



**HAL**  
open science

# Biologie, écologie et dynamique de population de l'éperlan (*Osmerus eperlanus*, L.) (Poisson, Clupéiforme, Osméridé) dans l'estuaire de la Loire

Frédéric Lardeux

## ► To cite this version:

Frédéric Lardeux. Biologie, écologie et dynamique de population de l'éperlan (*Osmerus eperlanus*, L.) (Poisson, Clupéiforme, Osméridé) dans l'estuaire de la Loire. Biodiversité et Ecologie. Université de Bretagne Occidentale (UBO), Brest, 1986. Français. NNT : . tel-04699409

**HAL Id: tel-04699409**

**<https://hal.science/tel-04699409v1>**

Submitted on 16 Sep 2024

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

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



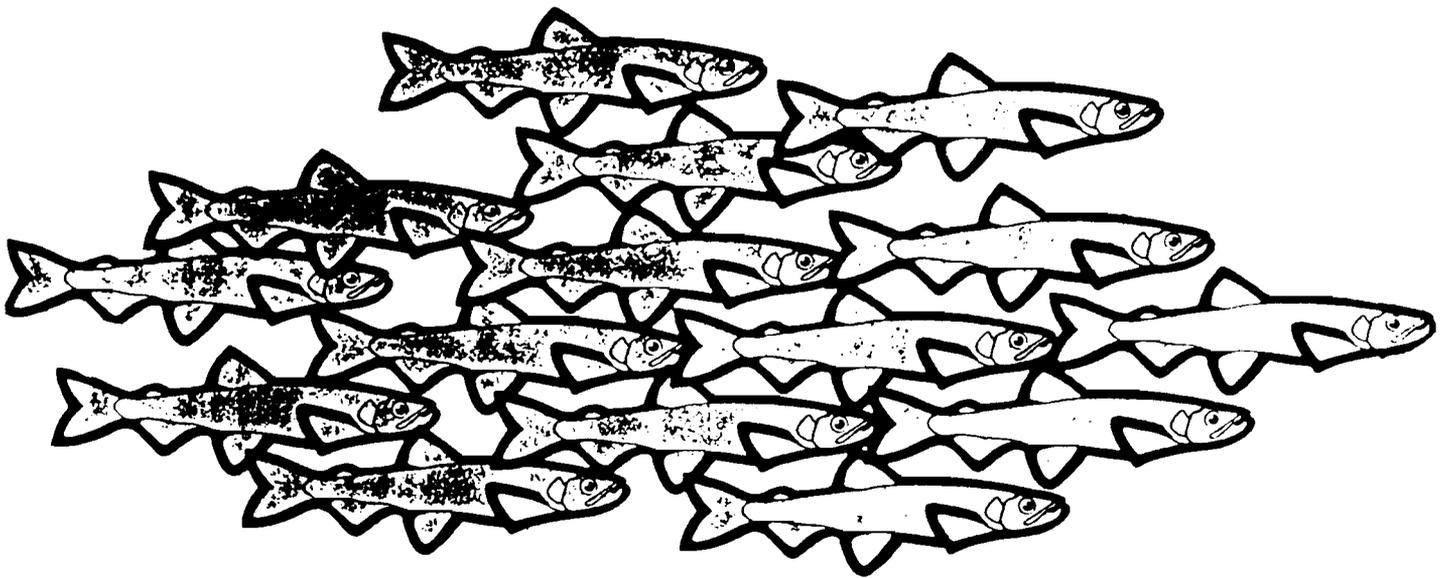
Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

**BIOLOGIE, ECOLOGIE ET DYNAMIQUE DE POPULATION**

**DE L'EPERLAN (Osmerus eperlanus, L.)**

**(Poisson, Clupéiforme, Osméridé)**

**DANS L'ESTUAIRE DE LA LOIRE (France)**



**Frédéric LARDEUX**

**Décembre 1986**

THESE DE DOCTORAT  
présentée à  
L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE  
et préparée au  
LABORATOIRE DE BIOLOGIE MARINE DE L'UNIVERSITE DE NANTES  
par

FREDERIC LARDEUX

BIOLOGIE, ECOLOGIE ET DYNAMIQUE DE POPULATION  
DE L'EPERLAN (Osmerus eperlanus, L.)  
(Poisson, Clupéiforme, Osméridé)  
DANS L'ESTUAIRE DE LA LOIRE (France)

Soutenue le        décembre 1986 devant la Commission d'examen :

Mme	J. LAHAYE	Professeur à l'Université de Bretagne Occidentale	Présidente
MM.	J. COLLIGNON	Professeur à l'Ecole National Supérieure Agronomique de Rennes	} Rapporteurs
	C. DENIEL	Maître de Conférences à l'Université de Bretagne Occidentale	
	M. GLEMAREC	Professeur à l'Université de Bretagne Occidentale	} Examineurs
	F. LHOMME	Chargé de Recherches à l'O.R.S.T.O.M.	
Mme	J. MARCHAND	Maître de Conférences à l'Université de Nantes	



## AVANT-PROPOS

Je me fais un agréable devoir d'exprimer en tout premier lieu ma profonde reconnaissance à Madame J. MARCHAND, Maître de Conférences à l'Université de Nantes, qui a toujours fait preuve à mon égard d'une extrême bienveillance et a mis à ma disposition les ressources du Laboratoire de Biologie Marine ; je lui dois le plaisir d'avoir pu réaliser ce travail dans les meilleures conditions et je la remercie d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Madame J. LAHAYE, Professeur à l'Université de Bretagne Occidentale, m'a fait le grand honneur de bien vouloir présider mon jury ; je la prie d'agréer mes sincères remerciements. Dès mon inscription dans son laboratoire, j'ai toujours trouvé auprès d'elle le meilleur accueil, bénéficiant à la fois de ses conseils éclairés et de ses critiques bienveillantes.

Monsieur le Professeur J. COLLIGNON m'a fait profiter de sa grande connaissance en Océanologie au cours de son enseignement que j'ai suivi lors de ma spécialisation en halieutique à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes ; il me fait aujourd'hui l'honneur de juger mon travail et d'en être le rapporteur ; qu'il trouve ici l'expression de mes très vifs remerciements.

Je dois une reconnaissance toute particulière à Monsieur C. DENIEL, Maître de Conférences à l'Université de Brest, qui a bien voulu accepter de siéger parmi les membres du jury et d'être le rapporteur de ma thèse ; à la suite de Madame LAHAYE, il a su me réserver l'accueil le plus chaleureux et s'est chargé, avec amabilité et diligence, de faire aboutir mon doctorat. Qu'il trouve ici le témoignage de ma respectueuse gratitude.

Monsieur M. GLEMAREC, Professeur à l'Université de Bretagne Occidentale, m'a fait le grand honneur d'accepter de participer au jury ; son accueil et ses conseils m'ont été aussi agréables que profitables lors de mes brefs passages à Brest. Qu'il en soit ici sincèrement remercié.



Je remercie très vivement Monsieur LHOMME, Chargé de Recherches à l'O.R.S.T.O.M., qui a accepté de porter sur ma thèse le regard critique du biologiste spécialiste en océanographie ; sa présence dans le jury témoigne de l'intérêt qu'il a porté, ainsi que ses collègues de l'O.R.S.T.O.M., relativement à mes recherches.

Je tiens également à remercier Messieurs R. CHEVALIER et B. MESNIL, Chercheurs à l'IFREMER au Laboratoire des Ressources Halieutiques, qui m'ont apporté d'utiles suggestions dans le domaine de la Dynamique des Populations et l'expression mathématique de la croissance.

Ma sincère gratitude va à Madame A. PETTER, Directeur de Recherche au CNRS, pour avoir déterminé les *Ascaris* parasites de l'Eperlan.

Je ne saurais oublier mes amis du Laboratoire de Biologie Marine, en particulier Mademoiselle M.L. VINCENDEAU, Messieurs Y. GRUET et G. MASSON qui m'ont témoigné compréhension et soutien.

Ma reconnaissance va aussi tout particulièrement à B. ROBINEAU, étudiante au Laboratoire de Biologie Marine, qui m'a offert à maintes reprises sa collaboration.

Il m'est enfin très agréable de reconnaître ici le précieux concours de toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation matérielle de cet ouvrage ; en particulier Mademoiselle B. MENET, qui s'est chargée d'une grande part de la dactylographie, ainsi que Mesdames D. BERNARD et M. LE MOIGNE.



## SOMMAIRE

**INTRODUCTION GENERALE** ..... p.1

### **CHAPITRE I : PRESENTATION GENERALE DE L'ESPECE**

**INTRODUCTION** ..... p.9

**1 - STATUT TAXONOMIQUE : LA POLEMIQUE** ..... p.9

1.1 - La famille des Osmeridae ..... p.10

11.1 Relations phylogéniques de la famille  
des Osmeridae ..... p.10

11.2 Relations génériques dans la famille  
des Osmeridae ..... p.10

1.2 - Le genre Osmerus ..... p.13

1.3 - L'espace eperlanus : l'Eperlan de l'estuaire  
de la Loire ..... p.21

13.1 Identité ..... p.21

a - Taxonomie ..... p.21

b - Synonymie ..... p.21

c - Noms communs et vernaculaires ..... p.23

13.2 Diagnose ..... p.24

a - Le genre Osmerus ..... p.24

b - L'espace eperlanus ..... p.24

13.3 Morphologie externe - Description  
d'Osmerus eperlanus ..... p.25

a - Morphologie externe ..... p.25

b - Description ..... p.25

**2 - PHYLOGENESE ET DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE** ..... p.25

2.1 - Evolution et distribution des Osmeridae ..... p.25

2.2 - Distribution géographique du genre Osmerus ... p.28

22.1	Aire de répartition mondiale actuelle ...	p.28
	a - <u>Osmerus eperlanus</u> .....	p.28
	b - <u>Osmerus mordax</u> .....	p.30
22.2	Hypothèses de colonisation .....	p.30
22.3	Réflexions sur la colonisation des milieux et la spéciation chez <u>Osmerus</u> ...	p.31
<b>3</b>	<b>- <u>EXPLOITATION ET IMPORTANCE ECONOMIQUE</u></b> .....	<b>p.34</b>
3.1	- <b>Historique</b> .....	p.34
3.2	- <b>Données mondiales actuelles</b> .....	p.35
32.1	Exploitation .....	p.35
	a - Lieux de pêche .....	p.35
	b - Différents types de pêche .....	p.36
	c - Engins de pêche .....	p.37
	d - Saisons de pêche .....	p.38
	e - Evolution de l'effort de pêche et des captures .....	p.38
	- Effort de pêche .....	p.38
	- Captures .....	p.39
32.2	Importance économique .....	p.39
	a - Importance directe .....	p.39
	b - Importance indirecte .....	p.39
3.3	- <b>Statistiques de pêche dans l'estuaire de la Loire</b> .....	p.41
33.1	Importance économique .....	p.41
33.2	Evolution des captures .....	p.42
<b>4</b>	<b>- <u>REGLEMENTATION ET AMENAGEMENT DES PECHEES</u></b> .....	<b>p.44</b>
4.1	- Dans l'aire totale de répartition .....	p.44
4.2	- En France et dans l'estuaire de la Loire .....	p.44
<b>5</b>	<b>- <u>MODELE GENERAL DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS D'EPERLANS ANADROMES</u></b> .....	<b>p.45</b>
5.1	- Facteurs écologiques de distribution .....	p.45

5.2 - Données biologiques .....	p.45
5.3 - Migrations et déplacements .....	p.46
5.4 - Formation de bancs .....	p.46
5.5 - Cycle biologique .....	p.47
<b>CONCLUSION</b> .....	p.47

## CHAPITRE II : LE MILIEU

<b>INTRODUCTION</b> .....	p.51
<b>1 - <u>CADRE GENERAL</u></b> .....	p.53
1.1 - Limites géographiques de l'estuaire de la Loire .....	p.54
1.2 - Subdivisions de l'estuaire de la Loire .....	p.56
1.3 - Limites du biotope de l'Eperlan dans l'estuaire .....	p.57
1.4 - Altérations de l'environnement estuarien : facteurs anthropiques .....	p.58
<b>2 - <u>DYNAMIQUE PHYSIQUE DE L'ESTUAIRE DE LA LOIRE</u></b> .....	p.65
2.1 - Données générales .....	p.65
21.1 Climatologie .....	p.65
21.2 Données dimensionnelles horizontales et bathymétriques .....	p.65
a - Données horizontales .....	p.66
b - Données bathymétriques .....	p.66
21.3 Cartographie sédimentaire des fonds .....	p.68
2.2 - Eléments d'hydrologie et d'hydrodynamisme ....	p.68
22.1 Régime du fleuve .....	p.69
22.2 Marée dynamique et marée de salinité ....	p.69
a - Marée dynamique .....	p.69
b - Marée de salinité .....	p.71

22.3	Stratification des eaux .....	p.74
22.4	Bouchon vaseux et crème de vase .....	p.75
	a - Bouchon vaseux .....	p.75
	b - Crème de vase .....	p.75
22.5	Courants de marée .....	p.80
22.6	Températures, pH et Oxygène dissous .....	p.80
<b>3</b>	<b><u>CARACTERISTIQUES DU MILIEU PENDANT LA PERIODE</u></b>	
	<b><u>D'ETUDE</u></b> .....	p.83
3.1	- Le débit fluvial .....	p.83
3.2	- Déplacements du front salin et du bouchon vaseux .....	p. 85
3.3	- Stratification des eaux .....	p.85
3.4	- Salinités .....	p.86
3.5	- Climat .....	p.89
3.6	- Température de l'eau - oxygène dissous .....	p.89
<b>4</b>	<b><u>CONCLUSION SUR LE MILIEU PHYSIQUE ESTUARIEN</u></b> .....	p.92
<b>5</b>	<b><u>ELEMENTS DE DYNAMIQUE BIOLOGIQUE DANS L'ESTUAIRE</u></b>	
	<b><u>DE LA LOIRE</u></b> .....	p.94
5.1	- Dynamique des ressources vivantes de l'estuaire .....	p.94
5.1	Le plancton .....	p.94
	a - Le phytoplancton .....	p.94
	b - Le zooplancton .....	p.95
	c - Influence du débit fluvial sur l'écologie du plancton .....	p.97
5.1.2	Le benthos .....	p.98
	a - Cartographie benthique de l'estuaire de la Loire .....	p.98
	b - Influence du débit fluvial .....	p.101
	c - Evolution saisonnière des espèces caractéristiques .....	p.101

51.3	Ichtyofaune et autres ressources benthodémersales .....	p.104
	a - Caractéristiques qualitatives et quantitatives .....	p.104
	b - Données globales .....	p.108
51.4	Interrelations .....	p.108
5.2	- Diversité des biotopes et paramètres de dynamique biologique .....	p.110
5.3	- Conclusion sur la dynamique biologique de l'estuaire .....	p.111
<b>CONCLUSION</b> .....		p.111

**CHAPITRE III : ACQUISITION DES DONNÉES  
ET ÉCHANTILLONNAGES**

<b>INTRODUCTION</b> .....		p.115
1	- <b><u>APPROCHES ÉCOLOGIQUES ET ÉCHANTILLONNAGE</u></b> .....	p.115
1.1	- La multiplicité des approches écologiques ...	p.115
1.2	- Du bon usage des concepts fondamentaux .....	p.116
2	- <b><u>NOTIONS DE BASE</u></b> .....	p.117
2.1	- Population biologique et population statistique .....	p.117
	21.1 Population biologique .....	p.117
	21.2 Population statistique .....	p.117
2.2	- Échantillon analysé et ensemble des échantillons possibles .....	p.118
2.3	- Population cible et population échantillonnée .....	p.118
2.4	- Représentativité de l'échantillon .....	p.120
2.5	- Conclusion sur les notions de bases en échantillonnage .....	p.120

<b>3 - <u>CONCEPTION D'UNE STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE</u></b>	<b>.....</b>	<b>p.121</b>
<b>3.1 - La question initiale ou problématique</b>	<b>.....</b>	<b>p.123</b>
31.1 Motivations et objectifs	.....	p.123
31.2 Le prémodèle	.....	p.123
<b>3.2 - Choix des paramètres du cadre de l'étude</b>	<b>....</b>	<b>p.124</b>
32.1 Variables à étudier	.....	p.124
32.2 Echelles d'observations spatio-temporelles	.....	p.124
32.3 Méthodes de traitement de données	.....	p.124
32.4 Conclusion	.....	p.125
<b>3.3 - Contraintes liées aux choix</b>	<b>.....</b>	<b>p.125</b>
33.1 Contraintes naturelles	.....	p.125
33.2 Contraintes techniques	.....	p.125
33.3 Contraintes mathématiques	.....	p.125
33.4 Conclusion	.....	p.125
<b>3.4 - Planification de l'échantillonnage</b>	<b>.....</b>	<b>p.126</b>
<b>4 - <u>PRINCIPES FONDAMENTAUX DE L'ECHANTILLONNAGE EN ECOLOGIE</u></b>	<b>.....</b>	<b>p.126</b>
<b>5 - <u>SPECIFICITE DE L'ECHANTILLONNAGE EN HALIEUTIQUE : ASPECTS DU PROBLEME APPLIQUES A L'ETUDE DE L'EPERLAN EN LOIRE</u></b>	<b>.....</b>	<b>p.128</b>
<b>5.1 - Buts de l'échantillonnage en halieutique</b>	<b>....</b>	<b>p.128</b>
51.1 Buts	.....	p.128
51.2 Pôles d'intérêts	.....	p.128
<b>5.2 - Sources d'information possible</b>	<b>.....</b>	<b>p.129</b>
<b>5.3 - Campagnes scientifiques</b>	<b>.....</b>	<b>p.129</b>
53.1 Estimations d'abondance	.....	p.129
53.2 Analyse des structures démographiques	.....	p.129
<b>5.4 - Biais des estimations</b>	<b>.....</b>	<b>p.132</b>
54.1 Niveaux d'inférence	.....	p.132

54.2	Population réelle et image donnée par l'échantillon .....	p.132
54.3	Un problème supplémentaire : l'hétérogénéité du stock étudié .....	p.132
<b>6</b>	<b><u>LES ECHANTILLONNAGES DE LA POPULATION D'EPERLANS : CHALUTAGES EXPERIMENTAUX</u></b> .....	<b>p.135</b>
<b>6.1</b>	<b>Analyse conceptuelle</b> .....	<b>p.135</b>
61.1	Cadre de l'étude .....	p.135
a	- Motivations .....	p.135
b	- Enquête cadre .....	p.136
c	- Enquête préliminaire - Sources de collecte des échantillons .....	p.137
61.2	Prémodèle .....	p.138
<b>6.2</b>	<b>Analyse organique</b> .....	<b>p.139</b>
62.1	Elaboration du protocole d'échantillonnage : choix et contraintes .....	p.139
a	- Choix des variables à étudier .....	p.139
b	- Choix des échelles spatio-temporelles .....	p.140
c	- Choix des stations .....	p.141
d	- Contraintes naturelles .....	p.145
e	- Contraintes techniques .....	p.145
f	- Contraintes liées au traitement des données .....	p.148
g	- Conclusion sur l'élaboration du protocole d'échantillonnage .....	p.148
6.2	Protocole d'échantillonnage .....	p.150
<b>6.3</b>	<b>Réalisation</b> .....	<b>p.150</b>
63.1	Acquisition des données .....	p.150
63.2	Sources d'erreurs .....	p.154
a	- Erreurs fondamentales .....	p.154
a.1	- Erreur d'échantillonnage .....	p.154
a.2	- Erreur de mesure .....	p.155
a2.1	- L'efficacité du chalut..	p.155
	- Echappement .....	p.155
	- Evitement .....	p.156
a2.2	- La vulnérabilité du poisson .....	p.158

	- Facteurs abiotiques...	p.158
	- Facteurs biotiques ...	p.158
	- Interactions .....	p.161
a.3	- Conclusion sur les erreurs fondamentales ...	p.162
	b - Autres erreurs liées au protocole..	p.162
6.4	- Critique du protocole adopté ; réflexions sur d'autres plans d'échantillonnage possibles .....	p.164
6.5	- Conclusion sur les échantillonnages par pêches expérimentales .....	p.166
7	- <u>PECHEs COMPLEMENTAIRES POUR L'ETUDE DE LA CROISSANCE DU GROUPE 0</u> .....	p.167
7.1	- Analyse conceptuelle .....	p.167
71.1	Cadre de l'étude .....	p.167
	a - Motivations .....	p.167
	b - Enquête cadre - Enquête préliminaire .....	p.168
71.2	Prémodèle .....	p.169
7.2	- Analyse organique .....	p.170
72.1	Elaboration du protocole d'échantillonnage : choix et contraintes .....	p.170
	a - Choix des variables à étudier .....	p.170
	b - Choix des échelles spatio- temporelles .....	p.170
	c - Contraintes .....	p.170
72.2	Protocole d'échantillonnage .....	p.171
7.3	- Réalisation .....	p.171
73.1	Acquisition des données .....	p.171
73.2	Sources d'erreurs .....	p.172
	a - Biais d'échantillonnage dû à l'engin de prélèvement .....	p.172
	b - Biais d'échantillonnage dû à la technique de pêche .....	p.172

7.4 - Critiques et limites du protocole adopté ....	p.172
7.5 - Conclusion sur les pêches complémentaires pour l'étude de la croissance du groupe 0 ...	p.173
<b>8 - <u>PECHES COMPLEMENTAIRES POUR L'ETUDE DE LA REPRODUCTION</u></b> .....	p.173
8.1 - Analyse conceptuelle .....	p.173
81.1 Cadre de l'étude .....	p.173
a - Motivations .....	p.173
b - Enquête cadre .....	p.174
- Etude bibliographique .....	p.174
- Enquête auprès des pêcheurs professionnels .....	p.174
81.2 Prémodèle .....	p.175
8.2 - Analyse organique .....	p.177
82.1 Elaboration du protocole d'échantillonnage : choix et contraintes .....	p.177
a - Choix des variables à étudier ....	p.177
b - Choix des échelles spatio- temporelles .....	p.177
c - Contraintes d'échantillonnage ....	p.178
82.2 Protocole d'échantillonnage .....	p.178
8.3 - Réalisation .....	p.178
83.1 Acquisition des données .....	p.178
83.2 Sources d'erreurs .....	p.179
8.4 - Critiques et limites du protocole adopté ....	p.179
8.5 - Conclusion sur les pêches complémentaires pour l'étude de la reproduction .....	p.179
<b>9 - <u>PECHES COMPLEMENTAIRES POUR L'ETUDE DES RELATIONS TROPHIQUES</u></b> .....	p.180
9.1 - Analyse conceptuelle .....	p.180

91.1 Cadre de l'étude .....	p.180
a - Motivations .....	p.180
b - Enquête cadre .....	p.180
91.2 Prémodèle .....	p.181
<b>9.2 - Analyse organique .....</b>	<b>p.181</b>
92.1 Elaboration du protocole d'échantillonnage :	
choix et contraintes .....	p.181
a - Choix des variables à étudier .....	p.181
b - Choix des échelles spatio- temporelles .....	p.181
c - Contraintes d'échantillonnages .....	p.182
92.2 Protocole d'échantillonnage .....	p.182
<b>9.3 - Réalisation .....</b>	<b>p.182</b>
93.1 Acquisition des données .....	p.182
93.2 Sources d'erreurs .....	p.184
<b>9.4 - Critiques et limites du protocole adopté .....</b>	<b>p.184</b>
<b>9.5 - Conclusion sur les pêches complémentaires pour l'étude de la reproduction .....</b>	<b>p.185</b>
<b>CONCLUSION .....</b>	<b>p.185</b>

#### CHAPITRE IV : LA CROISSANCE

<b>INTRODUCTION .....</b>	<b>p.191</b>
<b>1 - <u>GENERALITES</u> .....</b>	<b>p.192</b>
1.1 - <b>Caractéristiques de la croissance des poissons .....</b>	<b>p.193</b>
11.1 Le cycle saisonnier de croissance .....	p.193
11.2 Allure des distributions des longueurs .....	p.193
1.2 - <b>Facteurs de variation de la croissance dans une population .....</b>	<b>p.195</b>
12.1 Sexe et stade de maturité sexuelle .....	p.195

12.2	Variation individuelle de croissance ...	p.197
12.3	Température du milieu .....	p.197
12.4	Facteurs trophiques .....	p.198
1.3	<b>Phénomènes pris en compte dans l'étude de la croissance de l'Eperlan de Loire .....</b>	<b>p.199</b>
1.4	<b>Notion de groupe d'âge (ou classe d'âge) et de cohorte (ou classe annuelle) .....</b>	<b>p.200</b>
2	<b><u>DETERMINATION DE L'AGE</u> .....</b>	<b>p.201</b>
2.1	<b>Introduction .....</b>	<b>p.201</b>
21.1	Les méthodes directes .....	p.201
21.2	Les méthodes indirectes .....	p.202
2.2	<b>Les erreurs dans la détermination des âges et leurs conséquences .....</b>	<b>p.204</b>
22.1	Les sources d'erreurs possibles .....	p.205
	a - Cas des méthodes "individuelle" ...	p.205
	b - Cas des méthodes "statistiques" ...	p.206
	c - Autres sources d'erreurs .....	p.207
22.2	Conséquences des erreurs de détermination de l'âge .....	p.207
22.3	Elimination des erreurs de détermination de l'âge - Validation de la méthode utilisée .....	p.208
2.3	<b>Méthodes de détermination individuelle de l'âge .....</b>	<b>p.211</b>
23.1	Examen des écailles .....	p.211
	a - Aspect morphologique .....	p.211
	b - Croissance de l'écaille d'Eperlan .	p.211
	c - Validité du critère de McKENZIE pour l'Eperlan de Loire ..	p.214
	d - Formation des circoli au cours de la croissance .....	p.216
23.2	Estimation de la croissance par rétro-calcul des longueurs .....	p.219
	a - Utilisation de l'Analyse de Covariance dans le rétro-calcul ...	p.229
	b - Application de l'Analyse de Covariance dans le rétro-calcul des longueurs de l'Eperlan de Loire .....	p.225
23.3	Relation entre la longueur totale des poissons et la reprise de croissance ...	p.230
23.4	Quelques commentaires sur les microstructures scalaires .....	p.231

a - Examen des circoli et des zones d'arrêt de croissance .....	p.231
b - Examen du nucleus de l'écaille ....	p.233
c - Coupes transversales d'écaille ....	p.233
d - Composition chimique : Micro-analyse .....	p.233
23.5 Examen des otholithes .....	p.235
a - Macrostructures .....	p.235
b - Composition chimique : Micro- analyse et diffraction aux rayons X .....	p.235
c - Conclusion sur l'étude des otholithes .....	p.239
<b>2.4 - Méthode de détermination statistique de l'âge : analyse des fréquences de longueur ..</b>	<b>p.239</b>
24.1 Méthode de PAULY et DAVID (1981) .....	p.239
24.2 Méthode de PETERSEN .....	p.243
<b>3 - <u>DESCRIPTION MATHÉMATIQUE DE LA CROISSANCE</u> .....</b>	<b>p.243</b>
<b>3.1 - Généralités .....</b>	<b>p.243</b>
31.1 Les modèles usuels .....	p.243
31.2 Quelques critiques .....	p.244
31.3 Les modèles d'adéquation saisonnière de la croissance .....	p.245
31.4 L'estimation des paramètres .....	p.246
<b>3.2 - Le modèle de SCHNUTE (1981) .....</b>	<b>p.247</b>
32.1 Présentation du modèle .....	p.247
32.2 Modèle stochastique et détermination des paramètres .....	p.251
32.3 Choix d'un sous-modèle approprié .....	p.252
<b>3.3 - Un modèle usuel modifié par PAULY et GASCHÜTZ (1979) : l'équation de von Bertalanffy généralisée .....</b>	<b>p.253</b>
33.1 Présentation du modèle .....	p.253
33.2 Modifications de PAULY et GASCHUTZ : oscillations saisonnières de croissance .....	p.256
<b>4 - <u>APPLICATION A L'EPERLAN DE LOIRE</u> .....</b>	<b>p.257</b>
<b>4.1 - Test d'identité (ou de différence) de la croissance entre mâles et femelles ....</b>	<b>p.257</b>
41.1 Le T2 de Hotelling .....	p.259
41.2 Résultats pour l'Eperlan de Loire .....	p.262

<b>4.2 - Le modèle de SCHNUTE</b> .....	p.265
42.1 Le cas des mâles .....	p.265
a - Modèle complet, à 4 paramètres ....	p.265
b - Modèle réduit à 3 paramètres : courbe de von Bertalanffy .....	p.266
42.2 Le cas des femelles .....	p.267
a - Modèle complet, à 4 paramètres ....	p.267
b - Modèle réduit à 3 paramètres : courbe de von Bertalanffy .....	p.269
42.3 Conclusion sur le modèle de schnute ....	p.269
<b>4.3 - Le modèle de PAULY et GASCHUTZ</b> .....	p.270
43.1 Estimation des paramètres .....	p.270
a - Estimation linéaire des paramètres .....	p.270
b - Estimation non linéaire des paramètres .....	p.271
43.2 Calcul de la matrice de variance - covariance des paramètres .....	p.272
43.3 Résultats pour l'Eperlan de Loire .....	p.273
a - Courbes non généralisées (D=1) ....	p.273
b - Courbes généralisées (D≠1) .....	p.277
43.4 Comparaison de la croissance saisonnrière des mâles et des femelles ..	p.280
43.5 Comparaison des deux méthodes d'estimation des paramètres .....	p.281
<b>4.4 - Etude de la croissance des cohortes</b> .....	p.281
<b>4.5 - Croissance du groupe 0</b> .....	p.286
<b>4.6 - Analyse des fréquences de longueur</b> .....	p.288
46.1 La méthode de PAULY et DAVID (1981) ....	p.288
46.2 Méthode de PETERSEN .....	p.291
a - Méthode de PETERSEN et analyse multivariable .....	p.292
b - Méthode de PETERSEN : analyses graphiques et numériques classiques .....	p.298
46.3 Conclusion sur les analyses modales ....	p.304
<b>5 - <u>CROISSANCE PONDERALE</u></b> .....	p.304

5.1 - Relation taille-poids et facteurs (ou coefficients) de condition .....	p.304
5.2 - Calcul des coefficient de la relation $W = q \cdot L^b$ .....	p.306
5.3 - Application à l'Eperlan de Loire .....	p.306
53.1 Facteurs de condition moyens .....	p.306
53.2 Facteurs de condition relative .....	p.311
5.4 - Modèles de croissance pondérale .....	p.314
54.1 Courbes de croissance générales .....	p.314
54.2 Paramètres d'influence .....	p.316
 CONCLUSION .....	 p.316

## CHAPITRE V : REPRODUCTION

<u>INTRODUCTION</u> .....	p.323
1 - SEXUALITE .....	p.324
1.1 - Dimorphisme sexuel .....	p.324
1.2 - Hermaphrodisme .....	p.324
2 - LES GONADES .....	p.325
2.1 - Manifestations cycliques de l'activité reproductrice .....	p.325
2.2 - Observation des gonades - Echelle de maturation .....	p.326
2.3 - Rapport gonado-somatique .....	p.329
2.4 - Evolution du R.G.S. du groupe 0 .....	p.331
2.5 - Evolution du R.G.S. des autres groupes d'âges .....	p.338
2.6 - Conclusion sur l'étude des R.G.S. ....	p.342
3 - ACTIVITE METABOLIQUE : STOCKAGE DE L'ENERGIE .....	p.342
3.1 - Introduction .....	p.342
3.2 - Variations saisonnières d'accumulation de l'énergie chez l'Eperlan de Loire .....	p.343

32.1	Matériels et méthodes .....	p.343
32.2	Variations des teneurs énergétiques de divers compartiments .....	p.344
32.3	Courbes des pourcentages d'accumulation d'énergie .....	p.344
32.4	Variations en kcal par individu de divers compartiments au cours de la croissance .....	p.346
3.3	- Conclusion sur les analyses énergétiques ....	p.346
4	- REPRODUCTION .....	p.348
4.1	- Lieu et époque de fraye .....	p.348
4.2	- Structure démographique de la population reproductrice .....	p.351
4.3	- Comportement reproducteur .....	p.353
4.4	- Conclusion sur la reproduction .....	p.354
5	- FECONDITE .....	p.354
5.1	- Matériel et méthode .....	p.354
5.2	- Résultat .....	p.355
5.3	- Comparaison avec d'autres populations .....	p.355
6	- DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET LARVAIRE .....	p.357
6.1	- Introduction .....	p.357
6.2	- Développement embryonnaire .....	p.357
62.1	- Microstructures de l'oeuf .....	p.357
62.2	- Stades embryonnaires .....	p.358
62.3	- Influence des conditions abiotiques sur le développement embryonnaire .....	p.360
6.3	- Développement larvaire .....	p.360
6.4	- Causes de mortalité .....	p.360
CONCLUSION	.....	p.363

## CHAPITRE VI : RESEAUX TROPHIQUES

INTRODUCTION .....	p.367
--------------------	-------

<b>1 - ALIMENTATION</b> .....	p.368
<b>1.1 - Introduction</b> .....	p.368
<b>1.2 - Méthodes d'étude des régimes alimentaires</b> ...	p.369
12.1 Etude des contenus digestifs .....	p.369
a - Obtention des contenus digestifs .....	p.369
b - Analyse qualitative des contenus stomacaux .....	p.370
c - Analyse quantitative .....	p.370
12.2 Sources d'erreurs et de biais dans l'analyse des contenus stomacaux .....	p.370
a - Erreurs de biais d'échantillonnage .....	p.371
b - Erreurs de biais inhérents au matériel biologique .....	p.371
12.3 Traitement des données, expression des résultats .....	p.372
a - Validité des traitements classiques des données d'alimentation .....	p.372
b - Analyses factorielles des correspondances .....	p.374
- Choix de la méthode .....	p.374
- Technique d'interprétation des résultats .....	p.375
- Stabilité des résultats .....	p.376
c - Analyses quantitatives usuelles ...	p.376
<b>1.3 - Les entités en présence : les proies - le prédateur</b> .....	p.376
13.1 Sources de nourriture : les proies .....	p.376
13.2 Morphologie fonctionnelle du prédateur .	p.377
13.3 Stratégie optimale de recherche de nourriture : hypothèses .....	p.379
<b>1.4 - Le régime alimentaire de l'Eperlan</b> .....	p.380
14.1 Analyse générale .....	p.380
14.2 Les Analyses Factorielles des Correspondances .....	p.382
a - Le tableau des données .....	p.383
b - Codage des données .....	p.383
c - Variables actives et variables supplémentaires .....	p.384
d - Résultats	
- Comparaison des trois analyses quantitative, semi-quantitative et qualitative .....	p.385

- Analyse des sources de variations du régime alimentaire .....	p.389
- conclusion .....	p.391
14.3 Analyses complémentaires des A.F.C. ....	p.392
a - Variations saisonnières .....	p.392
b - Variations liées à la longueur du poisson .....	p.394
c - Variations liées au secteur géographique .....	p.394
14.4 Quelques comparaisons .....	p.397
14.5 Variations temporelles de la teneur énergétique de la nourriture .....	p.398
<b>1.5 - Cycles et rythmes alimentaires .....</b>	<b>p.398</b>
15.1 Cycles saisonniers .....	p.398
15.2 Cycle journalier .....	p.400
a - Analyse générale .....	p.400
b - Analyse des pourcentages de vacuité des estomacs .....	p.402
c - Analyses Factorielles des Correspondances .....	p.402
<b>1.6 - Conclusion sur l'alimentation .....</b>	<b>p.405</b>
<b>2 - <u>COMPETITIONS - PREDATION - PARASITISME</u> .....</b>	<b>p.406</b>
<b>2.1 - Introduction .....</b>	<b>p.406</b>
<b>2.2 - Compétition inter et intra-spécifique .....</b>	<b>p.406</b>
22.1 Données préliminaires .....	p.406
22.2 Analyse Factorielle des Correspondances .....	p.407
a - Tableau des données .....	p.407
b - Résultats de l'A.F.C. ....	p.409
c - Discussion .....	p.410
22.3 Quelques données quantitatives .....	p.411
<b>2.3 - Prédation .....</b>	<b>p.413</b>
<b>2.4 - Parasitisme .....</b>	<b>p.413</b>
24.1 Les espèces parasites .....	p.413
24.2 Comparaison avec d'autres populations ..	p.414
<b>3 - <u>RESEAUX TROPHIQUES</u> .....</b>	<b>p.415</b>

CONCLUSION .....	p.415
------------------	-------

## CHAPITRE VII : MORTALITES ET PRODUCTON

INTRODUCTION .....	p.421
1 - <u>GENERALITES</u> .....	p.421
2 - <u>ESTIMATION DE LA MORTALITE TOTALE Z</u> .....	p.423
2.1 - Quelques méthodes simples d'estimation de Z .	p.424
2.2 - Une méthode basée sur les techniques de régression linéaire appliquée aux données d'histogrammes de longueur : celle de PAULY (1982) .....	p.425
22.1 - Théorie .....	p.425
22.2 - Résultats pour l'Eperlan de Loire ...	p.427
a - Vérification des hypothèses de départ .....	p.427
b - Résultats des calculs .....	p.427
2.3 - Comparaison de différentes méthodes .....	p.429
3 - <u>ESTIMATION DES MORTALITES NATURELLE (M) ET PAR PECHE (F)</u> .....	p.430
3.1 - Mortalité naturelle M .....	p.430
3.2 - Mortalité par pêche F .....	p.431
4 - <u>APPROCHE GROSSIERE DE L'EXPLOITATION DU STOCK D'EPERLANS DE LOIRE</u> .....	p.432
4.1 - Taux d'exploitation .....	p.432
4.2 - Equations de rendement .....	p.432
42.1 - Modèle utilisé : BEVERTON et HOLT ...	p.432
42.2 - Résultats pour l'Eperlan de Loire ...	p.434
42.3 - Conclusion sur les équations de rendement .....	p.434
4.3 - Modèle autorégénérant .....	p.436
43.1 - Fécondité par recrue .....	p.439
43.2 - Application à l'Eperlan de Loire ...	p.439
43.3 - Allure du recrutement .....	p.439

4.4 - Conclusion sur l'exploitation du stock d'Eperlans de Loire .....	p.440
CONCLUSION .....	p.440

**CHAPITRE VIII : PLACE DE L'EPERLAN DANS  
L'ECOSYSTEME ESTUARIEN**

INTRODUCTION .....	p.445
<b>1 - FAUNE ASSOCIEE ET CONDITIONS ABIOTIQUES</b> .....	p.446
1.1 - Données disponibles - Méthodes d'étude .....	p.446
1.2 - Faune associée à l'Eperlan .....	p.447
12.1 Le tableau des données - Analyses préliminaires .....	p.447
a - Tableau des données brutes .....	p.447
b - Analyses préliminaires, constitution du tableau de base ...	p.448
c - Codage des données .....	p.449
12.2 Résultats .....	p.453
a - Première A.F.C. : Effet GUTTMAN ...	p.453
b - Deuxième A.F.C. : Suppression l'effet GUTTMAN .....	p.459
12.3 Conclusion sur la faune associée .....	p.462
a - Autres analyses possibles .....	p.462
b - L'écosystème estuarien : place de l'Eperlan .....	p.462
1.3 - Rythme d'activité tidal et nycthémeral .....	p.463
13.1 Thème de l'étude .....	p.463
13.2 Cycle de 12 heures .....	p.465
a - Tableau des données - Codage .....	p.465
b - Résultats .....	p.467
- Première analyse : espèces non éclatées en classes d'abondance ...	p.467
- Deuxième analyse : espèces éclatées en classes d'abondance ...	p.469
c - Conclusion sur le cycle de 12 heures .....	p.477
13.3 Cycle de 24 heures .....	p.478
a - Tableau des données - Codage .....	p.478

de

b - Résultats .....	p.479
- Première analyse : espèces non éclatées en classes d'abondance ...	p.479
- Deuxième analyse : espèces éclatées en classes d'abondance ...	p.482
c - Conclusion sur le cycle de 24 heures .....	p.487
13.4 Cas particulier du groupe 0 en début de croissance .....	p.487
a - Conditions expérimentales .....	p.487
b - Résultats .....	p.488
13.5 Conclusion sur les rythmes d'activité ..	p.490
<b>2 - <u>VARIATIONS DE L'ABONDANCE RELATIVE DE L'EPERLAN</u> ..</b>	<b>p.491</b>
<b>2.1 - Introduction .....</b>	<b>p.491</b>
<b>2.2 - Estimation des abondances .....</b>	<b>p.491</b>
22.1 Les diverses voies d'approche : inférence statistique et géostatistique .....	p.491
22.2 Indices d'abondance .....	p.493
a - Echantillonnage - Stratification ..	p.493
b - Distribution des valeurs et transformation des données .....	p.494
c - Calcul des indices .....	p.500
d - Adéquation des indices à l'analyse de l'évolution des abondances .....	p.502
22.3 Résultats .....	p.504
a - Présentation des calculs .....	p.504
b - Evolution des indices .....	p.504
c - Conclusion .....	p.511
<b>2.3 - Analyse de la Variance .....</b>	<b>p.513</b>
23.1 Préparation des données .....	p.514
23.2 Résultats .....	p.514
a - Etude du total des captures .....	p.514
b - Etude par cohorte .....	p.517
c - Etude par groupe d'âge .....	p.519
23.3 Conclusion sur les Analyses de Variance .....	p.519
<b>CONCLUSION .....</b>	<b>p.521</b>

**CONCLUSION GENERALE** ..... p.523

**BIBLIOGRAPHIE** ..... p.535

**COMMUNICATIONS PERSONNELLES** ..... p.589

**PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES** ..... p.593



## **INTRODUCTION GENERALE**



# INTRODUCTION GENERALE

Les estuaires ont depuis toujours été des carrefours privilégiés pour les activités humaines. En effet, ils sont des voies de pénétration batelière de première importance et, à ce titre, ont souvent fait l'objet de nombreux aménagements plus ou moins étendus pour favoriser l'implantation de complexes industriels et la remontée de bateaux de fort tonnage.

L'estuaire de la Loire en particulier, a toujours été considéré comme n'étant qu'un simple chenal de navigation desservant des zones industrialo-portuaires. Ce n'est que depuis peu qu'on a pris conscience que ce milieu est aussi le siège d'une activité physique et biologique extrêmement ramifiée, diversifiée et interactive, que des travaux de grande envergure perturbent nécessairement. Tout approfondissement significatif du chenal de navigation, par exemple, modifie les courants et la sédimentation jusqu'à des distances importantes du secteur où il est réalisé. De même, le remblaiement de vasières, de roselières et prairies en contact direct avec le fleuve supprime leurs fonctions de réoxygénation des eaux, de stockage de sédiment, de filtre à polluants, de support pour les chaînes alimentaires liées à l'estuaire et de nurserie de poissons dont l'intérêt halieutique est loin d'être négligeable.

Aussi, les transformations de l'estuaire, qui pourraient éventuellement être jugées économiquement opportunes, se traduisent par un appauvrissement écologique dont les répercussions dépassent largement le cadre halieutique local.

L'estuaire de la Loire n'est pas non plus une frontière que le fleuve franchit pour disparaître dans la mer. C'est une étendue d'eau et de terre, vaste, sur laquelle le fleuve et la mer interagissent avec force : interactions physiques, chimiques et biologiques en font parmi les plus actifs de tous les milieux naturels.

Le rôle prépondérant de l'estuaire dans la production biologique et sa fragilité face aux perturbations anthropiques sont désormais reconnus et il s'est avéré nécessaire d'en étudier les modalités.

C'est pourquoi, un ensemble de programmes de recherche (biologie, physico-chimie des eaux, hydraulique, sédimentologie ...) a été réalisé à la demande du Comité Scientifique pour l'Environnement de l'Estuaire de la Loire (C.S.E.E.L.), créé en 1980 par le conseil d'administration du Port Autonome de Nantes-St Nazaire.

L'étude de la biologie, de l'écologie et de la dynamique de population de l'Eperlan (Osmerus eperlanus L.) dans l'estuaire de la Loire a trouvé son point de départ en s'intégrant dans ce vaste cadre pluri-disciplinaire.

L'objectif de cette étude monospécifique est d'une formulation simple : il s'agit de décrire le cycle de vie de l'Eperlan.

Les voies d'approche sont, elles, multiples et leur mise en oeuvre délicate en raison de l'ensemble des contraintes de tous ordres qui pèse obligatoirement sur ce type d'étude. C'est pourquoi, il a parfois été nécessaire de limiter l'approche entreprise en fonction des moyens disponibles.

La qualité des résultats dépend étroitement de celle de l'échantillonnage de la population à étudier, ce dernier étant d'autant plus performant qu'il est adapté au but recherché. Il ne se conçoit donc que dans le cadre d'une formulation précise du modèle auquel on désire aboutir : l'énoncé d'un prémodèle, sur lequel on bâtit des hypothèses de recherche, est donc nécessaire. Celui-ci peut prendre son origine dans les connaissances déjà acquises sur l'espèce à étudier. Ces données antérieures, quasi inexistantes pour l'Eperlan de Loire, sont cependant nombreuses sur d'autres populations. L'étude générale des populations d'Eperlans a donc été entreprise. Les résultats de cette analyse bibliographique font l'objet du premier chapitre de cette thèse.

L'échantillonnage est aussi étroitement lié aux conditions abiotiques et biotiques, variables dans l'espace temps et qui règnent dans l'estuaire de la Loire. Il convient donc de bien cerner, dans cet espace-temps, la population et le milieu étudié. Ceci est le thème du deuxième chapitre qui présente le cadre physique et biologique de l'étude.

Ces deux premiers chapitres permettent de dresser un prémodèle de la dynamique de population de l'Eperlan en Loire, sur lequel on va pouvoir construire un plan d'échantillonnage adapté aux questions posées. Ainsi, le troisième chapitre analyse la démarche suivie et présente les divers protocoles d'échantillonnage mis en place pour l'étude de l'Eperlan.

Présenter le cycle de vie de l'espèce passe essentiellement par l'analyse de ses paramètres de base. C'est pourquoi :

- Le quatrième chapitre fait le point sur la croissance de l'Eperlan en Loire,
- Le cinquième chapitre analyse les modalités de sa reproduction,
- Le sixième chapitre présente une étude détaillée de son alimentation et des réseaux trophiques dans lequel il est impliqué.

L'Eperlan n'est pas une espèce cible pour les pêcheurs de l'estuaire de la Loire. Il subit cependant la pression de pêche liée aux autres espèces. A ce titre, l'Eperlan mérite d'être étudié d'un point de vue de sa dynamique d'exploitation. C'est l'objet du septième chapitre qui s'attache à présenter, sur cette espèce accessoire, les calculs des mortalités et les problèmes de rendement.

Ainsi, une fois connus les paramètres essentiels de la biologie, de l'écologie et de la dynamique de la population d'Eperlans, il reste, à la lumière des résultats précédents, d'essayer :

- de la replacer dans son cadre naturel, à savoir dans l'ensemble des peuplements ichthyologiques de l'estuaire,
- de tenter une analyse des variations de son abondance (estimée par le biais d'indices).

