

COMPOSITION DU PEUPEMENT PISCICOLE D'UN PETIT ESTUAIRE ANTHROPIsé (LE COUESNON, FRANCE).

P. LAFFAILLE (1), L. THIEULLE (2), E. FEUNTEUN (1) ET J.C. LEFEUVRE (1).

(1) Université de Rennes 1, UMR 6553, Campus Beaulieu, 35042 Rennes Cedex, France.
Email : pascal.lafaille@univ-rennes.fr

(2) Fish-Pass, 91 avenue de Saint-Brieuc, 35000 Rennes, France.

RÉSUMÉ

Dans un petit estuaire du nord de la Bretagne (France), l'ichtyofaune a été échantillonnée lors de chaque saison d'une année sur six stations selon une répartition amont-aval. 28 espèces ont ainsi été capturées à l'aide de deux engins de pêche, une senne de plage couplée à un tramail. Selon les indices d'abondance numériques et pondéraux, trois zones peuvent être identifiées. Une zone estuarienne marine en aval qui est composée essentiellement d'espèces marines et résidentes de la baie adjacente. Le peuplement est dominé par les gobies buhottes et par les juvéniles de plies, de bars et de mulets. La diversité piscicole et les indices d'abondance sont plus élevés que dans les autres zones. Les stations les plus en amont correspondent à la zone estuarienne dulçaquicole qui est presque exclusivement composée d'espèces dulcicoles. Ce peuplement est dominé par les brèmes, les gardons et les chevaines. Mais les indices d'abondance sont les plus faibles à cause de la banalisation et de la chenalisation des berges. La troisième zone correspond à la zone estuarienne intermédiaire. La présence d'espèces d'origine marine et littorale y est limitée par un barrage estuarien. Cet aménagement hydraulique, situé très en aval, réduit ainsi la fonction de nurserie de cet estuaire vis à vis des espèces marines. La répartition spatiale du peuplement piscicole est donc le résultat d'un facteur abiotique (la salinité) et de l'action anthropique (le barrage et la perte des habitats).

Mots-clés : Icthyofaune, estuaire, variabilité, aménagement hydraulique, barrage estuarien.

COMPOSITION OF FISH COMMUNITY IN SMALL ANTHROPIC ESTUARY (THE « COUESNON », FRANCE).

ABSTRACT

In a small estuary of the North Brittany (France), fish communities were sampled during one year at each season on six stations according to a downstream gradient. 28 species were caught by a beach seine coupled with a trammel net. According to numeric and biomass abundance index, three zones were identified. A marine estuarine zone which was composed essentially of marine and resident species of the neighbouring bay. This community was dominated by sand gobies *Pomatoschistus minutus* and by young flounders, sea bass and mullets. Species richness and abundance index were higher than in the other zones of this estuary. Most upstream station, corresponding to the freshwater estuarine zone, were characterised by the almost exclusive dominance of freshwater species. This community was dominated by breams, roaches and chubs. But abundance index were lowest because of disturbed habitat due to embanking. Presence of marine and littoral species in the intermediate estuarine zone is limited by the presence of a estuarine dam, located at the outlet of the river, which reduces, nursery function of this estuary. Also, spatial distribution of the fish communities is the result of a abiotic factor (salinity) and of anthropic action (the dam and habitat loss).

Key-words : fish communities, estuary, variability, hydraulic works, estuarine dam.

INTRODUCTION

Les estuaires sont des zones de transition entre la mer, les eaux douces et les terres. Cet écotone couplé avec un continuum eau douce – eau salée entraîne une dynamique estuarienne complexe et une forte productivité biologique (MANN, 1982). L'utilisation des estuaires par la faune piscicole comme zone trophique et spécialement comme nurserie (ROGERS *et al.*, 1984 ; COSTA, 1988) a souvent été attribuée à cette forte productivité (Mc LUSKY, 1981) bien que d'autres facteurs tels la réduction des taux de salinité et de la prédation aquatique jouent aussi un rôle non négligeable (BLABER et BLABER, 1980 ; WHITFIELD, 1983 ; CLARIDGE et POTTER, 1984). Cette importante fonction vis à vis de nombreuses espèces piscicoles a essentiellement été étudiée dans des habitats marins et dulçaquicoles, et peu d'attention a été portée sur les eaux saumâtres (ROZAS et ODUM, 1987), probablement à cause des difficultés d'échantillonnage. De plus, la plupart des études se sont focalisées sur les grands estuaires et peu de données existent pour des zones de plus faible superficie.

Un des premiers pas dans la connaissance de ces écosystèmes complexes et la compréhension du rôle important qu'ils jouent dans le maintien des stocks côtiers des poissons sont d'identifier les organismes présents, leur distribution et leur abondance relative (CAIN et DEAN, 1976 ; COSTA, 1989). Ce travail présente les premières données sur la répartition spatio-temporelle du peuplement piscicole d'un petit estuaire breton, typique de nombreux estuaires européens, où les activités humaines ont eu un profond impact.

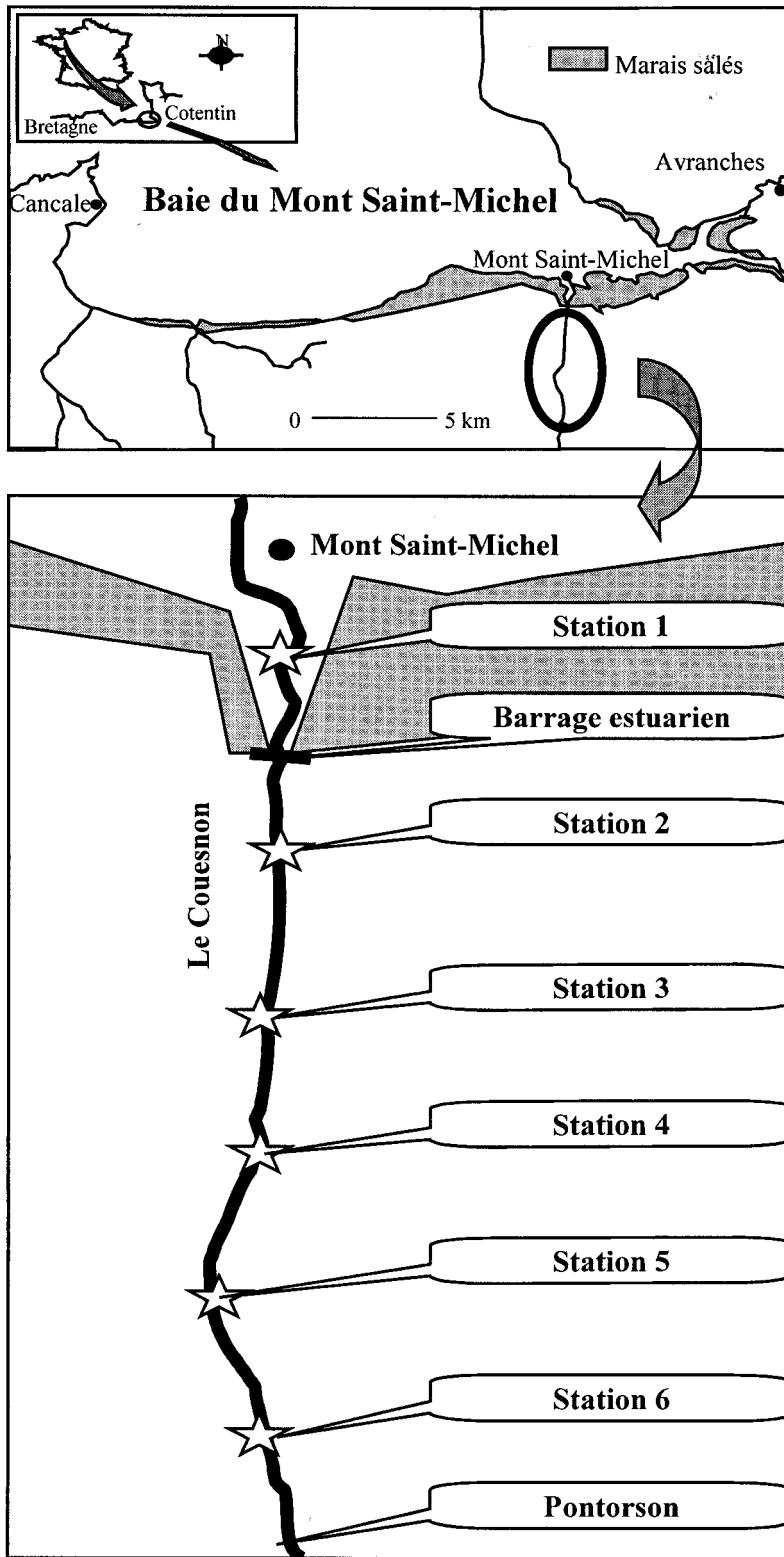


Figure 1 Localisation de l'estuaire du Couesnon et des sites d'études.

