombrus	MA	1	0	0	0
Scomber scombrus Scophthalmus maximus	maquereau turbot	Scombridae Scophthalmidae	Scomber Scophthalmus	maximus	MA	0	0	0	0
Scophthalmus rhombus	barbue	Bothidae	Scophtalmus	rhombus	MJ	1	1	1	1
Scorpaena porcus	rascasse brune	Scorpaenidae	Scorpaena	porcus	MA	0	0	0	0
Scyliorhinus canicula	petite roussette	Scyliorhinidae	Scyliorhinus	canicula	MA	0	0	0	0
Solea senegalensis	sole sénégalaise	Soleidae Soleidae	Solea	senegalensis	MJ	0	0	0	0
Solea solea Sparus aurata	sole dorade royale	Sparidae	Solea Sparus	solea aurata	MA	1	0	0	0
Spinachia spinachia	épinoche	Gasterosteidae	Spinachia	spinachia	ER	1	0	0	0
Spondyliosoma cantharus	dorade grise	Sparidae	Spondyliosoma	cantharus	MJ	1	1	1	0
Sprattus sprattus	sprat	Clupeidae	Sprattus	sprattus	MJ	1	1	1	1
Symphodus bailloni	crénilabre de baillon	Labridae	Symphodus	bailloni	ER	1	0	1	0
Symphodus melops Syngnathus spp	crénilabre mélops NA	Labridae Syngnathidae	Symphodus Syngnathus	melops NA	ER ER	1	0	1	0
Syngnathus spp	syngnathe aiguille	Syngnathidae	Syngnathus	acus	ER	1	0	1	1
Syngnathus rostellatus	syngnathe de Duméri	Syngnathidae	Syngnathus	rostellatus	ER	1	0	1	1
Syngnathus typhle	siphonostome atlanti	Syngnathidae	Syngnathus	typhle	ER	1	1	1	0
Taurulus bubalis	chabot buffle	Cottidae	Taurulus	bubalis	MA	1	0	1	1
Thorogobius ephippiatus	gobie léopard	Gobiidae	Thorogobius	ephippiatus	MA	0	0	0	0
Forpedo marmorata Frachurus trachurus	torpille marbrée chinchard	Torpedinidae Carangidae	Torpedo Trachurus	marmorata trachurus	MA MJ	0	0	0	0
Frigloporus lastoviza	grondin camart	Triglidae	Trigloporus	lastoviza	MA	1	0	1	0
Tripterygion atlanticus	blennie à tête noire	Tripterygiidae	Tripterygion	atlanticus	ER	1	0	0	0
Tripterygion delaisi	tripterygion jaune	Tripterygiidae	Tripterygion	delaisi	ER	0	0	0	0
Fripterygion tripteronotum	tripterygion rouge - à	Tripterygiidae	Tripterygion	tripteronotum	MA	0	0	0	0
Trisopterus luscus	tacaud commun	Gadidae	Trisopterus	luscus	MJ	1	0	1	1
Trisopterus minutus	capelan	Gadidae	Trisopterus	minutus	MA	1	0	0	0
Zeugopterus punctatus	targeur	Bothidae	Zeugopterus	punctatus	MA	0	0	0	1
Zeugopterus regius	targie royale	Bothidae	Zeugopterus	regius	ER	0	0	1	0
				J					

Annexe 2 : Liste des espèces de poissons (tous stades confondus) observés dans le bassin maritime de la Rance lors de la thèse de Le Mao en 1985, du suivi DCE de 2012 à 2014, de l'étude ANACONOR 2021, et guildes d'usage employées