Ces résultats font l'objet du huitième et dernier chapitre.

L'étude de l'Eperlan de l'estuaire de la Loire est originale puisqu'elle est la première, au niveau national, à aborder les problèmes liés à cette espèce. Espérons que cette thèse comblera cette lacune et aidera à mieux connaître ce poisson, caractéristique des communautés benthodémersales des estuaires européens.



## CHAPITRE I

### PRESENTATION GENERALE DE L'ESPECE

#### INTRODUCTION

- 1 - STATUT TAXONOMIQUE : LA POLEMIQUE
- 2 - PHYLOGENESE ET DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE
- 3 - EXPLOITATION ET IMPORTANCE ECONOMIQUE
- 4 - REGLEMENTATION ET AMENAGEMENT DES PECHES
- 5 - MODELE GENERAL DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS  
D'EPERLANS ANADROMES

#### CONCLUSION



# PRESENTATION GENERALE DE L'ESPECE

## INTRODUCTION

L'Eperlan, petit poisson Osmeridae, est l'une des espèces typiques de la communauté benthodémersale (Flet [Platichthys flesus], Eperlan [Osmerus eperlanus], Sole [Solea vulgaris], Crevette grise [Crangon crangon]) qui caractérise les estuaires européens.

Si ce poisson a, dans certains pays de l'hémisphère Nord, une certaine importance (économique, sportive ou écologique), il n'a pas, en France, la même renommée. Aussi, peu de travaux scientifiques lui ont été consacrés à l'échelon français. Pour l'estuaire de la Loire plus précisément, aucune donnée biologique n'a encore été spécifiquement publiée, l'Eperlan n'étant mentionné que sporadiquement dans quelques études d'intérêt plus général.

Ce chapitre a donc pour but de présenter de façon globale l'Eperlan en décrivant :

- son statut taxonomique, qui n'est pas encore correctement fixé ;
- sa distribution géographique mondiale, montrant sa grande dispersion dans l'hémisphère Nord et la diversité des biotopes que cette espèce "opportuniste" peut coloniser ;
- son importance économique et son exploitation dans le monde, qui met en évidence le rôle parfois non négligeable que peut jouer cette espèce dans certains pays ;
- un modèle général de dynamique biologique des populations d'Eperlans anadromes (dont fait partie la population ligérienne), afin d'avoir au départ, un aperçu du cycle biologique de l'espèce, cycle qui sera détaillé tout au long de cette thèse.

## 1 - STATUT TAXONOMIQUE : LA POLEMIQUE

La classification phylogénique adoptée dans cette thèse est celle de McALLISTER et al. (1980) qui divisent le genre Osmerus en deux espèces : Osmerus eperlanus pour les formes européennes (dont fait partie l'Eperlan de Loire) et Osmerus mordax, pour les formes américaines. Cette deuxième espèce est d'ailleurs

subdivisée en deux sous-espèces, Osmerus mordax mordax, pour les formes atlantiques américaines, et Osmerus mordax dentex, pour les formes pacifiques et arctiques américaines.

Cependant, en dépit de nombreux efforts de clarification, la systématique des Osmeridae et en particulier la taxonomie du genre Osmerus reste encore sujet à controverse.

### 1.1 - La famille des Osmeridae

#### 11.1 Relations phylogéniques de la famille des Osmeridae

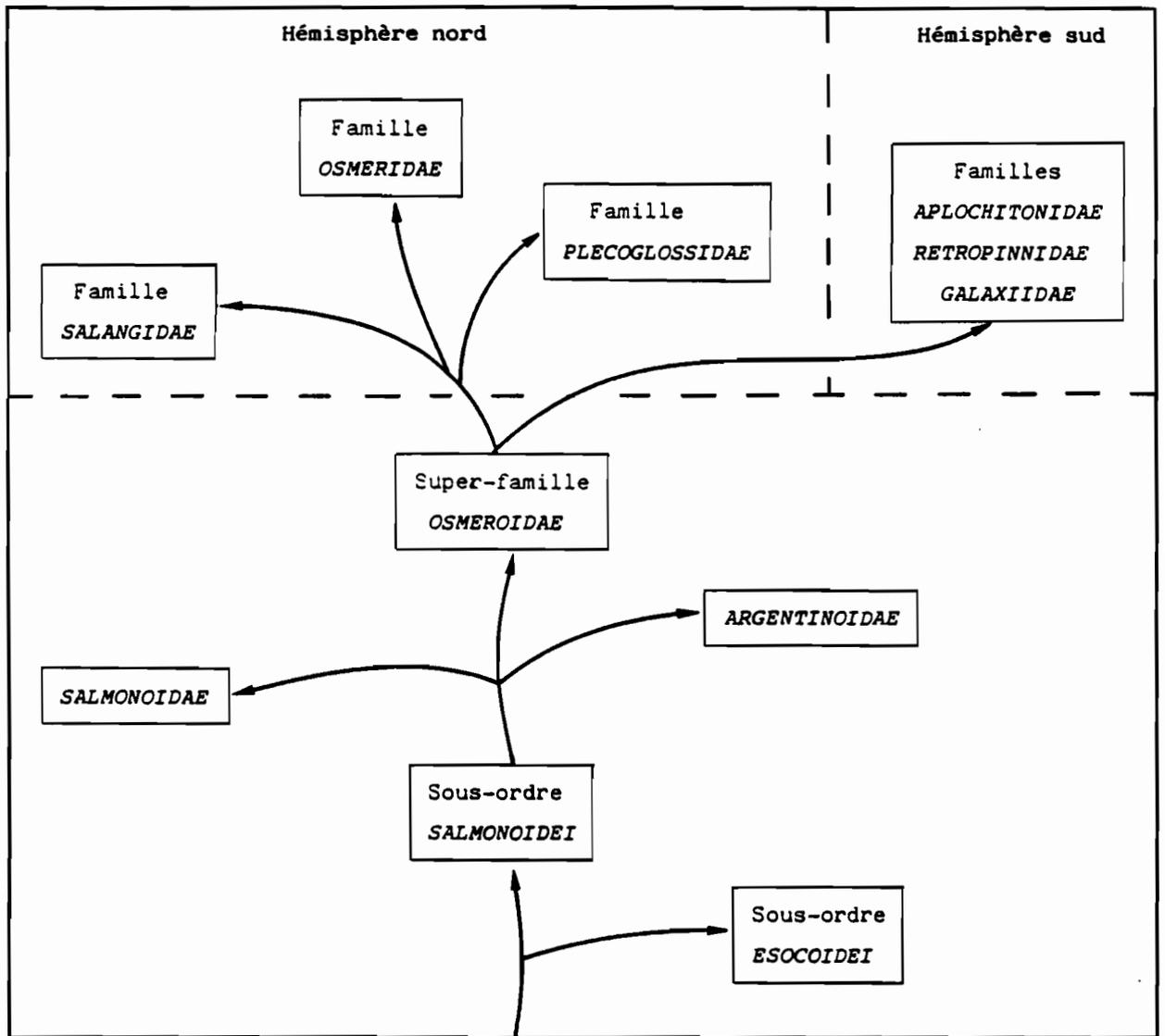
NORDEN (1961) dans une étude de l'ostéologie des Salmonidei et surtout GOSLINE (1960) dans sa classification des Isospondyli (Clupéiformes) ont donné des remarques très intéressantes sur la famille Osmeridae en mettant en évidence les différentes relations phylogéniques à chaque niveau de la systématique. Ainsi GOSELINE (1960) place les Osmeridae dans la super-famille Osmeroidae qui, elle même, appartient au sous ordre Salmonoidei, adjacent au sous ordre Esocoidei. Bien que quelques auteurs aient réduit les Plecoglossidae à une sous-famille des Osmeridae, CHAPMAN (1941, a, b) puis KLYUKANOV (1973) et SVETOVIDOV et al. (1976) indiquent de nombreux caractères morphologiques conduisant à séparer les Plecoglossidae des Osmeridae. Il en est de même pour les Salangidae qui se distinguent des Osmeridae par de nombreuses différences morphologiques et ostéologiques. Les Osmeroidae sont donc constitués de six familles (fig. 1) que l'on peut classer en deux groupes :

- d'une part les Osmeridae, les Plecoglossidae, et les Salangidae qui toutes trois fréquentent l'hémisphère nord.
- d'autre part les Aplochitonidae, les Retropinnidae, et les Galaxiidae qui habitent l'hémisphère sud.

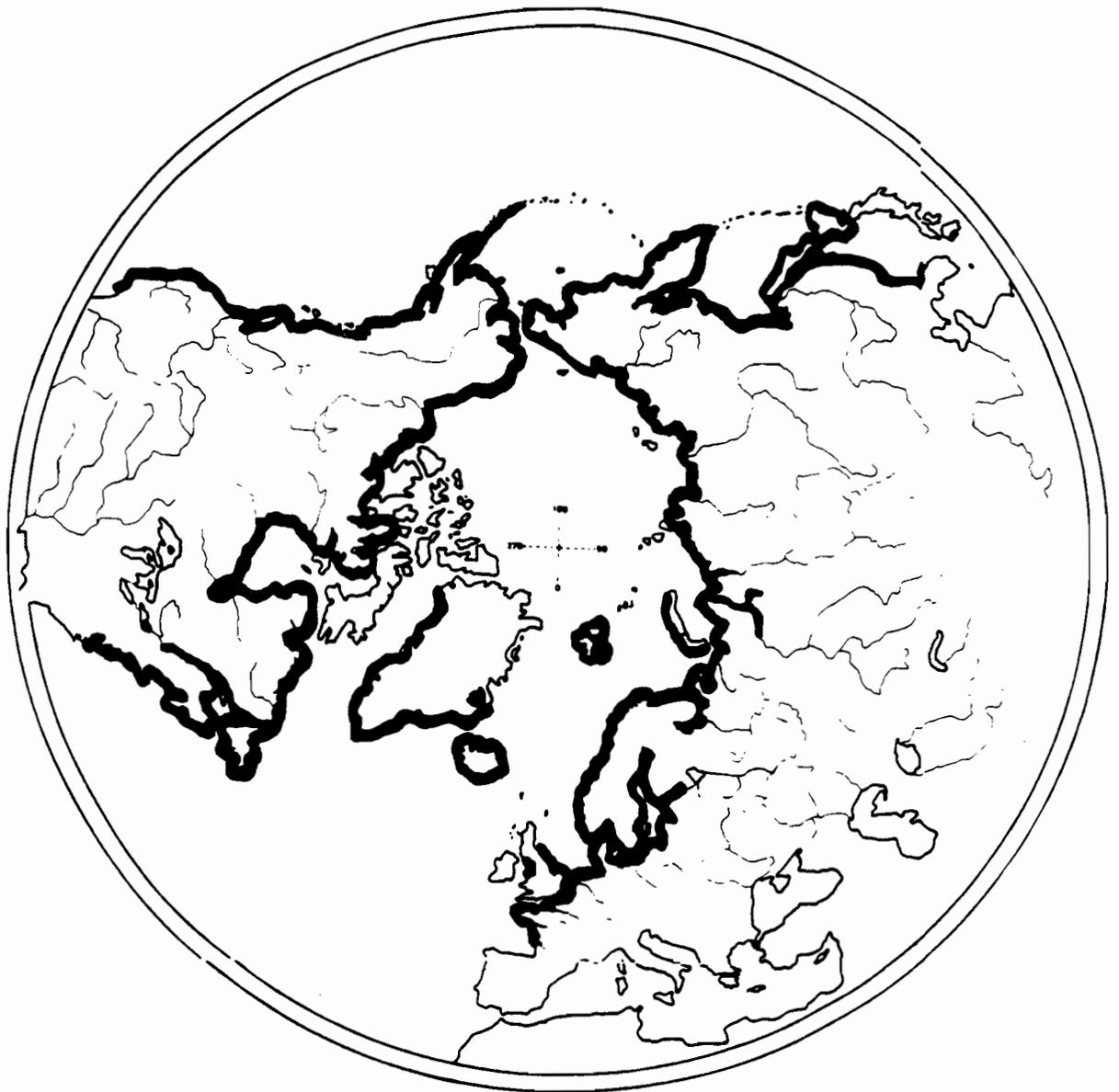
Ces deux groupes, de trois familles chacun, se distinguent en grande partie par certains caractères d'ostéologie caudale, indiquant une évolution séparée des deux branches généalogiques de chaque côté de l'équateur (GOSLINE, 1960).

#### 11.2 Relations génériques dans la famille des Osmeridae

La famille des Osmeridae est composée de genres et d'espèces étroitement apparentés, qui ont une large distribution géographique dans l'hémisphère Nord (fig. 2). L'importance de ces petits poissons (moins de 300 mm de longueur standard) est longtemps restée ignorée, bien que localement on ait reconnu leur valeur commerciale, soit directement en temps que nourriture pour l'homme, soit indirectement comme proies pour des espèces de plus grand intérêt commercial.



**Figure 1 :** Relations phylogéniques de la famille Osmeridae (d'après GOSLINE, 1960)



**Figure 2 : Distribution géographique de la famille des Osmeridae.**

Pendant longtemps on a considéré ces poissons comme des membres de la famille des saumons et des truites, mais, au début du siècle, ils ont acquis le statut de famille (Osmeridae), au vu de caractères structuraux particuliers. Les premiers travaux importants axés sur la systématique de ces poissons sont de JORDAN (1919, 1923) qui ébauche une classification (incomplète) de la famille des Osmeridae. HUBBS (1925) est le premier à en approfondir la taxonomie. Il met en évidence les relations entre les différents genres et leur alloue les espèces qui, encore actuellement, gardent ce statut taxonomique. CHAPMAN (1941, a), en étudiant l'ostéologie des Osmeridae compare les crânes d'une espèce de chaque genre et discute les interrelations génériques dans la famille. HAMANDA (1954, 1957, 1961) découvre les trois espèces d'Hypomesus et contribue largement à la connaissance de leur biologie. HUBBS et CHAPMAN (1951) replacent en synonymie deux espèces d'Osmeridae qui avaient été décrites comme appartenant aux Paralepidae. OKADA (1960) s'est intéressé aux espèces japonaises tandis que HART et Mc HUGH (1944) ont étudié les espèces de la Colombie Britannique. McALLISTER (1963, 1966) présente une mise à jour de la taxonomie des Osmeridae et une étude de leur évolution. Il propose, à la suite de BERG (1940), de subdiviser les Osmeridae en deux sous-familles (fig 3 a):

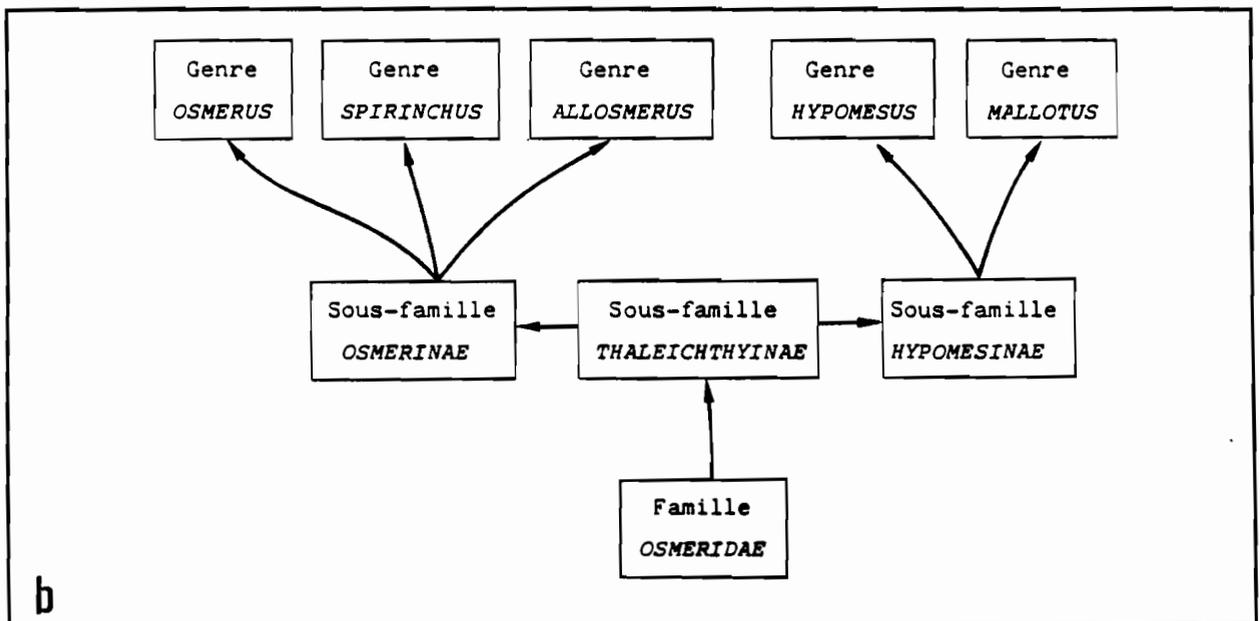
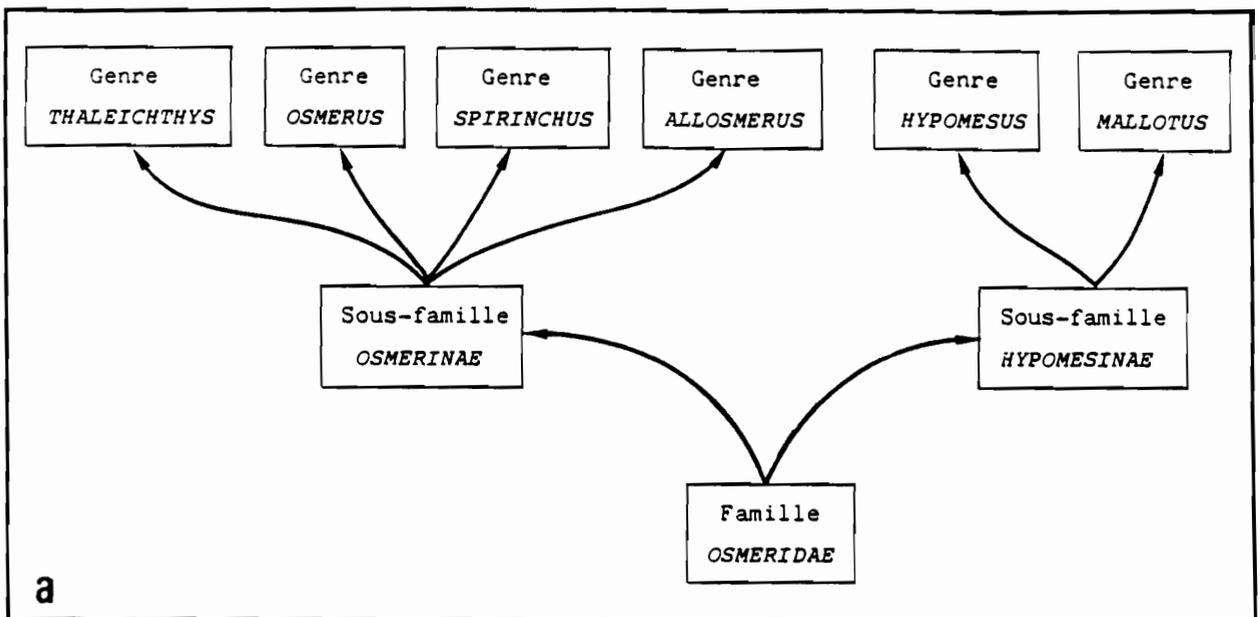
- d'une part, les Osmerinae comprenant les genres Thaleichthys, Osmerus, Spirinchus et Allosmerus ;
- d'autre part, les Hypomesinae constitués par les genres Hypomesus et Mallotus.

Cependant, KLYUKANOV (1970) et SVETOVIDOV et al. (1976) préfèrent créer une famille nouvelle pour le genre Thaleichthys, celle des Thaleichthyinae dans laquelle ils reconnaissent des caractères primitifs et qui seraient à l'origine des deux autres familles : Osmerinae et Hypomesinae (fig. 3 b).

L'Eperlan de Loire fait partie du genre Osmerus (appartenant à la sous-famille des Osmerinae). Malheureusement, comme pour la famille des Osmeridae et les sous-familles et genres qui y sont rattachés, la taxonomie du genre Osmerus n'est toujours pas fixée, divers systématiciens n'arrivant pas toujours aux mêmes conclusions quant à sa division en différentes espèces !

## 1.2 - Le genre Osmerus

Le genre Osmerus qui est représenté par des formes anadromes ou lacustres ("landlocked form" des Anglo-saxons) dans les Océans Pacifique, Arctique, Atlantique et les zones qu'ils drainent, fait encore actuellement l'objet de remaniements taxonomiques et de discussions de la part des spécialistes.



**Figure 3 : Divisions taxonomiques de la famille *Osmeridae*.**  
 a - selon McALLISTER (1963).  
 b - selon SVETOVIDOV et al. (1976).

Les premières descriptions d'Eperlans sont, en Europe, dues à LINNE (1758), RUTTY (1772), BLOCH (1782) pour Osmerus eperlanus et, aux Etats-Unis à MITCHILL (1814), LE SUEUR (1818), JORDAN et GILBERT (1883) pour Osmerus mordax. Ces différents auteurs n'ont pas toujours accordé à l'espèce décrite le statut taxonomique correct et ont lancé ainsi la controverse sur la systématique du genre. Les premières descriptions de LINNE et MITCHILL étant exactes, ces auteurs détiennent respectivement la paternité des espèces eperlanus et mordax.

Les premiers travaux importants axés sur la systématique du genre Osmerus sont ceux de FOSTER et ATKINS (1868, a, b) qui se sont surtout intéressés aux formes lacustres de l'état du Maine (U.S.A.), suggérant qu'il pourrait y avoir plusieurs espèces. SMITT (1895) a comparé des formes lacustres de Suède à des formes anadromes ou fixées de l'Arctique européen (mer Blanche et mer de Murman), mettant en évidence des différences notables entre les formes lacustres et celles de l'Arctique. FISK (1913) reconnaît trois espèces d'Osmerus sur les côtes californiennes : O. taleichthys, O. attenuatus et O. starski, tandis que la forme septentrionale du Pacifique et celle de l'Atlantique sont baptisées O. dentex. HUBBS (1925) rattache au genre Spirinchus les espèces O. taleichthys et O. starski et crée un genre nouveau, Allosmerus pour O. attenuatus. Ces remaniements taxonomiques laissent alors O. dentex comme la seule espèce d'Osmerus de la côte pacifique. De nombreux ichtyologistes ont longtemps considéré les formes de l'Atlantique Est (Europe) et Ouest (U.S.A.) comme étant identiques et de la même espèce que O. dentex. Mais HUBBS, en 1925, sépare la forme atlantique américaine d'O. dentex en deux espèces : O. mordax, la plus septentrionale (au nord de New-York) et O. sergeanti, plus au sud. Plus tard, seulement trois espèces ont été reconnues dans le genre Osmerus :

- O. dentex, qui vit dans le Pacifique Nord, l'Arctique et l'ouest de la mer Blanche ;
- O. mordax, dans l'Atlantique Nord-ouest ;
- O. eperlanus, dans la Mer du Nord et la Baltique.

BERG (1948), ANDRIASHIEV (1954) et d'autres auteurs russes ont ensuite considéré dentex comme une sous-espèce d'eperlanus. De leur côté, KENDALL (1927) et MCKENZIE (1958) ont considéré l'Eperlan américain (c'est-à-dire O. mordax plus O. dentex de la classification de l'époque), comme formant une espèce unique. Plus tard, BIGELOW et SCHROEDER (1963) ont réuni toutes les formes d'Eperlans du genre Osmerus en une seule et unique espèce : Osmerus eperlanus (L.). En dépit de ces remaniements, l'ancienne division tri spécifique est restée très usitée et a continué à être la classification de référence : Osmerus eperlanus pour les régions européennes, Osmerus mordax pour la côte atlantique des U.S.A. et Osmerus dentex pour les régions Pacifiques et Arctiques. En 1963, McALLISTER, reprenant les données biométriques de nombreux auteurs (BERG (1948), KIRPICHNIKOV (1935), JENSEN (1949), HUBBS

(1925), SMITT (1895), MARCOTTE et TREMBLAY (1948)) et analysant ses propres échantillons réunit ces trois espèces alors toujours en usage en une seule et même espèce : Osmerus eperlanus, qu'il subdivise en deux sous-espèces. L'une, Osmerus eperlanus eperlanus est européenne tandis que l'autre, Osmerus eperlanus mordax, vit dans l'Arctique, le Pacifique et l'Atlantique Ouest. Il indique cependant que si l'on découvre des populations sympatriques non inter-fécondes de ces deux sous-espèces, il faudra les considérer comme deux espèces à part entière. Depuis, SCOTT et CROSSMAN (1973), KLYUKANOV (1977) et McALLISTER et al. (1980) ont redivisé le genre en deux espèces (fig. 4):

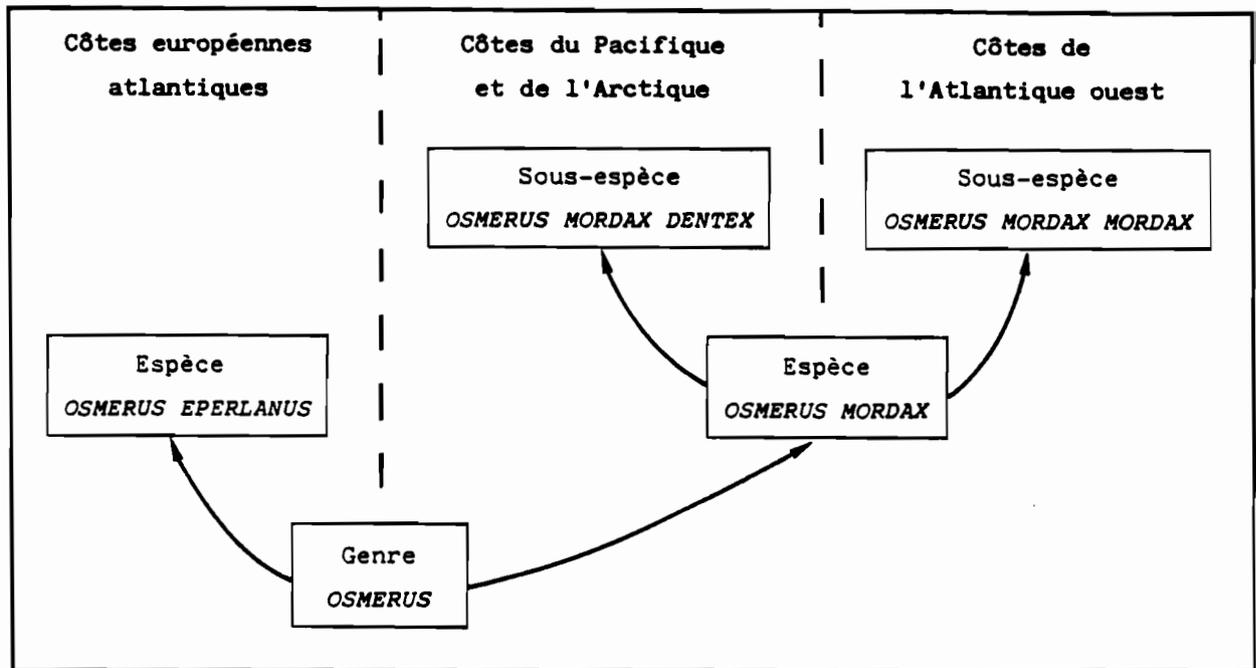
- Osmerus eperlanus (Linnaeus, 1758) des côtes européennes atlantiques ;
- Osmerus mordax (Mitchill, 1814) des côtes du Pacifique, de l'Arctique et de l'Atlantique ouest.

Mordax est séparé en deux sous-espèces :

- Osmerus mordax mordax (Mitchill, 1814) pour l'Eperlan de l'Atlantique Nord-ouest ;
- Osmerus mordax dentex (Steindachner, 1870) pour les formes du Pacifique et de l'Arctique.

Ces divisions sont basées sur les travaux de KLYUKANOV (1969) qui fournissent des données méristiques et morphologiques ainsi que le signalement de populations sympatriques d'Osmerus mordax dentex et d'Osmerus eperlanus.

Cette classification est actuellement adoptée par les biologistes travaillant sur le genre Osmerus. C'est aussi celle qui est utilisée dans cette thèse. Cependant, des travaux récents (bien que, de l'aveu des auteurs eux-mêmes, demandant confirmation) tendent à la remettre en cause. Ainsi, McALLISTER, cité par LUEY et al. (1982) est sur le point de publier des résultats suggérant qu'il existerait au moins deux taxons en Europe, qui sont actuellement regroupés sous le nom d'Osmerus eperlanus : il y aurait une forme anadrome, localisée depuis l'Irlande et la France jusqu'en Pologne, et une forme lacustre, localisée plus à l'est et que l'on rencontrerait dans les lacs et les parties les moins salées de la Baltique, depuis le Danemark jusqu'en U.R.S.S., l'examen des branchies discriminant la plupart, et des analyses multivariées pratiquement tous les spécimens. Une étude récente de LUEY et al. (1982), basée sur les résultats d'électrophorèse de protéines et l'analyse de relations génétiques à l'intérieur du genre Osmerus semble aussi remettre en cause les classifications élaborées à l'aide de données biométriques, notamment celle de SCOTT et CROSSMAN (1973) ou de McALLISTER et al. (1980). Le calcul des distances génétiques (ROGERS, 1972) ainsi que la construction d'un arbre généalogique selon la procédure de Wagner (FARRIS, 1972) indiquent une relativement grande distance génétique entre les espèces Pacifique (O. m. dentex) et Atlantique (O. m. mordax et O. eperlanus), tandis



**Figure 4 :** Les espèces du genre *Osmerus*, selon la classification de McALLISTER et al. (1980).

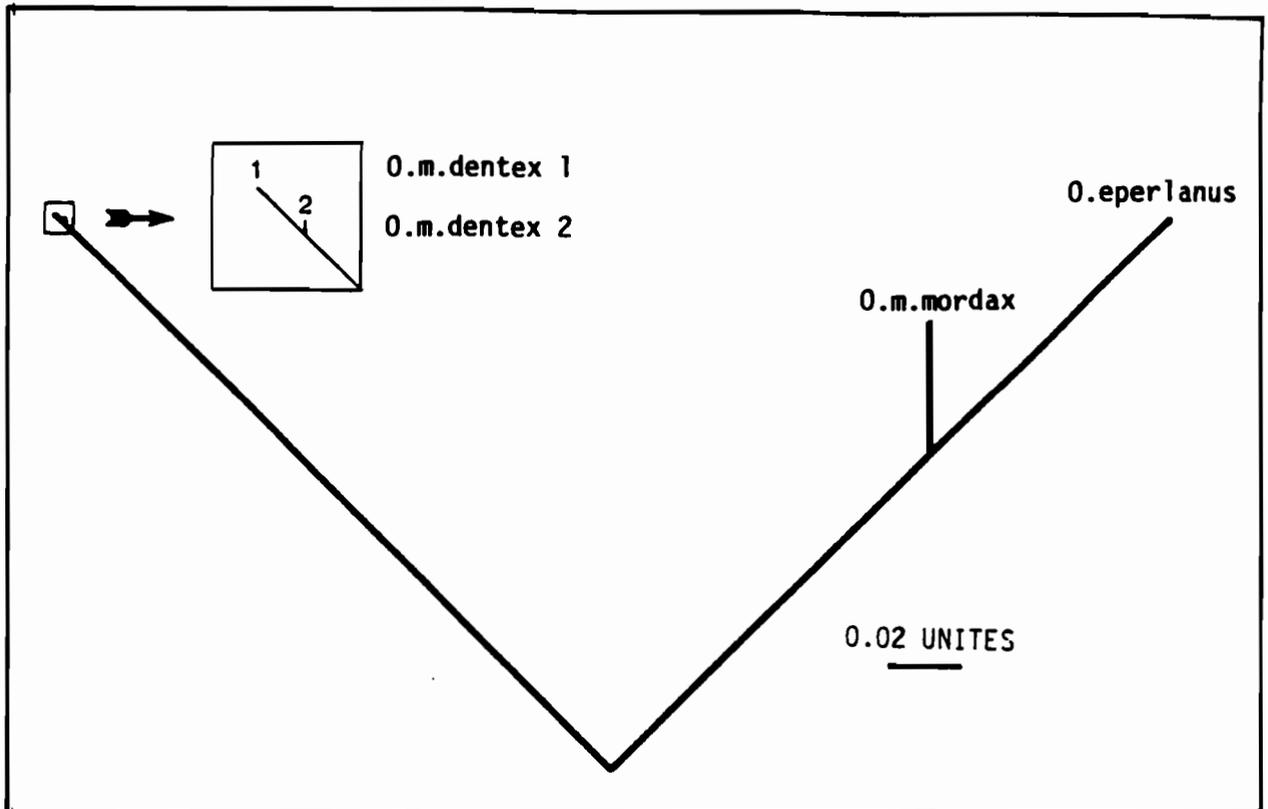
que la distance entre les deux espèces atlantiques reste faible. Ces résultats ne sont pas en accord avec ce qui est prédit par les classifications usuelles, sous l'hypothèse que des espèces proches (ou des sous-espèces) montrent un certain degré de similarité génétique (AVISE, 1974). En effet, si la distance entre les deux échantillons d'O. m. dentex analysés par LUEY et al. est très faible (0.005), celle entre O. m. mordax et O. eperlanus (0.135) est plus petite que ce qui devrait être trouvé pour deux espèces congénériques. Par contre, les distances génétiques entre les deux échantillons d'O. m. dentex et celui d'O. eperlanus (0.382, 0.443) sont dans l'intervalle des résultats escomptés pour des espèces congénériques (AVISE, 1974).

La figure 5 et le tableau 1 résument les résultats de LUEY et al., qui restent cependant à confirmer par l'analyse d'un plus grand nombre de loci, comme cela est conseillé par GORMAN et RENZI (1979), ainsi que l'examen d'autres Osmeridae afin de mieux cerner les différentes relations taxonomiques. Ces premiers résultats indiquent cependant une division dichotomique du genre Osmerus entre une forme atlantique et une forme pacifique. Il y aurait donc O. eperlanus plus O. mordax mordax d'une part et O. mordax dentex d'autre part (sensu McALLISTER et al., 1980).

Une autre difficulté dans la taxonomie du genre Osmerus est mise en évidence par le fait qu'il existe un dimorphisme de taille dans de nombreuses populations lacustres. LEGAULT et DELISLE (1968) signalent deux populations sympatriques d'Eperlans dans le lac Heney (Québec), l'une naine et l'autre de taille normale. DELISLE (1969) puis COPEMAN (1977) ont approfondi l'étude de ces deux populations et les ont comparées à d'autres populations naines connues. Les populations lacustres naines formeraient une espèce particulière pour laquelle McALLISTER a proposé le nom d'Osmerus spectrum (COPE, 1870). Depuis, LANTEIGNE et McALLISTER (1983) ont montré la validité de cette nouvelle espèce qui se distingue très bien d'Osmerus mordax dont elle serait issue (séparation probable au Pléistocène). Cette espèce est connue dans des lacs du Québec, du Maine (U.S.A.) et du Nouveau-Brunswick (U.S.A.) et fait l'objet d'études écologiques montrant des différences notables avec Osmerus mordax peuplant les mêmes eaux (LANTEIGNE et McALLISTER, 1983).

La figure 6 présente les diverses hypothèses concernant les espèces d'Osmerus. La détermination des espèces est de plus, rendue assez délicate en raison de l'existence, chez Osmerus, de nombreux groupes géographiques identifiables au vu de caractères méristiques et biologiques (FRECHET et al., 1983 a; COPEMAN, 1973 ; 1977).

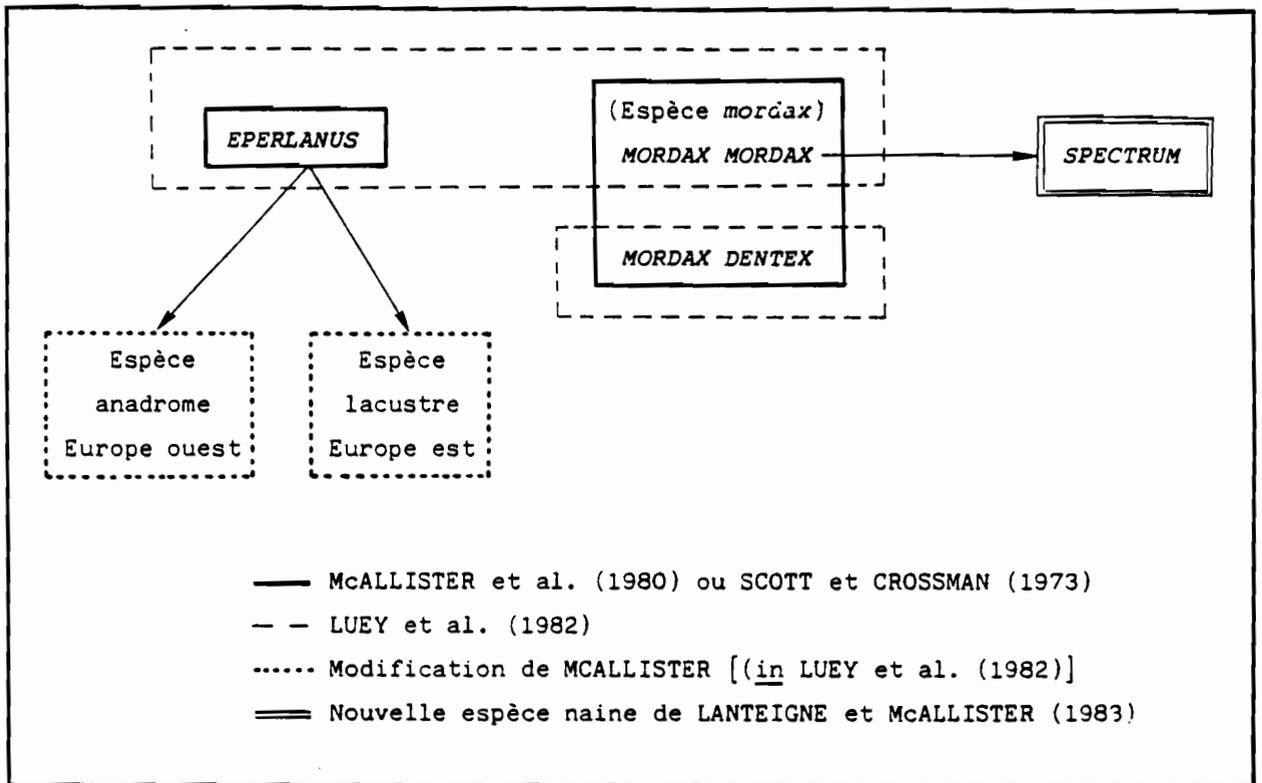
Des études sont donc en cours pour affiner les connaissances sur la taxonomie du genre, malgré les conclusions de McPHAIL et LINDSEY (1970) qui font d'Osmerus un complexe d'espèces encore mal cerné.



**Figure 5** : Arbre des distances génétiques pour 4 échantillons d'Eperlans supposés de différentes espèces (d'après LUEY et al. (1982)). La longueur des branches est proportionnelle aux distances patristiques.

	<i>O. m. dentex 2</i>	<i>O. m. mordax</i>	<i>Osmerus eperlanus</i>
<i>O. m. dentex 1</i>	0.005	0.385	0.443
<i>O. m. dentex 2</i>	---	0.382	0.440
<i>O. m. mordax</i>		---	0.135

**Tableau 1** : Distance génétique de ROGERS (1972) calculées sur Osmerus m. dentex (2 échantillons), O. m. mordax et O. eperlanus (sensu McALLISTER et al., 1980), (d'après LUEY et al. (1982)). Ce tableau est élaboré à l'aide des mêmes échantillons que ceux de la figure 5.



**Figure 6 : Diverses hypothèses concernant les espèces du genre Osmerus.**

Les types de relations, biométriques, biologiques, ou génétiques à l'intérieur du genre Osmerus restent donc obscures et les discussions sur les statuts taxonomiques des espèces sont toujours d'actualité. Cependant, quelque soit le nombre d'espèces constituant le genre, elles sont toutes étroitement apparentées et difficiles à distinguer au premier coup d'oeil. Ce degré de parenté très élevé en font des taxons que l'on peut comparer tant du point de vue de leur biologie que de leur écologie (autécologie, démécologie, ou synécologie). En effet, mise à part peut-être l'espèce Osmerus spectrum, les moeurs et caractéristiques d'O. eperlanus, d'O. m. mordax et d'O. m. dentex sont très voisines, voire semblables, et la division en espèces ou sous-espèces ne se justifie alors plus beaucoup au regard d'une étude biologique ou écologique.

### 1.3 - L'espèce eperlanus : l'Eperlan de l'estuaire de la Loire

#### 13.1 Identité

##### a - Taxonomie

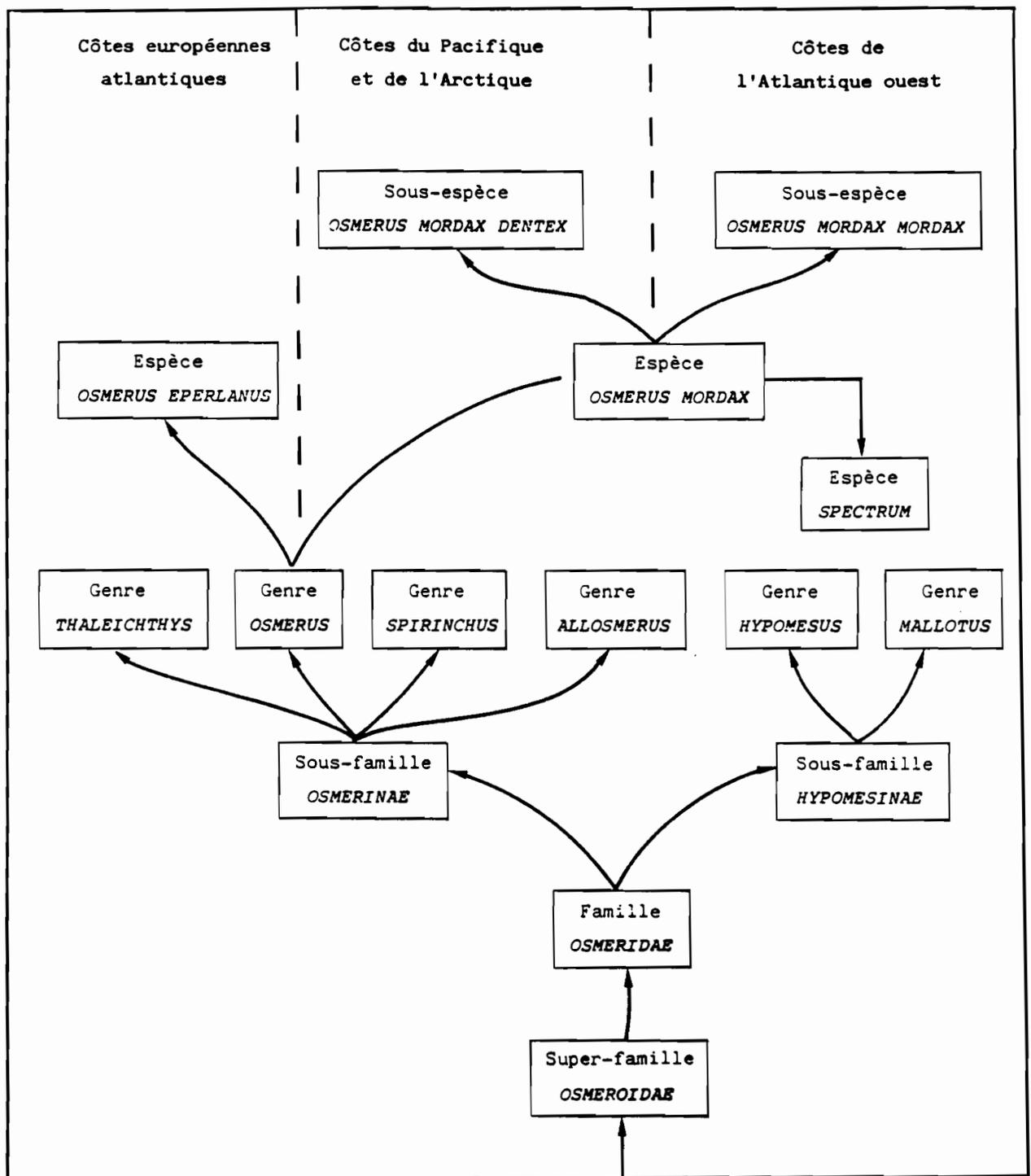
Si l'on suit la classification de McALLISTER et al. (1980), le statut taxonomique de l'Eperlan de Loire est le suivant :

Super-embranchement	: Chordata
Embranchement	: Vertebrata
Sous-embranchement	: Gnathostomata
Super-classe	: Pisces
Classe	: Osteichtyi
Sous-classe	: Actinopterygii
Ordre	: Clupéiformes (Isospondyli)
Sous-ordre	: Salmonidei
Famille	: Osmeridae
Sous-famille	: Osmerinae
Genre	: Osmerus
Espèce	: eperlanus

La figure 7 replace O. eperlanus au sein de la famille des Osmeridae.

##### b - Synonymie

- Salmo eperlanus LINNEAUS 1758, p. 310, Mers europeennes et rivières (ex Artedi ; Osmerus eperlanus sur la liste officielle des noms d'espèces en Zoologie par Int. Comm. Zool. Nomencl., Direction 69).
- Eperlanus schonfoldii RUTTY, 1772, p. 358, Ireland (fide DAY 1884)



**Figure 7 :** L'espèce *O. eperlanus* au sein de la famille des *Osmeridae* (le genre *Thaleichthys* a, ici, été conserve, contrairement aux hypothèses de SVETOVIDOV et al., 1976 [voir texte]).

- Salmo eperlano-marinus BLOCH 1782, p. 229, tab. 28, fig. 1, mers septentrionales et Baltique ainsi que dans des rivières.
- Salmo eperlanus var. marinus WALBAUM 1792, p. 57.
- Salmo spirinchus PALLAS 1814, p. 387, lacs et rivières d'Allemagne, de Russie européenne.
- Eperlanus vulgaris GAIMARD 1851, p. 207, p. 18, fig. 2, Islande

c - Noms communs et vernaculaires

L'Eperlan est un poisson dont l'odeur, caractéristique, a été souvent comparée à celle du concombre, ce qui lui a valu de nombreux noms vernaculaires. Cette odeur est provoquée par une substance odorifère localisée dans la peau (BIGELOW et SCHROEDER, 1953). Le rôle de cette substance est encore inconnu mais DAY (1884), SOUTHWELL (1887) ou BELYANINA (1969) lui accordent une fonction éthologique de défense car elle ferait fuir les autres espèces. GEISELMAN (1972) a isolé la substance odorante et a identifié du 2,4 diméthyl - 2,4 heptadienal, un isomère d'un constituant principal du concombre. PENNANT (1776) écrit : "Ils (les poissons) ont une odeur très particulière qui a donné naissance à l'une de leur dénomination anglaise : smelt, abréviation de smell it (sent-le !)". Ceci rejoint l'interprétation de DAY (1884) qui pense que le nom de smelt a été inspiré par la forte odeur de concombre qui émane du poisson. Le nom de Sparling utilisé au pays de Galles et le nord de l'Angleterre dériverait du nom français éperlan. Les Allemands utiliseraient le nom de "Stinkfisch" (le poisson odorant) (PENNANT, 1776). REGAN (1911) dit que le nom "Sparling" serait équivalent au nom allemand "Spierling" et au nom français "éperlan" ("esperlan" en vieux français). On ne connaît pas l'origine française du mot éperlan (ou esperlan).