Figure 1 Location of Couesnon estuary and study sites.

Matériel et méthodes

Site d'étude

Le Couesnon est un petit fleuve côtier (bassin versant d'environ 1 120 km²) situé entre la Bretagne et la Normandie (France) et rejoignant la mer au niveau du Mont Saint-Michel dans la baie du même nom (Figure 1). Un barrage estuarien (40 m de long) constitué de portes à flot passif contrôle les apports des marées dans le Couesnon. Dans cet estuaire les débits mensuels moyens varient entre 2.2 m³.s⁻¹ lors des étiages et 22.5 m³.s⁻¹ lors des crues (DANAIS *et al.*, 1987).

L'ichtyofaune a été échantillonnée dans 6 stations selon une répartition amont-aval. Dans ces stations le substrat est vaseux et les rives souvent chenalées et stabilisées par des blocs rocheux. Les hydrophytes sont inexistantes et les héliophytes assez rares. La première station, bordée par les marais salés tidaux, est située en aval du barrage et est soumise à l'influence directe des marées. Les stations 2, 3 et 4, situées en amont du barrage, sont constituées d'un plat vaseux, d'une roselière sur une rive et d'une digue rocheuse sur l'autre. Les stations 5 et 6, les plus en amont, sont situées dans une zone chenalée ; leurs berges sont abruptes et rocheuses. La station 1 se situe à 1.5 km en aval du barrage et la station 6 à environ 6.5 km en amont.

Échantillonnage de l'ichtyofaune

L'ichtyofaune a été échantillonnée une fois par saison (entre mai 1998 et février 1999) dans les six stations par deux engins de pêche : une senne de plage (10 mm de maille, 25 m de long, 2 m de hauteur) et un filet tramail (30 et 70 mm de maille, 25 m de long, 2 m de hauteur). Le couplage de ces deux engins aux caractéristiques complémentaires permet d'augmenter l'effort de pêche et de capturer pratiquement toutes les espèces présentes dans l'estuaire. L'avantage de cette méthode est d'obtenir des indices d'abondance plus ou moins standardisés. La technique consiste à repousser avec la senne les gros individus vers le filet maillant qui est plus à même de les capturer. Pour chaque station, un trait de senne par berge et par saison a été réalisé lors d'une année. Chaque poisson capturé a été identifié, mesuré (longueur à la fourche au mm près) et pesé à 0.5 g près. Les indices numériques et pondéraux ont ainsi pu être estimés en fonction de la surface prospectée avec la senne de plage (250 m² en moyenne). Les variations spatio-temporelles du peuplement ont été analysées par une classification hiérarchique des indices d'abondance (méthode de Ward, distance euclidienne), après avoir transformé les données en $\log(x + 1)$ (FIELDS *et al.*, 1982).

Durant cette étude, les températures et les salinités de surface et de fond ont été mesurées pour chaque station lors de chaque campagne de pêche.

RÉSULTATS

Températures et salinités

Du point de vue des températures (min. : 4 °C, max. : 24 °C) les quatre saisons peuvent être clairement identifiées : de 14 à 18 °C au printemps, de 20 à 26 °C en été, de 12 à 13 °C en automne et de 4 à 7 °C en hiver (Tableau 1). Au contraire, aucun gradient entre l'amont et l'aval ne peut être observé. Concernant les taux de salinité, c'est durant les campagnes d'été (30 ‰ pour la station 1 et 15 ‰ pour la station 6) et de printemps (23 ‰ pour la station 1, 12 ‰ pour la station 4 et 0 ‰ pour la station 6) que l'influence de la marée est la plus importante. En automne et en hiver, les salinités sont nulles en amont des portes à flot (respectivement 28 ‰ et 15 ‰ pour la station aval 1 et 0 pour toutes les autres). Avant la construction du barrage estuarien, l'influence des marées pouvait se faire ressentir jusqu'à Pontorson (10 km environ en amont du barrage).

Tableau I

Température (°C) et salinité (‰) de fond et de surface des différentes stations. Le barrage estuarien se situe entre les stations 1 et 2.

Table I

Bottom and surface temperature (°C) and salinity (‰) of different stations. The estuarine dam is situated between stations 1 and 2.

	Station	Température (°C)						Salinité (‰)						
		1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	
	Saison													
Surface	Printemps	18	18	17	17	15	15	23	0	0	0	0	0	0
	Et	20	24	26	26	22	23	30	3	3	3	0	0	0
	Automne	13	13	13	13	13	13	28	0	0	0	0	0	0
	Hiver	7	4	4	4	4	4	15	0	0	0	0	0	0
Fond	Printemps	18	16	16	16	14	14	23	21	22	12	0	0	0
	Et	21	22	24	23	21	22	30	21	26	23	21	15	0
	Automne	13	12	12	12	12	12	28	0	0	0	0	0	0
	Hiver	7	4	4	4	4	4	15	0	0	0	0	0	0

Composition du peuplement

Lors de cette étude, 28 espèces appartenant à 4 groupes écologiques ont été identifiées (Tableau 2). Deux espèces sont des migrateurs amphihalins : l'anguille européenne et le saumon atlantique. Huit espèces sont d'origine marine. Ce sont tous des poissons euryèces supportant les fortes variations de température et de salinité. Six espèces sont résidentes des vasières tidales de la baie adjacente. Ce sont les gobies du genre *Pomatoschistus* et les syngnathidés. Le dernier groupe, possédant la plus forte richesse spécifique, est formé par les espèces dulçaquicoles.

Ce peuplement, ayant un indice d'abondance moyen de 1 250 poissons et 6.6 kg par hectare, est dominé numériquement par 7 espèces. Quatre espèces représentent près de 54 % des effectifs totaux : le gobie buhotte, la plie, le bar et les alevins de mullet, qui sont d'origine marine ou résidentes de la baie. Les 3 autres espèces, le gardon, la brème commune et le chevaine, sont dulçaquicoles et représentent environ 29 % des effectifs capturés. Ces trois dernières espèces dominent aussi la structure pondérale du peuplement (%B = 54 %). Le gardon (%F = 63 %) et la brème commune (%F = 56 %) sont les deux espèces présentes dans le plus grand nombre d'échantillons.

Tableau II

Indices d'abondance moyens des effectifs (nb / ha) et des biomasses (g / ha), abondance relative numérique (%N) et pondérale (%B), et fréquence d'occurrence (%F) de l'ichtyofaune échantillonnée dans l'estuaire du Couesnon. Classement par %F décroissant.

Table II

Mean abundance index of density (nb / ha) and biomass (kg / ha), density frequency (%N) and biomass frequency (%B), and occurrence (%F) of fish community sampled in Couesnon estuary. Species are listed in decreasing order of occurrence.