						sité moyenne de larve / 1000m3								
				Print	emps			Et	é			Aut	omne	
famille	genre	espece	baie	ria1	ria2	ria3	baie	ria1	ria2	ria3	baie	ria1	ria2	ria3
Ammodytidae	-	-	3,25	8,01	10,14	2,70	0,24	0,29	0,46	0,00	0,50	0,00	0,00	0,00
Ammodytidae	Ammodytes	marinus	0,00	0,28	0,53	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,47	0,00	0,00
Ammodytidae	Ammodytes	tobianus	0,00	0,49	8,26	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,26	0,23	0,00
Ammodytidae	Gymnammodytes	semisquamatus	0,55	8,05	8,87	0,38	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Ammodytidae	Hyperoplus	-	0,00	0,94	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Ammodytidae	Hyperoplus	immaculatus	0,74	0,00	3,13	0,63	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,47	0,00	0,00
Ammodytidae	Hyperoplus	lanceolatus	8,50	17,35	13,56	2,37	0,00	0,00	0,00	0,41	0,00	0,68	1,36	0,00
Atherinidae	Atherina	presbyter	0,00	0,00	0,00	0,00	0,94	0,00	0,46	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Belonidae	Belone	belone	0,00	0,00	0,00	0,00	1,98	0,58	0,00	0,36	0,00	0,00	0,00	0,00
Blenniidae	Blennius	-	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,80	2,35	0,00	0,68	3,94	0,90	0,00
Blenniidae	Blennius	gattorugine	0,00	0,54	0,00	0,00	50,66	10,56	22,31	1,65	0,00	0,25	0,93	0,00
Blenniidae	Blennius	ocellaris	0,00	0,00	0,00	0,00	0,24	0,23	0,00	0,00	0,41	0,36	0,00	0,00
Blenniidae	Lipophrys	pholis	7,77	11,57	14,86	3,34	0,95	3,40	1,88	0,00	0,90	2,81	2,71	1,01
Bothidae	Scophtalmus	rhombus	0,23	0,00	1,27	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Bothidae	Zeugopterus	punctatus	0,69	3,64	3,34	0,38	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Callionymidae	Callionymus	lyra	5,72	11,58	8,01	1,00	0,50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Carangidae	Trachurus	trachurus	1,24	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,68	0,44	0,00
Clupeidae	-	-	0,00	1,83	4,85	1,60	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Cottidae	Taurulus	bubalis	0,23	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27	0,00	0,00	0,00
Gadidae	-	-	0,00	0,00	0,25	0,00	0,98	0,23	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Gadidae	Ciliata	mustela	3,99	11,90	11,48	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Gadidae	Ciliata	septentrionalis	0,00	0,87	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Gadidae	Merlangius	merlangius	0,31	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Gadidae	Pollachius	pollachius	1,21	0,78	1,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Gadidae	Trisopterus	luscus	0,00	0,34	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Gobiidae	-	-	15,25	61,85	98,97	32,33	2,73	20,90	82,08	4,13	1,77	15,08	18,48	28,33
Gobiidae	Gobius	niger	0,00	0,00	23,90	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Gobiidae	Pomatischistus	microps	0,00	0,00	6,36	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,77	0,61
Gobiidae	Pomatoschistus	minutus	0,00	0,31	8,90	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Gobiidae	Pomatoschistus	pictus	0,00	0,00	1,27	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Labridae	-	-	5,39	29,93	31,28	1,99	3,13	8,82	7,70	2,19	0,21	0,24	0,63	0,00
Labridae	Centrolabrus	exoletus	0,00	0,34	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Labridae	Labrus	bergylta	0,31	0,82	0,52	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Labridae	Symphodus	melops	0,00	0,00	0,00	0,00	0,73	0,24	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Liparidae	Liparis	liparis	0,00	0,00	0,26	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Moronidae	Dicentrarchus	labrax	0,00	1,10	0,51	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Osmeridae	Osmerus	eperlanus	0,00	0,00	0,00	1,26	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Soleidae	Solea	solea	2,03	2,65	3,34	1,31	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,42	0,68	0,00
Sparidae	Spondyliosoma	cantharus	0,00	0,00	0,00	0,00	0,57	0,32	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Syngnathidae	-	-	0,00	0,00	0,00	0,00	0,24	1,02	0,70	0,00	0,94	1,62	1,51	0,31
Syngnathidae	Entelurus	aequorus	0,00	0,00	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,23	0,39	0,00	0,00
Syngnathidae	Hippocampus	hippocampus	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,70	1,00	0,94	0,00
Syngnathidae	Nerophis	-	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25	0,58	0,00	0,51	0,00	0,00	0,00	0,00
Syngnathidae	Nerophis	lumbriciformis	0,00	0,00	0,00	0,00	0,77	0,82	0,00	0,00	0,83	0,88	0,22	0,00
Syngnathidae	Nerophis	ophidion	0,00	0,52	0,75	0,00	0,78	1,87	1,50	0,00	0,00	0,21	0,00	0,00
Syngnathidae	Syngnathus	-	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,81	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Syngnathidae	Syngnathus	acus	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,29	0,72	0,00	0,24	0,00	0,00	0,00
Syngnathidae	Syngnathus	rostellatus	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,52	0,00	0,00	1,20	0,90	0,00	0,33
Zeidae	Zeus	faber	0,00	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