Quoiqu'il en soit, chaque pays a adopté un nom commun (et souvent des noms vernaculaires régionaux) pour désigner O. eperlanus.

	Nom commun	Noms vernaculaires
France	éperlan	éperlan, concombre, puant, demoiselle, belette...
Angleterre	smelt	Sparling
Allemagne	Stint	Seestint, Grosser Stint, Sparling, Spierling
Danemark	smaelt	
Norvège, Suède	nors	
Finlande	norssi	knore
Hollande	spearing	spearing
U.R.S.S.	koriushka	zubatka, ogurechnik, snetok, tint, norss

L'espèce O. mordax est dénommée smelt (ou rainbow smelt) aux U.S.A. et dans les provinces anglophones du Canada, éperlan dans les provinces francophones (avec comme noms vernaculaires, éplan, petit poisson, poisson blanc et caplan). En U.R.S.S., on l'appelle asiatskaya koriushka (ou koretia) et kyurio-uo au Japon.

### 13.2 Diagnose

#### a - Le genre Osmerus

McALLISTER (1963) donne une clé dichotomique d'identification des différents genres de la famille des Osmeridae. Le genre Osmerus est caractérisé par la présence d'une grande canine de chaque côté du vomer, parfois accompagnée par des plus petites. Les dents palatines sont élargies antérieurement. Les maxillaires s'étendent jusqu'à la limite du bord postérieur de l'orbite oculaire. Il n'y a pas de stries sur l'opercule et le sous-opercule. La distance entre le nez et l'origine de la nageoire dorsale est légèrement plus petite que celle de l'origine de la nageoire dorsale à la base de la nageoire caudale. Les branchiospines sont au nombre de 25 à 37 et les caeca pyloriques de 3 à 8. L'estomac possède une partie en cul-de-sac. La mâchoire inférieure est spatulée. Les rayons de la nageoire anale sont au nombre de 11 à 16 ; de la nageoire pectorale, de 11 à 14. Le nombre d'écaillés sur une ligne médiane latérale est de 58 à 72. La ligne latérale est incomplète. La base de la nageoire adipeuse (petite excroissance cutanée située entre la nageoire dorsale et la nageoire caudale) mesure environ 2/3 du diamètre de l'orbite oculaire. Le diamètre de cet orbite est de 2/3 ou moins de l'épaisseur du pédoncule caudal. Les proethmoïdes sont doubles, le mésethmoïde simples, sans ossification. Les pariétaux sont complètement séparés par le supraoccipital. Les ptérosphénoïdes ne touchent pas antérieurement le parasphénoïde. Il existe une fente entre l'hyomandibulaire et le préoperculaire.

#### b - L'espèce eperlanus

Elle se distingue des autres espèces d'Osmeridae par les deux grands crochets de chaque côté du vomer, un nombre d'écaillés sur la ligne latérale compris entre 61 et 69, l'absence de stries operculaires, le maxillaire s'étendant au delà de la pupille. Le nombre de caeca pyloriques est de 4 à 8. Eperlanus se distingue de mordax par le nombre plus faible d'écaillés perforées de la ligne latérale (4 à 13 contre 14 à 28 chez mordax). Ce caractère discrimine plus de 99 % des spécimens des deux espèces.

13.3 Morphologie externe - Description d'*Osmerus eperlanus*.

a - Morphologie externe

La planche 1, figure 1 représente un Eperlan pêché en Loire, et donne l'allure générale d'*Osmerus eperlanus*. L'aspect extérieur est proche de celui d'un poisson de la famille des saumons ou des truites.

L'espèce comporte de nombreuses "races géographiques", identifiables par leurs caractères plastiques et méristiques. On trouvera chez KIRPICHNIKOV (1935), NIKOLSKY (1956), LILLELUND (1961), McALLISTER (1963) ou BELYANINA (1969), entre autres, les caractéristiques de différentes populations étudiées par ces auteurs. Ces caractéristiques varient souvent, de façon relative, avec l'âge des poissons. En particulier, la longueur des nageoires et leur situation, la largeur de la tête, le diamètre de l'oeil, etc... (mis à part, bien évidemment les variations et les transformations liées à la croissance des larves), ont été remarqués par KIRPICHNIKOV (1935). Ces variations, bien que réelles, n'ont cependant que de faibles amplitudes : la morphologie de l'espèce reste très caractéristique et l'identification aisée.

b - Description

Elle est empruntée à McALLISTER (1963).

Rayons de la dorsale : 7-9 ; de la caudale : 19 ; de l'anale : (11) 11-13 (14) ; de la ventrale : 8 ; de la pectorale 11-12 (13) ; nombre d'écaillés perforées de la ligne latérale : (0) 4-13 (16) ; nombre d'écaillés sur une ligne médio-latérale : (58) 61-69 ; vertèbres (55-56) 57-61 (62-63) ; branchiospines : 25-37 ; caeca pyloriques : 3-7. Longueur de la tête environ 4 à 5 fois la longueur standard ; base de l'adipeuse courte, environ 2/3 du diamètre de l'oeil. Petites dents pointues sur les prémaxillaires et maxillaires. La ligne latérale est incomplète, s'arrêtant à moins de la longueur de la tête le long du corps. Le péritoneum est clair, moucheté de noir. Sur un spécimen vivant, le dos est gris verdâtre, les flancs sont argentés. La longueur totale est, selon BERG (1948) de 307 mm maximum, ce qui en fait une espèce légèrement plus petite que mordax (324 mm).

2 - PHYLOGENESE ET DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE

2.1 - Evolution et distribution des Osmeridae

Les Osmeridae occupent actuellement une grande partie des côtes marines et certains lacs de l'hémisphère Nord, dont quelques uns ont même été artificiellement ensemencés par des espèces du genre Osmerus. La plupart des auteurs admettent cependant une origine géographique ponctuelle des Osmeridae. McALLISTER (1963) propose un schéma de l'évolution chronologique, géographique et écologique de la famille des Osmeridae fondé sur la morphologie des espèces récentes,

puisque les seuls fossiles connus (Mallotus villosus et Osmerus mordax) sont identiques aux formes actuelles. Il pense que l'origine de la famille se situe dans le Pacifique Nord puisque tous les genres (dont certains endémiques) et espèces qui auraient évolué récemment vers des formes arctiques et atlantiques, y sont présents. Un raisonnement analogue le conduit à penser que le Pacifique Nord-est (où l'on trouve huit espèces ou sous-espèces) est plus vraisemblablement le centre originel des Osmeridae que le Pacifique Nord-ouest (six espèces et sous-espèces). Cette dernière hypothèse ne peut se formuler sans y ajouter les conditions suivantes : d'une part les espèces restent à leur place d'origine, d'autre part chaque espèce ne colonise pas d'autres océans et enfin il n'y a pas d'extinction d'espèce dans un océan. Ces réserves en font donc une hypothèse fragile. Cependant, la présence de plusieurs genres endémiques dans le Pacifique, qui auraient évolué récemment vers des formes arctiques et atlantiques, maintient l'hypothèse dans les limites du vraisemblable. C'est aussi ce que pense KLYUKANOV (1976) qui indique que les trois genres endémiques dans le Pacifique (Thaleichthys, Spirinchus et Allosmerus) et la nature primitive des caractères des deux premiers, confirme bien l'origine Pacifique des Osmeridae. Thaleichthys est, pour cet auteur, le genre le plus proche de la forme ancestrale d'où sont issus les autres genres de la famille des Osmeridae.

McALLISTER (1963) propose un mode d'évolution des genres et espèces qu'il appelle le mécanisme d'isolement alternatif (reciprocating isolation mechanism), basé sur les variations thermiques des océans au cours des temps géologiques et les conséquences qui en découlent au niveau de la biologie des espèces et de leurs possibilités de migrations à chaque changement des conditions de l'environnement. Il explique ainsi l'origine des espèces d'Osmeridae et l'évolution de certains groupes en différentes espèces dans le Pacifique Nord. KLYUKANOV (1976, 1977) fait une mise au point plus récente sur l'origine, la distribution et l'évolution des Osmeridae. Il reste en accord avec McALLISTER mais précise cependant quelques points : il date la différenciation de certains genres en espèces - Pleistocène pour Spirinchus, Pliocène pour Hypomesus - et explique l'isolement de certaines formes ainsi que la migration de certains genres (Osmerus, Hypomesus, Mallotus) par le fait de variations climatiques.

La figure 8 présente un schéma d'évolution phylogénique, basé sur l'étude morphologique des espèces actuelles. Cet arbre généalogique tri-dimensionnel, d'après McALLISTER (1963) et modifié d'après les études plus récentes, doit être considéré comme une approche de l'évolution chronologique, géographique et écologique des Osmeridae aussi longtemps qu'il n'aura été confirmé ou modifié par des découvertes paléontologiques. En effet, la découverte de fossiles récents (Pléistocène) par AGASSIZ (1843, 1848), ANDREE (1920) ou McALLISTER et al. (1981) ne permet pas de déterminer avec certitude l'origine géographique des Osmeridae. Leur relativement jeune âge géologique ne peut apporter aucune confirmation paléontologique de l'hypothèse d'une origine pacifique de la famille, par exemple, ou de la phylogénie des genres et espèces telle qu'elle a été présentée.

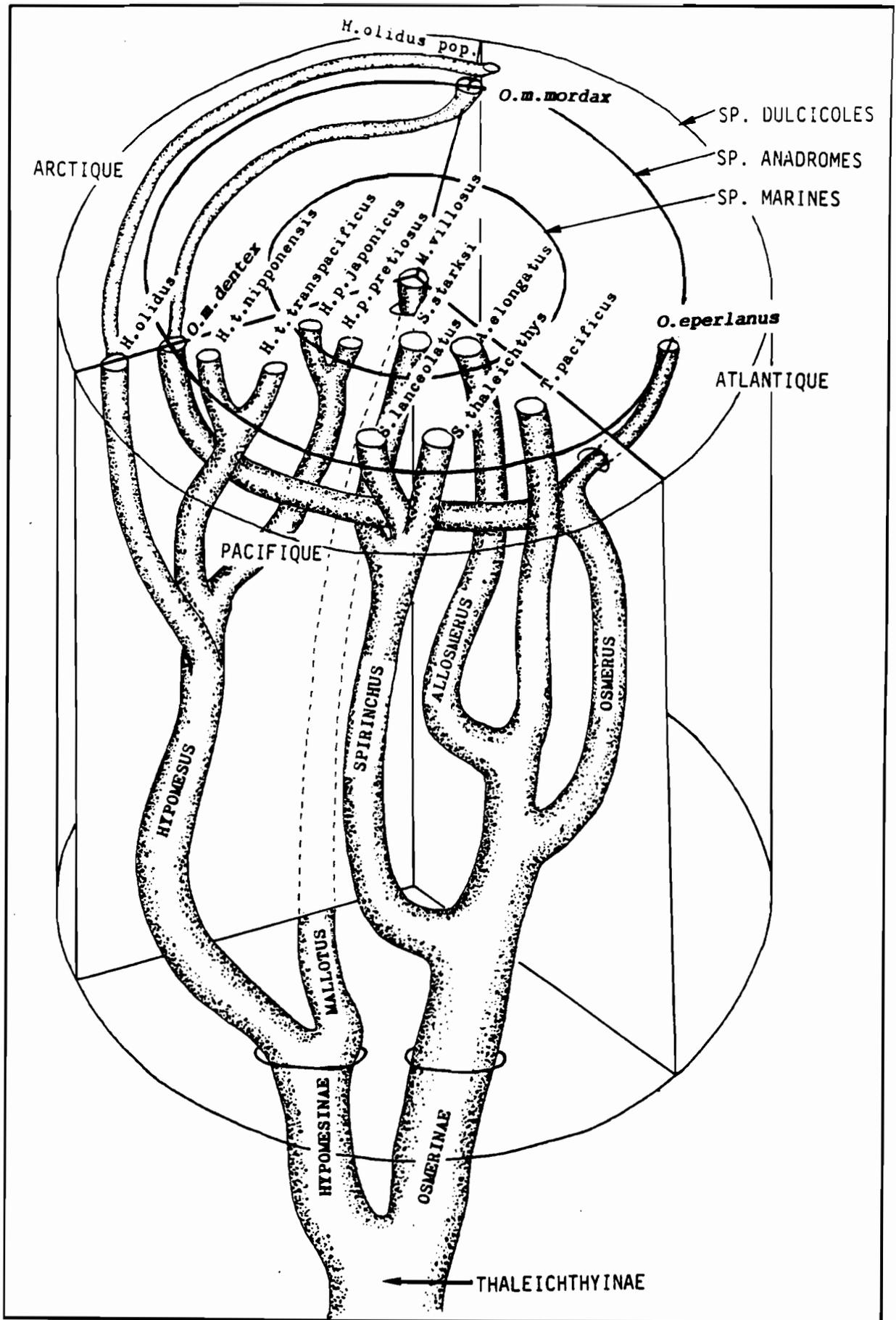


Figure 8 : Evolution phylogénique des Osmeridae (adapté de McALLISTER, 1963).

## 2.2 Distribution géographique du genre Osmerus

Des formes anadromes ou lacustres des espèces (sensu McALLISTER et al. (1980)) du genre Osmerus se rencontrent dans les océans Pacifique, Arctique, Atlantique, ainsi que leurs dépendances.

### 22.1 Aire de répartition mondiale actuelle

Les espèces du genre Osmerus, sont généralement côtières, migratrices anadromes de faible amplitude. Elles ne s'éloignent guère des embouchures des rivières et des fleuves qu'elles ne remontent que pour frayer. On peut cependant rencontrer des formes lacustres qui passent toute leur vie en eau douce. Ces dernières ont cependant tendance à remonter les cours d'eau au moment de la fraye, comme les populations euryhalines (SCOTT et CROSSMAN, 1973). La distribution mondiale des espèces (sensu McALLISTER et al. (1980)) du genre Osmerus est représentée par la figure 9. Le genre est confiné à l'hémisphère Nord, comme tous les autres genres d'Osmeridae et s'étend de l'Atlantique au Pacifique, en passant par l'océan Glacial Arctique.

#### a - Osmerus eperlanus

L'espèce O. eperlanus s'étend de la Baltique et la Mer du Nord jusqu'à l'Angleterre et la France (embouchure de la Gironde), qui constitue le point d'enregistrement le plus méridional de l'espèce en Europe. Elle a été mentionnée aussi dans le bassin supérieur de la Volga et depuis quelques années, elle s'est même répandue vers l'aval, jusqu'aux lacs de Gorkov et Kouibychev (KUZNETZOV, 1951 ; KOJEVNIKOV, 1958). L'espèce aurait même été identifiée en Mer Caspienne (ZENKEVICH, 1957). En dehors du bassin de la Volga, des formes d'eau douce ont été signalées en Allemagne (BLOCH, 1796 ; GOODE, 1884), en Finlande (REUTER, 1883), en Angleterre (REGAN, 1911), en Norvège (GOODE, 1884) et en Suède (SMITT, 1895). Ces formes lacustres ont actuellement disparu pour la plupart, notamment en Angleterre (HUTCHINSON, 1983 a) ou en Allemagne (LILLELUND, 1961). Quant aux populations anadromes, elles ont très fortement régressé en Europe de l'Ouest et ont même disparu de certaines rivières où elles étaient, il y a quelques années encore, relativement abondantes. HUTCHINSON (1983, a) incrimine la sur-pêche liée à la pollution des eaux comme causes probables d'extinction de ces populations, bien que la chute des captures et la mort des pêcheries d'Eperlans soient un phénomène déjà connu il y a plus d'un siècle (H.M.S.O., 1896 in HUTCHINSON, 1983 a).

En France, l'espèce eperlanus est déjà signalée par PENNANT en 1776 dans l'estuaire de la Seine. GOODE (1884) la signale aussi dans la Seine où elle remonte jusqu'à Rouen. Il l'indique dans l'estuaire de la Loire qui semble être alors la limite méridionale de l'espèce. SMITT (1895) ne la signale d'ailleurs pas plus au sud. On ne rencontre eperlanus en Gironde que depuis la fin de la deuxième guerre mondiale, ou



**Figure 9** : Distribution géographique actuelle des espèces du genre Osmerus.  
■ Osmerus eperlanus, ● Osmerus mordax mordax,  
▲ Osmerus mordax dentex.

elle était inconnue auparavant. L'espèce y est désormais bien implantée (QUERO et al., 1978 ; BOIGONTIER et MOUNIE, 1984). Le golfe du Morbihan a été, jusqu'à il y a quelques années, le lieu d'une pêche dirigée sur l'espèce (ELIE, comm. pers.). Aucune forme lacustre n'a cependant été signalée en France.

b - Osmerus mordax

La sous-espèce O. mordax mordax se rencontre sur le littoral nord-américain à l'embouchure de nombreux fleuves et rivières, depuis le Labrador (Pike run Cove, Lac Melville), jusque plus au sud, dans l'état de Pennsylvanie (rivière Delaware, U.S.A.). Elle est peut-être même présente sur les côtes de la Virginie. On rencontre cette espèce à l'état lacustre dans de nombreuses régions des U.S.A. et du Canada, où elle semble d'ailleurs continuer à se disperser (DADSWELL, 1972, 1975 ; DELISLE et VEILLEUX, 1969 ; SCOTT et CROSSMAN, 1973 ; GEORGE et GORDON, 1976). O. mordax mordax a été introduit artificiellement dans le système des grands lacs nord-américains à la suite d'une implantation de l'espèce dans le lac Crystal (Michigan, U.S.A.) en 1912. Sa dispersion a commencé vers 1923, lorsque l'Eperlan a colonisé le lac Michigan. En 1940, tous les grands lacs nord-américains étaient colonisés. Ce phénomène a été suivi par de nombreux biologistes, dont CREASER (1926), VAN OOSTEN (1937) et DYDMOND (1944). La colonisation des bassins versants ne semble d'ailleurs pas terminée puisque récemment, cette espèce a été identifiée dans le fleuve Mississippi (BURR et MAYDEN, 1980), parfois même très au sud, jusqu'en Louisiane (SUTTKUS et CONNER, 1980). O. mordax mordax a été introduit dans d'autres régions américaines comme poisson fourrage pour des espèces d'intérêt commercial plus important. Ainsi, en 1972, il a été introduit dans le bassin versant du Missouri (Etats du Dakota), ainsi que dans l'Ontario, le Minnesota et le Manitoba (LOCH et al., 1979). Il prospère désormais dans toutes ces régions dont il continue la colonisation en empruntant les canaux d'irrigation et de navigation.

La sous-espèce O. mordax dentex est connue depuis l'île de Vancouver (Colombie Britannique) dans le Pacifique Est, dans l'Arctique depuis le cap Bathurst (Territoires du Nord-Ouest) à l'Est et jusque dans la Mer Blanche à l'Ouest. Le point le plus septentrional où O. mordax dentex est présent est l'île de Novaya Zemlya (Nouvelle Zemble). Dans le Pacifique Ouest, on le rencontre jusqu'en Corée, au sud de Wonsan (Mc ALLISTER, 1963).

22.2 Hypothèses de colonisation

La plupart des auteurs admettent l'origine Nord-pacifique du genre Osmerus (McALLISTER, 1963 ; KLYUKANOV, 1976, 1977). Cependant, les voies de colonisation des différents océans, les modalités de propagation et la distribution des espèces qui en résulte, restent à l'état d'hypothèses.

McALLISTER (1963) propose une solution possible au problème de la distribution actuelle des différentes espèces du genre Osmerus. En admettant l'origine Nord-pacifique ou quasi Arctique d'Osmerus, la propagation du genre a pu se faire vers l'ouest, le long des côtes arctiques de la Russie, jusque dans la Mer Blanche. De là, la colonisation de lacs glaciaires jusqu'à la Baltique a pu être possible durant la glaciation Pléistocène. Pendant le même temps, des migrations ont pu aussi contourner la Scandinavie pour atteindre la Baltique, en profitant du recul des isothermes. Quoiqu'il en soit, la déglaciation, en faisant disparaître les populations des côtes arctiques de la Norvège, a isolé géographiquement les populations baltiques qui se sont adaptées à des conditions de température plus chaudes et de salinités moins élevées. Elles sont devenues l'espèce actuelle Osmerus eperlanus.

L'espèce nord-américaine Osmerus mordax mordax dériverait aussi de populations du Pacifique qui auraient migré par l'Arctique canadien au cours d'une période inter-glaciaire plus récente. Un refroidissement climatique général aurait ensuite isolé géographiquement les deux sous-espèces actuelles O. m. mordax dans l'Atlantique et O. m. dentex dans le Pacifique et l'Arctique. Cette hypothèse a, de plus, l'avantage d'expliquer le hiatus arctique d'Osmerus mordax (fig. 9).

KLYUKANOV (1976) reprend globalement les hypothèses de McALLISTER et les précise : les formes pacifiques d'Osmerus ont migré jusqu'au bassin Polaire à la fin du Pliocène, se sont répandues largement et ont ainsi atteint l'Atlantique. Le refroidissement des mers et le développement des glaciers les ont encouragé à descendre le long des côtes européennes et nord-américaines. Leur isolement constant des formes du Pacifique a conduit à leur différenciation en espèces et sous-espèce : Osmerus eperlanus et Osmerus mordax mordax. Durant la période post glaciaire qui a suivi, O. eperlanus a colonisé les rivages d'Europe tandis qu'O. mordax mordax se différenciait en formes anadromes et lacustres le long des côtes orientales de l'Amérique du Nord. Pendant cette même période, l'Eperlan du Pacifique, Osmerus mordax dentex s'étendait de nouveau jusqu'à la Mer Blanche où il cohabite actuellement avec O. eperlanus (fig. 9).

Si ces théories sont généralement admises, LUEY et al. (1982) les réfutent. Les différences de parenté, mises en évidence par le calcul de distances génétiques entre les diverses espèces d'Osmerus, vont à l'encontre des hypothèses précédentes. Ils ne donnent cependant aucune nouvelle théorie sur l'origine et les modalités de la distribution du genre et des espèces concernées. Le débat reste donc ouvert...

### 22.3 Réflexions sur la colonisation des milieux et la spéciation chez Osmerus

La spéciation chez Osmerus a été envisagée en temps que conséquence exclusive de l'interruption du flux de gènes entre les populations ou partie de populations par des barrières extérieures (isolement géographique provenant des glaciations...) (McALLISTER, 1963 ; KLYUKANOV, 1977).

Actuellement, il semble que chez les espèces animales, on attache plus d'importance au système génétique et à la stratégie reproductive des populations (BUSH, 1975 ; WHITE, 1978 ; ALMACA, 1980).

La spéciation chez Osmerus est vraisemblablement caractéristique des populations r - sélectionnées, c'est-à-dire, des populations dont les conditions de la sélection déterminent un type de stratégie démographique (appelé type r) que l'on oppose généralement à la stratégie démographique de type K (McARTHUR et WILSON, 1967) (fig. 10). Il est à remarquer que les populations (sens large) typiquement estuariennes relèvent du type r : faible diversité, grand nombre d'individus, compétition intraspécifique importante. Selon BUSH (1975), on risque donc de rencontrer chez Osmerus des spéciations :

- de forme allopatrique par effet fondateur ;
- de forme parapatrique ;
- de forme sympatrique ;

qui impliquent l'endogamie et l'homosélection.

La spéciation par effet fondateur est considérée comme la forme la plus commune chez les animaux (BUSH, 1975). Au début, un nombre réduit d'individus arrive dans un nouvel habitat, soit par disparition d'une barrière spatiale, soit par accident, soit par pression compétitive, soit encore par l'action directe de l'homme. ALMACA (1980) en présente trois modalités (ayant en commun la formation allopatrique d'espèces avec réduction très considérable de variabilité génétique) pour les populations aquatiques :

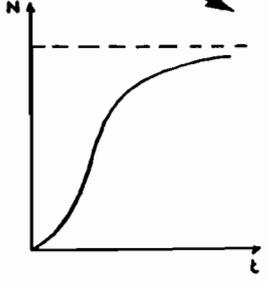
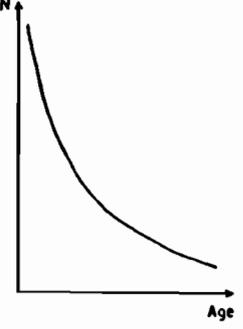
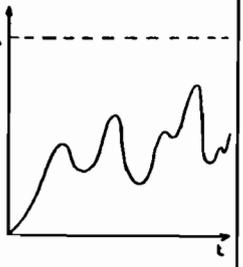
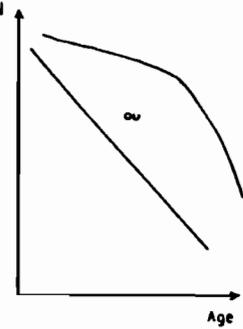
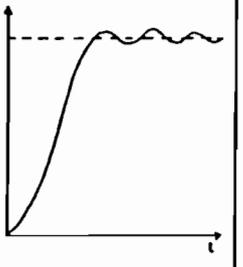
- 1 - La colonisation de zones marginales par rapport à l'aire de répartition de l'espèce à laquelle appartient la fraction colonisatrice, suivi d'un isolement spatial.
- 2 - Grande réduction d'effectifs d'une génération à la suivante avec réduction corrélative de la variabilité génétique (effet de goulot : "bottleneck effect", DODSON, 1960).
- 3 - Fragmentation de l'habitat dans l'aire de répartition de l'espèce avec isolement de petites populations (spéciation par subdivision).

Ces formes de spéciations sont toutes vraisemblables dans le cas des Osmerus.

Par exemple, la première forme peut être envisagée pour l'espèce Osmerus spectrum, qui pourrait dériver d'Osmerus mordax par un processus d'effet fondateur.

La troisième forme peut être un scénario possible chez les populations d'Eperlans isolées, par exemple, par les glaciations. On rejoint ici les hypothèses de KLYUKANOV (1976) pour la spéciation d'Osmerus mordax mordax et d'Osmerus eperlanus.

Figure 10 : Les stratégies démographiques r et K.

Cadre théorique	MILIEU Caractéristiques	MORTALITE	TYPE DE SURVIE	SELECTION	POPULATION	CARACTERISTIQUES DEMOGRAPHIQUES
<p>Croissance de type logistique</p> $\frac{dN}{dt} = r.N. \left( \frac{K-N}{K} \right)$ 	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Instable</li> <li>. Imprévisible</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Type "catastrophe"</li> <li>. Non dirigée</li> <li>. Densité indépendante</li> </ul>		<p><b>TYPE r</b></p> <p>qui favorise :</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- développement rapide</li> <li>- reproduction précoce</li> <li>- petite taille</li> <li>- reproduction unique (semelparité)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Variable dans le temps (en déséquilibre ; <math>&lt; K</math>)</li> </ul> 	<ul style="list-style-type: none"> <li>- vie adulte brève</li> <li>- fécondité élevée</li> <li>- densité variable</li> <li>- maturité précoce</li> </ul> <p>aptitude colonisatrice</p>
	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Stable, constant</li> <li>. Prévisible</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Dirigée</li> <li>. Régulation dépendante de la densité</li> </ul>		<p><b>TYPE K</b></p> <p>qui favorise :</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- développement lent</li> <li>- reproduction tardive</li> <li>- taille plus grande</li> <li>- plusieurs reproductions (itéroparité)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>. Stable dans le temps (en équilibre ; <math>\approx K</math>)</li> </ul> 	<ul style="list-style-type: none"> <li>- maturité tardive</li> <li>- vie adulte longue</li> <li>- fécondité mesurée</li> <li>- densité stable</li> </ul> <p>aptitude compétitive</p>

Lorsque les populations en contiguïté spatiale sont à l'origine d'espèces différentes sans isolement, il y a spéciation parapatrique (BUSH, 1975). Cette forme de spéciation se caractérise de plus, par la simultanéité de formation de mécanismes isolateurs par sélection et l'occupation et exploitation d'un habitat nouveau par des individus particuliers au point de vue génétique. Cette forme de spéciation est possible dans le cas d'Osmerus mordax dentex et d'Osmerus eperlanus, qui cohabitent au nord de l'Europe mais dont les aires de répartition sont bien distinctes.

La spéciation sympatrique (la formation d'une nouvelle espèce au sein d'une population) exige l'apparition d'un polymorphisme stable dans un environnement hétérogène (MAYNARD-SMITH, 1966). Ce processus est très complexe puisqu'il dépend, entre autres, du type de système génétique et de la présence d'une niche écologique vide par rapport à laquelle le polymorphisme est adaptatif. Là encore, cette forme de spéciation peut être une hypothèse valable dans le cas d'Osmerus mordax et d'Osmerus spectrum.

Toutes ces formes de spéciation sont donc possibles chez Osmerus. Quoiqu'il en soit, la spéciation par effet fondateur est vraisemblablement très importante, vu les facilités de colonisation et d'adaptation d'Osmerus (cf. Colonisation des Grands Lacs Nord américains et des bassins versants, colonisation du bassin versant de la Volga, colonisation de l'estuaire de la Gironde (France), etc...). Les facultés colonisatrices d'Osmerus en font donc un genre à spéciation potentielle élevée, sans compter les phénomènes de dérive génétique que cela peut entraîner. Vu le relativement jeune âge géologique du genre, il n'est donc pas étonnant qu'il soit difficile d'en distinguer des espèces... d'où les incertitudes des systématiciens.

### **3 - EXPLOITATION ET IMPORTANCE ECONOMIQUE**

#### **3.1 - Historique**

De tous temps, la pêche de l'Eperlan semble avoir été, localement tout au moins, d'une importance économique non négligeable. Selon BLOCH (1796), les Eperlans étaient capturés en grande quantité au moment de la migration de reproduction dans les rivières de Prusse, où ils étaient séchés à l'air libre, emballés et transportés par bateau jusqu'en Pologne. L'Elbe (R.F.A.) était aussi un fleuve très productif puisque les pêcheries des environs d'Hambourg n'arrivaient pas à écouler sur les marchés locaux la totalité de leurs captures : les poissons étaient alors salés, séchés et envoyés dans les pays alentours.

En Angleterre, PENNANT (1776) indique que l'Eperlan était un met prisé des Londonniens pour leur petit-déjeuner. DAY (1884) décrit les pêches de l'Eperlan de la région de Norflok et indique aussi les estuaires de l'Ouse et de Breydon comme lieux de captures importantes. Les engins de pêche étaient

alors des filets ou des lignes appâtées avec des miettes de pain. La pêche se pratiquait toute l'année mais les mois réputés les plus favorables étaient septembre et mars-avril (ce qui correspond en fait aux concentrations automnales d'estuaire et à la migration de reproduction). MASTERMAN (1913) signale que l'Eperlan était, à l'époque, un des poissons d'eau douce les plus recherchés par les pêcheurs britanniques et qu'il était une source importante de revenus.

SMITT (1895) décrit les pêches de l'Eperlan de la région de Stockholm où le poisson est capturé à l'aide de carrelets ou de lignes appâtées avec des crevettes, des gammarus, des vers ou des morceaux de poisson. La meilleure saison de pêche est, là encore, au moment de la reproduction : les poissons sont alors dirigés dans leur migration par des claies en sapin jusqu'à des "chambres" où ils sont capturés avec une sorte de carrelet.

Aux U.S.A. et au Canada, la pêche commerciale de l'Eperlan date du siècle dernier. SCOTT (1875) et GOODE (1884) indiquent que le poisson est capturé aussi bien dans les lacs que les estuaires, et que déjà la pêche de l'Eperlan fait localement l'objet d'une réglementation (comme au Massachussetts, vers 1868-69). A cette époque, ce poisson est même l'objet d'un commerce international puisque l'histoire veut que ce soit durant l'hiver de 1872, à partir d'un petit village de l'estuaire de la Miramichi au Nouveau-Brunswick, que furent expédiés les premiers barils d'Eperlans depuis le Canada jusqu'aux Etats-Unis (CHAUSSADE, 1976). Antérieurement, ce poisson ne fournissait que l'occasion unique, presque inespérée, de se procurer à bon compte un aliment de qualité (frais et riche en protéines), pendant la rude période hivernale, et cela sans efforts considérables ni dépenses excessives. KENDALL (1927) donne des statistiques de pêche de quelques états américains au siècle dernier et décrit de nombreuses pêches à l'Eperlan, commerciales ou sportives qui se déroulaient à cette époque. Il note aussi que cette pêche était déjà pratiquée par les Indiens et cite à ce propos les remarques faites par le Capitaine J. SMITH en 1622 : "Les Eperlans sont en si grande abondance que les Indiens les capturent dans la rivière à l'aide de seaux qu'ils utilisent comme tamis". JOSSELYN en 1677 (cité par KENDALL, 1927) décrit une pêche effectuée par les Indiens du Maine sur une rivière gelée.

### 3.2 - Données mondiales actuelles

#### 32.1 Exploitation

##### a - Lieux de pêche

L'Eperlan est pêché dans la totalité de son aire de répartition. Les rivières, estuaires ou lacs font localement l'objet de pêches dirigées dont l'importance économique est parfois grande. Cependant, c'est surtout au moment de la migration de reproduction que se concentre l'effort de pêche.

Les pêcheries les plus importantes sont situées dans le nord-ouest de l'U.R.S.S., à l'embouchure du fleuve Amour et sur les côtes atlantiques du Canada et des Etats-Unis. Il faut y ajouter les pêcheries qui ont récemment pris de l'importance : ce sont celles des Grands Lacs Nord-américains (ANON., 1984 a) où l'Eperlan a été introduit de façon artificielle dans le premier quart du vingtième siècle (SPIERS, 1951), les estuaires de certaines rivières sibériennes où la pêche à l'Eperlan s'est développée après 1935, et les retenues d'eau artificielles sur la haute et moyenne Volga (BELYANINA, 1969).

#### b - Différents types de pêche

Deux types d'activité caractérisent la pêche à l'Eperlan.

- La première est d'ordre ludique :

En effet, la pêche sportive ou touristique est beaucoup pratiquée aux U.S.A. et au Canada pendant la saison hivernale. Elle est surtout prisée des citadins qui viennent par centaines le week-end s'adonner sur les baies à la pêche à l'Eperlan. On creuse un trou dans la glace à l'aide d'une scie électrique et il ne reste plus qu'à placer une ou plusieurs lignes à mains munies d'hameçons et appâtées au vif ou au leurre. La plupart de ces pêcheurs contruisent même sur la glace des cabannes ("shanty") pour se protéger des intempéries (CHAUSSADE, 1976).

- La seconde a un caractère commercial :

Des pêcheurs professionnels (surtout en U.R.S.S., aux U.S.A. et au Canada) dirigent leur activité, souvent de façon saisonnière, sur ce poisson. Cependant, dans de nombreux pays (et notamment aux U.S.A. et au Canada), ce type de pêche est devenu une activité annexe dont l'importance est conditionnée chaque année par le succès économique remporté par ces professionnels dans la capture d'espèces plus nobles (ANON., 1984 a). Des engins de captures spéciaux et des types particuliers de bateaux ont même été mis au point pour la pêche de l'Eperlan (BELYANINA, 1969). Enfin, même si la pêche est en très nette régression, elle reste une activité hivernale originale dont l'intérêt économique peut encore être localement important (CHAUSSADE, 1976 ; BELYANINA, 1969). Par exemple, la plus grande partie de la pêche canadienne d'Eperlans est congelée et exportée au Japon ou aux Etats-Unis.

#### c - Engins de pêche

Les techniques de capture sont vraisemblablement très anciennes. Les premiers témoignages scientifiques remontent à DAY (1884), SMITT (1895) ou NORDQVIST (1910) pour les rivages européens, à NORRIS (1862), SCOTT (1875) ou GOODE (1884) pour les estuaires américains, HALLOCK (1893) pour les lacs. Ces auteurs font déjà référence à des engins et des techniques spécialisées. Ces techniques ont bien évidemment évolué avec l'apparition des matériaux modernes comme le nylon, l'augmentation des facilités de capture par la mécanisation de certaines techniques ou manoeuvres et la mise en place de

methodes performantes (chalutage, pêche électrique...)

Sur l'Elbe (R.F.A.), les Eperlans sont pêchés à bord de bateaux ancrés, sur lesquels sont fixés un ou plusieurs filets en forme de chalut (guideau ou diable), d'une ouverture de 5 \* 8 m et d'une longueur de 22 à 24 m. La maille est de 45 à 50 mm à l'ouverture et de 12 mm dans la poche. Ces filets sont parfois ancrés sur le fond. Les pêcheurs de l'Elbe utilisent aussi des nasses (type nasse à anguilles) de maille 12 mm (LILLELUND, 1961).

*est. u.  
etuse*

Dans les Grands Lacs américains, l'Eperlan est pêché à l'aide de filets maillants en nylon de maille étirée de 25 à 38 mm (parfois moins) et d'une longueur de 75 m. Les chaluts sont cependant de plus en plus utilisés. Il sont de type demi-ballon, d'une longueur de corde de 9.5 m à 12.5 m et d'une maille étirée de 12 mm au niveau du cul du chalut. Pendant la migration de reproduction, des sennes de plage sont également employées. Elles ont environ 76 m de longueur pour une chute de 1.8 m et une maille étirée de 12 mm. Dans les rivières, les Eperlans sont capturés à l'aide de nasses à lamproies formant des trappes de 1.2 m \* 1.8 m \* 1.8 m et d'un maillage de 6 mm (quadrillage en bois) (BAILEY, 1964).

Selon MCKENZIE (1964), les pêcheurs de la Miramichi (New-Brunswick) utilisent des filets poches arrimés à des souches près du rivage ou tendus entre les deux flotteurs d'un petit catamaran. Lorsque l'estuaire est pris par les glaces, ces engins sont adaptés à la pêche sous glace et d'autres, spécialement conçus pour l'hiver, sont mis en place. CHAUSSADE (1976) en fait un inventaire récent et donne les croquis des engins les plus utilisés : filet maillant, filet poche de 14 à 16 m de profondeur et 8 à 9 m de diamètre, "parcs fermés" (senne trappe de type "square net" ou "box net" dont il existe de nombreuses variantes. Les "box net", très usités sont constitués de filets formant des "ailes" pour rabattre le poisson et terminés par des cages de capture fonctionnant comme des nasses. Tous ces engins sont disposés sous la glace et maintenus ouverts par des systèmes de rondins et de filins. La remontée et la descente des filets se fait sans difficulté par l'intermédiaire de trous pratiqués dans la glace.

En U.R.S.S., l'Eperlan est généralement pêché à l'aide d'un engin spécial, le "mereja", constitué de filets à fines mailles maintenus ouverts par 4 ou 6 cerceaux de bois et précédés de deux ailes. Ils sont tendus à l'embouchure des rivières et fixés par un système d'ancres. Des sennes de plage de 80 à 170 m de longueur et de maille de 32 à 16 mm sont également utilisées (TYURIN, 1939). Le chalutage est également pratiqué ainsi que la mise en place de grands filets maillants fixes (BELYANINA, 1969).

La pêche à la ligne est surtout utilisée par des pêcheurs occasionnels (Canada, U.S.A., nord-ouest de l'U.R.S.S.)

Les engins les plus usités de par le monde restent cependant les filets maillants et leurs dérivés (filets barrage par exemple), le chalutage ainsi que la pose de systèmes de grandes trappes fonctionnant comme des nasses. Dans les Grands Lacs nord-américains, on a vu se développer depuis quelques années des systèmes de pêche au chalut électrique (BAILEY, 1964).

d - Saisons de pêche

La saison de pêche commence généralement en automne, lorsque les premières concentrations d'Eperlans se forment dans les estuaires pour la recherche de la nourriture. En hiver, les concentrations de poissons sont plus faibles mais la pêche ne cesse pas. Le pic des captures se situe au moment de la migration de reproduction, lorsque les Eperlans remontent, au printemps, les estuaires ou les fleuves. Les concentrations de poissons peuvent alors être localement très élevées. La saison de pêche se termine après l'époque de la reproduction, lorsque les Eperlans regagnent les eaux plus profondes des estuaires ou des lacs. La durée de la saison de pêche peut être très variable selon les années mais ne semble pas influencer, généralement, sur la quantité totale de poissons pêchés. McKENZIE (1964) rapporte ainsi que la saison de pêche au New-Brunswick (U.S.A.) a varié de 77 à 136 jours entre 1931 et 1963.

e - Evolution de l'effort de pêche et des captures- Effort de pêche

Peu de données existent sur l'étude dynamique des pêcheries d'Eperlans. LILLELUND (1961) a étudié les statistiques de pêche de l'Elbe (R.F.A.) et McKENZIE (1964) celles de la Miramichi au New-Brunswick (U.S.A.), donnant l'évolution des captures annuelles et des captures par unité d'effort (C.P.U.E.). MOROSOVA (1960) et AMSTISLAVSKY (1963) se sont intéressés à l'effort de pêche sur des pêcheries russes (région de Vologda et estuaire de l'Ob) et ont proposé des solutions d'aménagement. Plus récemment, GAJGALAS et MISHTAUTAJTE (1980) ont publié une étude sur les captures commerciales de l'Eperlan dans la baie de Kursiu Marios (U.R.S.S.). JENSEN et al. (1982) ont tenté d'appliquer à l'Eperlan du lac Michigan (U.S.A.) des modèles classiques de dynamique de populations exploitées, tandis que HUDD (1983) analysait les P.U.E. et le rendement par recrue de l'Eperlan du Golfe de Bothnie. Mis à part ces articles, il ne semble pas que les dynamiciens de populations exploitées aient exercé leur sagacité sur les pêcheries d'Eperlans, les données sur les captures et l'effort de pêche restant, dans la majorité des cas, très fragmentaires et incomplètes. Il semble cependant que les quantités pêchées peuvent être localement augmentées sur certaines pêcheries commerciales (ANON., 1984 a). Néanmoins, la rentabilité économique d'une telle mesure n'est pas prouvée si l'on en juge par les énormes variations du niveau de l'effort de pêche sur une même pêcherie, d'une année à l'autre selon les tendances locales du marché.

- Captures

Le tableau 2 donne par pays les statistiques annuelles des captures d'Eperlans (eperlanus et mordax) tant pour les formes anadromes d'estuaire que celles des lacs. L'U.R.S.S. est le plus grand producteur d'Eperlans, suivi par le Canada et les Etats-Unis. L'Europe produit chaque année quelques centaines de tonnes. La Finlande, les Pays-Bas et la R.F.A. sont les principaux pays européens producteurs d'Eperlans.

La France ne donne pas de statistiques pour O. eperlanus qui n'apparaît donc que comme une espèce d'intérêt commercial très limité. Seules les années 1961 (100 tonnes), 1981 (4 tonnes) et 1982 (0 tonne) fournissent des statistiques. On ne doit cependant apporter qu'un crédit limité à ces chiffres car l'Eperlan est tout de même une capture accessoire non négligeable (en quantité) dans certaines régions d'estuaire (Loire, Gironde...) mais les quantités débarquées échappent souvent aux statistiques officielles. DURAND (1983) a cependant pu estimer, par des échantillonnages et des observations à bord des bateaux en pêche, à 2.9 tonnes les quantités d'Eperlans capturés par les crevettiers de l'estuaire de la Loire au cours de la saison 1982.

32.2 Importance économiquea - Importance directe

De par les quantités pêchées, l'Eperlan est dans certains pays (U.R.S.S., Canada, U.S.A.) une denrée d'importance économique non négligeable. Bien qu'ayant une valeur marchande moindre que beaucoup d'autres poissons, l'Eperlan se commercialise bien dans les circuits alimentaires et industriels (ANON., 1984 a). Sa pêche prend localement un nouvel essor (Grands-Lacs américains notamment) alors que des régions traditionnelles de pêche semblent actuellement en difficulté (Provinces maritimes du Canada) (CHAUSSADE, 1976). Bien souvent, la majeure partie de la pêche est destinée à l'exportation. Le Canada par exemple exporte la quasi totalité de ses captures vers le Japon (13500 tonnes en 1982 pour une valeur marchande de 17 millions de dollars) (ANON., 1984).

En Europe, l'Eperlan n'a pas une grande valeur économique. Il est souvent devenu une capture accessoire et n'est commercialisé régulièrement que dans quelques pays (Finlande, Pays-Bas, R.F.A. et Norvège) qui consomment en quasi totalité leur production nationale. La production française, faible et très saisonnière, fait parfois l'objet d'une commercialisation en dehors des circuits locaux de distribution. On peut aussi trouver des Eperlans congelés (à consommer en friture) importés de certains pays européens (Pays-Bas par exemple).

**Tableau 2 : Statistiques annuelles mondiales des captures d'Eperlans, en tonnes. (source des données : annuaires F.A.O.).**

PAYS	LOCALISATION	ESPECE	ANNEE																		
			1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982
Finlande	eaux intérieures	E	100	100	300	200	100	100	100	100	200	100	225	226	136	104	181	161	137	243	180
	estuaires	E	600	700	600	800	600	500	400	400	900	400	316	738	511	388	503	425	559	204	317
	TOTAL Finlande		700	800	900	1000	700	600	500	500	1100	500	541	964	647	492	684	586	696	447	497
Pays Bas	eaux intérieures	E	0	0	100	100	100	100	100	100	0	200	0	100	255	429	28	697	164	160	2401
	estuaires	E	200	200	200	100	100	0	100	0	100	300	217	312	55	136	128	14	155	112	253
	TOTAL Pays Bas		200	200	300	200	200	100	200	100	100	500	217	412	310	565	156	711	319	272	2654
R.F.A.	estuaires	E	400	300	300	200	200	200	200	400	200	500	166	384	228	276	440	332	293	281	255
Danemark	estuaires	E	100	0	0	0	0	0	0	0	0	55	51	55	47	68	68	19	41	76	
France	estuaires	E	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	0	
U.R.S.S.	eaux intérieures	E + M	6700	6900	8400	9900	12000	8500	5800	6200	3100	300	100	83	3170	3051	4440	2702	7037	4259	4624
	estuaires A + P	E + M	9400	9800	8200	12600	16000	11200	7100	7800	6300	6000	5574	6346	4926	-	-	2550	3150	3279	3835
	TOTAL U.R.S.S.		16100	16700	16600	22500	28000	19700	12900	14000	9400	6300	5674	6429	8096	3051	4440	5252	10187	7538	8459
Norvège	estuaires		600	200	200	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
U.S.A.	eaux intérieures	M	1600	1000	1100	1300	1400	1600	-	-	-	-	-	-	-	-	1565	1933	1810	1247	1237
	estuaires A + P	M	800	800	900	1000	100	100	100	100	0	100	31	42	51	60	30	17	11	2	8
	TOTAL U.S.A.		2400	1800	2000	2300	1500	1700	100	100	0	100	31	42	51	60	1595	1950	1821	1249	1245
Canada	A + P	M	8000	7500	9400	7600	7400	8900	1800	1400	1200	1500	1900	1857	2109	1941	2226	2544	2291	2144	2435
TOTAL GENERAL			28600	27500	29700	33800	38000	31200	15700	16500	12000	9400	8584	10139	11496	6432	9609	11443	15626	11976	15621

E = eperlanus

A = Atlantique

- Donnée non fournie

M = mordax

P = Pacifique

b - Importance indirecte

Indirectement, l'Eperlan peut agir de deux façons différentes au niveau de l'économie des pêches :

- Tout d'abord, il peut servir de nourriture à des espèces commercialement plus intéressantes comme les saumons... C'est pour cette raison qu'il a été introduit artificiellement dans certains lacs américains (HAVEY, 1973 ; LOCH et al., 1979) ou soviétiques (KARABACK, 1930; TIKHIY, 1941 ).
- Ensuite, l'Eperlan peut devenir une espèce colonisatrice très abondante et par là même perturber et déséquilibrer les écosystèmes où elle s'implante. L'Eperlan peut ainsi nuire à la croissance et l'abondance d'espèces économiquement plus rentables, en entrant en compétition avec elles (SELGEBY et al., 1978 ; CHRISTIE, 1974).