Es p ces	Nom s com m uns	E ffectif m oyen	% N	B iom asse m oyenne	% B	% F
<i>Rutilus rutilus</i>	Gardon	138,8	11,1	832,8	12,7	63
<i>Abramis brama</i>	Brème commune	110,7	8,9	1 461,2	22,3	56
<i>Plecuroctes patassa</i>	Plâ	189,8	15,2	379,6	5,8	49
<i>Alburnus alburnus</i>	Ablet	45,7	3,7	594,1	9,0	46
<i>Pomatoschistumimtus</i>	Gobiebotte	243,3	19,5	172,2	2,6	44
<i>Leuciscus cephalus</i>	Chevaine	107,3	8,6	1 22,5	18,5	44
<i>Mugil sp.</i>	Alévins mûle	98,7	7,9	345,5	5,3	44
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Bar	138,5	11,1	94,2	1,4	32
<i>Platichthys leucis</i>	Flet	61,3	4,9	459,8	7,0	32
<i>Anguilla anguilla</i>	Anguille	8,7	0,7	330,6	5,0	32
<i>Pomatoschistuzanoi</i>	Gobiedebozanoi	26,5	2,1	23,9	0,4	26
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Epinette	12,2	1,0	8,5	0,1	25
<i>Blicca bjoerkna</i>	Brème boréaline	27,7	2,2	127,4	1,9	19
<i>Sprattus sprattus</i>	Spratt	22,2	1,8	5,6	0,1	11
<i>Scardinus erythrophthalmus</i>	Rotengle	3,7	0,3	54,8	0,8	7
<i>Tinca tinca</i>	Tanche	1,3	0,1	72,8	1,1	7
<i>Leucaspis delianthus</i>	Able à Hekel	4,7	0,4	7,1	0,1	5
<i>Esoc lucius</i>	Brochet	1,0	0,1	40,0	0,6	5
<i>Gobiogobio</i>	Goujon	0,7	0,1	4,2	0,1	4
<i>Liza amara</i>	Mulet porc	2,7	0,2	48,6	0,7	2
<i>Carassius auratus</i>	Carassin	1,0	0,1	37,0	0,6	2
<i>Atherina presbyter</i>	Atherine	0,5	0,0	1,4	0,0	2
<i>Cyprinus carpio</i>	Carpe commune	0,3	0,0	240,0	3,7	2
<i>Hippocampus naulosus</i>	Hippocampe	0,3	0,0	1,7	0,0	2
<i>Salmo trutta</i>	Saumon	0,2	0,0	11,0	0,2	2
<i>Syngnathus rostellatus</i>	Syngnathie	0,2	0,0	0,2	0,0	2
<i>Pomatoschistumichthys</i>	Gobietet	0,2	0,0	0,0	0,0	2
<i>Solea solea</i>	Sole	0,2	0,0	0,0	0,0	2
Abondances totales		1 248,3		6 566,5		

L'observation des tailles des différentes espèces capturées (Tableau 3) indique que les espèces marines sont essentiellement représentées par les stades biologiques les plus jeunes (première et seconde années de vie), alors que les espèces résidentes de la baie et les espèces dulçaquicoles sont représentées par des juvéniles et quelques adultes.

Tableau III

Tailles moyennes, minimales et maximales (en mm) des différentes espèces piscicoles échantillonnées dans l'estuaire du Couesnon. n : nombre d'individus mesurés. Classement par ordre alphabétique des espèces.

Table III

Fork length mean, min. and max. (mm) of different fish species sampled in Couesnon estuary. n : number of measured fish. Species are listed in alphabetic order.

Esp ce	Taille (m m)			n
	m oyenne	m inim ale	m axim ale	
Able de Heckel	61	44	92	14
Ablette	110	25	140	139
Anguille	282	66	840	31
Athérine	64	45	83	2
Bar	49	27	176	454
Brème bordelière	77	40	164	90
Brème commune	98	20	440	346
Brochet	169	64	254	3
Carassin	120	115	128	3
Carpe commune	585	585	585	1
Chevaine	91	34	415	333
Epinoche	45	18	70	48
Flet	82	18	336	159
Gardon	78	27	170	438
Gobie buhotte	40	16	69	1 037
Gobie de Lozanoï	50	30	69	121
Gobie tacheté	35	35	35	1
Goujon	71	65	76	2
Hippocampe	100	100	100	1
Mulet porc	131	100	425	85
Mulet spp. (alevins)	65	28	100	338
Plie	57	16	370	616
Rotengle	102	70	149	13
Saumon	160	160	160	1
Sole	8	8	8	1
Sprat	39	28	49	114
Syngnathe	135	135	135	1
Tanche	154	29	490	4

Variations spatio-temporelle

Les différentes populations présentes varient en fonction des stations et des saisons. Les analyses hiérarchiques des correspondances sur les indices d'abondance des populations capturées dans les différentes stations durant les quatre saisons permettent de remarquer que la distribution spatiale est plus discriminante que la distribution temporelle (Figures 2 et 3). En effet que ce soit pour les indices d'abondance numérique ou pondérale, la première division sépare les échantillonnages des stations aval (stations 1 à 3) de ceux des stations amont (stations 4 à 6 ; groupe C) en deux groupes. Dans le premier groupe, la seconde division (plus de 50 % de dissimilarité pour

les effectifs et plus de 60 % pour les biomasses) sépare tous les échantillonnages effectués au niveau de la station 1 (groupe A) des autres stations aval (groupe B). Dans le groupe C, à l'exception de la station 1, se trouvent aussi tous les échantillonnages effectués en hiver où, comme pour les stations amont, les indices d'abondance et la richesse spécifique sont minimaux. La distribution spatiale s'observe surtout au niveau des biomasses des stations amont (groupe C) où trois sous groupes sont séparés : (1) les échantillonnages effectués en hiver, (2) en automne, et (3) au printemps et en été.