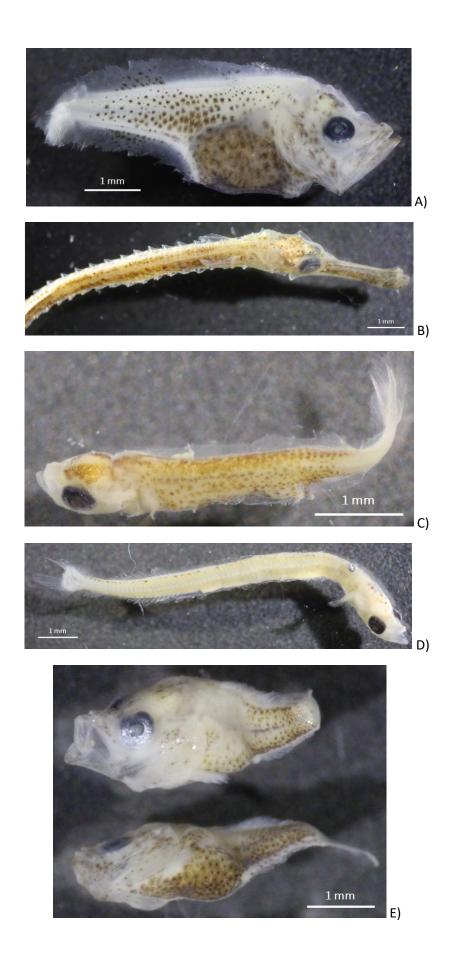
 $Annexe\ 3: Densit\'e\ larvaire\ moyenne\ (ind.1000\ m^3)\ des\ diff\'erents\ taxons\ \'echantillonn\'es\ sur\ les\ trois\ saisons\ printemps,\ \'et\'e,\ automne$

Ref trait			Taille	Taille du chalut à
de chalut	Especes	effectif	(mm)	perche
RV1 C1	Pomatoschistus microps	1	71	3 m
RV1 C1	Pomatoschistus microps	1	64	3 m
RV1 C1	Pomatoschistus microps	1	44	3 m
RV1 C1	Pomatoschistus minutus	1	34	3 m
RV1 C1	Pomatoschistus minutus	1	25	3 m
RV1 C1	Gobius paganellus	1	50	3 m
RV1 C1	Symphodus melops	1	42	3 m
RV3_C1	Pomatoschistus microps	1	62	3 m
RV3 C1	Pomatoschistus microps	1	60	3 m
RV5_C1	Pomatoschistus microps	1	65	3 m
RV5_C1	Pomatoschistus microps	1	56	3 m
RV5 C1	Pomatoschistus microps	1	55	3 m
RV5 C1	Pomatoschistus minutus	1	35	3 m
RV5_C1	Pomatoschistus minutus	1	33	3 m
RV3_C1	Pomatoschistus microps	1	62	1,5 m
RV3_C1	Pomatoschistus microps	1	60	1,5 m
RV2_C1	Pomatoschistus minutus	1	75	1,5 m
RV2_C1	Pomatoschistus minutus	1	68	1,5 m
RV2_C1	Pomatoschistus minutus	1	37	1,5 m
RV2_C1	Pomatoschistus microps	1	46	1,5 m
RV2_C1	Pomatoschistus microps	1	27	1,5 m
RV2_C1	Pomatoschistus microps	1	32	1,5 m
RC1_C1	Gobius niger	1	60	1,5 m
RC1_C1	Labrus bergylta	1	44	1,5 m
RV5_C1	Pomatoschistus minutus	1	57	1,5 m
RV5_C1	Pomatoschistus minutus	1	67	1,5 m
RV5_C1	Pomatoschistus minutus	1	58	1,5 m
RV5_C1	Pomatoschistus microps	1	38	1,5 m
RV5_C1	Pomatoschistus microps	1	36	1,5 m
BC3_C1	Hippocampus hippocampus	1	55	1,5 m
BC3_C1	Callionimus lyra	1	87	1,5 m
BC3_C1	Callionimus lyra	1	62	1,5 m
BC3_C1	Callionimus lyra	1	43	1,5 m
BC3_C1	Gobius niger	1	63	1,5 m
BC3_C1	Gobius niger	1	59	1,5 m
RV4_C1	Aucune capture	0		1,5 m
RV4_C2	Aucune capture	0		1,5 m
RV1_C1	Aucune capture	0		1,5 m
RV6_C1	Aucune capture	0		1,5 m
BV7_C1	Aucune capture	0		1,5 m
BV7_C2	Aucune capture	0		1,5 m
BV8_C1	Aucune capture	0		1,5 m
BV8_C2	Aucune capture	0		1,5 m