Ces effets "perturbateurs" sont connus, variables selon les conditions écologiques de chaque cas considéré mais souvent difficiles à analyser et à cerner, malgré les récentes contributions d'ANDERSON et SMITH (1971), CHRISTIE (1972), CHRISTIE et al. (1972), HARTMAN (1972), LOCH et al. (1979) ou CROWDER (1980).

3.3 - Statistiques de pêches dans l'estuaire de la Loire

33.1 Importance économique

En France, l'Eperlan n'est plus une espèce cible, ni d'un point de vue commercial, ni d'un point de vue sportif. L'estuaire de la Loire (comme l'ensemble du territoire français) ne fait pas exception à la plupart des pays ouest européens où l'Eperlan n'a pas une grande valeur économique. De plus, les lieux de pêches sont peu accessibles dans l'estuaire interne (pêche au chalut interdite), ce qui rend impossible une pêche rentable de l'Eperlan en Loire. Cependant, l'espèce peut être commercialisée lorsque, dans les prises accessoires, elle apparaît en quantité suffisante pour intéresser les mareyeurs. L'Eperlan est alors vendu comme poisson à friture et seuls quelques poissonniers le proposent saisonnièrement (en été et début d'automne). Il s'agit alors d'Eperlans juvéniles, nés au printemps quelques mois auparavant et ayant entre 7 et 10 cm de longueur totale. Ils proviennent de pêches effectuées à l'aide de grands carrelets, en estuaire interne, lorsque les pêcheurs professionnels désirent récupérer des appâts vivants pour la pêche à l'Anguille. Lorsque les captures sont importantes, une partie passe par les circuits de commercialisation. L'Eperlan est alors présenté sur l'étalage des poissonniers, souvent en mélange avec de l'Atherine (Atherina presbyter) ou du Sprat (Sprattus sprattus), capturés à la même occasion, et l'ensemble est vendu sous le nom commercial d' "Eperlan". Lorsque la saison de l'Eperlan est

terminée, il n'est pas rare de trouver sur les étalages de l'Athérine, que les commerçants continuent de vendre sous le nom d' "Eperlan".

### 33.2 Evolution des captures

Actuellement, l'Eperlan ne passe plus (ou très rarement) par les circuits de commercialisation officiels. Ce poisson est soit rejeté à la mer, soit conservé par les pêcheurs pour consommation personnelle ou vente directe. Il est donc impossible de se baser sur les statistiques officielles de pêche pour connaître l'évolution des captures. L'enquête au port est aussi impossible, le poisson ne passant pas en criée. Les résultats présentés ici sont issus de deux études. Une, plus ancienne de MARCHAND (1977) qui s'est intéressée aux statistiques fournies par les Syndics des Gens de Mer de Paimboeuf et de Basse-Indre et l'autre, plus récente, de DURAND (1983) qui a enquêté à bord des bateaux de pêche (observateurs embarqués sur les crevettiers du Port de St Nazaire dans l'estuaire de la Loire). Les statistiques fournies par la première étude sont loin d'être rigoureuses et rendent peu compte de la réalité. Cependant, il est possible de suivre l'évolution des périodes de pêche et dans une moindre mesure, la part relative de l'Eperlan dans les captures de l'estuaire de la Loire. Les résultats sont présentés dans le tableau 3 et la figure 11. Malgré la faible précision des statistiques, on constate que l'Eperlan n'est pas une espèce importante et qu'il est pêché dès la fin du printemps (arrivée du groupe 0) jusqu'en octobre. Par année, les captures sont faibles et variables. Depuis l'étude de MARCHAND (1977), l'Eperlan n'est plus enregistré (ou de façon très rare) dans les statistiques officielles. L'Etude de DURAND (1983) estime, au vu des quantités observées par embarquement qu'entre mai et octobre 1982 (période de pêche crevettière), il a été pêché 2900 kg d'Eperlans dont 1400 kg ont été commercialisés. Globalement, 43 % des captures sont donc rejetées. Cependant, cette part est variable selon la période : faible aux mois de mai-juin (17 %), elle augmente ensuite lorsque les captures diminuent pour atteindre 84 % les mois suivants. Il est à signaler que le taux de mortalité des captures est de 100 %, c'est pourquoi, comme le souligne DURAND, une intensification de la commercialisation par vente directe serait souhaitable, même si les gains à en attendre sont faibles (valeur marchande en 1982 : 6 Fr/kg).

Une enquête menée auprès des pêcheurs et mareyeurs a montré que l'Eperlan est en nette régression dans l'estuaire de la Loire, même si certaines années le recrutement semble bon. MAILLARD (1972) signale déjà le déclin des pêcheries d'Eperlans, dont les captures étaient, en Loire, souvent très abondantes vers les années 1960.



#### 4 - REGLEMENTATION ET AMENAGEMENT DES PECHEES

##### 4.1 - Dans l'aire totale de répartition

En général, aucune mesure de réglementation ou d'aménagement des pêches n'a été prise pour l'Eperlan. Le poids des captures peut souvent être augmenté sans risque pour la survie des stocks (Mc KENZIE, 1964). Localement cependant, il a été proposé une diminution des quantités pêchées (MOROSOVA, 1960 ; AMSTISLAVSKY, 1963).

Au Canada, la législation des pêcheries commerciales d'Eperlans varie de Province à Province et porte essentiellement sur les lieux, engins de capture (maillage) et saison de pêche.

La taille minimale des poissons capturés n'est en général pas limitée officiellement. Le marché commercial s'impose de lui même une taille minimale en deçà de laquelle la valeur marchande du poisson est nulle : 14 cm dans l'Elbe (R.F.A.) (LILLELUND, 1961), 10 cm dans la Miramichi (U.S.A.) (McKENZIE, 1964).

La pêche sportive hivernale a été règlementée tant aux U.S.A. qu'au Canada afin de limiter le nombre de pêcheurs qui, jetant tous leurs déchets et détritiques sous la couche de glace causaient des déprédations à l'environnement (CHAUSSADE, 1976 ; GRAY, 1979).

De manière générale, les estimations de taille des populations et des taux d'exploitation sont difficiles à obtenir (ou, dans les cas les plus favorables, à calculer correctement). Les taux de croissance et de mortalité naturelle ou par pêche sont souvent inconnus pour une population donnée. Sans la connaissance (même imparfaite) de ces paramètres, il est bien évidemment impossible de légiférer sur un niveau optimal des quantités capturées ou de l'effort de pêche à appliquer.

L'Eperlan n'étant pas une espèce commerciale de première importance, il n'est pas étonnant que l'aménagement des pêches ou celui de l'environnement qui lui est lié n'aient pas préoccupé les pouvoirs publics, bien que certains auteurs aient proposé des mesures pour faciliter la reproduction des Eperlans et augmenter la production larvaire (mise en place de passes à poissons, nettoyage des frayères ...) (McKENZIE, 1964).

Mises à part quelques mesures locales d'intérêt limité, la pêche à l'Eperlan n'est donc pas contrôlée législativement. Les quantités débarquées, bien qu'elles puissent être augmentées, sont en fait en sensible diminution dans de nombreuses régions, les pêcheurs préférant se tourner vers des espèces commercialement plus rentables.

##### 4.2 - En France et dans l'estuaire de la Loire

En raison de sa faible valeur halieutique, et du désintéressement des pêcheurs à ce poisson, aucune réglementation concernant la pêche à l'Eperlan n'a été formulée en France. Lorsqu'il est commercialisé, l'Eperlan est vendu sur le marché français comme poisson de friture et aucune taille limite n'est imposée.

L'aménagement des pêches est inexistant. En Loire, il serait pourtant utile d'adopter quelques mesures simples pour, par exemple, favoriser le recrutement : protection et aménagement des frayères (peu étendues).

## 5 - MODELE GENERAL DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS D'EPERLANS ANADROMES

Il n'est pas question ici d'exposer en détail la bionomie et le cycle biologique des espèces anadromes, dont l'Eperlan de Loire est un des nombreux représentants.

BELYANINA (1969) discute les caractéristiques de ces populations dans un synopsis qui leur est consacré. On présente donc brièvement dans ce paragraphe (de façon très incomplète, voir simpliste) la dynamique de telles populations, afin de situer approximativement le mode de vie de ces poissons. Ce modèle général de dynamique des populations d'Eperlans anadromes peut servir de pré-modèle à l'étude de la population ligérienne. En effet, il permet de savoir ce qu'on est en droit d'attendre de l'Eperlan de Loire et ainsi d'élaborer le plan d'étude de cette population.

### 5.1 - Facteurs écologiques de distribution

Dans toute son aire de distribution, l'Eperlan vit sous des conditions écologiques très variées.

On le rencontre aussi bien en eaux douces que marines, bien que dans ces dernières il préfère fréquenter les masses d'eau plus saumâtres. La température peut varier de 0° C (parfois moins en hiver) à plus de 20° C (parfois plus en été). Ce poisson peut se pêcher à plus de 30 m de profondeur et peut aussi vivre dans des étendues d'eau peu profondes. Les teneurs en oxygène dissous peuvent être élevées ou faibles (PETROV, 1940), les pH variables, de 7 à 8.6 ou plus.

Cependant, pour une population donnée et établie, les deux facteurs fondamentaux semblent être la température et la salinité (KOZHEVNIKOV, 1955). Les températures léthales sont comprises entre 21.5° C et 28.5° C (HUNTSMAN et SPARKS, 1924). LILLELUND (1961) a montré que les oeufs d'Eperlans étaient fertiles jusqu'à des salinités de 16 ‰. Pendant la période d'incubation cependant, cette salinité ne doit pas excéder 10 ‰ et la température 17.7° C à 20.7° C.

### 5.2 - Données biologiques

La grande diversité des caractéristiques biologiques des populations d'Eperlans interdit toute généralité en dehors d'un schéma global caractéristique.

La longévité des poissons varie entre les différentes populations d'Osmerus. On considérera cependant Osmerus comme une espèce à faible longévité : 3-5 ans, bien que des individus de 10-12 (voire 15) années aient été mentionnés dans l'estuaire russe de la Yenissey, de la Lena, de l'Anadyr et de la Khatanga (AGAPOV, 1941 ; MIKHIN, 1941 ; LUKYANCHIKOV, 1964).

L'âge à la première maturité diffère aussi selon les populations considérées. Généralement, cet âge est de 2-3 ans, mais il peut arriver qu'il s'abaisse à 1-2 ans.

L'Eperlan se reproduit une seule fois dans l'année en règle générale. KRAVCHUK (1958) signale cependant des populations sibériennes qui ne se reproduisent pas tous les ans. La date de reproduction varie selon les localités mais débute en général au printemps, ou lorsque les estuaires ne sont plus pris par les glaces (bien que certaines populations pondent sous la glace). La reproduction a donc généralement lieu entre février et avril, en liaison avec la température de l'eau (4 à 9° C). Elle peut se poursuivre pendant un mois mais est souvent plus courte. Or observe généralement un "pic de reproduction" pendant quelques jours.

La croissance est rapide, surtout la première année et pour les populations à faible longévité.

### **5.3 - Migrations et déplacements**

Durant la majeure partie de l'année, les Eperlans restent dans les eaux saumâtres des estuaires et ne s'éloignent guère des côtes. Au printemps, lorsque les eaux se réchauffent, ils effectuent leur migration de reproduction (caractérisée par la formation de bancs importants) en remontant les cours d'eau jusqu'à la limite d'influence de la marée, (ou dans des eaux de faible salinité inférieure à 16 ‰) où se situent les frayères. Après la reproduction, les adultes regagnent activement les eaux saumâtres estuariennes alors que les larves sont emportées passivement par le courant et subissent, dans l'estuaire, l'influence des mouvements tidaux.

Les larves et les juvéniles, qui se nourrissent de plancton, ont des migrations verticales liées à leur mode de nutrition dans la colonne d'eau (AMSTISLAVSKY, 1963 ; MCKENZIE, 1964).

En été, les Eperlans adultes ont tendance à rejoindre les eaux plus profondes du large, de façon à éviter les températures trop élevées.

### **5.4 - Formation de bancs**

Les Eperlans sont des poissons plutôt démersaux, dont la tendance grégaire a été remarquée (KENDALL, 1927, etc...). Cette tendance existe à tous les stades de développement. Les concentrations hivernales, à l'embouchure des rivières, ainsi que celles de reproduction sont les plus denses. Les bancs liés à l'activité nutritionnelle sont moins denses. Les bancs sont généralement constitués de poissons des deux sexes et de groupes d'âges différents, à l'encontre des bancs de reproduction qui ne sont formés que par des individus matures, regroupés par taille ou par âge (et parfois par sexe).

### 5.5 - Cycle biologique

Le cycle biologique qui résume les paragraphes précédents, est présenté dans les figures 12 et 13.

#### CONCLUSION

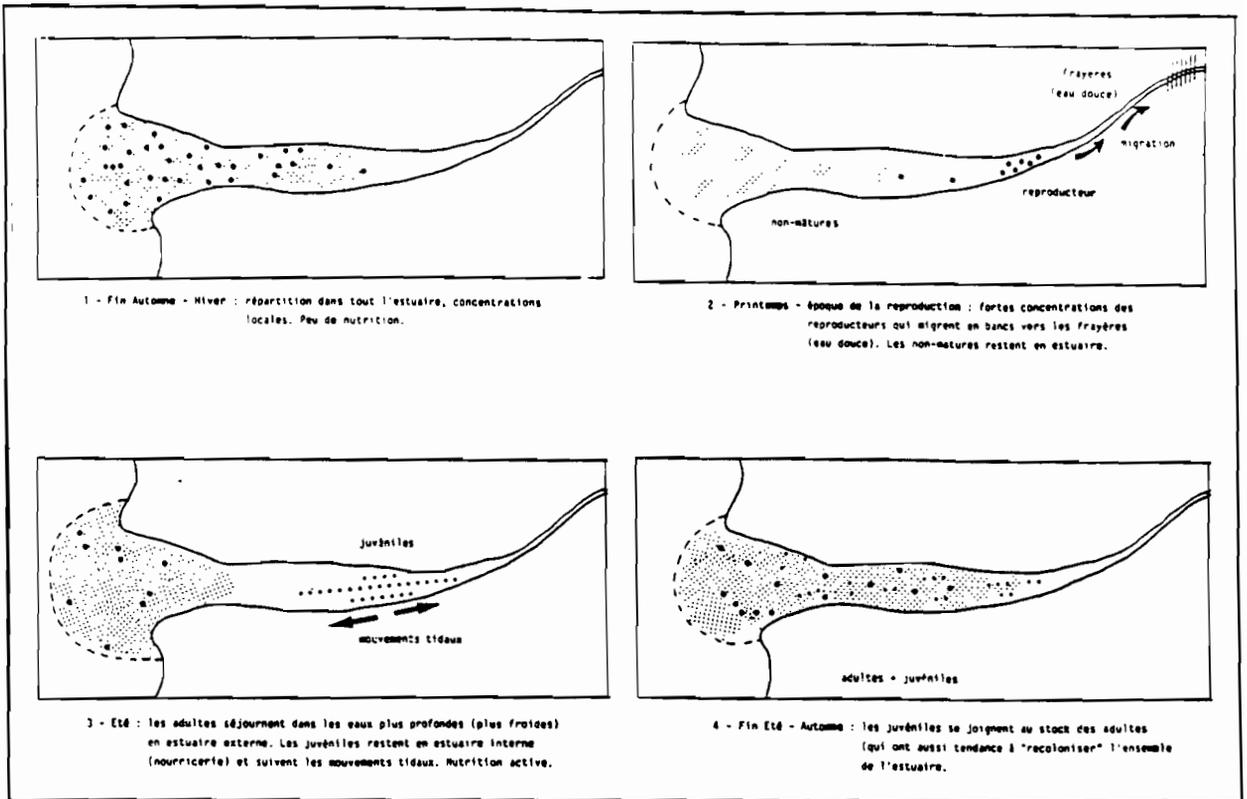
Ce premier chapitre a permis de présenter de façon générale l'Eperlan, montrant que ce petit poisson, s'il pose encore des problèmes au niveau de sa classification systématique, reste une espèce dont la pêche peut être attrayante, même si de nombreuses populations sont en nette régression (et parfois même éteintes).

Son mode de vie et ses possibilités d'adaptation à de nombreuses conditions écologiques en font une espèce à vaste distribution géographique dans l'hémisphère Nord.

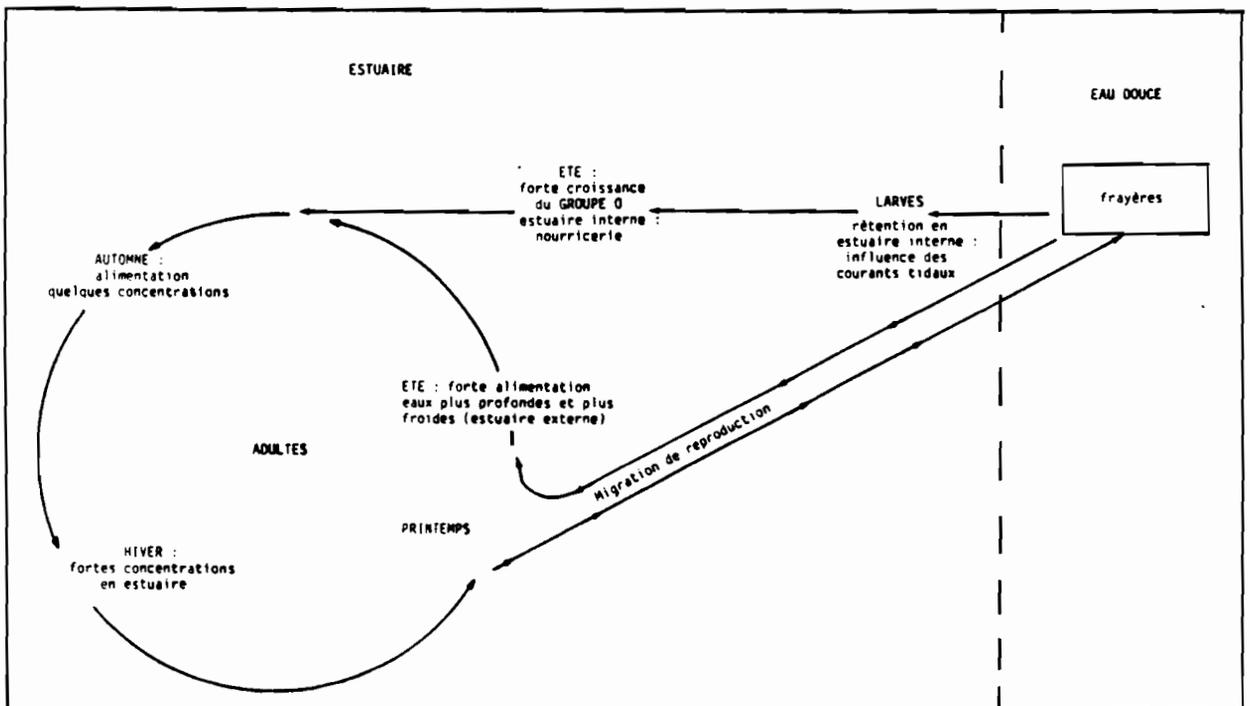
Si l'intérêt halieutique est devenu faible pour l'Eperlan de l'Estuaire de la Loire, il n'en reste pas moins une espèce caractéristique de la communauté ichthyologique estuarienne et mérite, à ce titre, que l'on étudie son écologie et sa dynamique naturelle.

Le cycle biologique des populations anadromes est généralement sous la dépendance étroite des conditions biotiques et abiotiques estuariennes. Aussi, avant de présenter les résultats concernant la biologie et l'écologie de l'espèce, il convient de bien cerner le milieu particulier que constitue l'estuaire de la Loire. Plus précisément, l'analyse des sources abiotiques de variations et de leur étendue spatio-temporelle est nécessaire à la compréhension de la dynamique de la population de l'Eperlan.

Le chapitre suivant fait donc le point des caractéristiques du milieu estuarien importantes pour l'analyse de la population de ce poisson.



**Figure 12 : Cycle biologique saisonnier d'une population d'Eperlans estuarienne caractéristique.**



**Figure 13 : Cycle biologique annuel d'une population d'Eperlans anadromes.**

## CHAPITRE II

### LE MILIEU

#### INTRODUCTION

- 1 - CADRE GENERAL
- 2 - DYNAMIQUE PHYSIQUE DE L'ESTUAIRE DE LA LOIRE
- 3 - CARACTERISTIQUES DU MILIEU PENDANT LA PERIODE D'ETUDE
- 4 - CONCLUSION SUR LE MILIEU PHYSIQUE ESTUARIEN
- 5 - ELEMENTS DE DYNAMIQUE BIOLOGIQUE DANS L'ESTUAIRE DE LA LOIRE

#### CONCLUSION



# LE MILIEU

## INTRODUCTION

La principale caractéristique d'un estuaire est d'être une zone de mélange d'eau douce fluviale et d'eau salée d'origine marine. L'estuaire de la Loire, comme tout estuaire, constitue un interface majeur et très complexe entre le continent et l'océan pour les cycles géochimiques et biologiques. L'hydrologie et l'hydrodynamisme y sont particuliers, les propriétés sédimentologiques et chimiques originales. Ceci confère à l'estuaire de la Loire une fonction biologique (flore et faune) se traduisant par un écosystème également particulier et original.

Cependant, l'estuaire de la Loire est depuis fort longtemps un carrefour privilégié pour les activités humaines :

- la pêche y occupe encore une place fondamentale : de nombreuses espèces de poissons et crustacés séjournent, pendant au moins une phase de leur développement dans l'estuaire qui joue le rôle de véritable nurserie ;
- les dragages y sont effectués pour améliorer la navigabilité du chenal jusqu'à Nantes ;
- la navigation commerciale y reste importante avec les ports de Nantes et les zones industrielles entre Nantes et St Nazaire (raffineries de Donges, terminal méthanier et charbonnier à Montoir, etc...) ;
- les rejets urbains et industriels y sont à la mesure de la densité des activités humaines ;
- l'eau y est aussi pompée pour être utilisée comme échangeur thermique (centrale E.D.F. de Cordemais, terminal méthanier de Montoir) ;
- enfin, des vasières naturelles, zones biologiquement très productives, sont progressivement comblées pour y installer des complexes industriels.

L'énumération non exhaustive de ces usages montre déjà qu'il peut exister une certaine compétition entre certaines activités, sans compter les déprédations qu'elles peuvent intrinsèquement infliger à l'environnement estuarien et qui se répercutent jusqu'au fonctionnement des écosystèmes.

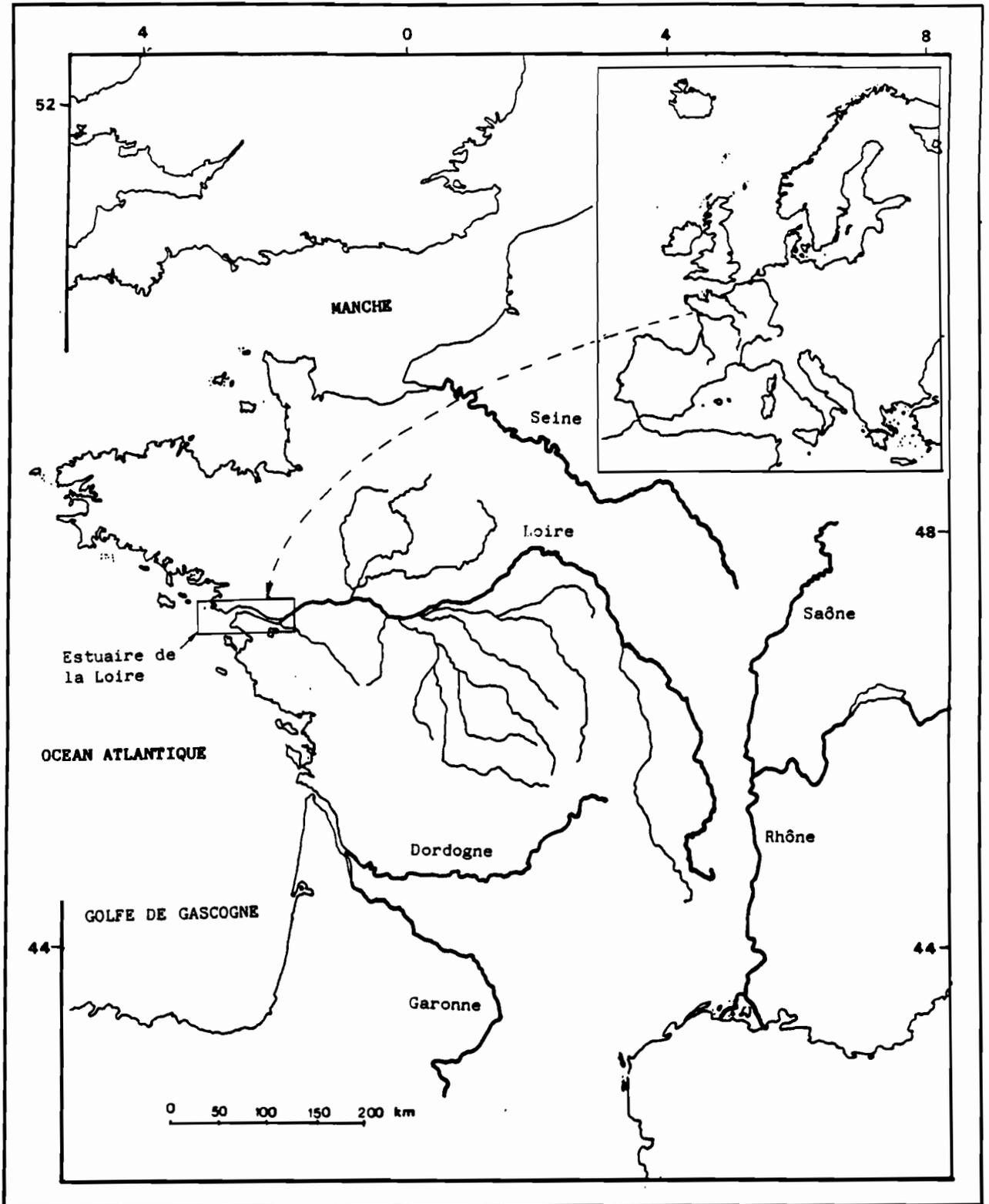


Figure 14 : Situation géographique de l'estuaire de la Loire.

Il est donc important de bien cerner le milieu physique que représente l'estuaire, sa structure, son fonctionnement et son comportement possible face aux divers changements puisqu'il est l'habitat (ou le lieu de passage obligatoire) de nombreuses espèces de poissons (dont l'Eperlan).

Après avoir présenté le cadre général avec lequel on peut décrire l'estuaire de la Loire (limites géographiques, subdivisions géo et biologiques, actions anthropiques), on présentera brièvement la dynamique hydrologique de l'estuaire (débit fluvial, marée dynamique et saline, bouchon vaseux, température et oxygène dissous...), qui détermine et influence l'écologie des espèces animales et végétales inféodées à ce type de milieu. Enfin, on examinera l'évolution de ces divers paramètres durant la période d'étude et on terminera la présentation du milieu en décrivant brièvement la dynamique biologique de l'estuaire de la Loire afin de replacer le monde vivant dans son contexte physique et présenter (de façon sommaire, certes) le milieu biologique dans lequel évolue l'Eperlan.

## 1 - CADRE GENERAL

PRITCHARD (1967), abordant le problème de la définition et de la classification des estuaires, s'est appuyé sur des considérations physiques telles que la distribution de la salinité et de la densité, les processus de mélanges hydrauliques et les modèles de circulation des eaux, pour aboutir à la définition suivante :

"Un estuaire est une masse d'eau côtière semi-fermée qui a une libre ouverture avec la mer du large et dans laquelle l'eau de mer est notablement diluée avec de l'eau douce issue du drainage continental".

Cette définition est la plus communément admise en océanographie.

L'estuaire de la Loire, qui s'ouvre sur l'Atlantique (fig. 14), s'accorde parfaitement avec cette définition. Il détermine une zone naturelle de mélange, de transferts d'énergie et de matière entre le milieu fluvial et le milieu marin. Le fleuve se déverse dans la mer et deux forces antagonistes sont en présence : le débit fluvial et le volume d'eau salée qui y pénètre sous l'effet de la marée (jusqu'à 300 millions de m<sup>3</sup> en vive-eau). Ces deux forces varient constamment, il en sera de même de l'état de l'estuaire, en équilibre instable, aussi bien selon les cycles journaliers (marée) que saisonniers (débit) et même à long terme en fonction des aménagements et peut-être de cycles naturels (climatiques par exemple).

D'un point de vue hydraulique et sédimentaire, l'estuaire est donc une zone complexe où les facteurs de variabilité (qui influent directement, parfois même fortement sur l'écologie des espèces animales et végétales estuariennes) sont nombreux.

### 1.1 - Limites géographiques de l'estuaire de la Loire

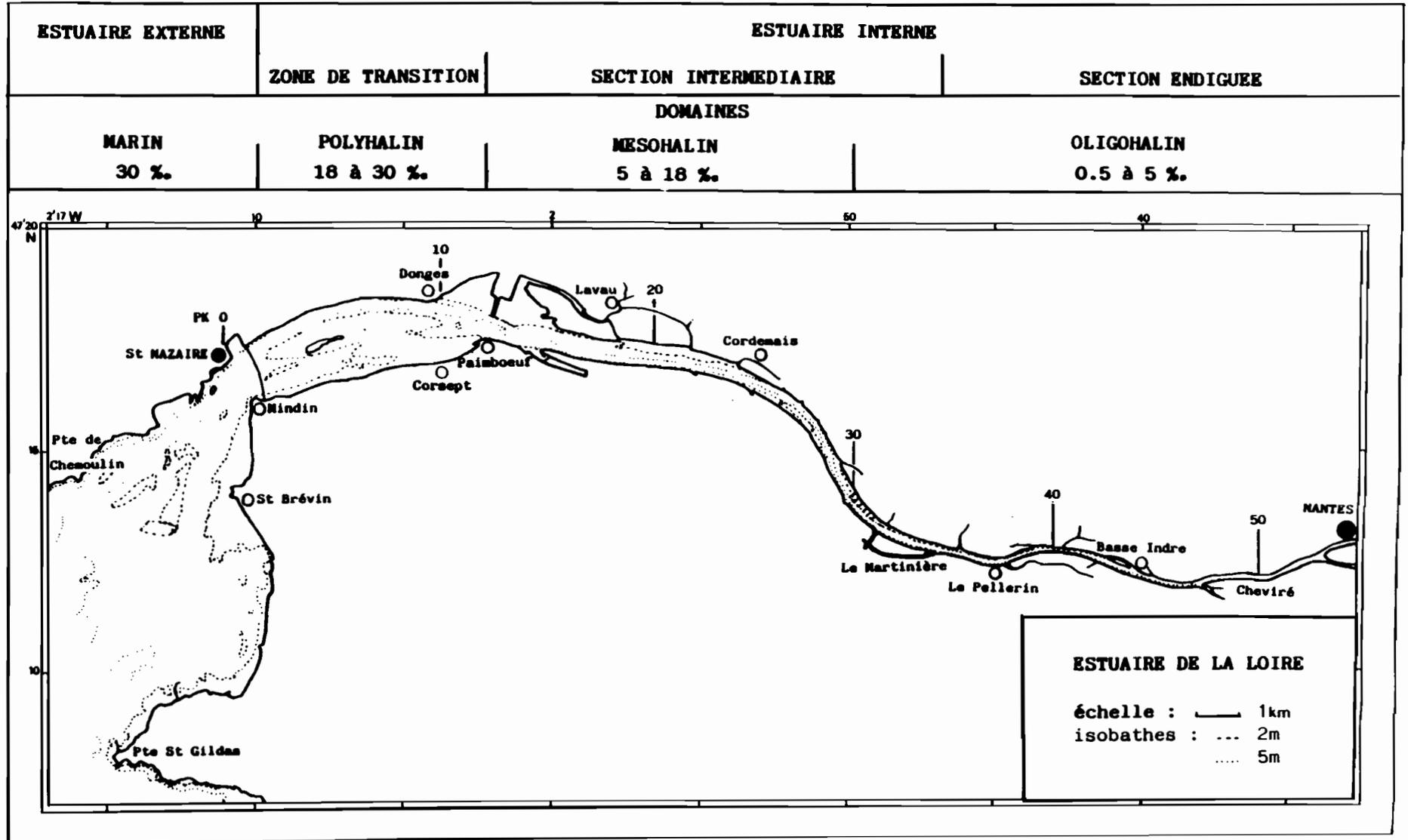
La cartographie de l'estuaire de la Loire fait référence à des distances définies par des points kilométriques (notés PK), dont l'origine (PK 0) a été fixée en bordure de mer, à St. Nazaire. Ces repères sont utilisés dans ce chapitre pour situer les localités dont il est question dans la description de l'estuaire.

Si l'on s'en réfère à PRITCHARD (1967), la limite amont d'un estuaire correspond à la zone de remontée maximale de l'intrusion saline. En Loire, cette limite se situe au pont de la Vendée, dans la ville de Nantes (PK 55) atteint par le front de salinité en 1976 (LE DOUAREC, 1978). Cette limite est une pure convention, puisque le front salin se déplace à chaque marée, au gré des conditions hydrologiques. L'étendue d'eau douce de Nantes (PK 55) à Ancenis (PK 100), soumise à la seule marée dynamique constitue la section fluviale à marée et n'appartient plus à l'estuaire (sensu stricto) bien que les hydrauliciens aient tendance à l'y inclure (MAQUET, 1973).

La limite aval est plus difficile à fixer à partir du seul point de vue hydrologique. GROVEL (1970) et PINOT (1975) ont montré que l'on pouvait trouver des masses d'eaux nettement influencées par l'eau de Loire au delà de Belle-Ile et peut être même au sud de Groix. C'est pour cette raison qu'il est souvent fait appel à la limite géologique fixée par le delta sous-marin de la Loire et défini par BERTHOIS (1964) et BARBAROUX (1978) au moyen de seuils sédimentologiques. Cette limite est grossièrement représentée par une ligne joignant la pointe de St Gildas au sud à la baie de la Baule au nord. Elle peut être considérée comme une limite moyenne d'influence des eaux ligériennes (fig. 15).

Généralement, ces limites amont et aval définies par les hydrodynamiciens sont acceptées par l'ensemble des chercheurs de toutes les disciplines (biologistes compris), qui travaillent sur l'estuaire de la Loire (MARCHAND et al., 1983). Elles permettent une meilleure coordination dans l'ensemble des travaux pluridisciplinaires existant sur l'estuaire en évitant la prolifération de définitions de limites. Bien évidemment, des limites légèrement différentes peuvent être adoptées ponctuellement selon les disciplines. Les biologistes n'ont pas forcément les mêmes critères que les hydrauliciens et les limites biologiques ne se superposent pas toujours exactement à celles définies par les mouvements des masses d'eaux ou la sédimentologie. CASPERS (1967) fait d'ailleurs une revue de ces problèmes.

Figure 15 : Secteurs morphologiques, domaines halins et points kilométriques de l'estuaire de la Loire.



## 1.2 - Subdivisions de l'estuaire de la Loire

L'estuaire de la Loire apparaît comme une vallée ennoyée résultant de la transgression flandrienne (- 18 000 ans) comme le montre la présence d'un paléolite à - 26 m à Nantes et - 51 m à St Nazaire ainsi que le prolongement du fleuve sur le plateau continental atlantique (OTTMANN et al., 1968).

GALLENNE (1974) subdivise le cours inférieur de la Loire maritime en deux zones principales, l'estuaire externe et l'estuaire interne, séparés géographiquement par le rétrécissement St Nazaire - Mindin (fig. 15) :

- l'estuaire externe débute en amont à St Nazaire (PK 0) et sa limite aval, fluctuante du fait des fortes variations de l'hydrodynamisme du fleuve peut être conventionnellement fixée au delta sous-marin de la Loire ;
- l'estuaire interne de Nantes à St Nazaire se subdivise en trois zones géomorphologiquement différentes (GALLENNE, 1974) :
  - . une section "endiguée", de Nantes (PK 55) au Canal de la Martinière (PK 38) où l'on note actuellement l'absence d'îles et de vasières ;
  - . une section "intermédiaire", de la Martinière (PK 38) à Paimboeuf (PK 15), caractérisée par de grandes zones marécageuses, des îles et les nombreux bras morts de la basse Loire ;
  - . une zone dite "de transition", de Paimboeuf (PK 15) à St Nazaire (PK 0), où le chenal subit diverses inflexions dues à l'influence structurale armoricaine et à la présence de grands bancs de sable.

Actuellement, dans les conditions de débit moyen, ces limites ne correspondent pas exactement à celles définies par les caractéristiques halines de l'estuaire qui sont déterminantes dans la distribution spatiale des espèces euryhalines et sténohalines. MARCHAND et al. (1983) définissent ainsi trois secteurs légèrement différents des précédents (fig. 15) :

- un secteur oligohalin, où la salinité varie de 0.5 à 5 ‰ : il va de Nantes-Cheviré (PK 50) à l'île des Masses (PK 31) ;

- un secteur mésohalin, où la salinité oscille entre 5 et 18 ‰ : il s'étend de l'île des Masses (PK 31) à Paimboeuf (PK 15) ;
- un secteur polyhalin, où la salinité varie entre 18 et 30 ‰ : il va de Paimboeuf (PK 15) à Mindin (PK 0).

On pourrait ajouter à ces divers secteurs :

- La partie de la Loire fluviale, de Nantes à Ancenis, ville qui correspond à la zone la plus amont d'influence de la marée dynamique. Cette partie peut être définie comme le "secteur dulcicole" de l'estuaire.
- L'estuaire externe, considéré comme un secteur à tendance marine prononcée (secteur euhalin).

Ces limites sont fluctuantes en fonction du débit (déplacement des limites vers l'aval en période de crues, vers l'amont en période d'étiage) et des "courbes enveloppes" des salinités peuvent être dessinées à l'aide d'abaques salinité - débit (voir celles obtenues pour la période d'étude, au paragraphe 3.4)

### 1.3 - Limites du biotope de l'Eperlan dans l'estuaire

Afin de focaliser l'étude de l'estuaire sur les caractéristiques risquant d'influer sur la dynamique de population des Eperlans, il est nécessaire de replacer ce poisson dans le cadre géographique précédemment défini et de délimiter ainsi la population ligérienne.

Des enquêtes, menées auprès de pêcheurs professionnels ont montré que :

- l'Eperlan n'a jamais été signalé en amont d'Ancenis (limite extrême de la marée dynamique) ;
- il est très rarement pêché au niveau de Champtoceau - Oudon (PK 80) ;
- sa limite maximale actuelle de remontée se situe un peu en amont de Mauves (PK 72), au niveau de l'île Dorelle (limite moyenne de la marée dynamique). Sa présence en Loire fluviale n'est signalée qu'à la fin de l'hiver ou au début du printemps (février - mars - avril) ;
- au niveau de l'estuaire externe, la limite biogéographique de l'Eperlan semble coïncider avec la limite hydrogéologique de l'estuaire. Ce poisson n'est signalé ni au Croisic, ni à Préfailles mais est pêché légèrement en deçà de

la ligne joignant ces deux localités (limite du delta sous-marin de la Loire). Cette limite coïncide aussi avec celle de la dilution maximale des masses d'eaux fluviales. En effet, au delà, vers le large, les eaux ligériennes disparaissent ou se fondent dans les eaux marines (DESAUBLIAUX et al., 1978).

Les limites hydrogéologiques définies précédemment correspondent donc globalement à l'aire de répartition de l'Eperlan dans l'estuaire de la Loire. Son biotope est ainsi caractérisé par des limites strictement inféodées aux conditions de l'hydrodynamisme de l'estuaire.

#### 1.4 - Altérations de l'environnement estuarien : facteurs anthropiques

La Loire est une voie de pénétration batelière de première importance. Elle a fait l'objet de nombreux aménagements plus ou moins étendus pour favoriser l'implantation de complexes industriels et la remontée de bateaux de fort tonnage jusqu'à Nantes, mais sans aucune étude concernant l'impact sur le milieu environnant. Récemment, le creusement du chenal de navigation et l'apport de matériaux sur le banc de Bilho, avec formation d'île artificielle (PK 5) ont provoqué des modifications dans les conditions hydrosédimentaires du secteur, la nature des sédiments et leur répartition.

Les perturbations artificielles d'un milieu naturel sont le plus souvent de type rapide, plus ou moins réversibles. Ceci se traduit par un effet de choc sur les espèces vivantes et par une modification durable de leurs conditions écologiques ne permettant pas toujours une recolonisation.

Les équilibres biologiques sont bien souvent rompus et fortement modifiés par les successions écologiques qui apparaissent avant une nouvelle stabilisation, (répartitions des espèces animales et végétales modifiées ainsi que leur densité, apparition d'espèces nouvelles et disparition de certaines autres, etc...)