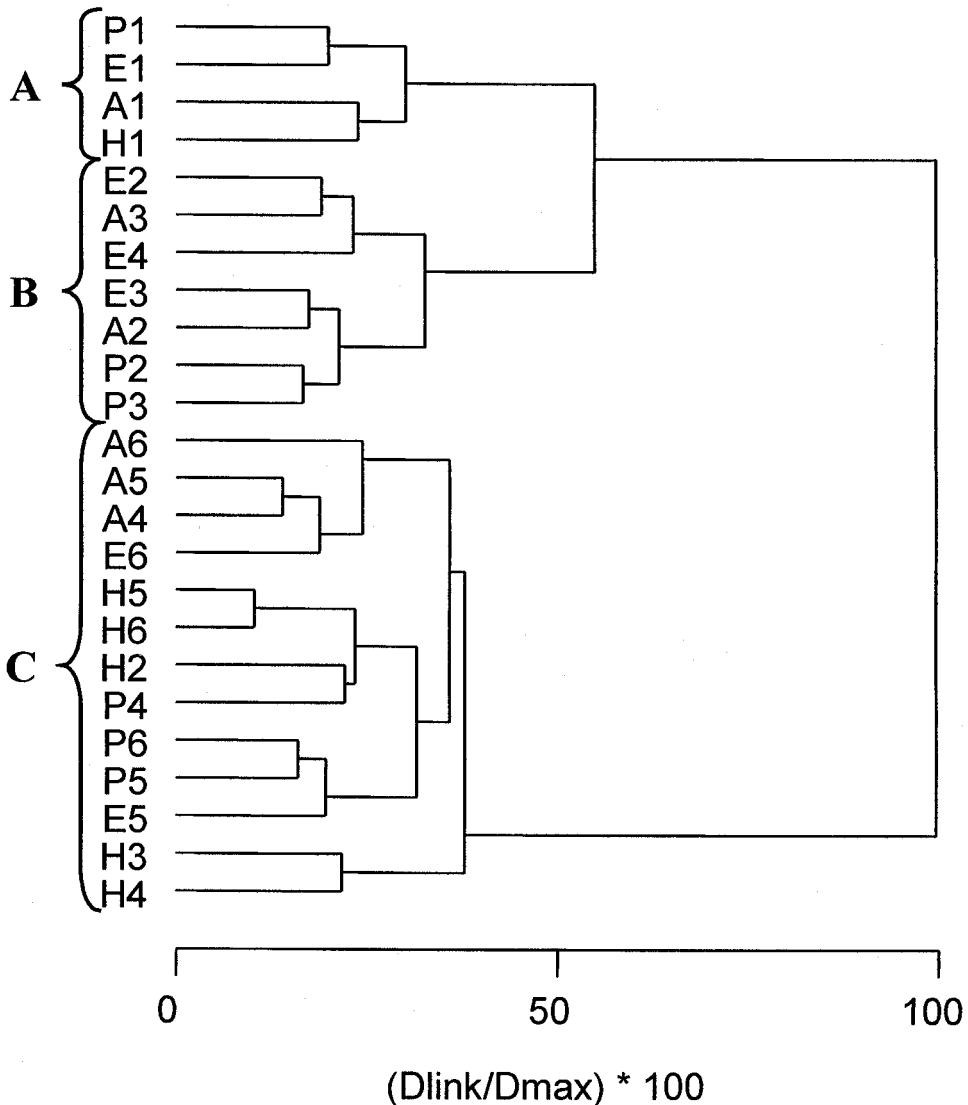


Figure 2

Classification hiérarchique (méthode de Ward, distance euclidienne) des stations en fonction des indices d'abondance numérique des espèces piscicoles échantillonnées. La distance des liens (Dlink) est représentée comme le pourcentage de la distance maximale des liens (Dmax). P : printemps, E : été, A : automne, H : hiver. 1 à 6 : numéro des stations échantillonnées.

Figure 2

Cluster analysis (Ward's method, euclidean distances) on study sites in function densities index of species caught. The linkage distance (Dlink) is presented as a percentage of the maximum linkage distance (Dmax). P : spring, E : summer, A : autumn, H : winter. 1 to 6 : number of sampling sites.

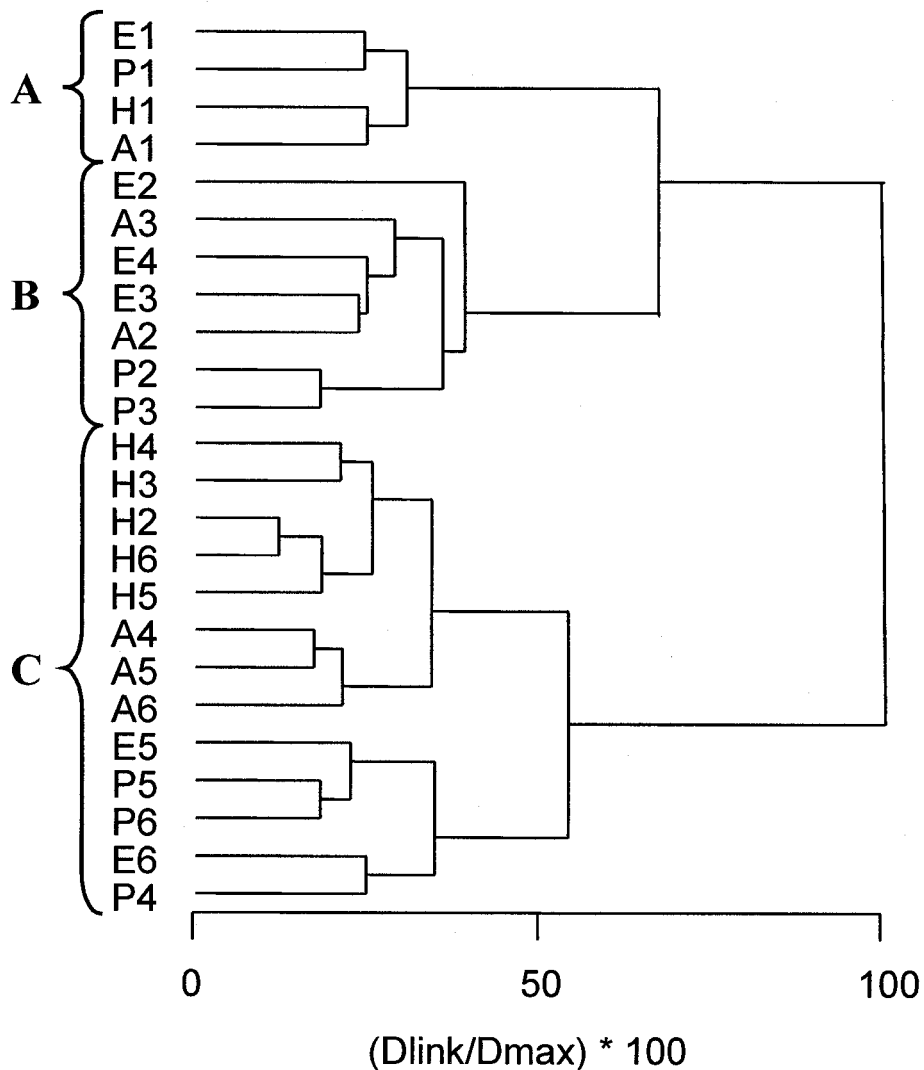


Figure 3

Classification hiérarchique (méthode de Ward, distance euclidienne) des stations en fonction des indices d'abondance pondérale des espèces piscicoles échantillonnées. La distance des liens (D_{link}) est représentée comme le pourcentage de la distance maximale des liens (D_{max}). P : printemps, E : été, A : automne, H : hiver. 1 à 6 : numéro des stations échantillonnées.

Figure 3

Cluster analysis (Ward's method, euclidean distances) on study sites in function abundance index of species biomass caught. The linkage distance (D_{link}) is presented as a percentage of the maximum linkage distance (D_{max}). P : spring, E : summer, A : autumn, H : winter. 1 to 6 : number of sampling sites.

Tableau IV

Indice d'abondance moyenne des effectifs (nb / ha) de l'ichtyofaune capturée dans les six stations de l'estuaire du Couesnon. Classement des espèces en fonction de leur répartition longitudinale.

Table IV

Mean density abundance index (nb / ha) and species richness of fish community caught in six stations of Couesnon estuary. Species are listed according to their spatial repartition.

Esp ces	Stations					
	1	2	3	4	5	6
Sole	1	-	-	-	-	-
Syngnathe	1	-	-	-	-	-
Saumon	1	-	-	-	-	-
Ath rine	3	-	-	-	-	-
Gobie tachet	-	1	-	-	-	-
Hippocampe	-	2	-	-	-	-
Sprat	129	4	-	-	-	-
Gobie de Lozanoï	157	-	-	2	-	-
Bar	103	430	272	26	-	-
Alevin de mullet	398	96	94	-	2	2
Plie	162	470	316	186	-	5
Gobie buhotte	758	540	116	28	-	18
Epinoche	23	6	-	6	28	10
Anguille	16	8	12	6	4	6
Flet	13	178	86	90	-	1
Chevaine	1	210	252	88	38	55
Gardon	2	90	176	220	282	63
Br me bordeli re	3	102	10	16	8	27
Br me commune	1	310	102	82	78	91
Able de Heckel	-	22	-	6	-	-
Ablette	-	78	36	54	52	54
Carassin	-	6	-	-	-	-
Goujon	-	-	2	2	-	-
Mulet porc	-	-	16	-	-	-
Carpe commune	-	-	-	2	-	-
Rotengle	-	-	-	-	8	14
Tanche	-	-	-	-	6	2
Brochet	-	-	-	-	4	2
Densit totale (nb/ha)	1 773	2 553	1 490	814	510	350
Biomasse totale (kg/ha)	3.5	13.5	8.0	7.0	4.3	3.8
Nom bre d esp ce	17	17	13	15	11	14