Annexe 4 : Résultats des échantillonnages au chalut à perche dans le bassin maritime de la Rance (code référence du trait de chalut : station_numéro de trait)

Densité larvaire totale					
	ddl	SCE	CM	F	p-value
Saison	2	0,253	0,1265	21,308	< 0.001
Habitat	1	0,0189	0,01886	3,177	0,078
Secteur	3	0,1683	0,05611	9,45	< 0.001
Résidus	92	0,5462	0,00594		
n					
Richesse en taxon	ddl	SCE	CM	F	p-value
Saison	2	696,7	348,4	64,369	< 0.001
Habitat	1	53,3	53,3	9,856	0,001
Secteur	3	218,1	72,7	13,431	< 0.001
Résidus	92	497,9	72,7 5,4	13,431	< 0.001
Residus		437,3			
Richesse en famille					
	ddl	SCE	CM	F	p-value
Saison	2	422,9	211,43	83,068	< 0.001
Habitat	1	10,5	10,51	4,128	0,045
Secteur	3	101,2	33,73	13,254	< 0.001
Résidus	92	234,2	2,55		
ndice de Shannon					
	ddl	SCE	CM	F	p-value
Saison	2	10,102	5,051	24,166	< 0.001
Habitat	1	0,583	0,583	2,788	0,098
Secteur	3	7,483	2,494	11,933	< 0.001
Résidus	89	18,602	0,209		
Densité espèces marine	2 C				
bensite especes marine	ddl	SCE	CM	F	p-value
Saison	2	0,03149	0,015746	14,418	< 0.001
Habitat	1	0,01476	0,014759	13,514	< 0.001
Secteur	3	0,00625	0,002083	1,907	0,133
Résidus	92	0,10047	0,001092	,	,
Densité espèces marine	es juvéniles ddl	SCE	CM	F	p-value
Saison	2	0,0012805	0,0006403	41,675	< 0.001
Habitat	1	0,00012303	0,0000182	1,182	0,28
Secteur	3	0,000182	0,0000182	4,087	< 0.001
Résidus	92	0,0001884	0,0000028	- 7,007	- 0.001
residus	32	0,001+13+	0,0000154		
Densité espèces réside		CCF	CNA	Г	م برمارید
Saison	ddl 2	SCE 0,0854	CM 0,0427	F 11,147	p-value < 0.001
		•	·	•	
Habitat	1	0,0001	0,00006	0,016	0,901
Secteur	3	0,1069	0,03565	9,306	< 0.001
Résidus	92	0,3524	0,00383		

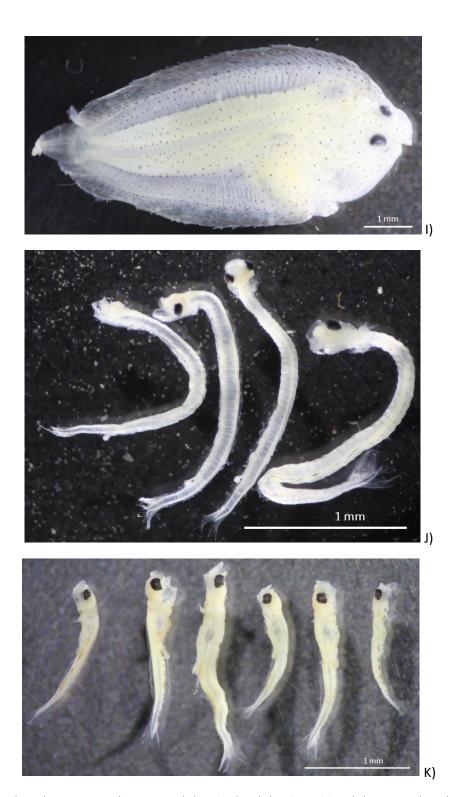
Annexe 5 : Résultats des analyses de variances (ANOVA) de différents indicateurs en fonction des facteurs saison, habitat, secteur











Annexe 6 : Aperçu de quelques taxons présents au stade larvaire dans le bassin maritime de la Rance : A) Trachurus trachurus, B) Syngnathus rostellatus, C) Labrus bergylta, D) Hyperoplus immaculatus, E) Callionymus lyra, F) Scophtalmus rhombus, G) Blennius pholis, H) Hippocampus hippocampus, I) Solea solea, J) Clupeidae, K) Gobiidae