L'ensemble des aménagements dans l'estuaire de la Loire se traduisent par :

- une augmentation du volume d'eau enmagasiné à chaque marée, créant ainsi un accroissement important de la vitesse des courants de flot et de jusant (fig. 16) ;
- l'effondrement des berges par augmentation des courants et abaissement du niveau moyen se traduisant par l'exhaussement de certaines vasières et l'assèchement des boires (zones à faible circulation d'eau) ;

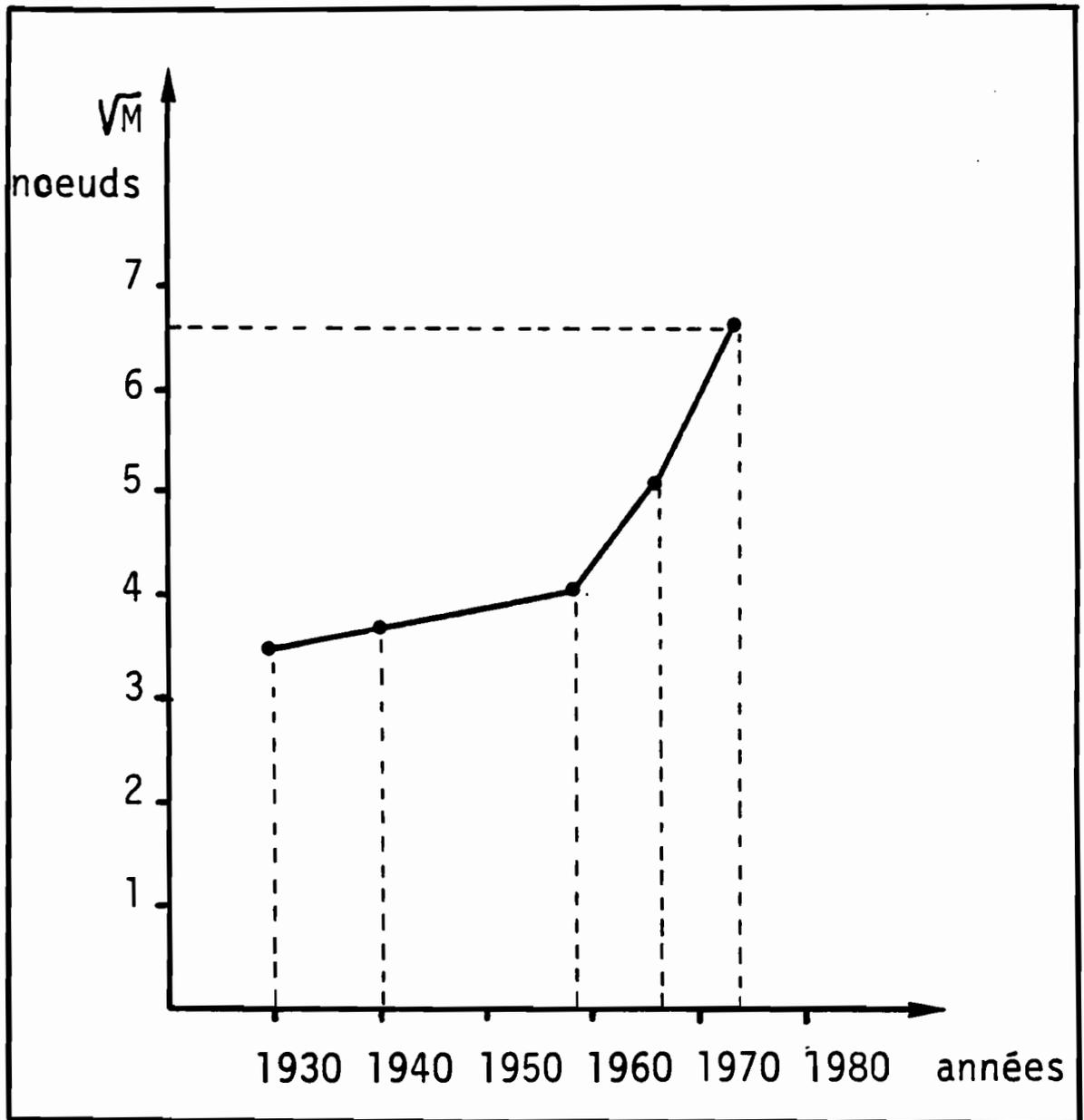
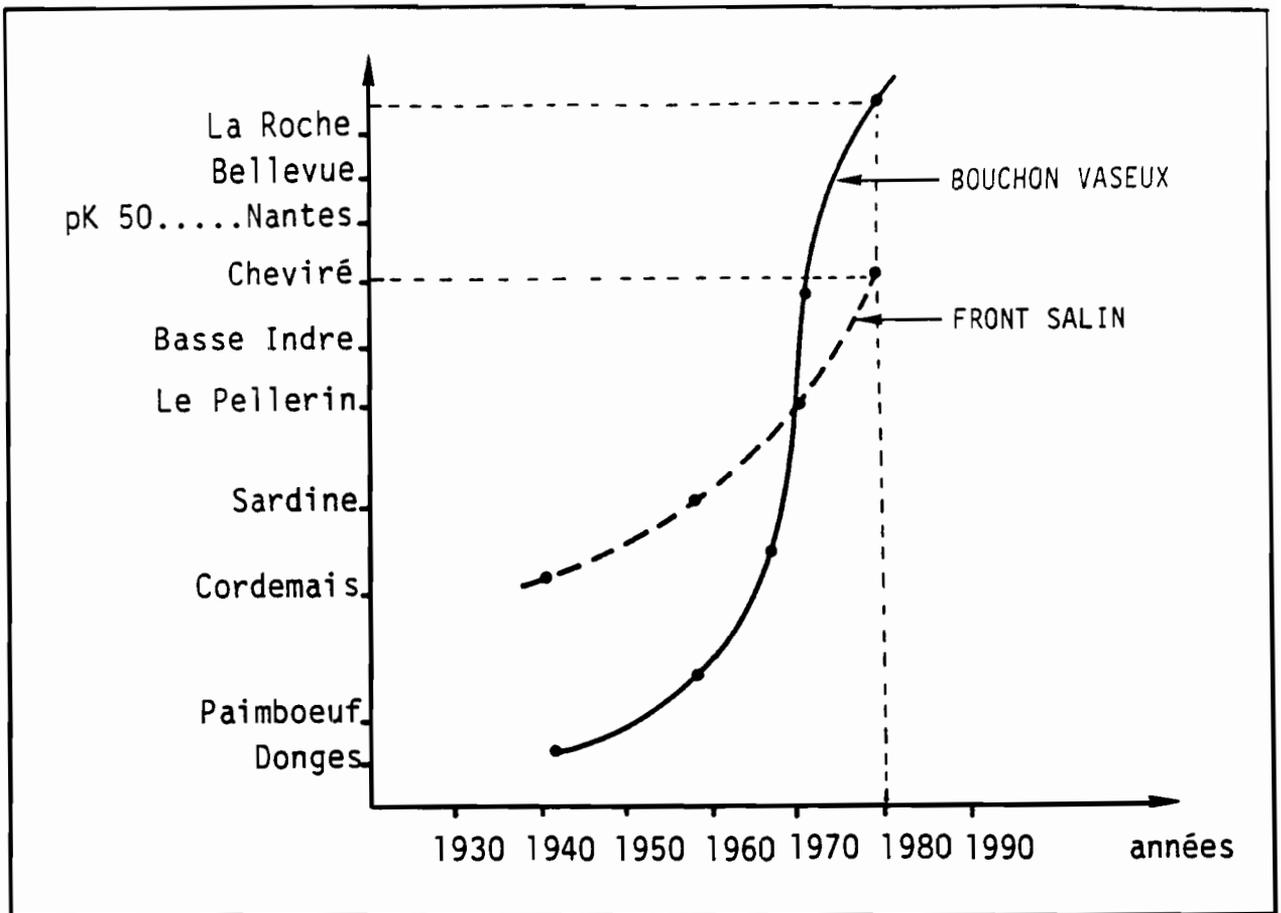
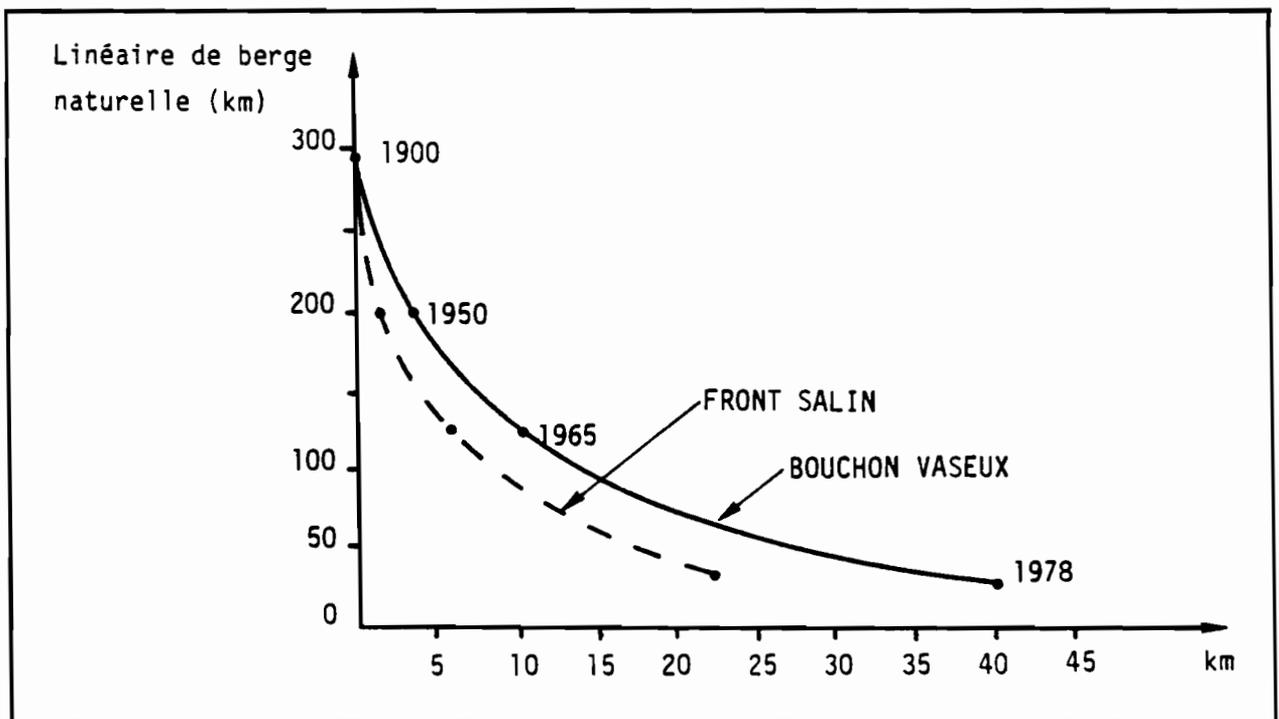


Figure 16 : Augmentation au cours des années de la vitesse des courants en Loire.



**Figure 17 :** Remontée des limites amont de la salinité (front salin de 5 ‰) et du bouchon vaseux au cours des dernières décennies.



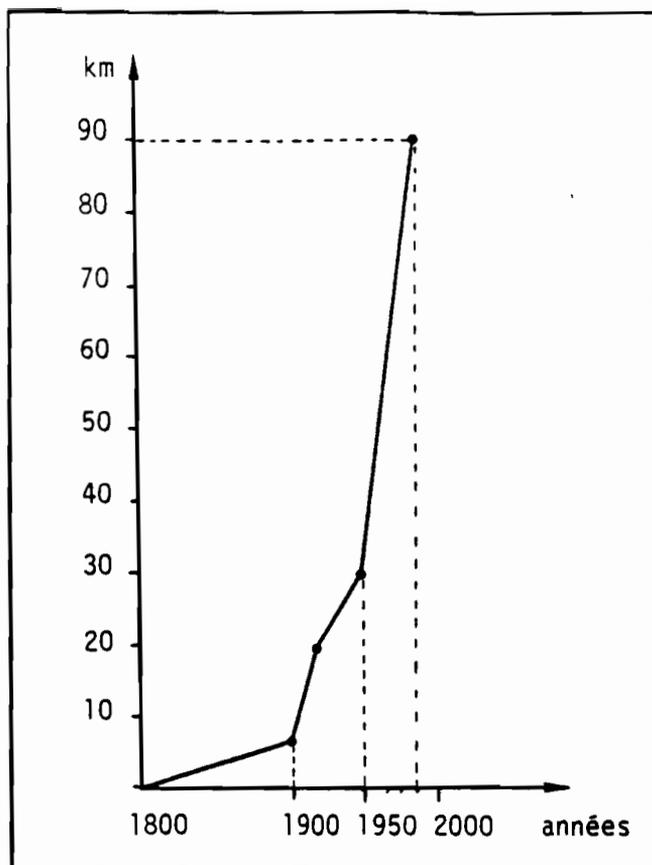
**Figure 18 :** Chenalisation en aval de Nantes : baisse du kilométrage de berges naturelles et remontée des limites amont du bouchon vaseux et du front salin aux cours des dernières années.

- un refoulement des eaux douces vers l'amont (déplacement moyen du seuil de salinité de plus de 20 km depuis 1945) (fig. 17 et 18) ;
- la remontée de la marée dynamique (de 8 à 15 km en amont de Nantes en 1900, elle est passée à 25-35 km) (fig. 19 et 20) ;
- une remise en suspension importante d'éléments minéraux et organiques (bouchon vaseux et crème de vase) ;
- un assèchement progressif des vasières latérales (dont le rôle de nourricerie pour l'ichtyofaune est très important (MARCHAND, 1981)) ;
- une orientation préférentielle des courants de marée dans l'estuaire interne et une augmentation de l'intensité de ceux-ci, pouvant par endroits chasser les poissons ;
- une rectification quasi générale du cours principal du fleuve et des différents étiers se jetant dans celui-ci ;
- une suppression des échanges entre le fleuve et les marais riverains ;
- un envasement des zones de calme et une reprise de l'érosion.

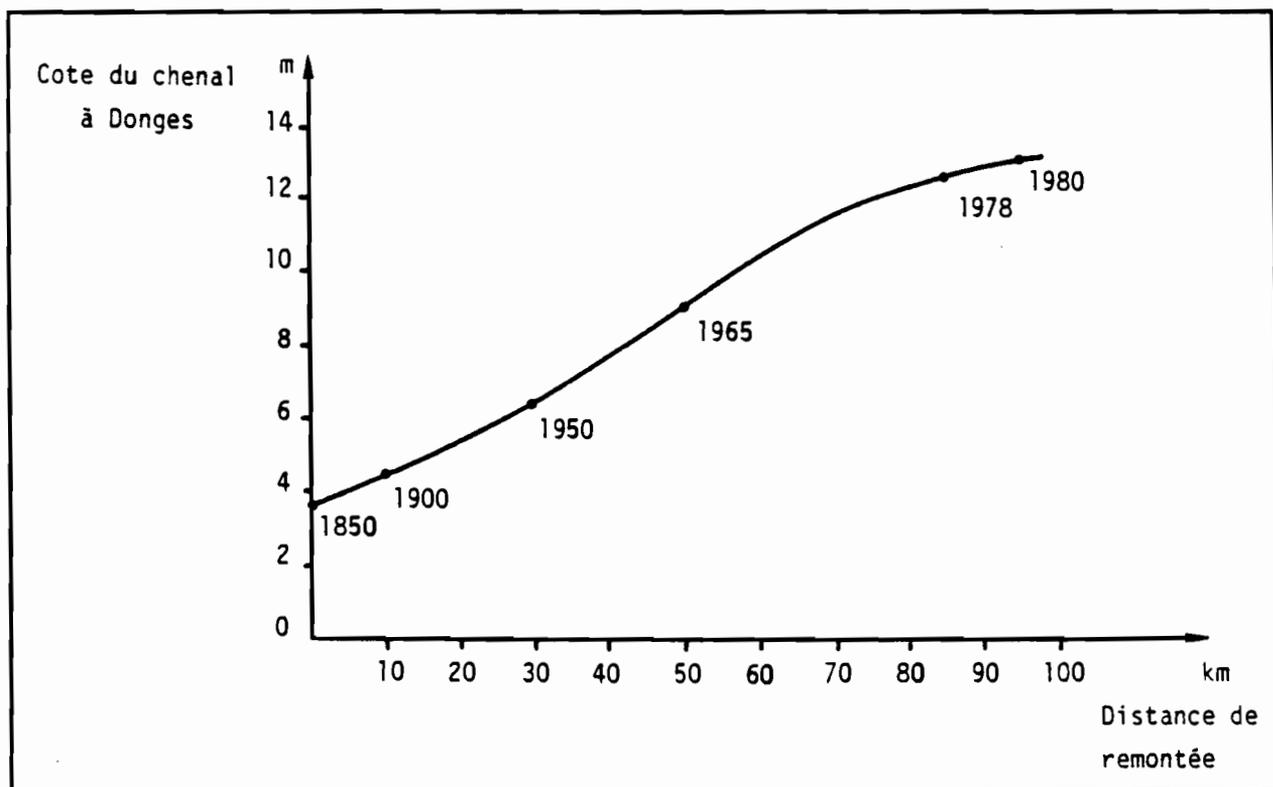
A ces aménagements, il faut ajouter l'action d'origine anthropique liée aux perturbations polluantes bactériennes ou chimiques.

Le bilan des rejets urbains et industriels est exposé dans le tableau 4. Il faut leur ajouter les flux transités par la Loire elle-même (Tab. 5). On pourra se référer à ANON. (1984, b) pour une présentation plus détaillée de la qualité des eaux dans l'estuaire de la Loire. On peut cependant souligner que des concentrations importantes en germes ont été observées au niveau du bouchon vaseux. De même, la pollution par métaux lourds (notamment par le plomb et le cadmium) dépasse parfois les limites admissibles (AMIARD et al., 1980).

Une des conséquences directes des rejets polluants est l'action qu'ils peuvent avoir sur une augmentation du déficit en oxygène dissous, notamment en période estivale et d'étiage. En effet, l'élévation estivale de la température de l'eau, liée à une baisse significative de la teneur en oxygène dissous, peut être la cause directe d'une augmentation des mortalités de poissons ou d'un départ de ceux-ci vers des zones plus propices de l'estuaire externe (MARCHAND, 1980). Ce phénomène a aussi été mis en évidence dans l'estuaire de l'Elbe par MÖLLER (1983, b) qui suppose qu'il est à l'origine des fortes mortalités des jeunes Eperlans nés quelques mois avant l'été. De plus la teneur en oxygène dissous étant, dans l'estuaire, directement liée à l'oxydation des matières organiques contenues dans le bouchon vaseux (qui "piège" les rejets industriels et urbains,



**Figure 19** : Remontée amont de la limite de la marée dynamique depuis 1800.



**Figure 20** : Progression du creusement du chenal de navigation (à Donges) et remontée de la limite amont de la marée dynamique de 1850 à 1980.

	Rejets urbains	Rejets industriels	Total
Débits (m <sup>3</sup> /s)	120 700	236 000	} 180 m <sup>3</sup> /s
Rejets thermiques *		15.2 10 <sup>6</sup>	
DBO5	9758	7870	17628
DCO	21813	14932	36745
MES	10695	5100	15795
Azote	3557	2255	5812
Phosphates	1155	820	1975
Sels	10000		} 21500
Sulfates		10926	
Chlorures		540	
Fe		5286	} 5400
Pb		26.5	
Cu		6.5	
Cr		21	
Al		8.5	
Zn		33	
Graisses		900	900

\* en m<sup>3</sup>/jours

**Tableau 4 : Bilan des rejets industriels et urbains (en kg/j) dans l'estuaire de la Loire (d'après ANON., 1984 b)**

Débit Loire (m <sup>3</sup> /s)	100	800	3000
MES	430	3500	15000
DCO	300	1750	7800
DBO	52	210	1170
NH4	0.43	7	156
NO2	0.35	5	39
NO3	30	630	3120
Cl	200	1400	5200
SO4	170	1400	5200
PO4	0.43	35	104
Cu	0.034	0.28	1
Fe	0.99	8	30
Pb	0.013	0.103	0.38
Cr	0.026	0.21	0.78
Zn	1.29	10.5	40

**Tableau 5 : Apports journaliers (en kg/j) de la Loire à Montjean dans trois conditions de débit (d'après ANON., 1984 b).**

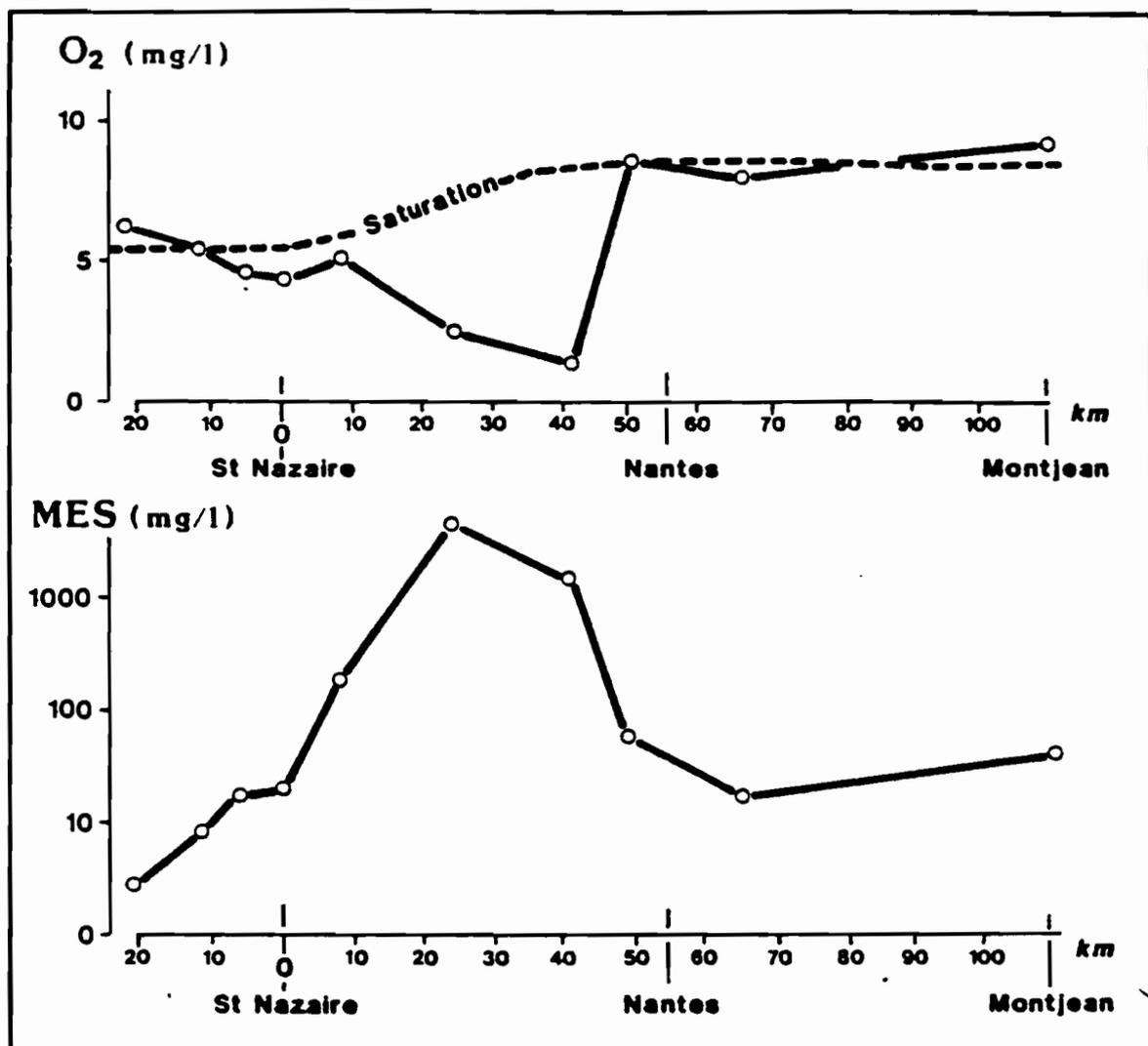


Figure 21 : Concentrations en oxygène dissous et en matières en suspension (M.E.S.) en divers points de l'estuaire de la Loire ( en septembre 1981). Mise en évidence de la chute de la teneur en oxygène dissous au niveau des fortes concentrations en M.E.S. (= bouchon vaseux) (d'après ANON., 1984 b).

fig. 21), une augmentation des rejets de matière oxydable peut avoir des conséquences néfastes sur le milieu (mortalité de la faune qui a besoin d'oxygène pour son métabolisme, dénitrification du milieu, réduction des sulfates et libération d'H<sub>2</sub>S).

L'exploitation industrielle de l'estuaire de la Loire provoque des conflits entre les diverses activités qui y sont implantées, en particulier la pêche et dans une moindre mesure le tourisme sont plus particulièrement menacés. Leurs causes sont liées, en grande partie, à la dégradation directe de la qualité du milieu par les pollutions urbaines et industrielles, ainsi qu'aux changements des processus naturels occasionnés par les travaux d'aménagement : approfondissement du chenal de navigation, remblaiement des vasières naturelles... A ce propos, il faut remarquer qu'une vasière nue est souvent plus productive qu'une forêt ou une prairie, et qu'elle peut, comme un marécage exubérant, produire jusqu'à 30 tonnes de matière organique sèche à l'hectare et par an ! (ANON., 1977). La destruction de ces zones très productives sont catastrophiques dans le rôle prépondérant de nourricerie que joue l'estuaire pour une partie de l'ichtyofaune locale.

OTTMANN (1979) fait une revue critique des conséquences des aménagements sur le milieu estuarien et propose des solutions à l'endommagement des sites naturels et de la qualité écologique et biologique de l'estuaire.

L'estuaire de la Loire, caractérisé par des écosystèmes particuliers liés à son hydrologie et à son hydrodynamisme, voit donc son avenir totalement dirigé par les activités anthropiques. Les espèces de poissons amphibiotiques (et notamment l'Eperlan), qui vivent sous la dépendance des conditions hydrologiques de l'estuaire, sont donc directement concernées par l'aménagement du fleuve ; KOEHLER et HOLZEL (1980) ont d'ailleurs bien mis en évidence ce fait et les conséquences néfastes des actions anthropiques sur la biologie du Flet et de l'Eperlan dans l'estuaire de l'Elbe, dont les caractéristiques écologiques sont sensiblement les mêmes que celles de l'estuaire de la Loire.

## **2 - DYNAMIQUE PHYSIQUE DE L'ESTUAIRE DE LA LOIRE**

### **2.1 - Données générales**

#### **21.1 Climatologie**

La zone estuarienne a un climat entièrement réglé par l'influx d'air océanique. Cette influence atlantique se traduit par une pluviosité annuelle relativement élevée, (les hauteurs d'eau étant plus importantes en hiver), des températures moyennes (douceur hivernale marquée) et des amplitudes thermiques modérées.

Les précipitations sont comprises entre 600 mm et 800 mm par an et se répartissent sur une courbe en U de janvier à décembre. Un module des précipitations calculées sur 30 ans (1951-1980) indique que les mois de décembre et janvier constituent la période des fortes pluies (85 - 90 mm par mois) réparties sur un grand nombre de jours (17 jours en janvier) tandis que juillet apparaît comme un mois traditionnellement le plus sec : 30 à 40 mm pour 10 jours pluvieux en moyenne. Le mois de mai offre la particularité d'un regain des précipitations (50 à 60 mm).

Les températures subissent l'influence océanique qui se traduit par un abaissement des maxima mensuels et une augmentation des moyennes des minima. Les moyennes annuelles sont comprises entre 11° C et 12° C pour la zone estuarienne.

L'évolution des moyennes des températures mensuelles calculées sur la période 1951-1980 montre que les mois les plus chauds sont juillet et août (22° - 23° C) et les mois les plus froids décembre et janvier (2° à 3° C). Cependant, les amplitudes thermiques restent faibles : l'écart entre les moyennes mensuelles minima et maxima sont compris entre 6° et 10°C tout au long de l'année.

Ce climat ligérien, doux, contraste avec ceux habituellement observés dans la zone de répartition mondiale de l'Eperlan où il n'est pas rare de rencontrer des estuaires pris par les glaces durant une grande partie de l'année. L'Eperlan étant considéré comme une espèce d'eaux froides, il n'est donc pas étonnant que la Loire (avec la Gironde) soit l'une de ses limites de répartition les plus septentrionales sur les côtes européennes.

## 21.2 Données dimensionnelles horizontales et bathymétriques

### a - Données horizontales

Au niveau du rétrécissement naturel St Nazaire - Mindin, la Loire atteint une largeur de 2 km. Elle s'élargit en amont (3 km à Méan) pour rétrécir à nouveau (2.5 km à Donges). La largeur du fleuve diminue ensuite progressivement vers l'amont et atteint 1.5 km à Paimboeuf (PK 15), 700 m à Cordemais (PK 26), 200 m à Basse Indre (PK 45) et 350 m à Nantes (port - PK 50) où elle se sépare en deux bras.

### b - Données bathymétriques

La cote du fond du chenal de navigation se situe entre -12.5 et -10.5 m (cote marine) jusqu'à Donges, s'atténue à Paimboeuf où elle se stabilise vers - 5 m jusqu'à Nantes. La Loire offre donc un tirant d'eau de 8 à 9 m et est accessible aux bateaux de 20 000 tonnes.

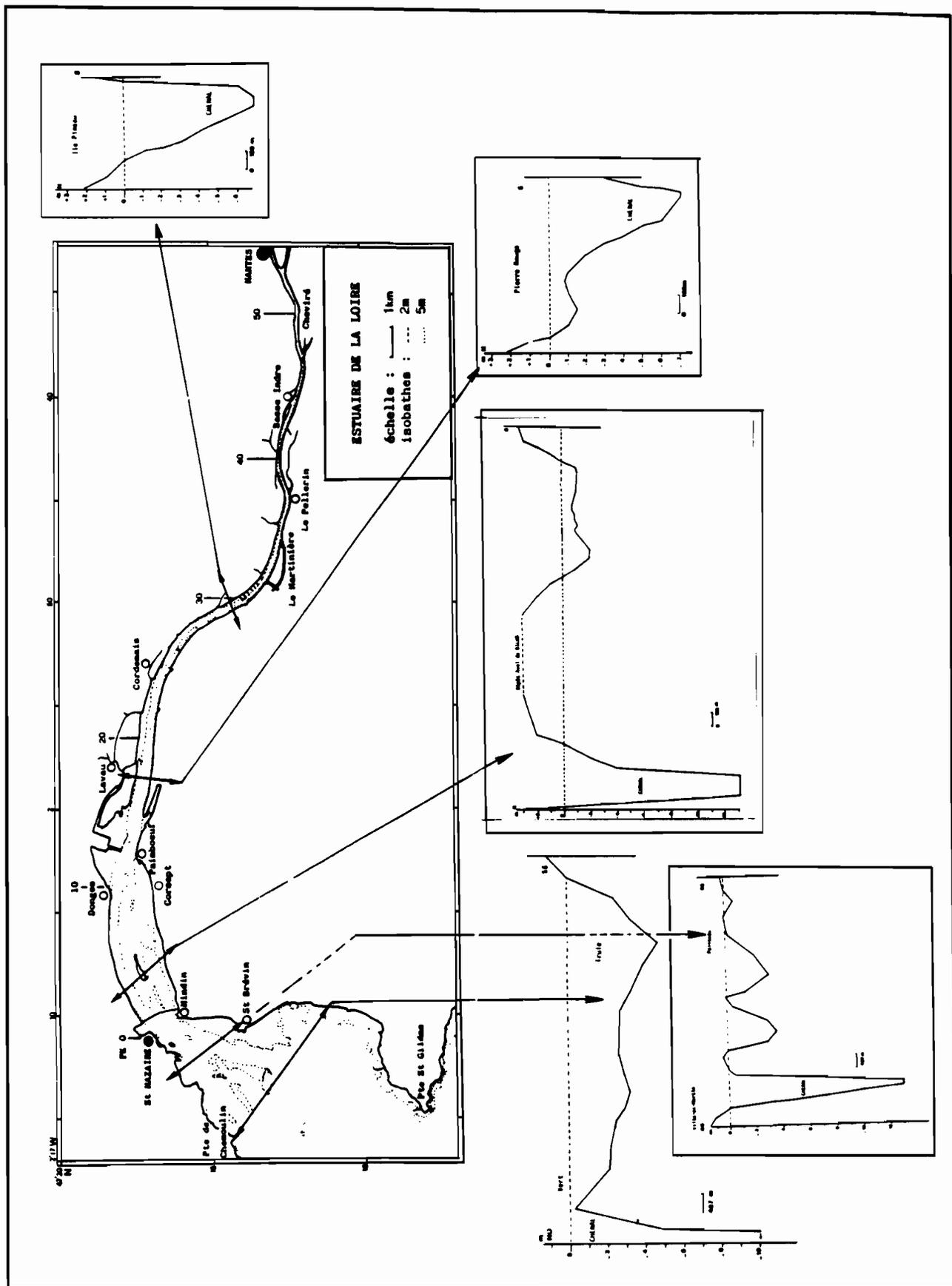


Figure 22 : Coupes transversales du lit de la Loire en différents points kilométriques.

La figure 22 donne des coupes transversales du lit du fleuve à divers points kilométriques, montrant le chenal de navigation et les zones moins navigables mais tout aussi importantes du point de vue de la faune circulante (zones de passages et migrations, aires de nourriceries, etc...)

### 21.3 Cartographie sédimentaire des fonds

MARCHAND et al. (1983) donnent une description détaillée des caractéristiques sédimentaires de l'estuaire. Les principaux traits en sont :

- dans l'estuaire externe, les sédiments sont essentiellement sablo-vaseux ;
- dans le secteur polyhalin de l'estuaire interne, les sédiments sont plus diversifiés :
  - . vases sableuses entre le banc de Bilho et celui des Brillantes ;
  - . vases fluides en bordure de la rive sud ;
  - . sables propres ou plus ou moins envasés autour du dépôt de Bilho et au nord-ouest de la tourelle des Brillantes.
- Dans les secteurs méso et oligohalin, les vases franches constituent le principal biotope, mis à part quelques bancs de sable.

Ces caractéristiques sédimentaires ainsi que les conditions hydrauliques qui règnent dans l'estuaire conditionnent le support trophique d'une grande partie de l'ichtyofaune de la basse Loire. En effet, la répartition spatiale du benthos animal est, entre autres facteurs, déterminée par la nature du substrat qui conditionne l'installation des peuplements. MARCHAND (1977) a d'ailleurs décrit les biocénoses estuariennes et leur évolution de l'aval vers l'amont mettant en évidence le rôle essentiel de la nature du substrat sur la répartition et la sélection des animaux benthiques ainsi que le rôle du benthos dans l'alimentation de l'ichtyofaune estuarienne.

### 2.2 - Éléments d'hydrologie et d'hydrodynamisme de l'estuaire

La connaissance de l'hydrodynamisme de l'estuaire est essentielle pour comprendre l'écologie des espèces qui y sont inféodées. Il est donc important d'en rappeler les grands traits.

### 22.1 Régime du fleuve

La Loire, longue de 1 012 km, draine un bassin versant de 120 000 km<sup>2</sup>, soit 1/5 du territoire français. C'est un des fleuves les plus irréguliers de France par sa pente, son régime et les vents qui alimentent en pluie son bassin. Ses caractéristiques ont été définies par PARDE (1964) et BARRIERE (1970).

Il est d'usage d'apprécier l'importance du débit de la Loire dans son cours inférieur par un jaugeage effectué à Montjean à environ 60 km, en amont de Nantes et hors d'atteinte de la marée.

Ce débit, qui correspond au drainage du bassin versant, ne prend pas en compte les apports de l'Erdre et de la Sèvre nantaise qui se jettent dans la Loire en aval du point de relevé. Les débits de ces deux affluents sont d'ailleurs négligeables et ne faussent en rien les estimations du débit de la Loire à partir des cotes observées à Montjean.

Le niveau 0 m à Montjean correspond actuellement à un débit moyen de 350 m<sup>3</sup> par seconde. Ceci indique le début d'étiage. Les cotes peuvent devenir négatives en étiages plus prononcés.

Une hauteur de 2.50 m correspond à une crue moyenne. Des hauteurs de 5 à 6 m correspondent à des crues exceptionnelles.

Le module de longue durée calculé sur plus d'un siècle, de 1866 à 1979, donne un débit moyen de 840 m<sup>3</sup> par seconde, mais celui-ci est très fluctuant d'une saison à l'autre (fig. 23). Le maximum des crues se situe en février (1 530 m<sup>3</sup>/s) et le débit minimum est observé en août (261 m<sup>3</sup>/s). BARRIERE (1970) donne les limites extrêmes de 6 000 m<sup>3</sup>/s (décembre 1910) et 48 m<sup>3</sup>/s (août 1949).

En période de forte crue, le débit de la Loire peut aller jusqu'à supprimer le phénomène de marée saline. Il modifie considérablement les courbes de marée dynamique par ces apports importants d'eau douce.

### 22.2 Marée dynamique et marée de salinité

Il convient de distinguer deux aspects de la pénétration de la marée dans l'estuaire.

#### a - La marée dynamique

Elle se traduit par la pénétration de l'onde de marée et l'élévation du niveau de l'eau, sans qu'il y ait toujours apport d'eau salée. Elle favorise ou s'oppose à la sortie des eaux douces selon que l'on est en flot (en général bref) ou en jusant (qui se prolonge très fortement). Ces masses d'eau, en conflit perpétuel engendrent des courants de marée souvent violents pouvant atteindre 2 m/s au flot et 2.5 m/s au jusant (BERTHIERS, 1964 ; LARRAS, 1964). La marée dynamique se fait sentir entre 25 km et 35 km en amont de Nantes selon que l'on se trouve en période de mortes-eaux ou de vives-eaux. L'amplitude de cette marée est de 5.70 m à St Nazaire (PK 0), 4.20 m à Nantes (PK 50), 2.50 m à Mauves (PK 72) et 0.50 m à Oudon (PK 80) dans les bonnes conditions de pénétration (OTTMANN, 1978).

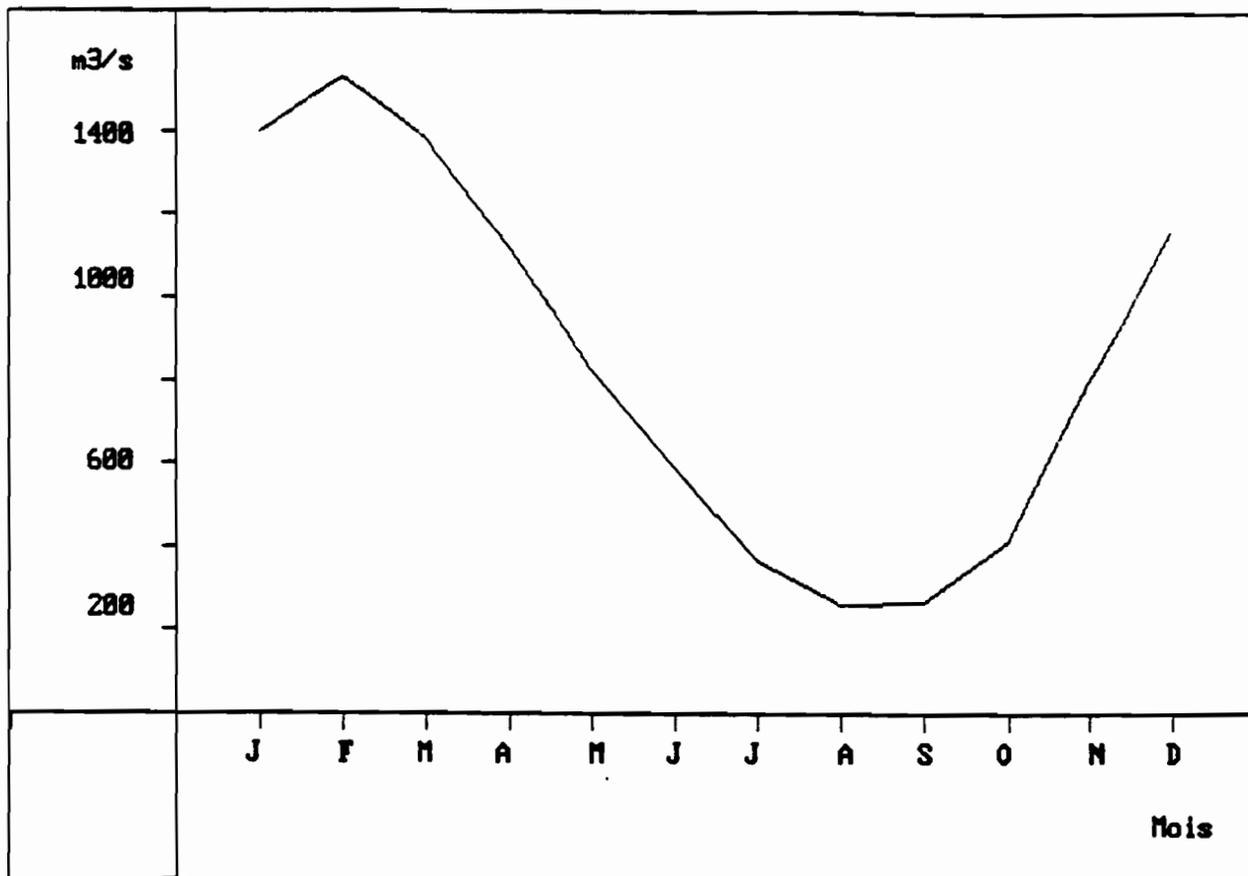


Figure 23 : Débits mensuels de la Loire, mesurés à Montjean et moyennés selon un module longue durée de 1866 à 1979.

b - La marée de salinité

Elle dépend beaucoup du débit de la Loire et de l'importance des coefficients de marée. Elle conditionne la vie dans l'estuaire en imposant la répartition des espaces vivantes, animales ou végétales, microscopiques et macroscopiques. L'intrusion saline est constituée par l'entrée, sous l'effet de la marée, d'un certain volume d'eau de mer dans l'estuaire. Ce volume dépend beaucoup de la géométrie de l'estuaire, de sa profondeur et de son ouverture sur l'océan. Aussi, pour la Loire, le rétrécissement du goulet de St Nazaire a-t-il un rôle important et diminue l'entrée de l'eau salée. Toutefois, la présence du chenal de navigation profond la favorise.

Les variations de salinité dans l'estuaire de la Loire sont très importantes, quel que soit l'endroit où l'on se trouve et jusqu'à Cordemais (PK 26). Les grandes amplitudes sont dues aux conjugaisons entre les marées et les débits de la Loire. Les maxima de salinité sont atteints pendant les périodes d'étiages couplées à des marées de vives-eaux ; les minima pendant les périodes de crue, couplées à des marées de mortes-eaux (BASCOU et RIBES, 1955).

Le front de salinité est défini comme étant la limite des eaux ayant une salinité de 0.48 ‰ (ou plus exactement 0.250 g d'ions Cl<sup>-</sup> par litre selon l'O.M.S.). Ce seuil est généralement adopté comme critère définissant l'eau douce "propre à la consommation humaine" et correspond à 1 ‰ d'eau de mer dans le mélange. Sa position dépend à la fois du débit fluvial, de l'intensité de la marée et des aménagements de l'estuaire.

L'onde de marée se propage plus vite que l'intrusion saline. Elle peut avoir une avance, en moyenne, de 1 h à 1 h 30 à Cordemais après le maximum d'élévation du niveau marin.

LE DOUAREC (1978) résume les variations de la position du front, en fonction des débits et des coefficients de marée (fig. 24 et 25). Sur ces figures, on remarque qu'en première approximation, la position géographique du front à pleine mer est une fonction exponentielle du débit fluvial. Elle sera donc très sensible aux faibles variations du débit en étiage. Ainsi, une baisse de débit de 300 m<sup>3</sup>/s à 200 m<sup>3</sup>/s entraîne une remontée du front salin de 9 km, alors qu'à 1 500 m<sup>3</sup>/s, pour une même diminution de débit (100 m<sup>3</sup>), elle ne sera que de 0.5 km. La prise en compte du seul débit fluvial s'avère insuffisante. En effet, au dessous de 1 000 m<sup>3</sup>/s, il est nécessaire d'intégrer les coefficients de marée dont le rôle devient important, alors que leur influence est négligeable au dessus de 2 000 m<sup>3</sup>/s. En étiage, par exemple pour un débit de 350 m<sup>3</sup>/s, la position du front de salinité varie de 10 km entre une marée de vives-eaux et une marée de mortes-eaux. De même, selon le L.C.H.F., la position du front de salinité peut varier de plusieurs kilomètres suivant que l'on est en "déchet" ou en "revif" et ceci pour un même débit et un même coefficient de marée. GALLENNE (1978) donne la répartition longitudinale des minima et maxima de salinité dans l'estuaire en fonction du débit (fig. 26). On y retrouve (approximativement), en conditions de débits moyens, les secteurs hydrologiques définis

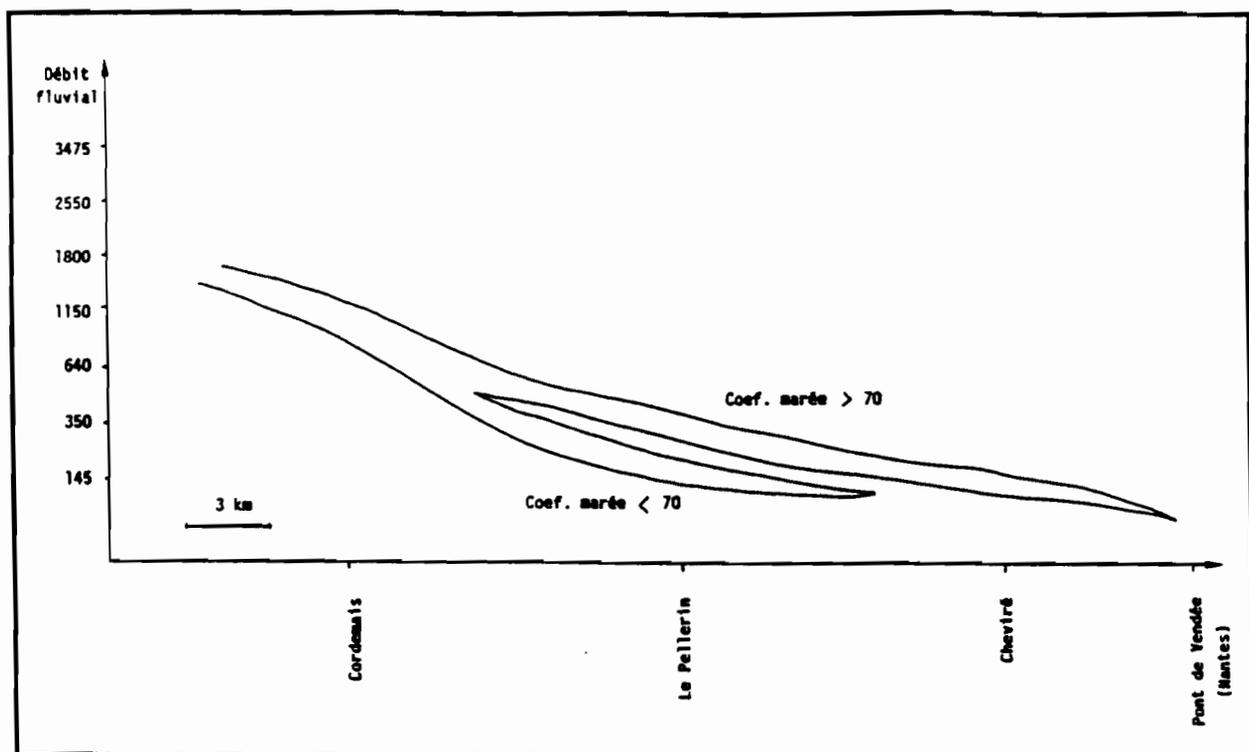


Figure 24 : Position géographique dans l'estuaire interne de la Loire du "front de salinité" ( $S = 5 \%$ ) en fonction du débit et du coefficient de marée (d'après LE DOUAREC, 1978).

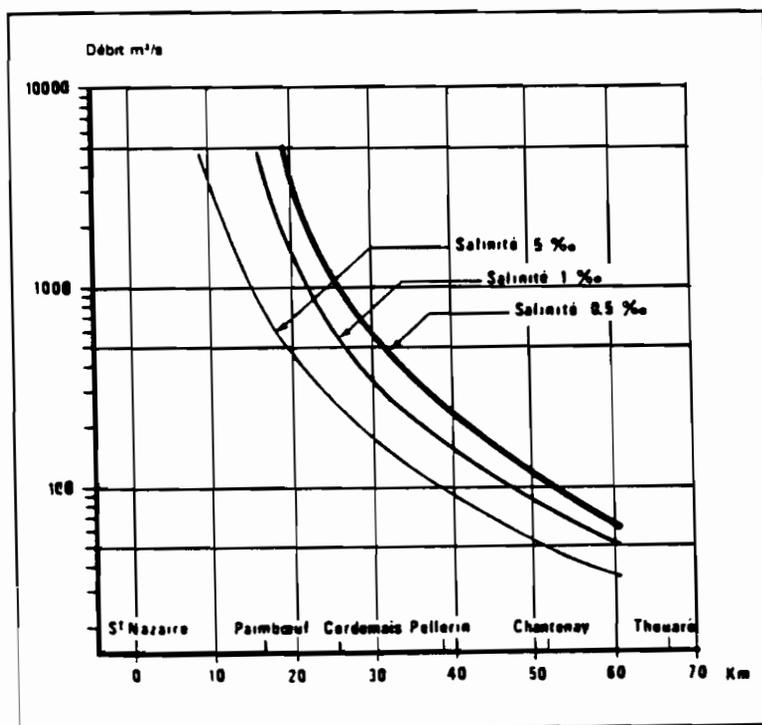


Figure 25 : Limites géographiques du front de salinité en fonction du débit, calculées sur les années 1976-1977 (d'après ANON., 1984 b)

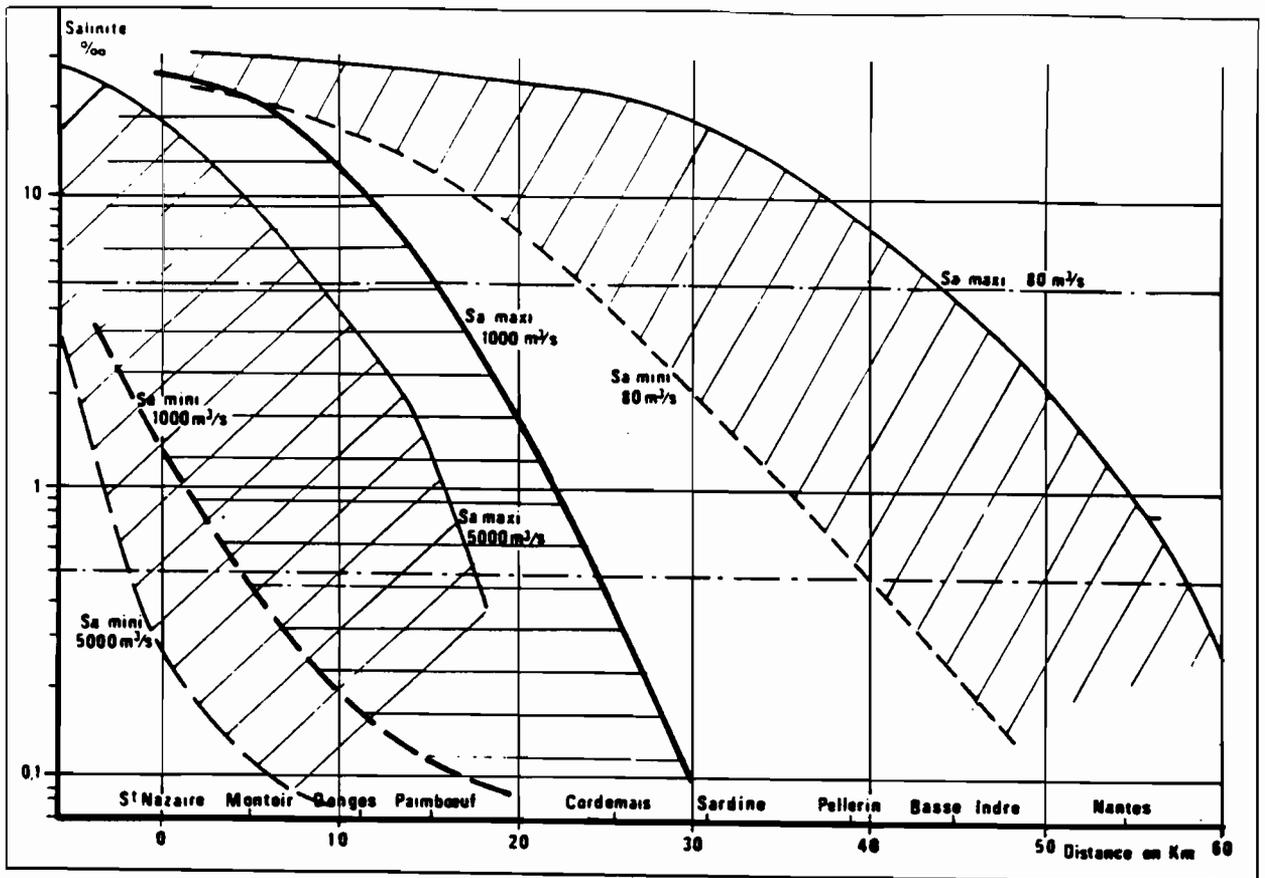


Figure 26 : Limites géographiques des salinités maximales et minimales dans l'estuaire de la Loire en 1976 (d'après GALLENNE, 1979).