Dans les stations les plus en aval (station 1 et 2) ont été échantillonnées essentiellement des espèces marines et résidentes des vasières tidales de la baie (Tableau 4). On trouve dans ces stations à la fois des espèces fourrage telle que le gobie buhotte (indices d'abondance compris entre 540 et 758 individus et entre 0.4 et 0.5 kg par hectare) et des espèces d'importance halieutique telles que la plie (entre 162 et 470 individus et entre 0.3 et 0.9 kg par hectare), le bar (entre 103 et 430 individus et entre 0.1 et 0.5 kg par hectare) et les alevins de mullets (entre 96 et 398 individus et entre 0.3 et 1.4 kg par hectare). Ces espèces disparaissent du peuplement à partir de la station 5. Les

espèces dulçaquicoles sont abondantes dès la station 2 avec des indices d'abondance variant entre 78 et 310 individus (représentant 1.0 à 4.1 kg) par hectare pour la brème commune, entre 63 et 282 individus (représentant 0.4 à 1.7 kg) par hectare pour le gardon et entre 38 et 252 individus (représentant 0.4 à 2.8 kg) par hectare pour le chevaine. Par conséquent les indices d'abondance sont maximaux au niveau de la station 2 (près de 2 500 individus et 13.5 kg par hectare en moyenne sur l'année). Ces indices diminuent vers l'amont pour atteindre leur valeur minimale à la station 6 (350 individus et 3.8 kg par hectare en moyenne sur l'année). Mais c'est au niveau de la station 1 que l'indice d'abondance pondéral est minimal (3.5 kg par hectare) à cause de la dominance presque exclusive de petites espèces (gobies), et des alevins et juvéniles d'origine marine (mulets, sprats, bars, plies).

À côté de cette distribution spatiale du peuplement piscicole, une évolution saisonnière peut aussi être observée. Sur les 21 espèces échantillonnées au printemps, ce sont les plies (%N = 33 %) et les gardons (%N = 21 %) qui dominent le peuplement dont l'indice d'abondance numérique total est d'environ 1 400 individus par hectare. Pour les biomasses (indice d'abondance pondéral total = 8.1 kg), ce sont les espèces dulçaquicoles qui dominent : les gardons (%B = 21 %), les brèmes communes (%B = 21 %) et les chevaines (%B = 18 %). C'est lors de la campagne d'été que les indices d'abondance totale (près de 2 200 poissons et 10.7 kg par hectare) et la diversité spécifique (22 espèces capturées) sont les plus élevées. Les espèces marines sont les plus abondantes numériquement (%N = 23 % pour les jeunes bars et 16 % pour les gobies buhottes) alors que ce sont toujours les espèces dulçaquicoles qui sont les plus abondantes pondéralement (%B = 26 % pour les chevaines et 19 % pour les brèmes communes). En automne les indices d'abondance totale sont intermédiaires (1 000 individus et 5.0 kg par hectare). Parmi les 16 espèces capturées, trois dominent numériquement le peuplement : les gobies buhottes (%N = 29 %), les alevins de mulets (%N = 14 %) et les brèmes communes (%N = 12 %). Concernant les biomasses, ce sont les brèmes communes (%B = 31 %), les anguilles (%B = 13 %) et les flets (%B = 12 %) qui sont les plus abondants. En hiver seulement 14 espèces ont pu être échantillonnées pour des indices d'abondance totale de 450 individus et 2.4 kg par hectare. Les gobies buhottes (%N = 59 %) et les carpes communes (%B = 45 %) sont les plus abondants.

DISCUSSION

Peuplement général

La pêche électrique est l'engin de pêche le plus fiable pour caractériser la structure et l'abondance du peuplement dans les zones dulçaquicoles (salinité < 1 ‰) de faible profondeur (< 1 m) (FEUNTEUN, 1994 ; LAMBERT *et al.*, 1994). Elle n'a pas pu être utilisée dans cet estuaire sous influence maritime. Dans les zones saumâtres, les engins de capture les plus utilisés sont le verveux ou le chalut (COSTA, 1986 ; POTTER *et al.*, 1986 ; MAES *et al.*, 1997). D'autres auteurs ont utilisé des sennes de plage (LE MAO, 1986 ; CLARK *et al.*, 1996 ; JELLYMAN *et al.*, 1997). Mais ces différentes méthodes ne permettent pas d'estimer les densités des différentes populations. Lors de cette étude, deux engins de pêche aux sélectivités complémentaires ont été utilisés. La senne de plage permet surtout de capturer le necton benthique alors que le filet maillant est plus efficace vis-à-vis de plus grands individus pélagiques. Le couplage de ces deux engins permet donc d'augmenter les gammes de taille et les zones échantillonnées. Toutefois, cette méthode ne donne que des indices d'abondance, ce qui est équivalent à un passage unique en pêche électrique. Le problème de cette technique composite est que certaines espèces, telles que l'anguille, ou écophases, tels que les « adultes » de poissons plats, sont sous représentées à cause de leur importante capacité d'échappement vis-à-vis de ces deux engins de pêche.

Le peuplement piscicole échantillonné dans la zone estuarienne du Couesnon est assez typique des estuaires européens (CLARIDGE *et al.*, 1986 ; POTTER *et al.*, 1986 ; ELLIOT et DEWAILLY, 1995 ; MAES *et al.*, 1998). Mais comparativement, peu d'espèces ont été recensées (28 espèces), même si la diversité spécifique est en partie déterminée par l'effort de pêche (ALLEN *et al.*, 1992). En effet, dans 17 estuaires européens, la diversité spécifique varie entre 22 et 94 espèces (ELLIOT et DEWAILLY, 1995). Cette relative faible diversité spécifique est aussi certainement due à la petite taille de l'estuaire. Le peuplement de l'estuaire du Couesnon est dominé par 7 espèces : 1 provenant des vasières tidales (le gobie buhotte), 3 d'origine marine (la plie, le bar et les alevins de mullet) et 3 d'origine dulçaquicole (le gardon, la brème commune et le chevaine) représentant près de 80 % des effectifs et 70 % des biomasses totaux capturés. Les gobies du genre *Pomatoschistus* sont connus pour dominer les peuplements littoraux de l'ouest européen (HAMERLYNCK *et al.*, 1993a ; HAMERLYNCK et CATTRIJSSE, 1994 ; COSTA et CABRAL, 1999). Accompagnés des plies, des bars et des mullets, ce sont aussi les plus communes et les plus abondantes des vasières (LEGENDRE, 1984 ; FEUNTEUN et LAFFAILLE 1997) et des marais salés tidaux (LAFFAILLE *et al.*, 1998 ; 2000a) de la baie du Mont Saint-Michel. Les trois cyprinidés sont typiques des zones aval des cours d'eau français ou zones à brèmes (HUET, 1949 ; 1959 ; VERNEAUX, 1977). D'autres travaux confirment la position dominante d'un petit nombre d'espèces dans les communautés estuariennes (CLARIDGE *et al.*, 1986 ; ELLIOT et TAYLOR, 1989 ; HENDERSON, 1989 ; MAES *et al.*, 1997).