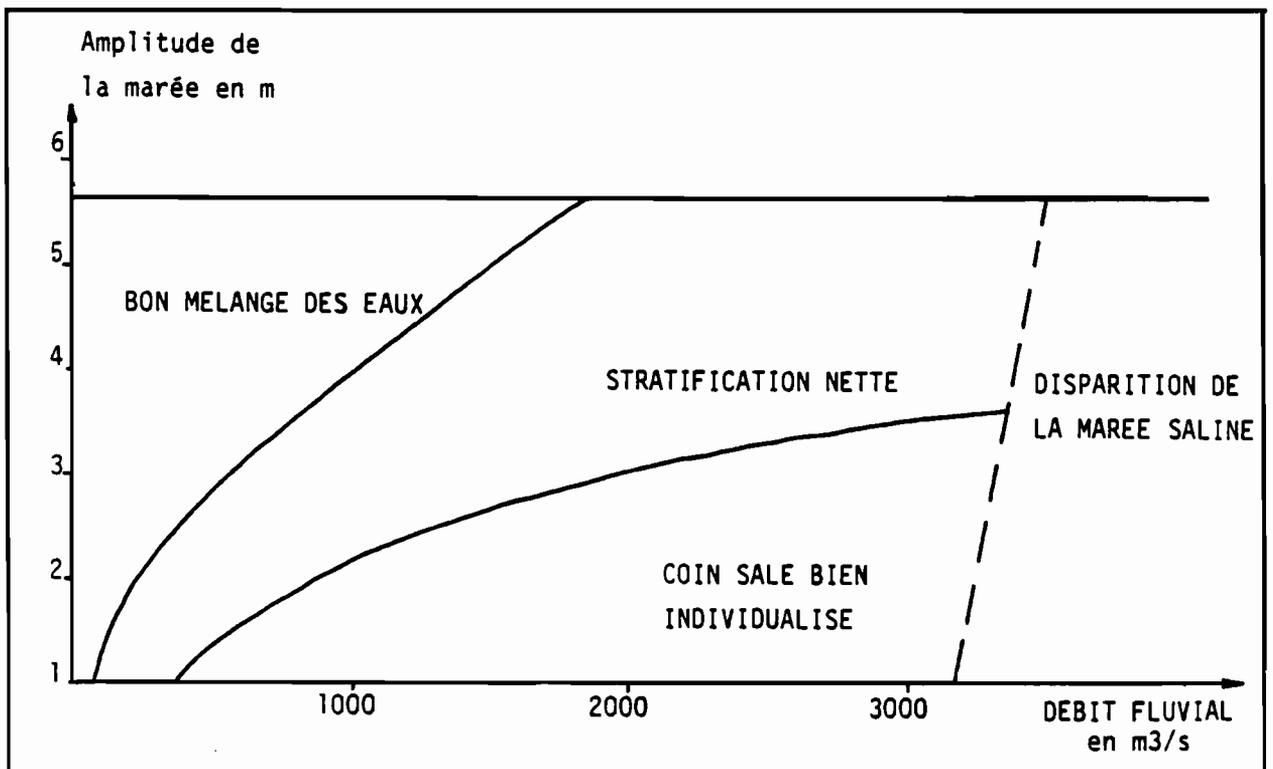


Figure 27 : Domaines de fonctionnement de l'estuaire de la Loire à St-Nazaire en fonction du débit et du coefficient de marée (mesuré selon l'amplitude de la marée).

par MARCHAND et al. (1983) pour l'étude écologique de l'estuaire de la Loire.

### 22.3 Stratification des eaux

Selon le degré de mélange des masses d'eau marines et fluviales, on distingue dans l'estuaire des gradients de salinité, plus ou moins accentués (longitudinaux et verticaux). En effet, le chimisme et la densité différente des eaux induit leur stratification par superposition lorsqu'elles entrent en contact. Selon la configuration de ces gradients, des espèces libres marines remontent facilement en amont de l'estuaire. De même, des espèces d'eau douce peuvent être emportées assez loin en aval. Leur survie dépendra de la permanence de la stratification initiale. Elle sera donc très aléatoire, les conditions hydrologiques étant très fluctuantes.

De façon très générale, on peut dire que le brassage des eaux est plus important en période de vives-eaux qu'en période de mortes-eaux. Le gradient de salinité est alors réduit, les eaux étant mélangées. En période de mortes-eaux, l'hydrodynamisme de la Loire (courants, déplacement des masses d'eaux,...) étant plus faible les eaux de salinités différentes ont tendance à se stratifier. Dans le premier cas, le système est dit mélangé, dans le second stratifié. Entre ces deux extrêmes, tous les cas de figure sont possibles en fonction du débit fluvial, des coefficients de marée et du lieu de l'estuaire considéré.

Si l'on se réfère aux travaux de PRITCHARD (1955), l'intrusion saline et les gradients qui en résultent déterminent schématiquement trois catégories d'estuaires :

- estuaire à coin salé où la stratification est maximale, l'eau douce s'écoulant au dessus de l'eau de mer plus dense. C'est le cas d'un estuaire sans marée par exemple ;
- estuaire partiellement mélangé où la stratification des eaux est plus ou moins nette. En général, les échanges entre l'eau douce et l'eau salée introduisent un gradient longitudinal (langue salée par exemple) ;
- estuaire homogène où le mélange des eaux douces et marines est parfait, le sel pénétrant dans l'estuaire par des processus "diffusifs". Ce cas est bien sur hypothétique.

Pour la Loire, la figure 27 indique la configuration schématique que peut avoir la circulation estuarienne en fonction de l'importance de la marée et du débit du fleuve (à St Nazaire). En débit moyen et en crue, la salinité pénètre en général au niveau du fond dans la partie aval de l'estuaire. Dans la partie amont, l'intrusion se fait généralement par une "langue salée" à mi-profondeur.

La stratification des eaux est en général caractérisée par la valeur d'un indice. LE DOUAREC et OTTMANN (1979) préconisent celui de HANSEN et RATTRAY (1967) dont la valeur pour l'estuaire de la Loire peut varier de  $I.S. = 3$  pour une stratification excellente à  $I.S. \leq 0$  pour une très faible stratification.

LE DOUAREC (1978) a dressé un tableau synthétique montrant les divers états de l'estuaire interne de la Loire en fonction du débit et du coefficient de marée, tant au point de vue de la stratification des masses d'eau que de la position du front salin et de ses variations (Tab. 6).

Ce tableau montre combien les fluctuations des divers paramètres sont importantes selon les conditions hydrodynamiques rencontrées. Ces fluctuations importantes et rapides font de l'estuaire un écosystème original, où les conditions de vie des organismes sont étroitement liées aux conditions hydrologiques.

#### 22.4 Bouchon vaseux et crème de vase

La présence de matériel en suspension en plus ou moins grande abondance est la seconde caractéristique des estuaires après la salinité, dont la position du front conditionne précisément certaines accumulations turbides qui se forment par floculation à ce niveau. Parmi celles-ci, le "bouchon vaseux" et la "crème de vase" représentent deux aspects d'un seul et même phénomène turbide et qui a été étudié en Loire par GALLENNE (1974).

##### a - Bouchon vaseux

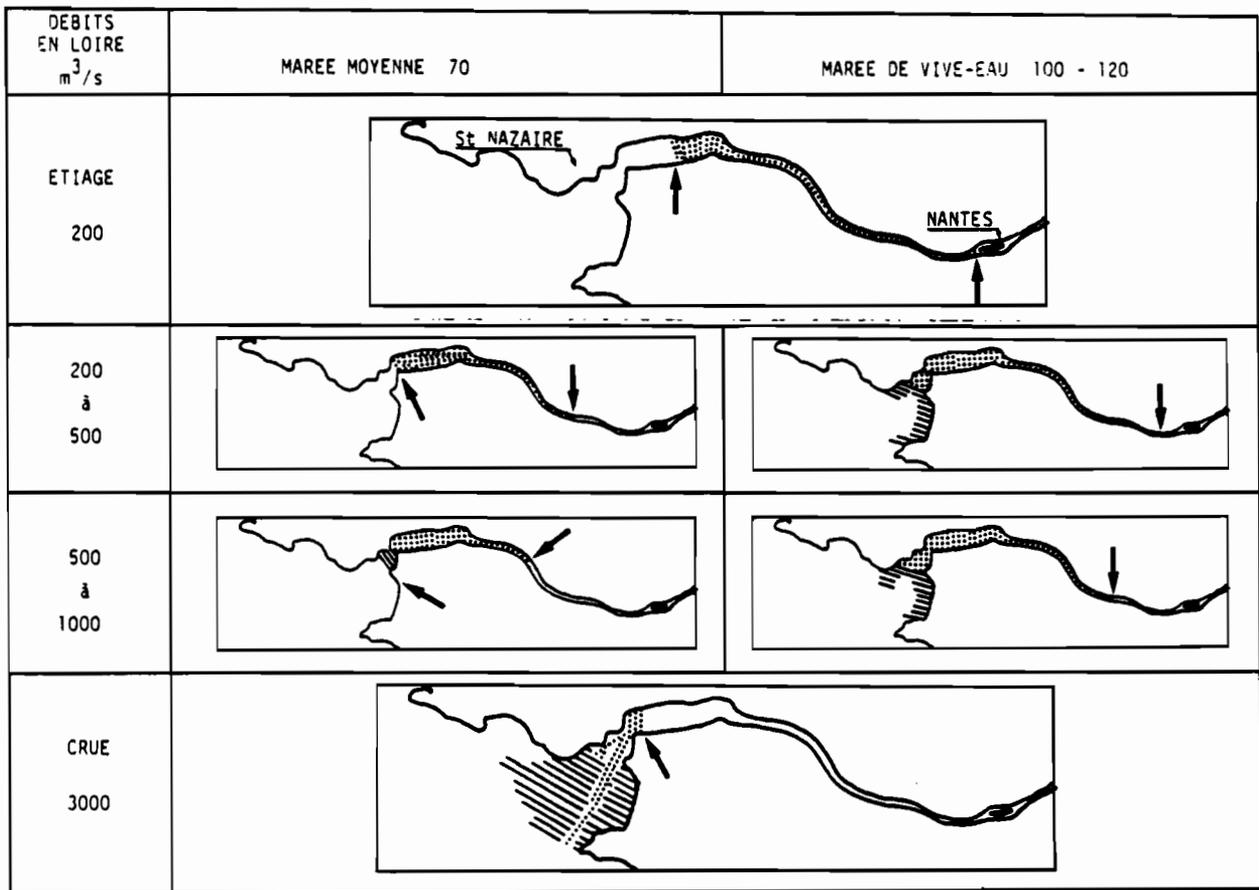
Dans l'estuaire de la Loire, c'est la zone où les turbidités sont supérieures à 50 mg par litre (ou supérieures à 80 - 100 mg/l). Cette accumulation peut avoir de 20 à 40 km de long selon les saisons, se déplace dans tout l'estuaire selon les débits fluviaux et les coefficients de marée. En effet, il accompagne fidèlement le déplacement des masses d'eaux (fig. 28). En général, le bouchon vaseux, qui occupe toute la tranche d'eau, est situé de part et d'autre du front de salinité, souvent déporté en amont de ce dernier.

##### b - Crème de vase

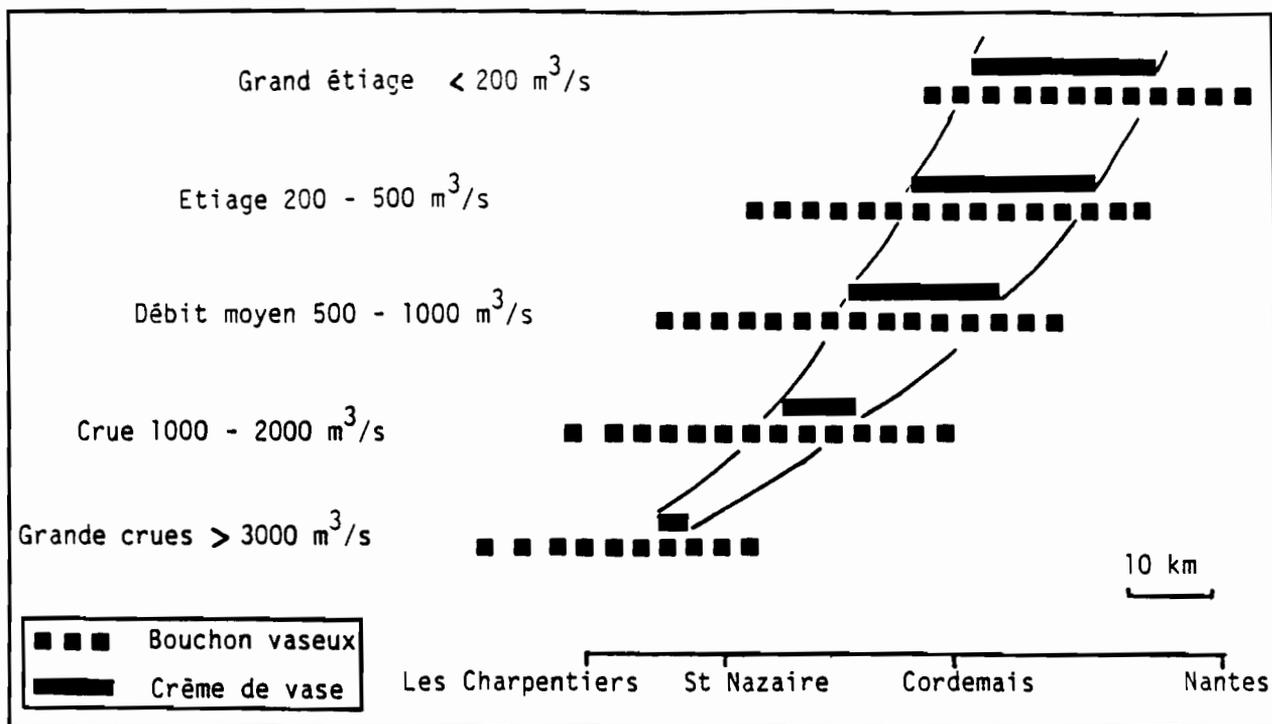
Dans certaines conditions dynamiques, notamment aux étales, il se produit une décantation du bouchon vaseux. Il se crée alors, au niveau du fond, une boue fluide dont la concentration varie en moyenne de 100 à 150 g/l, mais pouvant atteindre localement 400 à 500 g/l. L'épaisseur de cette crème sur le fond est de 3 m en moyenne. Elle peut se réduire à 1 m en crue ou atteindre 5 m dans certains creux en étiage. La longueur de cette crème de vase est à peu près proportionnelle à celle du bouchon vaseux, de 1/3 à 1/2 au maximum et se trouve localisée autour du centre de gravité de ce dernier. Le centre du

Tableau 6 : Evolutions de quelques caractéristiques du front de salinité en fonction des débits et des coefficients de marée (d'après LE DOUAREC, 1978)

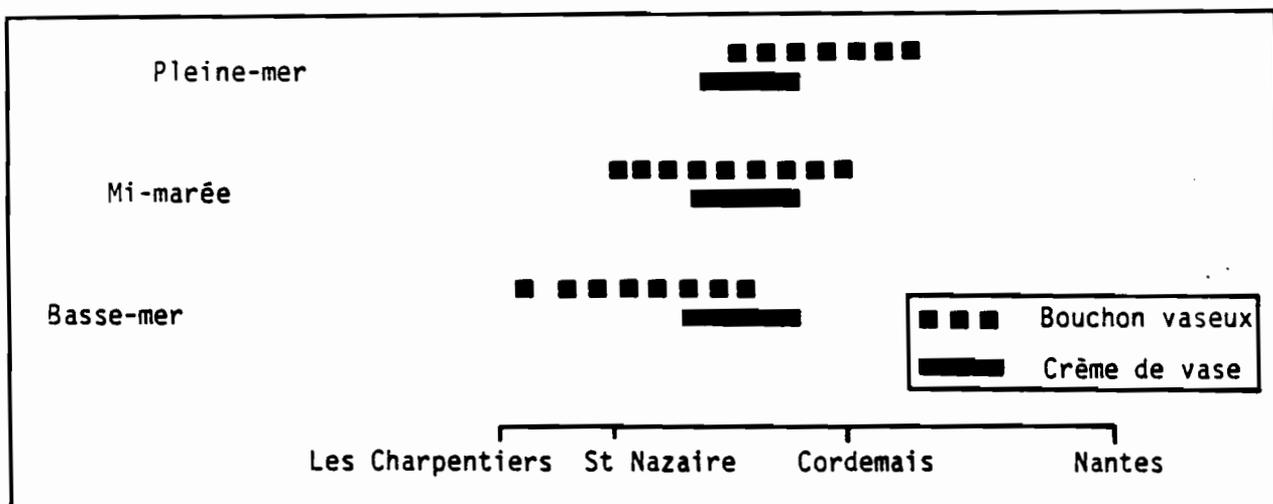
Débits	Coef.	Stratification	Gradients longitudinaux	Inclinaison des isohalines	Extension du front	Déplacement entre P.M et B.M	Formations turbides	Type de l'intrusion
Crue $> 1500 \text{ m}^3/\text{s}$	$\geq 70$	Bonne $1.S. > 2$	0,7-1,5 g/l/km	Isohalines très inclinées surtout en surface. Plus redressées à mi-profondeur et au fond.	2 - 5 km entre fond et surface	5 - 7 km	C.V. expulsée B.V. très peu développé (en partie expulsé)	Coin salé (pénétration par le fond ou partiellement mélangé)
Crue $> 1500 \text{ m}^3/\text{s}$	$< 70$	Excellente $2 < 1.S. \leq 3$	1,4 - 4 g/l/km	Isohalines très inclinées et même couchées entre la surface et la mi-profondeur (accentuation en jusant)	4 - 10 km entre fond et surface	5 km	C.V. expulsée à peu importante B.V. peu développé	Coin salé (pénétration par le fond)
Débits moyens $1500 \text{ m}^3/\text{s}$ $Q_f$ $350 \text{ m}^3/\text{s}$	$\geq 70$	Assez bonne $0,6 \leq 1.S. < 1,8$	0,7 - 1 g/l/km	Isohalines redressées au fond, inclinées en surface	1 - 4 km entre fond et surface	15 km	C.V. détruites B.V. très dével.	Partiellement mélangé (pénétration à mi-prof.)
	$< 70$	Très bonne $1 \leq 1.S. < 2,8$	1 - 3 g/l/km	Isohalines inclinées et couchées en surface	2 - 9 km entre fond et surface	10 km	C.V. très importante B.V. très peu dével.	Coin salé (pénétration par le fond)
Etiage $< 350 \text{ m}^3/\text{s}$	$\geq 70$	Très faible $0 \leq 1.S. < 0,5$	0,5-0,7 g/l/km	Isohalines verticales dans la majorité des cas, sauf en jusant	0 - 2 km entre fond et surface	19 - 22 km	C.V. détruite sauf dans les soulées B.V. extension maximale	Bien mélangé à partiellement mélangé (pénétration sur toute la verticale)
Etiage $< 350 \text{ m}^3/\text{s}$	$< 70$	Faible $0,5 \leq 1.S. < 1,5$	1 - 1,5 g/l/km	Isohalines redressées près du front mais inclinées en aval	0,5 - 3 km entre fond et surface	13 - 14 km	C.V. extension maximale B.V. très réduit	Partiellement mélangé à stratifié (pénétration par le fond ou sur la vert



**Figure 28** : Déplacements saisonniers du bouchon vaseux dans l'estuaire de la Loire. Les limites sont indiquées par des flèches. Les pointillés représentent le bouchon vaseux et la trame en tiretés symbolise sa dilution dans l'estuaire externe (d'après GALLENNE, 1980).



**Figure 29 :** Déplacements saisonniers (liés au débit fluvial) du bouchon vaseux et de la crème de vase, en conditions de coefficient de marée moyen (d'après OTTMANN, 1978).



**Figure 30 :** Déplacements tidaux du bouchon vaseux et de la crème de vase, en conditions de débit et coefficient moyens (d'après OTTMANN, 1978).

bouchon vaseux coïncidant à peu près avec le front de salinité, la crème de vase, quand elle existe, se situe juste en aval du front à pleine mer et en amont à basse mer. Elle suit donc les déplacements tidaux et saisonniers de ce dernier (fig. 29 et 30). En période d'étiage, elle est localisée entre le Pellerin (PK 38) et Cordemais (PK 26), où elle atteint son maximum d'extension ; en débit moyen entre Cordemais et Paimboeuf (PK 15) ; en crues (débit supérieur à 1 000 m<sup>3</sup>/s), elle se situe au niveau de Montoir (PK 5). Pour des débits très importants, la crème de vase est détruite.

On conçoit les conséquences que peut présenter cette crème de vase et le bouchon vaseux sur la sédimentologie, la fixation des polluants, les captages d'eaux en Loire ainsi que sur la flore et la faune. D'un point de vue biologique, ceci se traduit, entre autres choses, par :

- une faune relativement pauvre et adaptée au milieu vasicole (lumière et teneur en oxygène faible) ;
- une absence de plancton dans la crème de vase et une faible proportion dans le bouchon vaseux ;
- une concentration de polluants chimiques et de bactéries ;
- une faible concentration en oxygène dissous d'où une diminution des possibilités d'épuration des effluents industriels et une mortalité de poissons.

En particulier, l'oxygène dissous est en quantité réduite au niveau du bouchon vaseux et ne peut plus être régénéré par la miniflore chlorophyllienne. Il peut s'ensuivre de grandes mortalités de poissons si par exemple la température s'élève fortement (27 à 29° pour les eaux de l'estuaire en 1975 !). Ainsi, la présence du bouchon vaseux est un obstacle au développement biologique et à la pêche qui en découle, comme le savent bien les pêcheurs. Les poissons devant séjourner un certain temps dans l'estuaire au cours des saisons critiques (comme l'été), risquent de pâtir de ces conditions hydrodynamiques particulières. C'est notamment le cas pour l'Eperlan, dont les jeunes de l'année (groupe 0) restent dans l'estuaire interne et ont donc, en été, à faire face à des températures élevées liées à des conditions hydrobiologiques critiques. Ces facteurs sont certainement la cause d'une mortalité naturelle élevée dans ce groupe d'âge.

En amont de Nantes, ces phénomènes turbides perdent de leur activité. Cependant, dans la zone d'influence des marées et lorsque les conditions hydrologiques s'y prêtent (étiage et fort coefficient de marée), il se produit un engorgement plus important des zones latérales et des boires (zones à faible circulation d'eau). Or, ces zones présentent un intérêt écologique important puisqu'elles servent de frayères à la faune ichtyologique et notamment à l'Eperlan. De plus, ces zones sont sous l'influence directe du marnage (possibilités d'assèchement temporaire). Les oeufs sont donc doublement

menacés par l'envasement et l'assèchement. De plus, l'exploitation actuelle du fleuve (extraction massive de sable), l'érosion accrue des terres et prairies riveraines depuis le remembrement aggrave ces perturbations.

### 22.5 Courants de marée

Ils ont été étudiés en Loire par MAUVAIS (1971), SALOMON (1972) et le L.C.H.F. (1977). On trouvera dans OTTMAN (1978) une synthèse de ces travaux (ainsi que toutes les conditions hydrologiques de l'estuaire de la Loire).

Les courants et particulièrement les déplacements alternatifs des masses d'eaux sont importants à connaître pour appréhender par exemple les mouvements des particules planctoniques (dont les larves de poissons notamment et celles d'Eperlan en particulier). BERTHOIS (1964) a montré qu'il fallait entre 10 et 15 jours selon les débits du fleuve pour qu'une particule aille de Nantes (PK 52) à St Nazaire (PK 0) et soit expulsée dans l'estuaire externe (fig. 31). En crue, 24 heures semblent suffisantes. La figure 32 donne la droite théorique de propagation des eaux douces entre Montjean et l'embouchure selon le débit du fleuve. Cette courbe peut donner une indication de la durée de descente passive des larves d'Eperlans entre les frayères, situées en eau douce et l'estuaire interne, lieu de grossissement, selon le débits du fleuve au moment de la naissance (mars - avril : période de crues).

### 22.6 Températures, pH et Oxygène dissous

Températures : la température de l'eau de l'estuaire est sous l'influence étroite du phénomène de la marée et de l'apport d'eau du fleuve. En général, les températures les plus basses sont atteintes au mois de janvier (4 - 8° C) et les plus hautes en août (17 - 23° C).

pH : le pH est également lié de façon étroite à la marée et oscille en moyenne entre 7.5 et 8.4 .

L'oxygène dissous : il est bien connu que l'oxygène dissous diminue rapidement avec la température et avec la salinité selon des lois précises. Dans un estuaire se produit donc, surtout en période d'étiage, une brusque diminution de l'oxygène dans les zones de transition entre les eaux douces et les eaux salées (5 à 10 % d'eau de mer). C'est généralement la zone qui correspond à la partie amont du bouchon vaseux (fig. 33). Ces baisses brutales de la teneur en oxygène, jointes à l'élévation de la température des eaux sont, entre autres, responsables des fortes mortalités de poissons observées l'été entre Basse-Indre (PK 45) et Cordemais (PK 26) (certaines années, comme en 1975 par exemple).

De plus, sous faible teneur en oxygène, les seuils de toxicité de substances léthales ou subléthales sont considérablement et significativement abaissés (WUHRMANN et VOKER, 1955 ; LLOYD, 1961 ; LLOYD et SWIFT, 1976 ; DETHLEFSEN et Von WESTERNHAGEN, 1983). Il ne faut pas oublier non plus

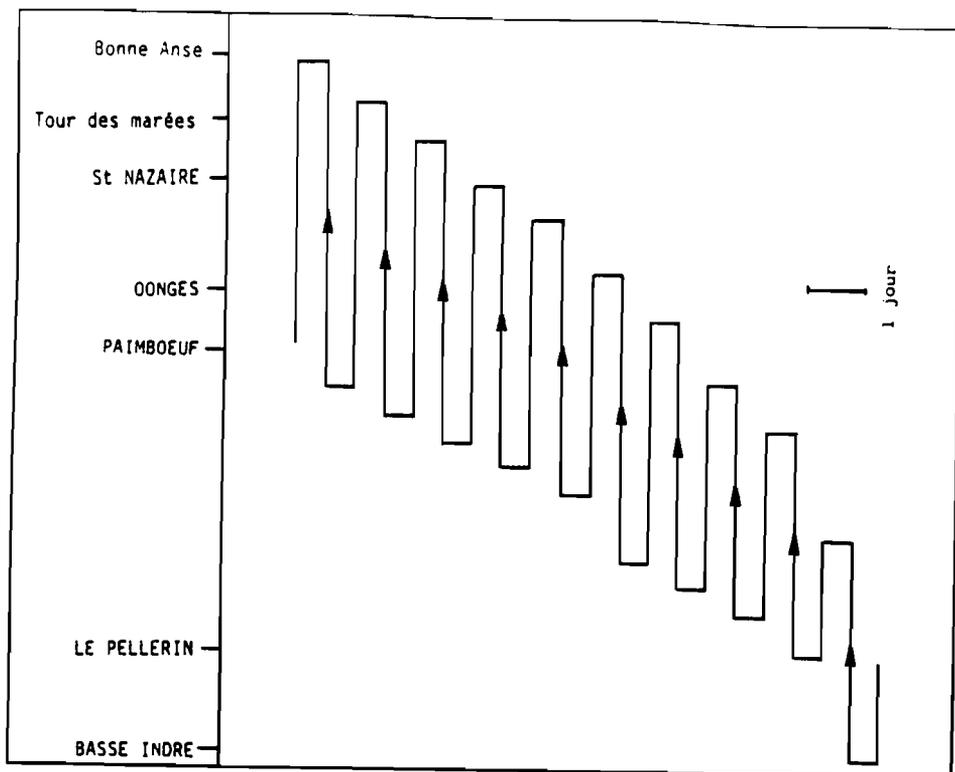


Figure 31 : Schéma des déplacements de la tranche d'eau entre Basse-Indre et l'estuaire externe (d'après BERTHOIS, 1964)

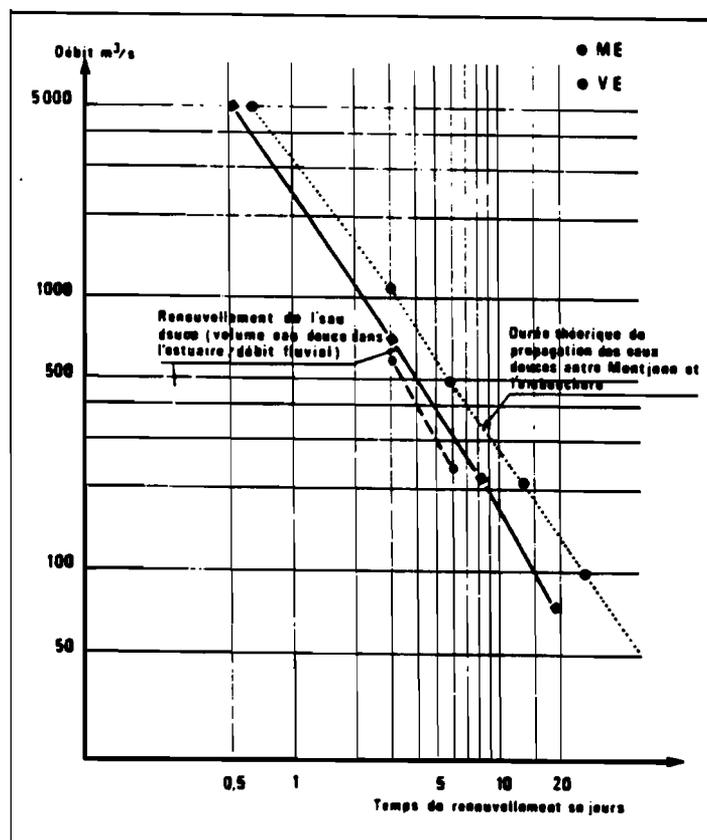
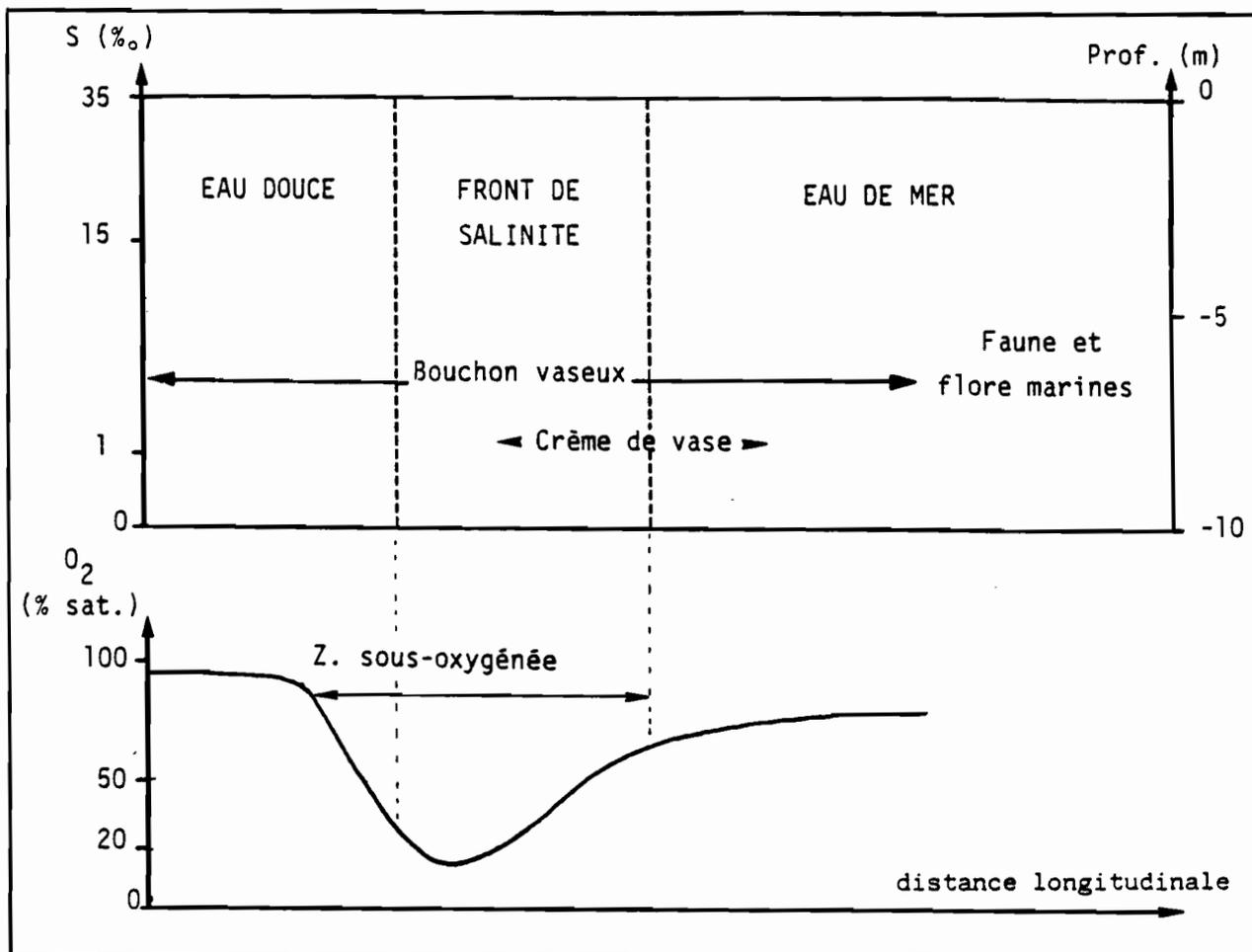


Figure 32 : Durée théorique de propagation des eaux douces entre Montjean et l'embouchure de l'estuaire de la Loire (d'après ANON., 1984 b).



**Figure 33 :** Oxygène dissous et conditions hydrologiques de l'estuaire de la Loire. La zone sous oxygénée correspond à la présence du bouchon vaseux, dépendant elle même du front de salinité qui induit de fortes floculations à son niveau.

que la capacité d'auto-épuration du milieu est limitée et qu'une surcharge de matière organique lorsque les conditions sont favorables (eaux stratifiées, température élevée,...) peut augmenter considérablement le manque d'oxygène.

### 3 - CARACTERISTIQUES DU MILIEU PENDANT LA PERIODE D'ETUDE

La période d'étude a débuté en Avril 81 et s'est déroulée en trois phases d'inégales importance :

- 1- d'Avril 81 à Octobre 82 : Etude de l'ichtyofaune estuarienne, depuis l'estuaire externe jusqu'à l'île des Masses (PK 31), à l'aide de séries de chalutages expérimentaux réalisées mensuellement.
- 2- Quelques pêches complémentaires effectuées en 1983 :
  - . sur les lieux de reproduction (aux environs de Mauves/Loire, en amont de Nantes) ;
  - . au niveau de la centrale E.D.F. de Cordemais (PK 26), entre Nantes et Paimboeuf (pêches régulières bi-mensuelles) ;
  - . des chalutages sur 12 et 24 heures (juin 83) en estuaire interne (PK 5) et externe.
- 3- Quelques observations au moment de la reproduction (février - mars), au niveau de Mauves/Loire (PK 72) (lieu présumé des frayères) en 1983, 1984 et 1985.

On ne développera pas ici les caractéristiques abiotiques des stations au moment des échantillonnages (ceci sera exposé dans le chapitre sur l'échantillonnage) mais on indiquera les tendances générales et l'évolution des paramètres qui sont déterminants pour l'écologie de l'ichtyofaune estuarienne : le débit du fleuve, les salinités, la température, la teneur en oxygène dissous ainsi que la position du bouchon vaseux.

#### 3.1 - Le débit fluvial

La figure 34 représente les variations du débit de la Loire entre avril 1981 et fin 1983. Ces variations peuvent être comparées à la courbe des débits moyens calculée sur plus de cent ans (1866-1979) afin de caractériser les variations saisonnières.

On constate :

- en été 1981 : des crues anormales qui n'induisent qu'un étiage tardif, de la mi-août à fin septembre ;

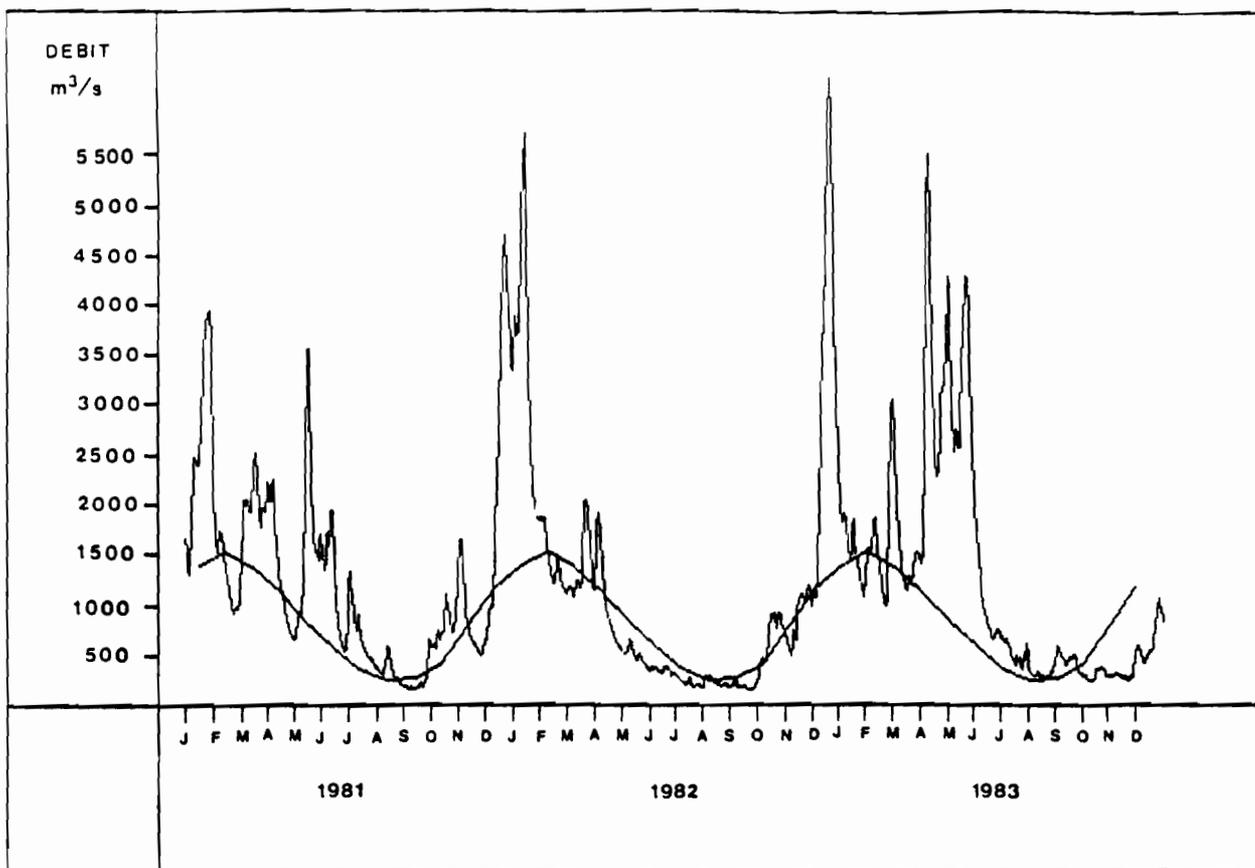


Figure 34 : Variations journalières du débit de la Loire à Montjean durant la période d'étude, entre avril 1981 et fin 1983, comparées à l'oscillation des débits mensuels moyens calculés entre 1866 et 1979.

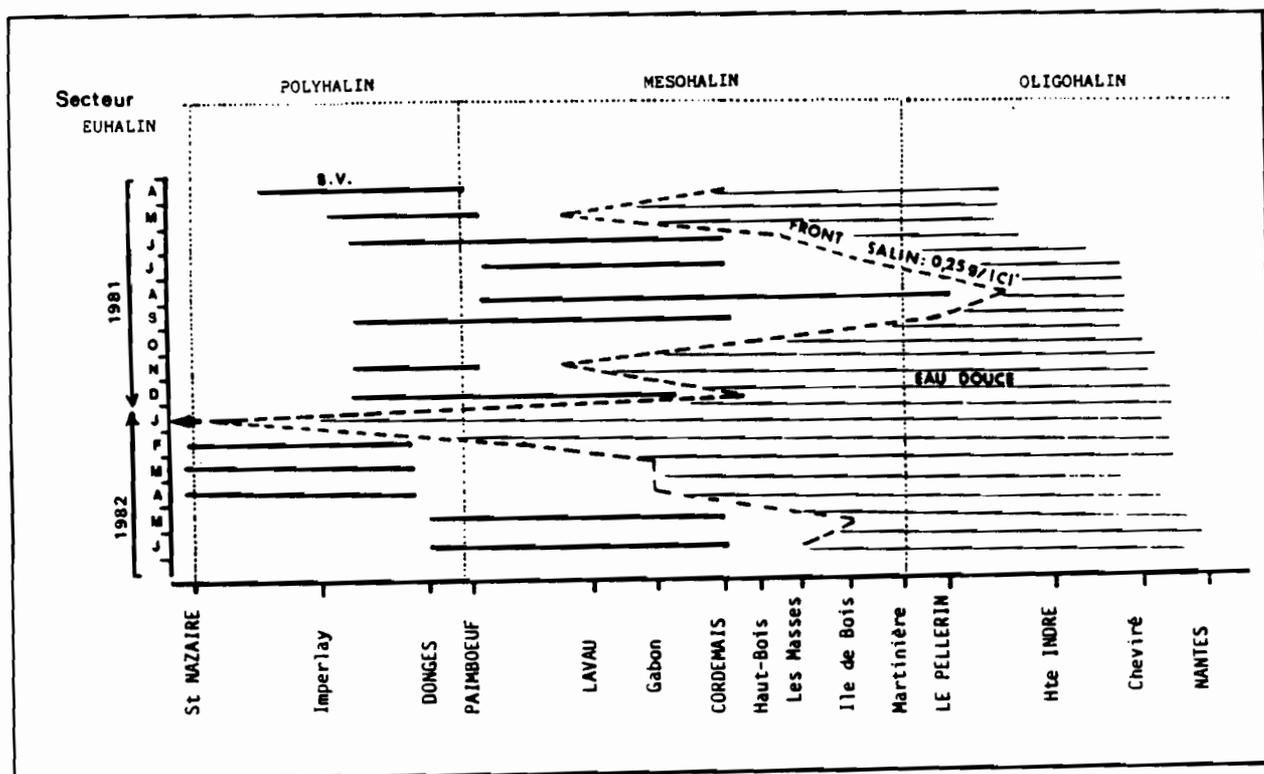


Figure 35 : Variations saisonnières des déplacements du front salin ( $S = 5 \%$ ) et du bouchon vaseux d'avril 1981 à juin 1982 (d'après MARCHAND et al., 1983).

- en hiver 1981-82 : des crues exceptionnelles se produisent en janvier (débit > 4 000 m<sup>3</sup>/s) ;
- en été 1982 : un étiage plus prononcé que la normale, qui débute très tôt (mi-mai au lieu de juillet) et se prolonge jusqu'en octobre ;
- en hiver 1982-83 et printemps 1983 : des crues exceptionnelles et prolongées, particulièrement en décembre 1982 et d'avril à juin 1983.

### **3.2 - Déplacements du front salin et du bouchon vaseux**

Leurs déplacements sont fonction du débit fluvial et du coefficient de marée : en étiage (généralement l'été), le front de salinité progresse vers l'amont (septembre 1981, août 1982, octobre 1983, etc...) alors qu'il est repoussé vers l'aval durant les crues hivernales et printanières. Le bouchon vaseux étant lié à l'existence du front de salinité, ses déplacements et son importance (extension) seront fonction des mêmes paramètres. Généralement, le bouchon vaseux se situe entre Paimboeuf (PK 15) et Le Pellerin (PK 38) (secteur méso à oligohalin) en étiage et son extension est maximale, alors qu'il est repoussé au niveau de St Nazaire (PK 0) (secteur polyhalin à marin) lors des périodes de crues. En période de débits moyens, sa situation est intermédiaire (secteur polyhalin entre Paimboeuf et St Nazaire). La figure 35 schématise les variations saisonnières des déplacements du front salin et du bouchon vaseux d'avril 1981 à juin 1982 (d'après MARCHAND et al., 1983).

### **3.3 - Stratification des eaux**

Dans l'estuaire externe, les eaux marines et fluviales sont partiellement mélangées, sauf en période de crues exceptionnelles (janvier 1982, décembre 1982, avril 1983).

Dans l'estuaire interne, on distingue :

- en amont du feu du Haut Bois (en amont de Cordemais), il y a toujours un bon mélange des eaux (pas de stratification) quelles que soient les conditions hydrologiques ;
- en aval du Haut Bois, la stratification des eaux est plus ou moins accentuée selon les conditions hydrologiques :
  - . Débits moyens : mélange partiel avec quelquefois pénétration d'une langue salée intermédiaire.