Les structures de taille montrent pour toutes les espèces marines une nette dominance des individus de la première et de la seconde année de vie, comme cela a déjà été observé dans de nombreuses lagunes côtières et estuaires des régions tempérées (DAHLBERG et ODUM, 1970 ; CAIN et DEAN, 1976 ; MARCHAND, 1980 ; BECKLEY, 1984 ; QUIGNARD *et al.*, 1984 ; POTTER *et al.*, 1986). Mais les structures de ces communautés sont certainement affectées par l'absence présumée de grands individus par rapport aux juvéniles (DAY *et al.*, 1989). Les espèces marines qui entrent dans les estuaires durant leur première année de vie, utilisent généralement ces zones uniquement comme des nurseries (par exemple ici le bar et la plie) (LEMANTON et POTTER, 1987). Les juvéniles de ces espèces utilisent certainement les transports tidaux passifs et sélectifs pour arriver dans les estuaires (FORTIER et LEGGETT 1982 ; NORCROSS et SHAW 1984 ; APRAHAMIAN et BARR 1985 ; DAME et ALLEN, 1996). Les petits estuaires sont des milieux peu profonds et instables. De telles conditions excluent un grand nombre d'espèces dont les grands prédateurs. Ce sont alors des zones de protection pour les plus jeunes poissons, stades critiques où s'opèrent un grand nombre de facteurs affectant par la suite les stocks de poissons exploités (SMITH, 1985). Toutefois, quelques espèces peuvent aussi exploiter périodiquement les estuaires au stade adulte (par exemple les mullets). Ce groupe d'espèces marine peut dominer numériquement les taxa présents et constituer plus de 70 % du necton (WEINSTEIN 1979 ; 1981). Les véritables espèces estuariennes peuvent accomplir entièrement leur cycle biologique dans ces milieux (DANDO, 1984) qui représentent alors un habitat permanent pour tous les stades. Beaucoup sont des espèces fourrages comme les gobies du genre *Pomatoschistus* qui jouent un rôle important dans la dynamique trophique de ces systèmes (WEINSTEIN, 1982). Des espèces dulçaquicoles les plus euryhalines (comme les brèmes, les chevaines et les gardons) peuvent aussi habiter les estuaires, comme un petit nombre d'espèces marines qui restent surtout dans les zones saumâtres (POTTER *et al.*, 1986 ; 1990). Enfin, pour les espèces diadromes, telles que l'anguille ou les salmonidés, les estuaires sont un passage obligatoire entre les milieux dulçaquicoles et marins (Mc DOWALL, 1988).

Variation spatiale

Spatialement, les communautés piscicoles des estuaires européens sont fortement organisées et largement structurées par la salinité et le substrat (KEUP et BAYLESS, 1964 ; MILLS, 1975 ; HENDERSON, 1989 ; HAMERLYNCK *et al.*, 1993b ; MAES *et al.*, 1998). Secondairement, la composition spécifique peut être influencée par les

caractéristiques géomorphologiques (surface, proportion d'eau courante et calme, *etc.*), hydrodynamiques (courant, amplitudes des marées, *etc.*), des paramètres abiotiques (température, oxygène, *etc.*) et des statuts trophiques (nutriment, densité en plancton, *etc.*) (COPELAND et BECHTEL, 1974 ; NEILL et CULLEN, 1974 ; WEINSTEN et WALTERS, 1981 ; WEISTEIN, 1982 ; THIEL *et al.*, 1995). La présence de poissons et leur répartition spatiale dans les estuaires peut donc dépendre de nombreux facteurs abiotiques et biotiques qui agissent souvent en synergie. De plus, la tolérance aux variations de ces différents paramètres est différente non seulement selon les espèces mais aussi selon les stades biologiques d'une même espèce. Pour l'estuaire du Couesnon, la salinité est certainement le facteur principal dans la répartition longitudinale des populations piscicoles. REMANE et SCHLIEPER (1971) définissent une relation positive entre la salinité et le nombre d'espèces. Cette relation peut être observée dans l'estuaire du Couesnon où les stations les plus en aval (stations 1 et 2) de l'estuaire possèdent les indices de diversité et les indices d'abondance piscicoles les plus élevés. Un résultat identique a été trouvé dans l'estuaire du Tage (Portugal) par COSTA (1989). Les importants taux de salinité dans ces zones, proches des valeurs du domaine maritime, permettent la présence de nombreuses espèces marines côtières qui s'y nourrissent.

Dans l'estuaire du Couesnon, ce gradient est accentué par deux aménagements hydrauliques : le barrage estuarien et la banalisation des berges. L'effet barrage le plus évident est de faire obstacle aux déplacements génésiques et/ou trophiques des migrateurs et en particulier pour les espèces amphihalines. Cet obstacle a un effet important sur la structure des peuplements : il concentre en amont ou en aval (en fonction du sens des migrations) les populations migrantes (ELIE *et al.*, 1990 ; ROUX et COPP, 1993 ; FEUNTEUN *et al.*, 1998). Le barrage estuarien limite les migrations trophiques et génésiques de la plupart des espèces diadromes et d'origine marine. De plus, ce barrage modifie, et lors de certaines saisons interrompt, le gradient de salinité. Cet effet sur le paramètre abiotique primordial de la structuration spatiale des peuplements piscicoles explique certainement la faible diversité spécifique relative de cet estuaire par rapport aux autres estuaires européens. De plus, le gradient de salinité se déplace entre l'amont et l'aval en fonction du débit, ce qui peut expliquer la remontée des espèces euryhalines marines vers l'amont en été en suivant le front salin et le déplacement des espèces euryhalines dulçaquicoles vers l'aval en hiver avec l'augmentation du débit. La banalisation et la chenalisation des berges réduisent la diversité et la quantité des habitats disponibles. Or celles-ci peuvent procurer à l'état naturel des zones de frayères et de croissance (SCHIEMER et SPINDLER, 1989 ; ROUX et COPP, 1993). PONT et PERSAT (1990) ont trouvé une relation positive hautement significative entre le rapport longueur totale des rives sur longueur linéaire du cours d'eau et l'abondance moyenne en poissons. Cette augmentation d'abondance et très souvent due à la présence d'un grand nombre de jeunes de l'année.

Variation temporelle

Comme lors de l'étude de MAES *et al.* (1997) nous n'avons pas pu observer clairement de variabilité saisonnière de la composition piscicole, à l'exception des zones amont pour les biomasses. Or, de nombreux auteurs ont identifié des variations saisonnières de la composition, des indices d'abondance et de la diversité des poissons et des crustacés des estuaires (DAHLBERG et ODUM, 1970 ; LIVINGSTON 1976 ; QUINN 1980 ; WHARFE *et al.*, 1984 ; CLARIDGE *et al.*, 1986 ; HENDERSON et HOLMES, 1987). Les différentes analyses montrent que la distribution des communautés est beaucoup plus structurée longitudinalement que temporellement. D'autres auteurs ont souligné que les variations temporelles des communautés piscicoles et les facteurs qui contrôlent ces variations peuvent être visualisés hiérarchiquement que ce soit dans les zones côtières (ROSS *et al.*, 1987) ou les estuaires (CLARIDGE *et al.*, 1986 ; POTTER *et al.*, 1986). En effet, ce sont les événements climatiques qui influencent les variations annuelles, les mouvements trophiques et génésiques qui influencent les variations saisonnières, alors que les variations à court terme semblent influencées par des facteurs physico-chimiques comme la salinité, la température et les taux d'oxygène dissous.

Dans les nurseries estuariennes européennes, le recrutement débute typiquement en avril et juin. Après un maximum des diversités spécifiques et des indices d'abondance durant l'été, les effectifs déclinent à cause de la mortalité naturelle due essentiellement à la prédation ou au départ du système et ceci jusqu'en automne (septembre à octobre) où les survivants migrent vers les eaux plus profondes. La nature migratrice, au sens large, de nombreuses espèces est une des caractéristiques des populations piscicoles estuariennes qui influence directement les indices de diversité et les indices d'abondance saisonniers (CAIN et DEAN, 1976).

CONCLUSION

Cette étude sur la répartition spatio-temporelle des communautés piscicoles de l'estuaire du Couesnon a permis de délimiter trois grandes zones d'aval en amont. Une zone estuarienne marine (correspond au secteur 1) composée principalement d'espèces marines euryhalines et résidentes des vasières de la baie. La diversité et les densités des espèces présentes y sont importantes et proches de celles des vasières et des marais salés tidaux adjacents. La fonction trophique et de nurserie jouée par cette zone est elle aussi proche de celle des marais salés (LAFFAILLE *et al.*, 1998 ; 1999 ; 2000b). La troisième zone est une zone estuarienne dulçaquicole (correspondant aux secteurs 4 à 6) où le peuplement est constitué presque exclusivement d'espèces dulçaquicoles caractéristiques des zones à brèmes, avec des densités relativement faibles. Ces deux zones sont relativement stables aux cours des saisons. La seconde zone (secteurs 2 et 3) correspond à une zone intermédiaire, est constituée d'espèces marines euryhalines et résidentes et d'espèces dulçaquicoles durant le printemps et l'été. En automne et en hiver, l'influence de la salinité en amont du barrage estuarien est faible permettant aux espèces dulçaquicoles de coloniser cette zone. La présence du barrage estuarien réduit donc dans l'espace et le temps le rôle de nurserie vis-à-vis des espèces marines euryhalines telles que le bar, la plie et les mulets. La banalisation et la chenalisation des berges sont aussi deux facteurs incriminés dans les faibles densités et diversités de cet hydrosystème. Or, les estuaires tidaux sont d'une grande importance tant pour les poissons côtiers que pour ceux des zones aval des rivières (ROZAS et ODUM, 1987). De plus, ils contribuent significativement à la biodiversité de l'écosystème baie du Mont Saint-Michel dans son entier et à l'enrichissement halieutique de la baie.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par le Syndicat Mixte pour rétablissement du caractère maritime du Mont Saint-Michel et la Mission du Mont Saint-Michel (Direction Départementale de l'Équipement de la Manche). Les auteurs remercient les nombreux collègues pour leur aide indispensable et plus particulièrement Calou, T. Robinet et A. Radureau.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN D.M., SERVICE S.K., OGBURN-MATTHEWS M.V., 1992. Factors influencing the collection efficiency of estuarine fishes. *T. Am. Fish. Soc.*, 121, 234-244.
- APRAHAMIAN M.W., BARR C.D., 1985. The growth, abundance and diet of 0-group sea bass, *Dicentrarchus labrax*, from the Severn Estuary. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 65, 169-180.
- BECKLEY L.E., 1984. The ichthyofauna of the Sundays Estuary, South Africa, with particular reference to the juvenile marine component. *Estuaries*, 7, 248-258.

- BLABER S.J., BLABER T.G., 1980. Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *J. Fish Biol.*, 17, 143-162.
- CAIN R.J., DEAN J.M., 1976. Annual occurrence, abundance and diversity of fish in a South Carolina intertidal creek. *Marine Biology*, 36, 369-379.
- CLARK B.M., BENNETT B.A., LAMBERTH S.J., 1996. Temporal variations in surf zone fish assemblages from False Bay, South Africa. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 131, 35-47.
- CLARIDGE P.N., POTTER I.C., 1984. Abundance, movements and size of gadoids (Teleostei) in the Severn Estuary. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 64, 771-790.
- CLARIDGE P.N., POTTER I.C., HARDISTY M.W., 1986. Seasonal changes in movements, abundance, size composition and diversity on the fish fauna of the Severn Estuary. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 66, 229-258.
- COPELAND B.J., BECHTEL T.J., 1974. Some environmental limits of six gulf coast estuarine organisms. *Contrib. Mar. Sci.*, 18, 169-204.
- COSTA M.J., 1986. Les poissons de l'estuaire du Tage. *Cybiurn*, 10, 57-75.
- COSTA M.J., 1988. The Tagus and Mira estuaries (Portugal) and their role as spawning and nursery areas. *J. Fish Biol.*, 33, 249-250.
- COSTA M.J., 1989. The structure of fish communities in the Tagus Estuary, Portugal, and its role as a nursery for commercial fish species. *Scient. Mar.*, 53, 561-566.
- COSTA M.J., CABRAL H.N., 1999. Changes in the Tagus nursery function for commercial fish species : some perspectives for management. *Aquatic Ecology*, 33, 287-292.
- DAHLBERG M.D., ODUM E.P., 1970. Annual cycles of species occurrence, abundance, and diversity in Georgia estuarine fish populations. *Am. Mid. Nat.*, 83, 382-392.
- DAME R.F., ALLEN D.M., 1996. Between estuaries and the sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 200, 169-185.
- DANAIS M., FOUILLET P., LEGENDRE C., 1987. Le Couesnon et les marais de sa basse vallée. Etat initial. Rapport Min. Equip. Laboratoire Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, Université de Rennes 1, 47 p.
- DANDO P.R., 1984. Reproduction in estuarine fish in POTTS G.W., WOOTON R.J., Fish reproduction strategies and tactics, 155-170, Academic Press, London.
- DAY J.W., HALL C.A.S., KEMP W.M., YANEZ-ARANCIBIA A., 1989. Estuarine ecology. Wiley, New York.
- ELIE P., FEUNTEUN E., RIGAUD C., 1990. The inshore brackish water domain of the French Atlantic coast : ecological functions for the exploited species-impact of physical development. *Bull. Ecol.*, 21, 33-38.
- ELLIOTT M., DEWAILLY F., 1995. The structure and components of European estuarine fish assemblage. *Neth. J. Aquat. Ecol.*, 29, 397-417.
- ELLIOTT M., TAYLOR C.L.J., 1989. The structure and functioning of an estuarine/marine fish community in the Forth estuary, Scotland. *Proceeding of the 21st European Marine Biology Symposium, Gdansk*, 227-240.
- FEUNTEUN E., 1994. Le peuplement piscicole du marais littoral endigué de Bourgneuf-Machecoul (France, Loire-Atlantique). Approche méthodologique pour une analyse quantitative de la distribution spatiale du peuplement et de la dynamique de certaine populations. Thèse de l'Université de Rennes 1, 250 p.
- FEUNTEUN E., LAFFAILLE P., 1997. Les peuplements piscicoles de la baie du Mont Saint-Michel. *Penn Ar Bed*, 164, 50-56.
- FEUNTEUN E., ACOU A., GUILLOUËT J., LAFFAILLE P., LEGAULT A., 1998. Spatial distribution of an eel population (*Anguilla anguilla* L.) in a small coastal catchment of northern Brittany (France). Consequences of hydraulic works. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 349, 129-139.