- . Etiage : assez bon mélange des eaux.
- . Crues : stratification nette avec formation d'un coin salé (en profondeur) à chaque marée montante.

Ainsi, d'avril 1981 à fin 1983, on peut résumer les conditions de l'estuaire interne de la façon suivante :

Avril 81	: Mélange assez bon
Mai 81	: Stratification avec coin salé
Juin 81	: Mélange assez bon
Juillet à Décembre 81	: Mélange partiel à bon
Janvier à Février 82	: Stratification nette
Mars à Mai 82	: Mélange partiel
Juin à Novembre 82	: Bon mélange au front salin, stratification en aval
Décembre 82 à Juin 83	: Stratification
Juillet à Décembre 83	: Mélange partiel

### 3.4 - Salinités

En plus des caractéristiques du front salin et de la stratification des eaux, on doit s'intéresser aux conditions de salinité moyennes qui règnent dans l'estuaire.

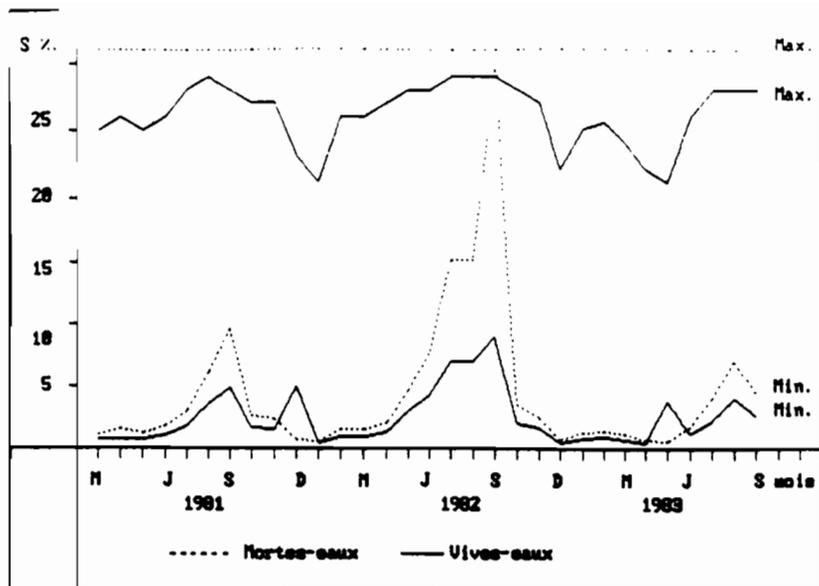
On a vu que, globalement, l'estuaire de la Loire pouvait être divisé en secteurs caractérisés par leur hydrochimie. Cependant, selon les conditions de débit et de marée, ces caractéristiques peuvent évoluer rapidement.

Des abaques (GALLENNE, 1980) permettent de calculer approximativement des courbes enveloppes des salinités (maximales, c'est-à-dire à pleine mer et minimales, c'est-à-dire à basse mer) en différents points de l'estuaire.

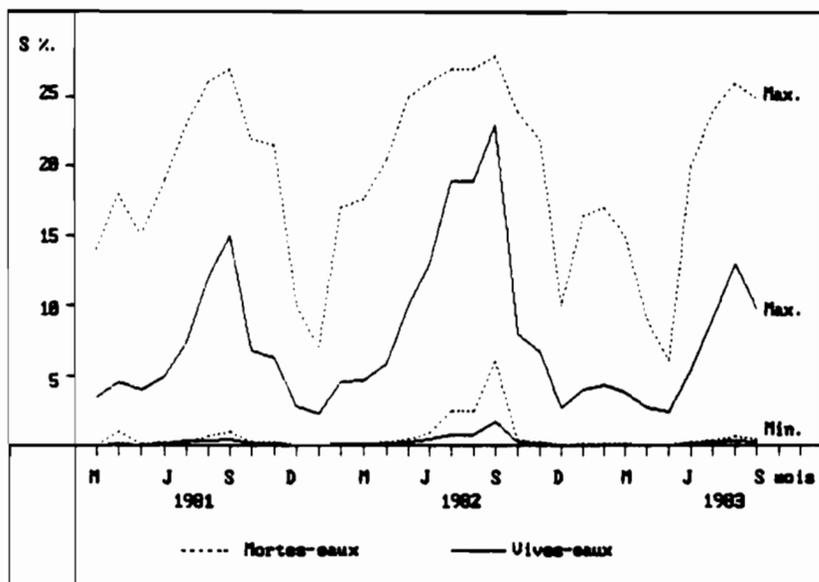
La figure 36 donne les courbes enveloppes des salinités pour la période 1981-1983 en trois points géographiques caractéristiques de l'estuaire.

On constate que :

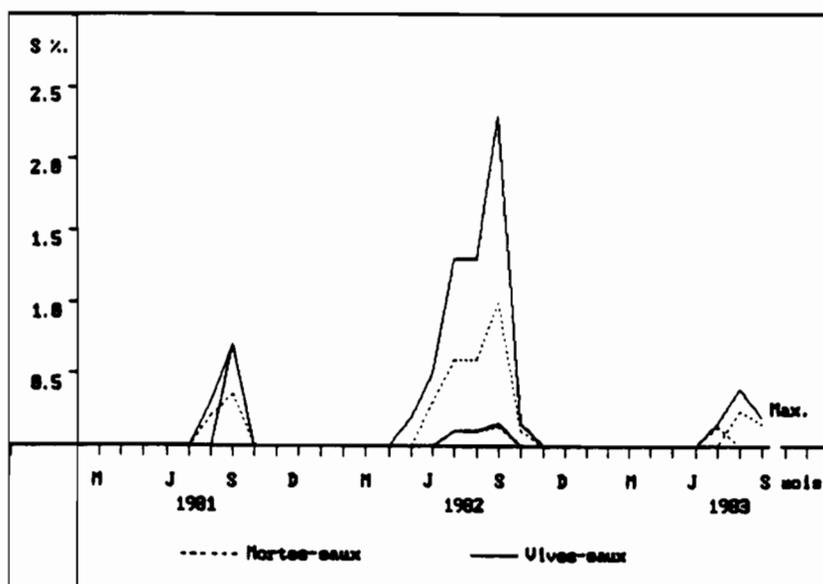
- Au niveau de St Nazaire (PK 0), les salinités maximales oscillent entre 28 ‰ et 32 ‰, sauf en période de crues où elles chutent à 22 ‰. Les salinités minimales sont comprises entre 0.3 et 0.3 ‰, sauf en étiage où le milieu reste salé (16 ‰ en septembre 1981 et 8 ‰ en juin 1982 par exemple). Ce secteur est donc typiquement maritime, sauf en période de fortes crues où il devient polyhalin à pleine mer, mésohalin (voir oligohalin) à basse mer.
- Au niveau de Paimboeuf (PK 15), l'influence fluviale est plus nette : les salinités maximales oscillent entre 10 et 20 ‰, sauf en période de crue (8 ‰ en janvier 1981) et en étiage (27 ‰ en juin 1982). A basse mer, les



a



b



c

Figure 36 : Courbes enveloppes des salinités au niveau de St-Nazaire (a), Paimboeuf (b), Le Pellerin (c).

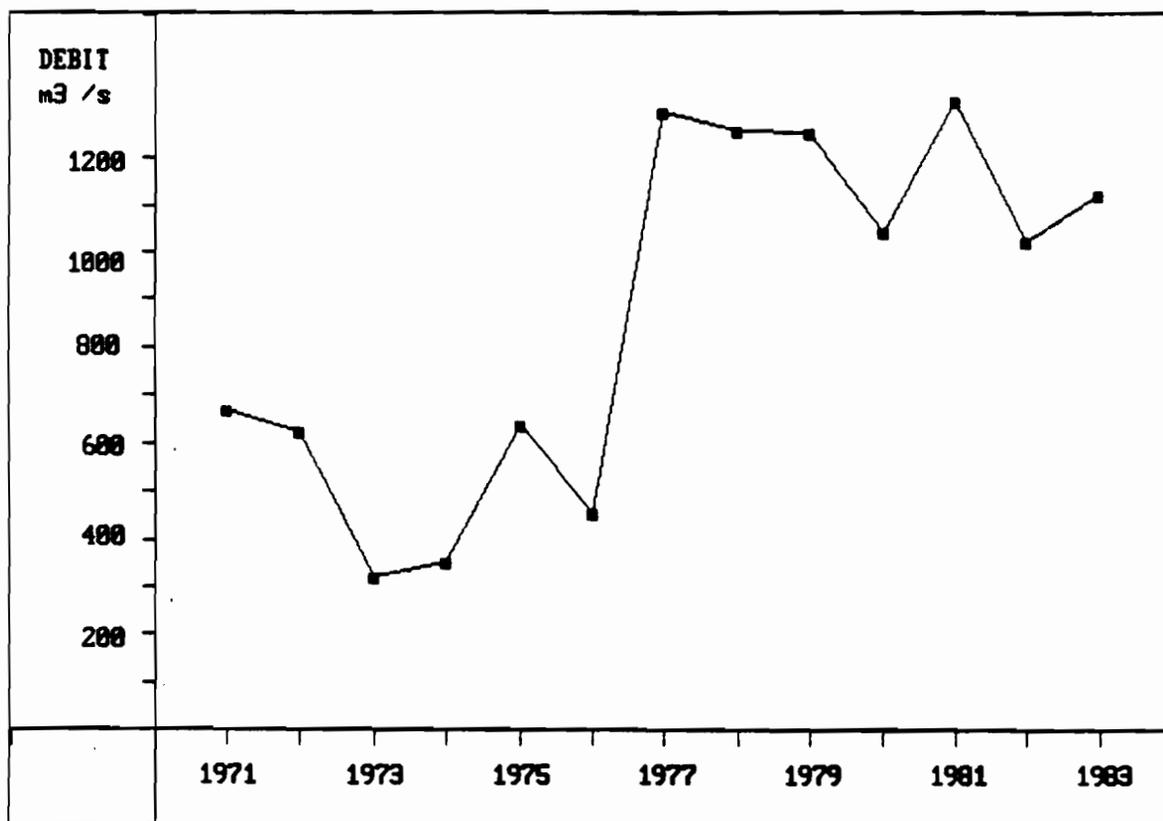


Figure 37 : Débits moyens annuels de la Loire entre 1971 et 1983.

salinités sont faibles.

Ce secteur est donc polyhalin, sauf en période de crues où il peut devenir mésohalin.

- Au niveau du Pellerin (PK 37), l'influence de la Loire est dominante. Le milieu est quasi-dulcicole, sauf en période d'étiage où il devient oligohalin.

Entre Paimboeuf et le Pellerin (au niveau de Cordemais, PK 26), le milieu est mésohalin en période de débits moyens (salinités comprises entre 10 et 15 ‰) mais devient oligohalin (voire dulcicole) en période de crues et polyhalin en étiage (17 ‰ de salinité à Cordemais en juin 1982) (MARCHAND et al., 1983).

### 3.5 - Climat

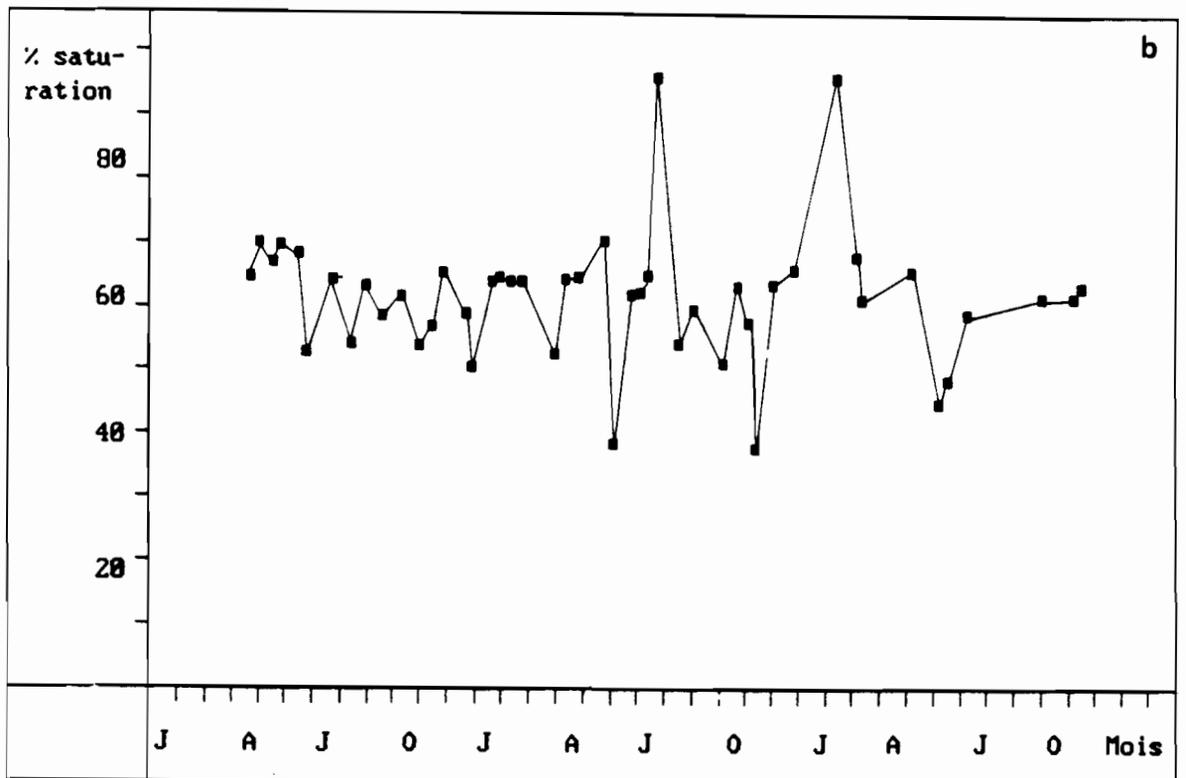
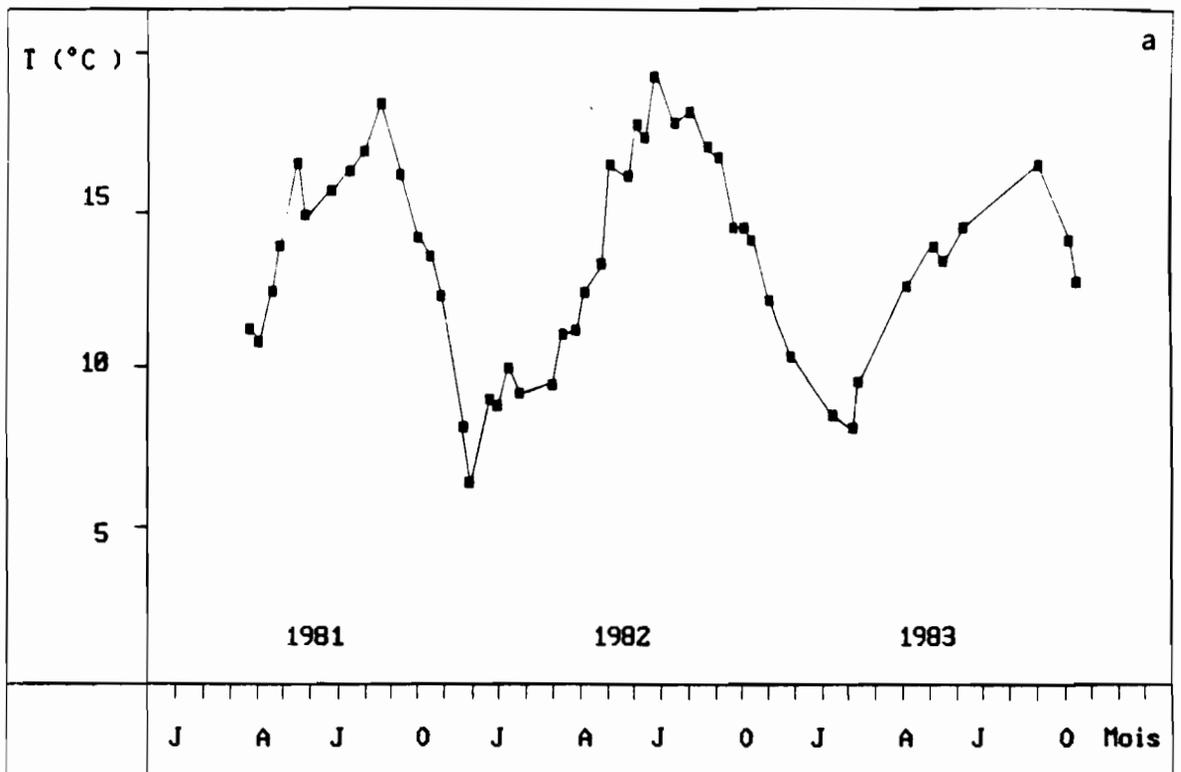
De 1981 à 1983, les températures atmosphériques sont restées proches des températures moyennes, avec des tendances plus chaudes en hiver 1981-82 (+1.6° C) et en été 1982.

La pluviométrie sur la zone estuarienne a été supérieure à la moyenne entre 1981 et 1983 (respectivement 881 mm, 994 mm et 725 mm/an contre 736 mm pour la moyenne), particulièrement en fin 1981 et durant l'année 1982. Ceci traduit le phénomène d'années "humides" que l'on constate depuis 1977 et qui se répercute au niveau du débit moyen annuel de la Loire (fig. 37).

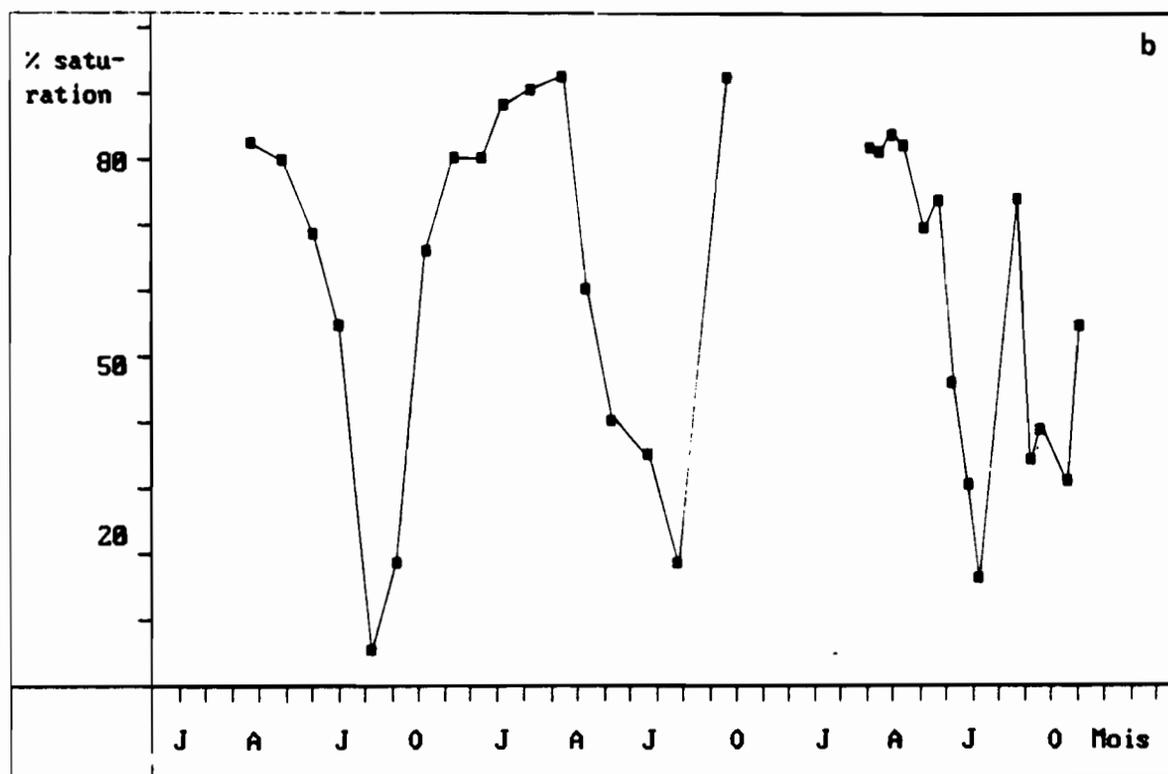
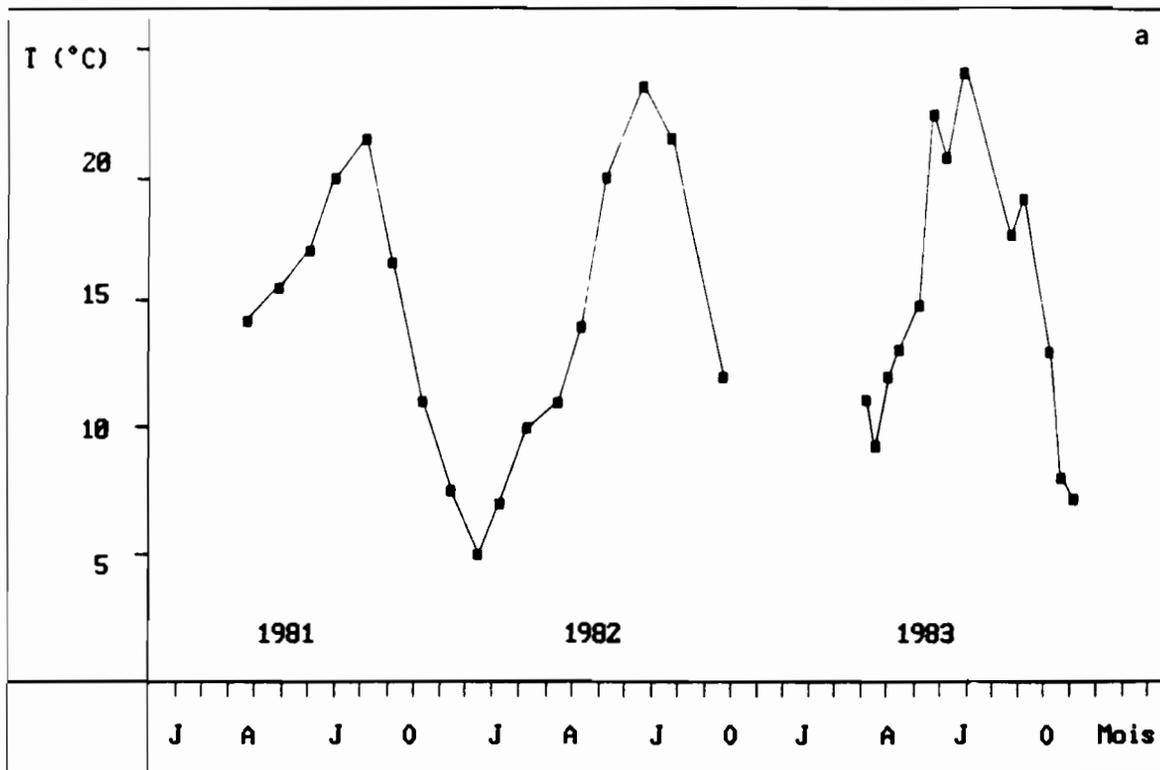
### 3.6 - Température de l'eau - oxygène dissous

Les figures 38 et 39 représentent les températures de l'eau au fond (a) et le pourcentage de saturation de l'oxygène dissous (b) en deux points de l'estuaire (à St Nazaire (PK 0) et à Cordemais (PK 26)) au moment des pêches effectuées durant la période d'étude. Les températures varient entre 5° C en hiver et plus de 20° C en été aussi bien à Cordemais qu'à la station du Réseau National d'Observation (R.N.O.) de Villès-Martin (= St. Nazaire). Les températures enregistrées par le R.N.O. restent cependant légèrement plus faibles en été que plus en amont.

Le cycle de l'oxygène dissous est caractéristique au niveau de Cordemais où l'on constate le déficit estival dont on a déjà parlé, ceci pour les trois années 1981, 1982 et 1983. Au niveau de Villès-Martin, l'eau semble être suffisamment oxygénée (60 ‰ de saturation en moyenne). On constate cependant un léger déficit estival. Le rôle du bouchon vaseux est donc bien mis en évidence au niveau de Cordemais, où il agit en synergie avec les fortes températures estivales et crée un fort déficit en oxygène dissous. Ce qui est moins le cas au niveau de St Nazaire où l'influence du bouchon vaseux est très faible. En hiver, lorsque les températures sont basses, le taux d'oxygène dissous est élevé, surtout en amont (Cordemais) où le pourcentage de saturation dépasse 80 ‰.



**Figure 38** : Conditions de températures et d'oxygénation à St. Nazaire (secteur euhalin) durant la période d'étude (1981-1983). (données du R.N.O.)  
 a - Température de l'eau, au fond.  
 b - Pourcentage de saturation en oxygène dissous, au fond.

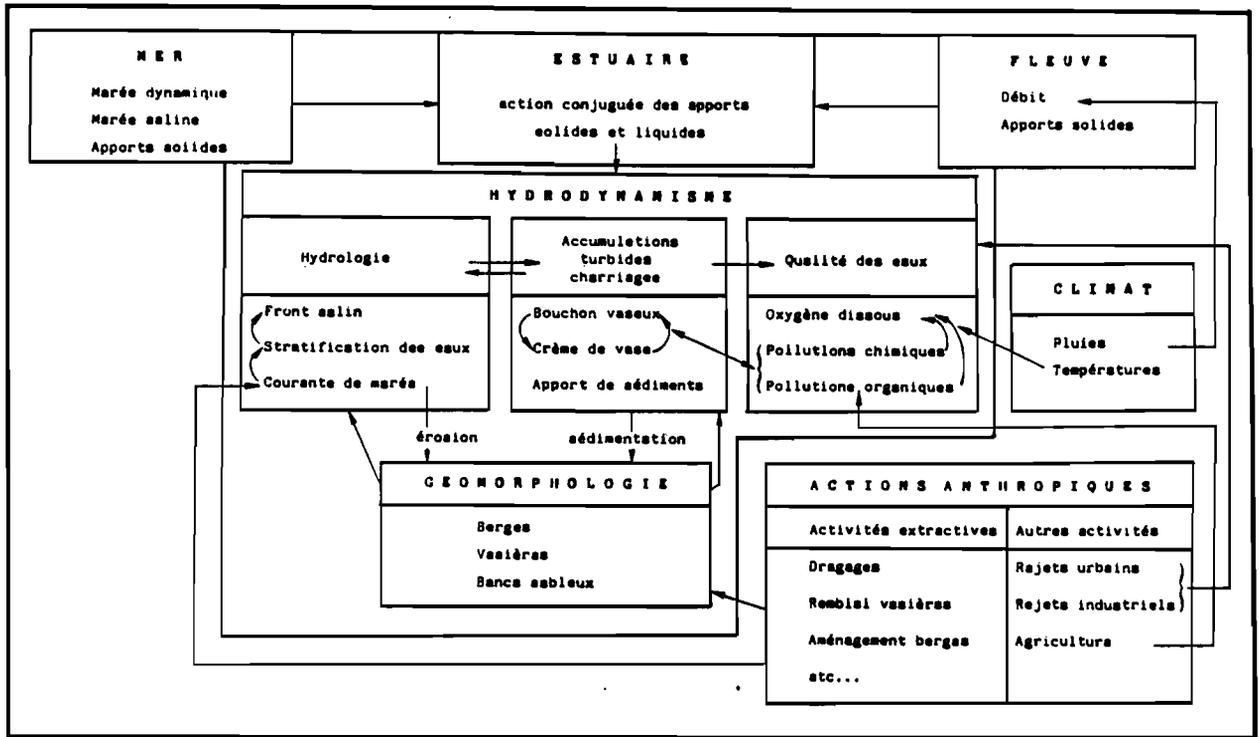


**Figure 39** : Conditions de températures et d'oxygénation à Cordemais (secteur mésohalin) durant la période d'étude (1981-1983). (données du R.N.O.)  
 a - Température de l'eau, au fond.  
 b - Pourcentage de saturation en oxygène dissous, au fond.

*Rumans!*

#### 4 - CONCLUSION SUR LE MILIEU PHYSIQUE ESTUARIEN

L'estuaire de la Loire se caractérise par son évolution liée aux activités anthropiques. L'onde de marée y pénètre de façon importante puisqu'en période d'étiage et de vive-eau elle remonte actuellement en amont d'Ancenis, soit à plus de 95 km de l'embouchure. Cette limite de pénétration de la marée dynamique a progressé vers l'amont d'environ 30 km durant les 75 dernières années, du fait du creusement du chenal de navigation et de l'extraction massive d'aggrégats en amont de Nantes. Parallèlement à la progression de la limite de la marée dynamique, on constate une plus forte pénétration de la marée saline dont la limite maximale actuelle se situe dans l'agglomération de Nantes (période de grand étiage). Le front de salinité (0.5 ‰) a remonté d'une vingtaine de kilomètres entre 1949 et 1979, en raison des extractions massives de sable en amont de Nantes qui ont augmenté le volume du bassin de marée. Dans l'estuaire, les eaux douces ont tendance à s'écouler en surface alors que les eaux plus salées se trouvent près du fond. La stratification haline est maximale en période de crues et de faible mélange (morte-eau). Le temps de séjour des eaux douces dans l'estuaire (et donc des polluants dissous) est lié au débit fluvial : il varie de 0.5 jour en fortes crues à près de 20 jours en grand étiage. Les sédiments en suspension s'accumulent dans l'estuaire sous forme d'un bouchon vaseux associé à une autre formation turbide : la crème de vase. La masse du bouchon vaseux oscille entre un million de tonnes en vives-eaux et 50 000 tonnes en mortes-eaux. En moyenne, elle est de l'ordre de 700 000 tonnes. L'extension longitudinale de ces formations turbides est variable mais atteint plusieurs kilomètres. Elles oscillent en fonction du débit fluvial et des marées. Il existe dans l'estuaire de la Loire un déficit en oxygène dissous en période estivale. Ce déficit peut être aggravé par les pollutions industrielles et urbaines qui s'accumulent au niveau du bouchon vaseux. Ceci est bien évidemment un frein au développement biologique (mortalité massive de poissons...). La dynamique estuarienne est complexe car chaque paramètre est en interrelation étroite avec les autres. La modification d'un paramètre (par action anthropique par exemple) peut entraîner des changements en cascade au niveau du fonctionnement hydrologique de l'estuaire. L'interaction fleuve - mer conditionne l'hydrodynamisme et la sédimentologie de l'estuaire. L'homme, en agissant sur ce système (ou un de ses maillons) bouleverse l'équilibre naturel (fig. 40). Le système tendra alors vers un autre état d'équilibre en modifiant tous les maillons dont il est constitué. Le nouvel état peut être viable, malgré la grande instabilité des paramètres. Malheureusement, les facteurs biotiques y sont très sensibles : faune et flore seront donc les premiers touchés par les aménagements anthropiques, souvent de façon irréversible.



**Figure 40 : Schéma des interactions agissant sur la dynamique physique estuarienne.**

Il est donc nécessaire, après cet exposé de la structure et du fonctionnement physique de l'estuaire, de présenter brièvement la structure, le fonctionnement et le comportement biologique de l'écosystème estuarien.

## 5 - ELEMENTS DE DYNAMIQUE BIOLOGIQUE DANS L'ESTUAIRE DE LA LOIRE

Ce paragraphe n'est qu'une présentation sommaire de la dynamique biologique générale de l'estuaire de la Loire.

X Il complète, d'un point de vue <sup>e</sup>écologique, les paragraphes précédents (dynamique physique de l'estuaire) et permet de placer, de façon globale, l'Eperlan au sein des communautés vivantes qui lui sont associées. Il s'agit donc de donner les grands traits caractéristiques de l'écosystème que constitue l'estuaire et d'en tracer le cycle biologique. Ainsi, la description physique du milieu, associée à une présentation de sa dynamique biologique globale permet d'ébaucher un modèle de l'écosystème dans lequel évolue l'Eperlan et donc d'élaborer un plan d'étude de l'espace, tant d'un point de vue de l'échantillonnage, que des résultats que l'on désire obtenir sur la biologie, l'écologie et la dynamique de population de l'Eperlan.

On pourra se référer à MARCHAND et al. (1983) pour une présentation très détaillée des cycles biologiques existant dans l'estuaire de la Loire. Des études très complètes mais concernant des domaines plus limités sont aussi disponibles : dynamique du benthos (ROBINEAU, 1986), du Flet (Platichthys flesus) (MASSON, 1986) ou étude des marais et des zones humides annexes de l'estuaire (MARCHAND et RIGAUD, 1984).

### 5.1 - Dynamique des ressources vivantes de l'estuaire

#### 5.1.1 Le plancton

##### a - Le phytoplancton

Un inventaire (non exhaustif) a permis de recenser 146 unités taxonomiques (MARCHAND et al., 1983) dont 77 % de diatomées et 20 % de chlorophycées. Les diatomées dominent aussi bien la composition faunistique que les effectifs des autres groupes, ceci durant presque toute l'année et dans tout l'estuaire.

Pendant le cycle annuel, 25 à 40 formes d'algues microscopiques constituent l'essentiel des peuplements phytoplanctoniques. Des différences apparaissent dans leur composition au cours des saisons :

- Printemps : . Diatomées dominantes.  
 . Développement de multiples petites formes (Nannoplancton (Cryptophycées)) et de certaines diatomées (genre Cyclotella ou genre Stephanodiscus).
- Automne : . Diatomées dominantes.  
 . Maximum d'abondance des Chlorophycées (Chlorococcales). Maximum d'abondance et grande diversité des Cyanophycées.
- Hiver : . Prolifération des diatomées Skeletonema costatum ou Asterionella formosa). Mais chute globale des effectifs algaux.

Géographiquement, l'évolution saisonnière des peuplements phytoplanctoniques peut se schématiser selon le tableau 7. Le secteur polyhalin contraste avec les deux autres secteurs tant au niveau des densités plus faibles (influence nette de la salinité sur les taux de survie des espèces non adaptées) qu'au niveau du nombre d'espèces plus réduit.

#### b - Le zooplancton

Dans l'estuaire de la Loire, on peut distinguer une quarantaine d'unités taxonomiques. Le groupe le mieux représenté est celui des Copépodes, que l'on rencontre tout au long de l'année. Parmi les formes holoplanctoniques, les Mysidacés sont numériquement les plus nombreux et sont représentés par deux espèces : Mesopodopsis slabberi, typique des eaux estuariennes européennes (TATTERSAL et TATTERSAL, 1951) et Neomysis integer, espèce euryhaline. Les Amphipodes, Isopodes, Cladocères et Ostracodes sont présents toute l'année. De nombreux crustacés sont récoltés saisonnièrement sous forme de larves (crabes, crevettes, Cirripèdes). Les poissons (oeuf, larves ou très jeunes stades) sont présents de façon saisonnière.

De même que pour le phytoplancton, les peuplements estuariens accusent une faible diversité par rapport à ceux de la Loire fluviale ou de la zone littorale. Ce phénomène est dû en grande partie, à l'influence des salinités variables.

Le cycle annuel peut être schématisé ainsi :

- Printemps : grande diversité. Dominance des Copépodes, stades larvaires de poissons. Larves de crustacés décapodes, gastéropodes...
- Eté : dominance des Copépodes. Bonne importance des Mysidacés.

Saisons Secteurs	PRINTEMPS	ETE	AUTOMNE	HIVER
<b>POLYHALIN A MARIN</b> (Apports possibles d'espèces marines mais influence de S % sur la survie des espèces rapportées (mer ou eau douce))	. Floraison algale littorale. . Pénétration des espèces marines dans l'estuaire interne si crues pas trop fortes et marée de vive-eau. . Diatomées dominantes en effectifs (> 80 %).	. Densité : $2.10^9$ cellules/m <sup>3</sup> (si bonne floraison printannière) . Diatomées dominantes (> 70 %)	. Floraison algale littorale (même remarque qu'au Printemps) . Diatomées : $5.10^8$ c/m <sup>3</sup> . Chlorophycées : $10^8$ c/m <sup>3</sup> . Diatomées dominantes (> 50 %)	. Chute des effectifs algaux . Densité : $4.10^7$ c/m <sup>3</sup> . Bonne représentation du nanoplancton . Diatomées dominantes (> 90 %)
<b>MESOHALIN</b>	. Bonne représentation des chlorophycées (chlorococcales) . Afflux de nanoplancton . Floraison de Diatomées (Naviculales) . Densité : $10^9$ c/m <sup>3</sup> . Diatomées dominantes (> 70%)	. Bonne représentation des cyanophycées et du nanoplancton . Diatomées dominantes (> 70 %)	. Bonne représentation des chlorophycées et des cyanophycées . Nanoplancton . Densité : $2.10^9$ c/m <sup>3</sup> . Diatomées dominantes (> 80 %)	. Chute des effectifs algaux . Densité : $2.10^8$ c/m <sup>3</sup> . Nanoplancton . Diatomées dominantes (> 80 %)
<b>OLIGOHALIN</b>	. Floraison du nanoplancton et de diatomées ( <i>g. cyclotella</i> et <i>g. stephanodiscus</i> ) . Chute des effectifs des chlorophycées . Diatomées dominantes (> 60 %)	. Augmentation considérable du nanoplancton . Peu de cyanophycées . Peu de chlorophycées . Quelques dinophycées . Diatomées dominantes (> 60 %)	. Bonne représentation des chlorophycées et des cyanophycées . Diatomées dominantes (> 50 %) . Densité : $3-7.10^9$ c/m <sup>3</sup>	. Chute des effectifs algaux . Densité : $5.10^8$ c/m <sup>3</sup> . Diatomées dominantes (> 80 %)

**Tableau 7 : Evolution saisonnière des peuplements phytoplanctoniques de l'estuaire de la Loire entre l'automne 1981 et l'été 1982 (d'après MARCHAND et al., 1983).**

Saisons Secteurs	PRINTEMPS	ETE	AUTOMNE (Novembre)	HIVER (Février)																											
<b>POLYHALIN A MARIN</b>	. Copépodes 99 % . Densité : 15 000 ind/m <sup>3</sup>	<table border="0"> <tr><td></td><td>Juillet</td><td>Sept.</td></tr> <tr><td>. Copépodes</td><td>30 %</td><td>96 %</td></tr> <tr><td>. Annélides</td><td>11 %</td><td>-</td></tr> <tr><td>. Amphipodes</td><td>10 %</td><td>-</td></tr> <tr><td>. Chaetognathes</td><td>7 %</td><td>-</td></tr> <tr><td>. Larves bivalv.</td><td>6 %</td><td>-</td></tr> <tr><td>. Divers (larves...)</td><td>oui</td><td></td></tr> <tr><td>. Mycidacés</td><td>-</td><td>2 %</td></tr> <tr><td>. Méduses</td><td>-</td><td>1 %</td></tr> </table>		Juillet	Sept.	. Copépodes	30 %	96 %	. Annélides	11 %	-	. Amphipodes	10 %	-	. Chaetognathes	7 %	-	. Larves bivalv.	6 %	-	. Divers (larves...)	oui		. Mycidacés	-	2 %	. Méduses	-	1 %	. Copépodes 78 % . Mysidacés 14 % . Amphipodes 3 % . Divers : cténaïres, clado-cères, isopodes, poissons (jeunes stades de Gobies) . Densité : 200-12 000 ind/m <sup>3</sup>	. Copépodes 90 % (15 000/m <sup>3</sup> ) . Amphipodes 7 % . Mysidacés 3 %
	Juillet	Sept.																													
. Copépodes	30 %	96 %																													
. Annélides	11 %	-																													
. Amphipodes	10 %	-																													
. Chaetognathes	7 %	-																													
. Larves bivalv.	6 %	-																													
. Divers (larves...)	oui																														
. Mycidacés	-	2 %																													
. Méduses	-	1 %																													
<b>MESOHALIN</b>	. Copépodes 95 % . Mysidacés 3 % (2 300 ind/m <sup>3</sup> ) . Larves jeunes poissons (surtout <i>Osmerus eperlanus</i> ) . Densité totale : 1 500 à 200 000 ind/m <sup>3</sup>	<table border="0"> <tr><td></td><td>Juillet</td><td>Sept.</td></tr> <tr><td>. Copépodes</td><td>65 %</td><td>96 %</td></tr> <tr><td>. Mycidacés</td><td>10 %</td><td>2 %</td></tr> <tr><td>. Divers</td><td>25 %</td><td>1 %</td></tr> </table> . Densité totale : 80 000/m <sup>3</sup>		Juillet	Sept.	. Copépodes	65 %	96 %	. Mycidacés	10 %	2 %	. Divers	25 %	1 %	. Copépodes 90 % . Mycidacés 5 % . Divers 5 % . Densité totale : de 4 000 à 80 000/m <sup>3</sup>	. Copépodes 90 % . Mycidacés 5 % . Deufs de poissons 5 % (entraînés par les crues) . Densité totale : 30 000/m <sup>3</sup>															
	Juillet	Sept.																													
. Copépodes	65 %	96 %																													
. Mycidacés	10 %	2 %																													
. Divers	25 %	1 %																													
<b>OLIGOHALIN</b> (participation plus marquée des formes d'eaux douces)	. Copépodes 62 à 86 % . Cladocères 7 à 10 % . Annélides 7 à 18 % . Densité totale : 1 000 ind/m <sup>3</sup>	<table border="0"> <tr><td></td><td>Mat</td></tr> <tr><td>. Copépodes</td><td>56 %</td></tr> <tr><td>. Annélides</td><td>40 %</td></tr> <tr><td>. Cladocères et ostracodes</td><td></td></tr> </table> . Densité totale : 7 000 ind/m <sup>3</sup>		Mat	. Copépodes	56 %	. Annélides	40 %	. Cladocères et ostracodes		. Copépodes 100 % . Densité totale : 800 ind/m <sup>3</sup>	. Copépodes 90 % . Cladocères 9 % . Divers 1 % (Euryt emora h., N. integer.) . Densité totale : 64 000 ind/m <sup>3</sup>																			
	Mat																														
. Copépodes	56 %																														
. Annélides	40 %																														
. Cladocères et ostracodes																															

**Tableau 8 : Evolution saisonnière des peuplements zooplanc-toniques de l'estuaire de la Loire entre l'automne 1981 et l'été 1982 (d'après MARCHAND et al., 1983).**

- Automne : nombreux Copépodes ; Cyclopidés, Centropagidés, Temoridés, Acartiidés et Diaptomidés. Mysidacés abondants.
- Hiver : effectifs globaux assez importants, bonne diversité du plancton (nombreux groupes taxonomiques, arrivée des stade larvaires d'Anguilles (Civelles), Sprats, clupes, zoé de crabes.

Ce cycle diffère légèrement au niveau des compositions faunistiques selon les secteurs hydrologiques considérés. Le tableau 8, élaboré à partir des données de MARCHAND et al. (1983), résume brièvement le cycle du zooplancton en divers secteurs de l'estuaire de la Loire.

### c - Influence du débit fluvial sur l'écologie du plancton

Le phytoplancton est d'autant moins dense et diversifié que les crues du fleuve (hiver) sont importantes ; en étiage, les peuplements sont plus denses (prolifération d'algues vertes en amont...).

Les données de MARCHAND et al. (1983) ne sont pas en accord avec celles de LAIR et SARGOS (1981) sur la dynamique du zooplancton (maximum d'abondance aux basses eaux, minimum en hautes eaux). La dynamique du zooplancton en estuaire semble être réglée par quelques espèces dominantes peu affectées par les variations de débit (Copépodes). Les Mysidacés, cependant, second élément du zooplancton estuarien, semblent être dépendants du débit fluvial (faibles effectifs au moment des crues).

### Quelques remarques

En Loire, comme dans d'autres estuaires (BAKKER et al., 1977), on constate que le pic phytoplanctonique printanier n'a que peu d'incidence sur l'abondance du zooplancton (en particulier sur les Copépodes).

Les Copépodes peuvent tolérer des teneurs en oxygène dissous très faibles (BAKKER et al., 1977), ce qui explique qu'ils soient toujours l'élément dominant du zooplancton, même dans les eaux sous-oxygénées estivales. Ceci en fait alors une proie de choix pour les larves de poissons qui envahissent l'estuaire interne dès le début du printemps (Eperlans, Flets, Soles...) et qui y séjournent durant l'été.

51.2 Le benthos

a - Cartographie benthique de l'estuaire de la Loire

Les communautés benthiques de l'estuaire de la Loire sont caractéristiques du domaine estuarien européen :

- faible nombre d'espèces (32 taxons recensés entre Cheviré et l'estuaire externe) ;
- fortes abondances locales (par rapport au domaine marin par exemple) ;
- espèces les plus représentatives (selon les conditions hydrologiques et sédimentaires) : Macoma balthica, Corophium volutator, Nereis diversicolor, Limnodrilus hoffmeisteri.

La liste des espèces est donnée dans le tableau 9, tandis que leur répartition générale dans l'estuaire, leurs fréquences, leurs densités, le type de communauté benthique, la richesse et la structure des peuplements associés sont exposés dans le tableau 10. On constate que les communautés benthiques de l'estuaire de la Loire se succèdent du domaine oligohalin, au domaine polyhalin. L'estuaire externe est caractéristique du domaine marin dans sa partie la plus aval (communauté à Donax vittatus) ; entre St Nazaire et St Brévin (estuaire externe), l'influence des eaux saumâtres reste prépondérante (communautés à Corophium volutor + Cerostoderma edule ou Macoma balthica). ROBINEAU (1986) met en évidence une zonation longitudinale des communautés, liée à l'hydrologie estuarienne, la salinité (et ses variations) étant le facteur prépondérant de répartition des espèces.

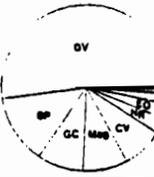
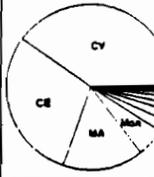
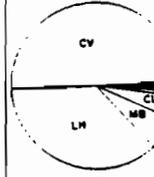
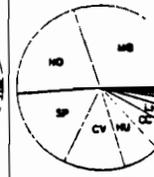
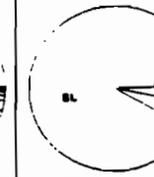
ROBINEAU et MARCHAND (1984) montrent de plus :

- qu'un gradient positif de diversité spécifique s'établit de l'amont vers l'aval dans l'estuaire interne : le domaine oligohalin est pauvre et peu diversifié ; le domaine mésohalin est plus dense et homogène, et constitue la zone de transition avec le domaine polyhalin, très diversifié où les communautés se répartissent en mosaïques ;
- que la richesse spécifique reste faible en raison des fortes contraintes abiotiques : fortes turbidités et faibles teneurs en oxygène dissous liées à la présence du bouchon vaseux, grandes amplitudes dans les variations de salinité, etc... ;
- que les densités peuvent atteindre des valeurs élevées, surtout dans les zones à faible hydrodynamisme.