- FIELDS J.G., CLARKE K.R., WARWICK R.M., 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 8, 37-52.
- FORTIER L., LEGGETT W.C., 1982. Fickian transport and the dispersal of fish larvae in estuaries. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 39, 1150-1163.
- HAMERLYNCK O., CATTRIJSSE A., 1994. The food of *Pomatoschistus minutus* (Pisces, Gobiidae) in Belgian coastal waters, and a comparison with the food of its potential competitor *P. lozanoi*. *J. Fish Biol.*, 44, 753-771.
- HAMERLYNCK O., CATTRIJSSE A., ARELLANO R.V., 1993a. Daily ration of juvenile *Pomatoschistus lozanoi* de Buen (Pisces, Gobiidae). *ICES J. Mar. Sci.*, 50, 471-480.
- HAMERLYNCK O., HOSTENS K., ARELLANO R.V., MEES J., VAN DAMME P.A., 1993b. The mobile epibenthic fauna of soft bottoms in the Dutch Delta (South West Netherlands) : spatial structure. *Nert. J. Aquat. Ecol.*, 27, 343-358.
- HENDERSON P.A., 1989. On the structure of the inshore fish community of England and Wales. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 69, 145-163.
- HENDERSON P.A., HOLMES R.H.A., 1987. On the population biology of the common shrimp *Crangon crangon* (L.) (Crustacea, Caridea) in the Severn estuary and Bristol Channel. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 67, 825-847.
- HUET M., 1949. Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 11, 333-351.
- HUET M., 1959. Profiles and biology of Western European streams as related to fish management. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 88, 155-163.
- JELLYMAN D.J., GLOVA G.J., SAGAR P.M., SYKES J.R.E., 1997. Spatio-temporal distribution of fish in the Kakanui River estuary, South Island, New Zealand. *New Zeal. J. Mar. Fresh.*, 31, 103-118.
- KEUP L., BAYLESS J., 1964. Fish distribution in varying salinities in the Neuse River basin, North Carolina. *Chesapeake Sci.*, 5, 119-123.
- LAFFAILLE P., BROUSSE S., FEUNTEUN E., BAISEZ A., LEFEUVRE J.-C., 1998. Role of fish communities in organic matter fluxes between salt marshes and coastal marine waters in the Mont Saint-Michel bay. *Hydrobiologia*, 373/374, 121-133.
- LAFFAILLE P., FEUNTEUN E., LEFEUVRE J.C., 1999. Compétition alimentaire entre deux espèces de gobies, *Pomatoschistus lozanoi* (de Buen) et *P. minutus* (Pallas), dans un marais salé macrotidal. *C.R. Acad. Sci. Paris, Life Sciences*, 322, 897-906.
- LAFFAILLE P., FEUNTEUN E., LEFEUVRE J.C., 2000a. Composition of fish communities in an European macrotidal salt marshes (the Mont Saint-Michel Bay, France). *Estuar., Coast. Shelf S.* (sous presse).
- LAFFAILLE P., LEFEUVRE J.C., FEUNTEUN E., 2000b. Impact of sheep grazing on juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax* L., in tidal salt marshes. *Biol. Conserv.*, 96, 271-277.
- LAMBERT P., FEUNTEUN E., RIGAUD C., 1994. Etude de l'anguille en marais d'eau douce. Première analyse des probabilités de captures. *Bull. Fr. Pêche et Piscic.*, 335, 111-122.
- LEGENDRE C., 1984. La pêche artisanale sur le domaine intertidal de la baie du Mont Saint-Michel. Rapport CEE et Min. Env. Laboratoire Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, Université de Rennes 1, 122 p.
- LEMANTON R.C., POTTER I.C., 1987. Contribution of estuaries to commercial fisheries in temperate Western Australiasia and the concept of estuarine dependence. *Estuaries*, 10, 28-35.
- LE MAO P., 1986. Feeding relationships between the benthic infauna and the dominant benthic fish of the Rance Estuary (France). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 66, 391-401.

- LIVINGSTON R.J., 1976. Diurnal and seasonal fluctuations of organisms in a North Florida estuary. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 4, 373-400.
- MAES J., TAILLIEU A., VAN DAMME P.A., OLLEVIER F., 1997. The composition of the fish and crustacean community of the Zeeschelde estuary (Belgium). *Belg. J. Zool.*, 127, 47-55.
- MAES J., VAN DAMME P.A., TAILLIEU A., OLLEVIER F., 1998. Fish communities along an oxygen-poor salinity gradient (Zeeschelde Estuary, Belgium). *J. Fish Biol.*, 52, 534-546.
- MANN K.H., 1982. Ecology of coastal waters. University of California press, Los Angeles, 322 p.
- MARCHAND J., 1980. Les vasières de la basse Loire : leur rôle de nourricerie pour l'ichtyofaune. Compétition trophique interspécifique. *Actes du congrès FRAPEC « Aménagement et écologie de la Loire »*, Tours, 187-214.
- Mc DOWALL R.M., 1988. Diadromy in fishes : migrations between marine and freshwater environments. Croom Helm, London, 308 p.
- Mc LUSKY D.S., 1981. The estuarine ecosystem. Blackie & Son Ltd, London, 150 p.
- MILLS E.L., 1975. Benthic organisms and the structure of marine ecosystems. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32, 1657-1663.
- NEILL S.R., CULLEN J.M., 1974. Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *J. Zool.*, 172, 549-569.
- NORSCROSS B.L., SHOW R.F., 1984. Oceanic and estuarine transport of fish eggs and larvae : a review. *T. Am. Fish. Soc.*, 113, 153-165.
- PONT D., PERSAT H., 1990. Spatial variability of fish community in major central European regulated river. *Symposium on Floodplain Rivers*, 9-11 April 1990, Baton Rouge, Louisiana, USA.
- POTTER I.C., BECKLEY L.E., WHITFIELD A.K., LEMANTON R.C.J., 1990. Comparisons between the roles played by estuaries in the life cycles of fishes in temperate Western Australia and Southern Africa. *Environ. Biol. Fish.*, 28, 143-178.
- POTTER I.C., CLARIDGE P.N., WARWICK R.M., 1986. Consistency of seasonal changes in an estuarine fish assemblage. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 32, 217-228.
- QUIGNARD J.P., MAN WAI R., VIANET R., 1984. Les poissons de l'étang de Mauguio (Hérault, France). Inventaire, structure du peuplement, croissance et polymorphisme des tailles. *Vie Milieu*, 34, 173-183.
- QUINN N.J., 1980. Analysis of temporal changes in fish assemblages in Serpentine creek, Queensland. *Env. Biol. Fish.*, 5, 117-133.
- REMANE A., SCHLIEPER C., 1971. Biology of brackish water. Wiley-Interscience, New York, 372 p.
- ROGERS S.G., TARGETT T.E., van SANT S.B., 1984. Fish-nursery use in Georgia salt-marsh estuaries : the influence of springtime freshwater conditions. *T. Am. Fish. Soc.*, 113, 595-606.
- ROSS S.T., Mc MICHAEL R.H., RUPLE D.L., 1987. Seasonal and diel variation in the standing crop of fishes and macroinvertebrates from a Gulf of Mexico surf-zone. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, 25, 391-412.
- ROUX A.L., COPP G.H., 1993. Peuplements de poissons in AMOROS C., PETTS G.E., Hydrosystèmes fluviaux, 151-166, Collection d'Ecologie, Masson, Paris.
- ROZAS L.P., ODUM W.E., 1987. Use of tidal freshwater marshes by fishes and macrofaunal crustaceans along a marsh stream-order gradient. *Estuaries*, 10, 36-43.
- SCHIEMER F., SPINDLER T., 1989. Endangered fish species of the Danue River in Austria. *Regulated Rivers*, 4, 397-407.

- SMITH P.E., 1985. Year-class strength and survival of 0-group clupeoids. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42, 69-82.
- THIEL R., SEPULVEDA A., KAFEMANN R., NELLEN W., 1995. Environmental factors as forces structuring the fish community of the Elbe estuary. *J. Fish Biol.*, 46, 47-49.
- VERNEAUX J., 1977. Biotypologie de l'écosystème « eau courante ». *C.R. Acad. Sci. Paris*, 284, 77-80.
- WEINSTEIN M.P., 1979. Shallow marsh habitats as primary nurseries for fishes and shellfish, Cape Fear River, North Carolina. *Fish. Bull.*, 77, 339-357.
- WEINSTEIN M.P., 1981. Plankton productivity and the distribution of fishes on the southeastern U.S. continental shelf. *Science*, 214, 351-352.
- WEINSTEIN M.P., 1982. Commentary : a need for more experimental work in estuarine fisheries ecology. *Northeast Gulf Science*, 5, 59-64.
- WEINSTEIN M.P., WALTERS M.F., 1981. Growth, survival and production in young-of-the-year populations of *Leiostomus xanthurus* Lacepede, residing in tidal creeks. *Estuaries*, 4, 185-197.
- WHARFE J.R., WILSON S.R., DINES R.A., 1984. Observations on the fish populations of an East Coast Estuary. *Mar. Pollut. Bull.*, 15, 133-136.
- WHITFIELD A.K., 1983. Factors influencing the utilization of southern African estuaries by fishes. *S. Afr. J. Sci.*, 79, 362-365.