Groupe taxonomique		Genre et espèce		Sigle
ANNELIDES	Oligochètes	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	(LARAPEDE)	Lh
		<i>Monopylaphorus rubroniveus</i>	(L.E.V.)	Mr
		<i>Tubifex costatus</i>	(LARAPEDE)	Tc
	Polychètes	<i>Tubifex tubifex</i>	O.F. MULLER	Tt
		Syllidae		Syl
		<i>Nereis diversicolor</i>	O.F. MULLER	Nd
		<i>Nereis succinea</i>	LEUCKART	Ns
		<i>Nephtys caeca</i>	O.F. MULLER	Nc
		<i>Glycera convoluta</i>	KEFERSTEIN	Gc
		<i>Boccardia ligetica</i>	FERRONIERE	Bl
		<i>Streblospio shrubsolei</i>	(BUCHANAN)	Ssh
		<i>Pectinaria koreni</i>	MALGREN	Pk
		<i>Owenia fusiformis</i>	DELLE CHIASE	Of
		<i>Nagelona sp.</i>		Mag
INSECTES	Diptères	Larves indéterminées		Li

Groupe taxonomique		Genre et espèce		Sigle		
MOLLUSQUES	Gastéropodes	<i>Hydrobia ulvae</i>	(PENNANT)	Hu		
		<i>Masseria reticulatus</i>	(LINNE)	Nr		
	Lamelliibranches	[indéterminés]			Gi	
		<i>Mytilus edulis</i>	LINNE	Me		
		<i>Montacuta ferruginosa</i>	(MONTAGU)	Mf		
		<i>Cerastoderma edule</i>	LINNE	Ce		
		<i>Spisula solida</i>	(LINNE)	Ss		
		<i>Donax vittatus</i>	(DA COSTA)	Dv		
		<i>Tellina sp. (tenuis - fabula ?)</i>		Te1		
		<i>Nacoma balchica</i>	(LINNE)	Nb		
		<i>Scrobicularia plana</i>	(DA COSTA)	Sp		
		<i>Nya arenaria</i>	LINNE	Ma		
		CRUSTACES	Cumacés	<i>Eocuma sp.</i>		Eo
			Isopodes	<i>Cyathura carinata</i>	(KROYER)	Cc
			Amphipodes	<i>Corophium volutator</i>	(PALLAS)	Cv
<i>Corophium lacustris</i>	(VAN HOFFEN)			Cl		
<i>Bathyporeia pelagica</i>	(DATE)			Bp		
Indéterminés			Amp			

Tableau 9 : Liste des espèces macrozoobenthiques de l'estuaire de la Loire.

SECTEUR	AVAL	MEDIAN			AMONT	
	(au delà St Nazaire)	(Paimboeuf St Nazaire)			(Cheviré Paimboeuf)	
Domaine hydrologique	Marin	Saumâtre (Mixo-mésosalin)			Limnique	
		Tendance marine	Typique	Tendance limnique		
Sédiment dominant	Sables Vases sableuses	Tous sédiments	Tous sédiments	Sables, vases Vases sableuses	Vases	
Fréquences (taux de présence)	Espèces constantes (50 - 100 %)	<i>D. vittatus</i> (100) <i>G. convoluta</i> (67) <i>B. pelagica</i> (67) <i>Magelona</i> (67)	<i>Nephtys caeca</i> (50 %)	<i>C. volutator</i> (92) <i>M. balthica</i> (65) <i>N. succinea</i> (54)	<i>N. diversicolor</i> (69) <i>C. volutator</i> (54)	Larves insectes (67)
	Espèces communes (26 - 49 %)	<i>C. volutator</i> (33) <i>N. caeca</i> (33) <i>Eocuma sp.</i> (33) <i>Syllidae</i> (33) <i>Gi, Amp</i> (33)	<i>S. plana</i> (42) <i>M. balthica</i> (42) <i>C. volutator</i> (42) <i>C. edule</i> (42)	<i>S. plana</i> (46) <i>N. ulvae</i> (27) <i>S. shrubsolli</i> (27)	<i>C. carinata</i> (46) <i>S. plana</i> (38) <i>M. balthica</i> (38) <i>L. hoffmeisteri</i> (31)	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> (33)
	Espèces peu communes (13 - 25 %)		<i>N. succinea</i> (25) <i>M. edulis</i> (25) <i>N. ulvae</i> (17) <i>M. arenaria</i> (17) <i>G. convoluta</i> (17) <i>P. korens</i> (17) <i>S. solida</i> (17) <i>Gi</i> (17)	<i>N. caeca</i> (19) <i>N. diversicolor</i> (15) <i>M. arenaria</i> (15)	<i>M. rubroniveus</i> (23) <i>N. ulvae</i> (23) <i>M. arenaria</i> (23) <i>T. costatus</i> (15) <i>M. succinea</i> (15) <i>S. shrubsolli</i> (15) Larves insectes (15)	<i>B. ligierica</i> (17) <i>C. lacustris</i> (17) <i>T. tubifex</i> (17)
	Espèces rares (< 12 %)		<i>L. hoffmeisteri</i> (8) Tellina sp. (8) <i>O. fusiformis</i> (8) <i>Nr et Mon</i> (8)	<i>C. lacustris</i> (4) <i>L. hoffmeisteri</i> (4) <i>D. vittatus</i> (4) <i>P. korens</i> (4)		
Répartition en densité et pourcentage						
Espèces classées par dominance en densité	<i>Donax vittatus</i> <i>B. pelagica</i> <i>G. convoluta</i> <i>Mag, Cv, Gc, Eo, Nc, Amp, Syl.</i>	<i>C. volutator</i> <i>C. edule</i> <i>M. balthica</i> <i>Mon, Mb, Pr, Sp, Mc, Cc, Hu, Ma, Sa, Gc, Cs, Ha, Tel...</i>	<i>C. volutator</i> <i>L. hoffmeisteri</i> <i>M. balthica</i> <i>C. lacustris</i> <i>N. ulvae</i> <i>S. plana</i> <i>Ns, Ssh, Mc...</i>	<i>M. balthica</i> <i>N. diversicolor</i> <i>S. plana</i> <i>C. volutator</i> <i>N. ulvae</i> <i>C. carinata</i> <i>Lh, Ns, Nr, Tc, Li, Ma...</i>	<i>B. ligierica</i> <i>L. hoffmeisteri</i> <i>C. lacustris</i> (Larves insectes) <i>T. tubifex</i>	
Type de communauté	<i>Donax vittatus</i> + <i>Bathyporeia pelagica</i>	<i>Corophium volutator</i> (+ <i>Macoma balthica</i> )			<i>Bocardia ligierica</i> + Larves insectes	
Espèces qui peuvent pulluler (sp. opportunistes)	-	<i>C. volutator</i>	<i>L. hoffmeisteri</i> <i>C. lacustris</i>	-	<i>B. ligierica</i> <i>L. hoffmeisteri</i> <i>C. lacustris</i>	
Nombre max. d'espèces dans un échantillon	8	8	7	10	3	
Densité totale moyenne (écart type)	699 (± 760)	2 639 (± 523)	4 279 (± 10 901)	413 (± 575)	7 968 (± 19 364)	
Densité totale moyenne sans tenir compte sp. opportunistes	699 (± 760)	1 098 (± 1 935)	1 113 (± 1 333)	413 (± 575)	697 (± 156)	
Diversité spécifique (H de Shannon - Equitabilité)	faible H = 2.30 E = 0.32	faible H = 2.30 E = 0.38	faible H = 1.71 E = 0.31	faible H = 2.78 E = 0.48	très faible H = 0.54 E = 0.25	

**Tableau 10 : Caractéristiques du macrozoobenthos des principaux secteurs hydrologiques de l'estuaire de la Loire (d'après les données de ROBINEAU, 1986).**

Les aménagements de la Loire (endiguement, creusement du chenal de navigation, dépôts de dragages...), en modifiant l'hydrodynamisme de l'estuaire, influent sur l'établissement des communautés benthiques : la cartographie établie n'a donc pas un caractère définitif.

Les communautés benthiques mises en évidence en Loire restent cependant comparables à celles des autres estuaires français : Somme (SIMON et al., 1981), Seine (DESPREZ et al., 1983), Gironde (BACHELET, 1979). En outre, l'estuaire de la Loire demeure de ce point de vue caractéristique des estuaires européens à fort marnage et vastes zones intertidales.

#### b - Influence du débit fluvial

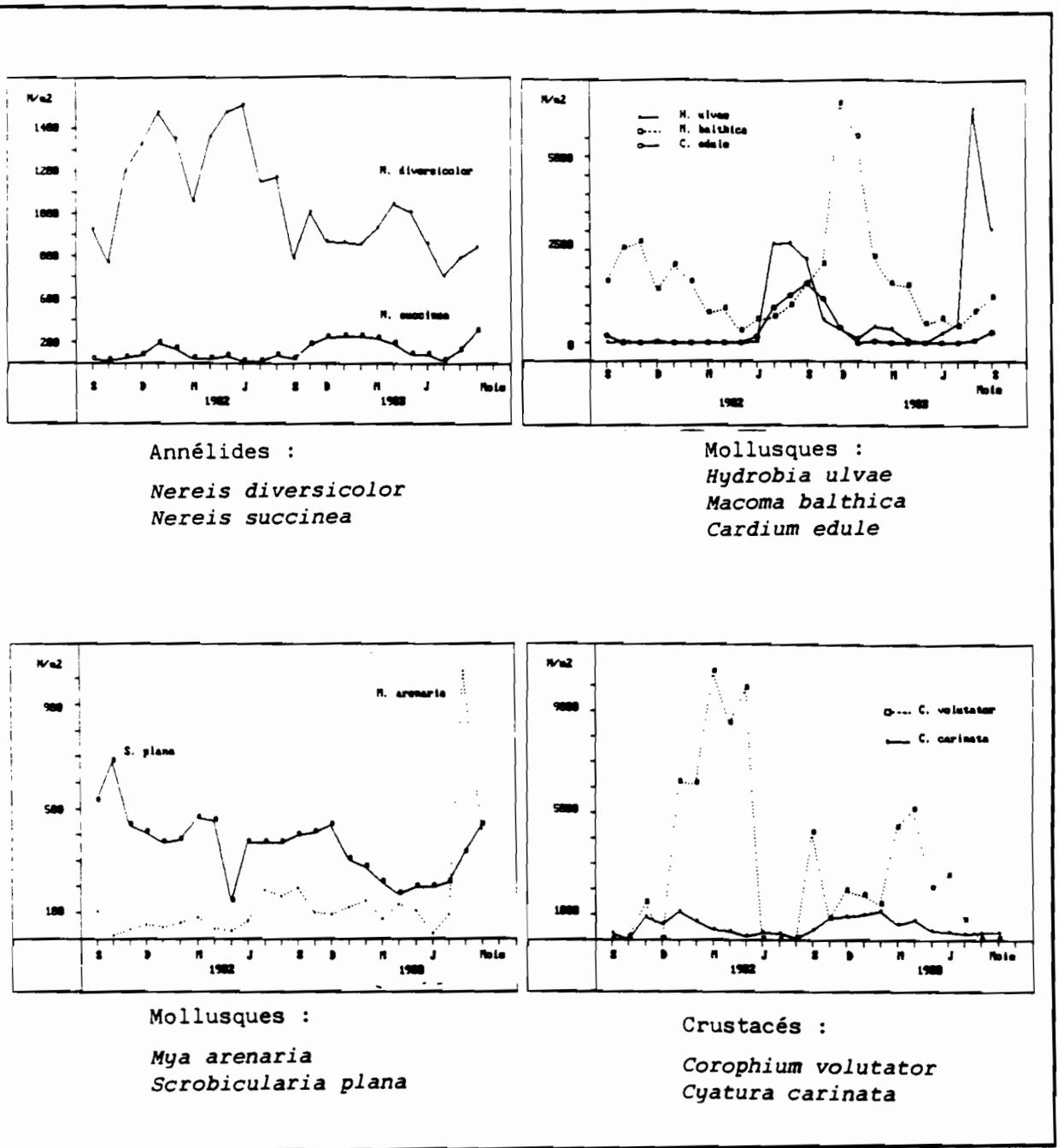
Les conditions hydrodynamiques sont parmi les plus importantes dans l'établissement des communautés benthiques de l'estuaire de la Loire. Parmi celles-ci, le débit fluvial joue un rôle non négligeable. Les crues, par exemple, en lessivant les sédiments, empêchent l'implantation des jeunes mollusques. De même, les forts apports d'eau douce provoquent des mortalités élevées chez les espèces peu tolérantes aux fortes dessalures (comme chez la Coque [Cerastoderma edule]). ROBINEAU (1986) a mis en évidence des corrélations positives entre les taux de matière organique (liés, eux aussi, au débit : faibles taux en crues hivernales, forts taux en étiage estival) et l'abondance du benthos.

#### c - Evolution saisonnière de quelques espèces caractéristiques

Les principales espèces caractéristiques du macrozoobenthos recensées dans le secteur polyhalin de l'estuaire sont : Nereis diversicolor et Nereis succinea pour les Annélides ; Hydrobia ulvae, Macoma balthica, Scrobicularia plana et Cerastoderma edule pour les Mollusques ; Corophium volutator et Cyathura carinata pour les Crustacés.

L'évolution saisonnière (de Septembre 1981 à Septembre 1983) de leurs densités (calculées au niveau de stations représentatives de chaque espèce considérée) est schématisée à la figure 41.

Ces courbes sont à analyser avec prudence car il faudrait pouvoir compléter ces chiffres de densité au m<sup>2</sup> par des données de biomasse. Ceci permettrait d'appréhender de façon correcte l'importance réelle des espèces prises en compte et de déterminer plus aisément les périodes de recrutement (date de première capture sur maille de 1 mm) liées à la ponte ainsi que les phénomènes d'émigration ou d'immigration (pris au sens large) des individus adultes. Ces courbes permettent cependant d'esquisser les tendances générales des fluctuations de densité et de les relier aux phénomènes naturels (biotiques ou abiotiques) qui caractérisent l'estuaire de la Loire. Ainsi, on remarque que :



**Figure 41 :** Evolution saisonnière des densités par m<sup>2</sup> des principales espèces benthiques de l'estuaire interne de la Loire entre 1982 et 1983 (données de ROBINEAU, 1986).

1 - Pour les Annélides (N. diversicolor et N. succinea), les pics de densité sont généralement liés au phénomène de recrutement des jeunes après la ponte des adultes. La baisse générale des densités de N. diversicolor en 1983 serait due à un mauvais recrutement cette année-là.

2 - Pour les Mollusques :

H. ulvae présente une augmentation de densité en été. Cependant, les densités réelles sont difficiles à chiffrer car ces mollusques, entraînés par les courants, s'accumulent dans des zones préférentielles où l'hydrodynamisme devient moins violent. Ils sont donc difficiles à échantillonner correctement.

M. balthica présente des pics hivernaux liés au recrutement des juvéniles.

M. arenaria montre des pics estivaux liés au recrutement. D'autre part, cette espèce retrouve depuis 1982 un milieu favorable à son développement (l'espèce était en nette régression à la suite des travaux récents d'aménagement du chenal de navigation) : ceci se traduit par une augmentation progressive des densités et un bon recrutement en été 1983.

C. edule a une présence saisonnière dans l'estuaire. Seuls les individus du groupe 0 s'y installent en étiage et meurent lors des premières crues : la survie de cette espèce est liée au débit fluvial.

S. plana présente des fluctuations difficiles à analyser en raison de problèmes d'échantillonnage (ROBINEAU, comm. pers.). On constate cependant des maxima de densité en automne suivis de chutes de densité printanière.

3 - Pour les Crustacés, leurs densités sont difficiles à cerner en raison de leur vagilité. Les pics observés correspondent cependant au recrutement de C. volutator et C. carinata (migrations + repro- duction).

On constate donc que les fluctuations de densité du benthos ont des origines diverses :

- recrutement (immigrations, reproduction...) ;

- émigration (active ou passive [courants]) ;
- influence des conditions hydrologiques (cf. C. edule) ;
- influence de la qualité du biotope (cf. le cas de M. arenaria).

Il apparaît ainsi que le milieu estuarien a une action déterminante sur le niveau des populations benthiques, qui risque de se répercuter jusque dans les réseaux trophiques et la dynamique biologique générale de l'estuaire.

### 51.3 Ichtyofaune et autres ressources benthodémersales

#### a - Caractéristiques qualitatives et quantitatives

A l'issue de plus de 250 traits de chalut réalisés entre l'île des Masses dans le secteur oligohalin de l'estuaire interne et la pointe de Chemoulin dans l'estuaire externe durant les années 1981-1982, 36 espèces de poissons ont été inventoriées. Il faut y ajouter 3 espèces de Cephalopodes et 5 espèces de Crustacés. Ces résultats ne sont pas exhaustifs, certaines espèces n'étant pas (ou très mal) échantillonnées par l'engin de capture (chalut à perche). MAILLARD (1976) répertorie 45 espèces, pour la plupart d'origine fluviale, sur le site du Pellerin (secteur oligohalin) et complète les données précédentes.

Les caractéristiques et l'évolution saisonnière de l'ichtyofaune seront détaillées dans un chapitre ultérieur, aussi, on ne présentera que très brièvement un inventaire faunistique établi à la suite des séries de chalutage effectuées dans le cadre de cette thèse (tab. 11) et la composition globale de trois secteurs caractéristiques : le secteur marin, polyhalin et mésohalin (fig. 42).

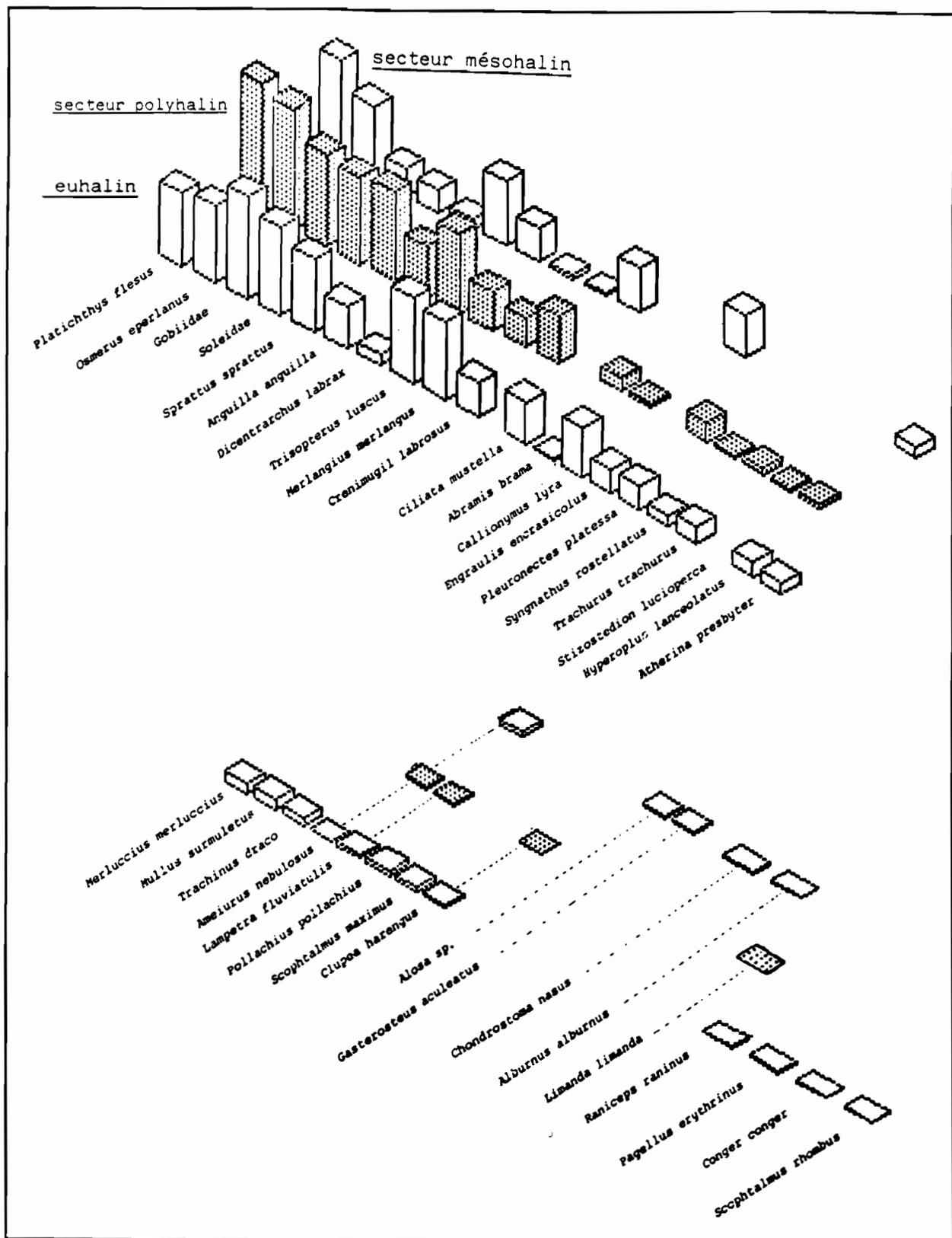
On y constate, à la suite de MARCHAND et al. (1983) que les poissons et crustacés benthodémersaux de l'estuaire de la Loire peuvent être classés en plusieurs groupes, en fonction de leur biologie et de leur dépendance écologique vis-à-vis du milieu estuarien. On distingue donc :

- Des espèces endémiques, qui accomplissent la totalité de leur cycle biologique en estuaire (eaux saumâtres) : la Crevette blanche, Palaemon longirostris ; un Gobiidé, Pomatoschistus minutus. Une autre Crevette, non capturée dans les pêches au chalut, est endémique de l'estuaire de la Loire : Palaemonetes varians mais elle est surtout inféodée aux étiers et marais riverains. Pour ces espèces, l'estuaire représente le support vital de tout le cycle biologique.

I C H T H Y O F A U N E	
ESPECES CONSTANTES	<i>Platichthys flesus</i> (Flet) : 75,5 % (A) <i>Osmerus eperlanus</i> (Eperlan) : 69 % (A) <i>Pomatoschistus minutus</i> (Gobie) : 51 % (E)
ESPECES COMMUNES	<i>Solea solea</i> (Sole) : 44 % (EM) <i>Sprattus sprattus</i> (Sprat) : 40 % (EM) <i>Dicentrarchus labrax</i> (Bar) : 29 % (EM)
ESPECES OCCASIONNELLES	<i>Liza ramada</i> (Mulet) <i>Crenimugil labrosus</i> (Mulet) : 24 % (A) <i>Trisopterus luscus</i> (Tacaud) : 23 % (M) <i>Merlangius merlangius</i> (Merlan) : 23 % (M) <i>Abramis brama</i> (Brème) : 13 % (EF)
ESPECES ACCIDENTELLES	
<i>Callionymus lyra</i> (Dragonnet) : 12 % (M) <i>Anguilla anguilla</i> (Anguille) : 11 % (A) <i>Ciliata mustela</i> (Motelle) : 10 % (M) <i>Engraulis encrasicolus</i> (Anchois) : 6 % (M) <i>Pleuronectes platessa</i> (Plie) : 4 % (M)  <i>Conger conger</i> (Congre) : 0,5 % (M) <i>Pagellus centrodoncus</i> (Dorade) : 0,5 % (M) <i>Runiceps raninus</i> (Trident) : 0,5 % (M) <i>Clupea harengus</i> (Hareng) : 0,5 % (M) <i>Scophthalmus maximus</i> (Turbot) : 0,5 % (M) <i>Alburnus alburnus</i> (Ablette) : 0,5 % (F) <i>Limanda limanda</i> (Limande) : 0,5 % (M)	<i>Trachurus trachurus</i> (Chinchard) : 4 % (M) <i>Stizostedion lucioperca</i> (Sandre) : 3 % (F) <i>Hyperoplus lanceolatus</i> (Lançon) : 3 % (M) <i>Merluccius merluccius</i> (Merlu) : 3 % (M) <i>Syngnathus rostellatus</i> (Syngnathe) : 3 % (EM) <i>Atherina presbyter</i> (Prêtre) : 2,5 % (M) <i>Lampetra fluviatilis</i> (Lamproie) : 1,5 % (A) <i>Trachinus draco</i> (Grande Vive) : 1,5 % (M) <i>Pollachius pollachius</i> (Lieu jaune) : 1,5 % (M) <i>Mullus surmuletus</i> (Rouget) : 1,0 % (M) <i>Gasterosteus aculeatus</i> (Epinoche) : 1 % (F) <i>Ameiurus nebulosus</i> (Poissons Chat) : 1,0 % (F) <i>Alosa sp.</i> (Alose) : 1,0 % (A) <i>Chondrostoma nasus</i> (Hotu) : 0,5 % (F)
AUTRES RESSOURCES	CRUSTACES
MOLLUSQUES CEPHALOPODES <i>Sepiola atlantica</i> (Sépiole) : 0,5 % (M) <i>Loligo vulgaris</i> (Calmar) : 1,5 % (M) <i>Alloctechis subulata</i> (Petit encornet) : 1 % (M)	<i>Crangon crangon</i> (Crevette grise) : 74 % (EM) <i>Palaemon longirostris</i> (Crevette blanche) : 10 % (EF) <i>Palaemon serratus</i> (Crevette rose) : 3 % (EM)  <i>Carcinus moenas</i> (Crabe vert) : 38 % (M) <i>Portunus holsatus</i> : 1,5 % (M)

**Tableau 11 : Principales espèces benthodémersales rencontrées dans l'ensemble de l'estuaire de la Loire : fréquence d'apparition (en pourcentage) dans 249 traits de chaluts effectués entre avril 1981 et octobre 1982.**

Caractéristiques des espèces : E = endémique  
 A = amphibiotique ; M = marine ; F = fluvia-  
 tile ; EM = euryhaline à tendance marine ;  
 EF = euryhaline à tendance fluviale.



**Figure 42 :** Fréquence (en pourcentage) des espèces benthodémersales dans trois secteurs hydrologiques (euhalin, polyhalin et mésohalin) de l'estuaire de la Loire calculée sur les 249 traits de chalut répartis dans les trois secteurs entre avril 1981 et octobre 1982.

- Des espèces amphibiotiques, dont les migrations passent par l'estuaire : l'Eperlan (Osmerus eperlanus) et le Mulet (Liza ramada), qui ont une migration spatiale limitée ; le Flet (Platichthys flesus) dont les migrations sont de moyenne importance ; la Lamproie fluviatile (Lampetra fluviatilis), la Lamproie marine (Petromyzon marinus), l'Alose vraie (Alosa alosa), l'Alose feinte (Alosa fallax) et l'Anguille (Anguilla anguilla) qui ont de vastes migrations spatiales (de même que la Truite de mer (Salmo trutta trutta) et le Saumon atlantique (Salmo salar), qui n'ont pas été échantillonnés). Pour ces espèces, l'estuaire est un lieu de passage obligatoire et/ou un lieu de sédentarisation de certaines fractions de la population et/ou un lieu d'alimentation durant des écophases particulières.

- Des espèces euryhalines, dont la répartition (d'une ampleur plus ou moins variable) en estuaire se fait à l'occasion de certaines écophases de leur cycle biologique :

- . la Crevette grise (Crangon crangon), le Syngnathe (Syngnathus acus), le Sprat (Sprattus sprattus), le Bar (Dicentrarchus labrax), l'Anchois (Engraulis encrasicolus), la Sole (Solea solea)... qui sont des espèces d'origine marine ;
- . le Poisson chat (Ictalurus melas), la Carpe (Cyprinus carpio), la Brème (Abramis brama), le Sandre (Stizostedion lucio-perca), l'Epinoche (Gasterosteus aculeatus)... qui sont des espèces d'origine fluviale.

Pour ces espèces, l'estuaire constitue un lieu privilégié pour l'alimentation des stades juvéniles des populations (rôle de nourricerie de l'estuaire).

L'estuaire de la Loire est caractérisé par la communauté benthodémersale à [Flet - Eperlan - Sole - Crevette grise], typique des estuaires européens. L'ichthyofaune domine pondéralement (94 % de la biomasse échantillonnée) et est numériquement équivalente avec les crustacés (51 %).

La dispersion de certaines post-larves de poissons a été étudiée (MARCHAND et al., 1983) : les Sprats apparaissent dès février dans l'estuaire externe mais ne migrent pas au delà du banc de Bilho. Les Harengs et Sardines pénètrent jusqu'à Bilho au début de l'étiage estival (juin). Les post-larves de Flets ou de Sole en provenance des aires marines de ponte pénètrent en estuaire en mars-avril et migrent vers l'amont (secteur oligohalin). A l'inverse, les larves d'Eperlans migrent des zones fluviales vers l'aval à partir d'avril. Ces poissons effectuent leurs premiers mois de croissance en estuaire interne, qui joue le rôle de véritable "nourserie". La Civelles d'Anguille pénètre en Loire dès la fin octobre et jusqu'en mai

(maximum en janvier-février). Les stades planctoniques des ressources benthodémersales "colonisent" donc l'estuaire au printemps, à partir du domaine marin ou du domaine fluvial, selon la localisation des aires de ponte des espèces considérées.

b - Données globales

MARCHAND et al. (1983) indiquent que :

- la biomasse moyenne dans l'estuaire est de 4.5 kg/ha ;
- la richesse spécifique de l'estuaire est due au secteur marin (estuaire externe) qui constitue une importante réserve d'espèces euryhalines ayant une écophase estuarienne (migration trophique saisonnière et/ou tidale). Ce paramètre est maximal en étiage (24 espèces) et minimal en crues (10 espèces) ;
- les densités globales sont maximales en période d'étiage et minimales pour les débits moyens et forts ;
- la diversité spécifique est constante dans le domaine marin, fluctuante ailleurs. Elle peut devenir nulle dans le secteur oligohalin où le Flet peut devenir la seule espèce de peuplement ;
- le secteur polyhalin (banc du Bilho, rive sud de l'estuaire...) est une zone fondamentale dans l'écologie de l'estuaire (concentration saisonnière de l'ichtyofaune, réserves alimentaires) ;
- les vasières naturelles constituent une base trophique de premier ordre.

51.4 Interrelations

Plancton, benthos et ichtyofaune sont en étroites relations (complexes), au sein de l'estuaire. En tout premier lieu viennent les réseaux trophiques dont MARCHAND et al., (1983) donnent une synthèse pour les trois secteurs hydrologiques clés de l'estuaire : estuaire externe, secteur polyhalin, secteur mésohalin. La figure 43 reproduit ces résultats. On y constate, entre autres, la présence de l'Eperlan comme un des prédateurs principaux dans chacun des secteurs considérés. Son action est surtout importante dans le secteur polyhalin et les zones latérales de l'estuaire externe qui correspondent à son préférendum halin. Elle diminue en amont de l'estuaire, notamment au delà de Cordemais (zones les plus proches du domaine oligohalin).

SECTEUR EUHALIN

LIEUX :	PREDATEURS		PROIES		CHAINES TROPHIQUES
	principaux	accessoirs	principales	accessoirs	
<u>ZONES LATÉRALES</u> Sud Pointeu Grand Trait St Nazaire	FLET SOLE TACAUD EPERLAN SPRAT GOBIE ANGUILLE	MULET PLIE BAR MERLAN	Mysidacées S. plana Nereis sp. C. changam Copepodes	Micro-Annelides Pectinaires M. balchica Crabes C. volucator	Phyto plancton → Zoo plancton → SPRAT Détritus → Supra Benthos → BAR, TACAUD ANGUILLE, SOLE, PLIE, EPERLAN Détritus → Benthos → FLET, BAR, MULET, SOLE
<u>ZONE CENTRALE</u> Zone des Bouchots	TACAUD SPRAT SOLE GOBIE MULET FLET	EPERLAN HOTELLE ANCHOIS MERLU LIEU JAUNE CHINCHARD CALLIONYME ROUGET LANCON	Mysidacées Changam changam Copepodes Stades larvaires de Crustacés	Jeunes Moules Copepodes Stades larvaires de Crustacés	Phyto plancton → Zoo plancton → SPRAT GOBIE Phyto plancton → Benthos filtreur → CALLIONYME Détritus → Supra Benthos → PLIE, TACAUD, ROUGET, EPERLAN, MERLAN → ANGUILLE, LANCON, LIEU JAUNE, MERLU

SECTEUR POLYHALIN

LIEUX :	PREDATEURS		PROIES		CHAINES TROPHIQUES
	principaux	accessoirs	principales	accessoirs	
DÉPOT DE BILUD	FLET SOLE BAR EPERLAN TACAUD GOBIE ANGUILLE	SPRAT MERLAN ANCHOIS	C. volucator S. plana C. changam Copepodes	Mysidacées C. canumada Nereis sp. M. balchica Crabes Micro-Annelides	Détritus → Benthos → FLET, SOLE, BAR, MERLAN Détritus → Supra Benthos → ANGUILLE, SOLE, MERLAN Phyto plancton → Zoo plancton → SPRAT, ANCHOIS, FLET O. Micro phyto benthos → MULET
VASIÈRES LATÉRALES	FLET EPERLAN SOLE SPRAT	ANGUILLE BAR ANCHOIS MULET	C. changam C. volucator S. plana Nereis sp.	Mysidacées Micro-Annelides M. balchica Crabes	Détritus → Benthos → FLET, SOLE, ANGUILLE Détritus → Supra Benthos → BAR, MERLAN, SOLE, ANGUILLE, EPERLAN Phyto plancton → Zoo plancton → SPRAT, ANCHOIS, FLET O. Micro Phyto Benthos → MULET

SECTEUR MESOHALIN

LIEUX :	PREDATEURS		PROIES		CHAINES TROPHIQUES
	principaux	accessoirs	principales	accessoirs	
Entre Dampes et la couraille des Moutons	FLET ANGUILLE EPERLAN GOBIE MULET	SOLE MERLAN BAR SPRAT	Gammarus Copepodes Micro-Annelides Microphytobenthos	C. changam S. plana C. volucator Nereis sp.	Détritus → Zoo plancton → SPRAT, BAR, FLET O., MULET Détritus → Benthos → ANGUILLE, FLET, SOLE Micro phyto benthos → MULET
<u>VASIÈRES LATÉRALES</u> No Pierre Rouge à Cardonais	FLET ANGUILLE SOLE EPERLAN MULET GOBIE	BREME SANDRE	Saioniés Oligochètes Gammarus Copepodes Microphytobenthos	C. changam Mysidacées	Détritus → Benthos → FLET, MULET Détritus → Supra benthos → ANGUILLE, FLET, BAR Détritus → Zoo plancton → BAR, EPERLAN, MULET, FLET O. Micro phyto benthos → MULET
<u>ZONES EN AMONT DE CORDEMAIS</u> Ile Bernard Ile Osmangot	FLET ANGUILLE	SPRAT ALOSE MULET	Copepodes Micro-Annelides Gammarus	C. fasciata Microphytobenthos	Détritus → Zoo plancton → SPRAT, FLET O., ALOSE Détritus → Benthos → FLET Détritus → Supra benthos → ANGUILLE, FLET

Figure 43 : Principaux réseaux trophiques observés dans les trois secteurs hydrologiques principaux de l'estuaire de la Loire (d'après MARCHAND et al., 1983).

## 5.2 - Diversité des biotopes et paramètres de dynamique biologique

Cette brève présentation de la dynamique biologique de l'estuaire montre combien le cycle des espèces est dépendant des facteurs abiotiques : hydrodynamisme de l'estuaire et saisons notamment, sans oublier non plus les facteurs anthropiques, dont l'influence s'accroît de plus en plus (modifications géomorphologiques, pollutions...). Cette constatation appelle deux remarques :

- d'une part, toute étude biologique doit tenir compte des conditions du milieu et de ses variations possibles puisqu'elles définissent de nombreux types de microbiotopes à l'intérieur du système estuarien. En particulier, l'échantillonnage écologique doit tenir compte de ces facteurs. Aussi, l'estuaire tel qu'il a été présenté précédemment (secteurs hydrologiques, etc...) définit-il un bon prémodèle (au sens de FRONTIER, 1983) pour permettre l'élaboration d'une stratégie d'échantillonnage des peuplements faunistiques ;
- d'autre part, les paramètres de la dynamique des populations seront affectés par ces conditions abiotiques très variables : en particulier, le recrutement (pris ici au sens large) de certaines espèces risque d'en dépendre, d'autant plus qu'elles auront à subir des changements de biotope :
  - . dispersion des larves par l'hydrodynamisme : l'espace considérée va-t-elle se retrouver dans le "bon" biotope ?
  - . coïncidence des blooms planctoniques avec l'arrivée des larves de poissons, leur assurant ainsi une alimentation correcte (quantitativement et qualitativement [taille du plancton, diversité]). Ainsi, l'importance numérique de la cohorte 1981 de Flets (Platichthys flesus) dans l'estuaire de la Loire semble vraisemblablement liée aux bonnes conditions trophiques rencontrées par les larves lors de leur entrée en estuaire (MASSON, comm. pers.).

Ainsi, les variations des conditions abiotiques font de l'estuaire de la Loire une zone délicate à étudier et déterminante dans le recrutement de certaines espèces (Eperlan, Flet, Sole, Bar, etc...) que les jeunes classes d'âge (groupe 0) colonisent.

### 5.3 - Conclusion sur la dynamique biologique de l'estuaire

Le phytoplancton est, dans l'estuaire de la Loire, dépendant de la fertilité potentielle des eaux et celle-ci relève d'apports non limitants en azote, phosphore et silice. La teneur en M.E.S. (rôle du bouchon vaseux) est préjudiciable au rendement énergétique du plancton chlorophyllien en limitant la photosynthèse (forte turbidité des eaux). Ce phénomène est accentué en période de sous oxygénation estivale. Les copépodes et dans une moindre part les cysidacés constituent l'essentiel du zooplancton de l'estuaire de la Loire. Ils constituent le maillon originel des chaînes alimentaires qui aboutissent aux poissons, dont les populations peuvent constituer un capital halieutique précieux. Sur les différents maillons, les composantes physico-chimiques peuvent exercer une action à tous les niveaux. L'étude du benthos montre le contraste existant entre un secteur amont assez pauvre et un secteur aval présentant de nombreuses communautés (entre Paimboeuf et St Nazaire). La production benthique de l'estuaire de la Loire est moyenne, de l'ordre de 65 t/an de matière organique, pour une superficie de 3 000 hectares environ. Au niveau des ressources halieutiques, l'estuaire constitue le lieu de séjour obligatoire pour les post-larves de Crevettes et de nombreux poissons y pénètrent essentiellement en période printanière pour s'alimenter. Les vasières du secteur polyhalin ( $18 < S \% < 30$ ) sont les principales aires de nourriceries de l'estuaire. La crevette grise (*Crangon crangon*) est l'espèce principale qui fréquente l'estuaire. Elle constitue à la fois une ressource exploitée (76 t en 1982) et un maillon fondamental dans les réseaux trophiques. L'estuaire est, pour les jeunes stades de nombreux poissons (Flet, Sole, Merlan, Bar, Eperlan...) un lieu essentiel d'alimentation.

Cette rapide présentation de l'écosystème estuarien permet de définir l'Eperlan comme l'une des espèces centrales du système. Des données plus précises sur la place de l'Eperlan au sein des communautés ichtyologiques estuariennes seront toutefois présentées à la fin de cette thèse (chapitre VIII), lorsqu'auront été analysés les éléments de biologie, d'écologie et de dynamique de population de l'espèce nécessaires à l'élaboration d'une telle synthèse.

### CONCLUSION

L'estuaire de la Loire, voie batelière importante, a fait l'objet de nombreux aménagements plus ou moins étendus pour favoriser l'implantation de complexes industriels et la pénétration de bateaux de fort tonnage. Ces aménagements se sont traduits par des modifications géomorphologiques et aussi par une évolution des paramètres hydrologiques (marée, front de salinité, courants...) et sédimentaires (bouchon vaseux, crème de vase...) qui caractérisent le système estuarien. Aussi, les tendances évolutives semblent indiquer des modifications dans

la propagation de la marée, la position du bouchon vaseux et l'augmentation des turbidités, dont les conséquences, à plus ou moins long terme sur la faune et la flore estuarienne risquent, pour certaines espèces, d'être catastrophiques (envasement, aggravation des déficits en oxygène dissous liés aussi à une augmentation de la pollution industrielle et urbaine). L'estuaire de la Loire n'est pas seulement un support d'activité économique, il est aussi l'écosystème de nombreuses espèces animales (amphibiotiques, euryhalines, endémiques...), dont l'intérêt halieutique dépasse parfois le cadre des pêches locales.

L'estuaire de la Loire se présente comme un milieu dans lequel les paramètres abiotiques fluctuent rapidement, selon des gradients parfois importants. Ces paramètres conditionnant le fonctionnement biologique du système, il convient donc, si on désire l'étudier, d'en tenir compte. Ces contraintes naturelles font de l'estuaire un milieu qu'il est difficile d'échantillonner selon certaines échelles spatio-temporelles, surtout si la faune vagile est visée. Il faut prévoir un plan d'échantillonnage adapté. Le chapitre suivant expose donc la démarche suivie pour aboutir au choix d'un tel plan d'échantillonnage.

## CHAPITRE III

### ACQUISITION DES DONNEES ET ECHANTILLONNAGES

#### INTRODUCTION

- 1 - APPROCHES ECOLOGIQUES ET ECHANTILLONNAGES
- 2 - NOTIONS DE BASE
- 3 - CONCEPTION D'UNE STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE
- 4 - PRINCIPES FONDAMENTAUX DE L'ECHANTILLONNAGE EN ECOLOGIE
- 5 - SPECIFICITE DE L'ECHANTILLONNAGE EN HALIEUTIQUE : ASPECTS DU PROBLEME APPLIQUES A L'ETUDE DE L'EPERLAN EN LOIRE
- 6 - LES ECHANTILLONNAGES DE LA POPULATION D'EPERLANS : CHALUTAGES EXPERIMENTAUX
- 7 - PECHEES COMPLEMENTAIRES POUR L'ETUDE DE LA CROISSANCE DU GROUPE 0
- 8 - PECHEES COMPLEMENTAIRES POUR L'ETUDE DE LA REPRODUCTION
- 9 - PECHEES COMPLEMENTAIRES POUR L'ETUDE DES RELATIONS TROPHIQUES

#### CONCLUSION



# ACQUISITION DES DONNEES ET ECHANTILLONNAGES

## INTRODUCTION

On ne saurait trop insister sur les notions fondamentales d'échantillonnage. L'acte d'échantillonnage est certainement le plus délicat à mettre en oeuvre dans une étude d'écologie. C'est en effet ce qui permet au biologiste de se baser sur des données "saines", lui permettant la mise en place d'un modèle résultant de la formalisation des questions qu'il se pose. Les notions de modèle et d'échantillonnage sont donc intimement liées. L'élaboration d'un modèle suppose le choix des variables décrivant le système étudié, en fonction des facteurs influençant ces variables. Les échelles de temps et d'espace font aussi partie du modèle ainsi que la notion de précision (qui rend compte de la variabilité des phénomènes étudiés et de la finesse des méthodes de mesure sur les résultats escomptés). Il ne faut pas oublier non plus que le modèle est lié au but de l'étude et, l'optique adoptée sera différente selon le type de modèle choisi (DUBY et RODOLPHE, 1983).

On passera donc en revue ces différents points (choix des variables, contraintes, choix des échelles d'observations...) qui constituent les diverses phases aboutissant à la planification de l'échantillonnage. Cependant, on rappellera tout d'abord quelques concepts fondamentaux de la théorie de l'échantillonnage car le fait de les négliger conduit bien souvent à de mauvaises interprétations. Ensuite, on s'attachera à détailler l'échantillonnage en biologie halieutique, en illustrant les points abordés par les stratégies adoptées dans l'estuaire de la Loire pour l'étude de l'ichtyofaune.

## 1 - APPROCHES ECOLOGIQUES ET ECHANTILLONNAGE

### 1.1 - La multiplicité des approches écologiques

Face à un problème, l'écologiste a souvent le sentiment qu'il existe une vérité biologique unique et plusieurs voies d'accès plus ou moins valables pour y accéder. Il oublie souvent qu'un même objet peut présenter plusieurs facettes et que des angles de vue différents font apparaître de nouvelles formes dont une syntaxe correcte rendra, elle, effectivement compte de l'objet observé. Chaque voie d'accès présente donc ses propres particularités qui rendent compte d'une des possibilités d'appréhender un même problème. On pourra en comparer et combiner les résultats puisque deux approches distinctes n'étudient pas forcément et exactement le même

sujet. La "vérité écologique" n'est pas unique : c'est une multitude de points de vues qui arrivent à résoudre un problème. Ainsi, lorsque l'écologiste fait appel au mathématicien pour qu'il lui fournisse l'outil capable de cerner ses questions, il a tendance à oublier la multiplicité des points de vue envisageables. Pour le mathématicien, il y a autant de structures à étudier que d'options dans les diverses techniques capables de rendre compte de ces structures. Il n'existe pas d'outil mathématique optimal pouvant être utilisé systématiquement sur tout jeu de données. C'est à l'écologiste de bien définir, avant toute chose, le problème posé. La technique mathématique choisie ne permettra que de mieux distinguer entre les diverses approches écologiques possibles. Une voie d'étude n'est pas forcément meilleure qu'une autre. Elle est tout simplement différente.

### 1.2 - Du bon usage des concepts fondamentaux

L'acquisition des données et l'échantillonnage forment le maillon central des études en biologie halieutique. Ils conditionnent la valeur et la portée des résultats. Bien souvent, les écologistes sont capables d'utiliser des techniques de calcul sophistiquées et d'adapter à leurs données des modèles mathématiques complexes. Hélas, s'il est toujours possible de "calculer" à partir d'un pool de données chiffrées, bien souvent les conclusions qui en sont déduites sont faussées, soit parce que les hypothèses de départ sous-jacentes à un modèle n'ont pas été respectées, soit parce que les données souffrent d'un manque de rigueur dans leur mode d'acquisition. Sans même entrer dans les problèmes probabilistes, négliger les concepts de base qui régissent l'acquisition correcte de données conduira l'écologiste à émettre des déductions abusives à la suite de l'étude des relations inférentielles entre l'échantillon et l'objet étudié. L'erreur de nombreux biologistes est de ne pas donner toute l'importance souhaitée à la compréhension des principes fondamentaux qui gouvernent certains domaines d'investigation théorique (dont l'échantillonnage ou la modélisation font partie). Non assimilées, les idées de base "saines" ne peuvent pas s'affiner, ni évoluer, ni même simplement s'appliquer dans la pratique : d'où les erreurs d'interprétation dans l'aval du traitement des données, aussi sophistiqué soit-il.

Malgré les nombreux ouvrages généraux de référence concernant l'échantillonnage (DESABIE, 1966 ; SUKHATME, 1970 ; COCHRAN, 1977) et ses applications à l'écologie (LAMOTTE et BOURLIÈRE, 1969, 1971 ; DEROO, 1977 ; CORMACK et al., 1979) ou plus spécialement à l'halieutique (GULLAND, 1969 ; BAZIGOOS, 1975 ; DAYHOFF, 1978 ; LAUREC et LE GUEN, 1981), les points fondamentaux de la théorie de l'échantillonnage restent encore pour de nombreux chercheurs des domaines obscurs réservés aux spécialistes. Sans entrer dans les discussions ardues des statisticiens, il est bon de rappeler quelques concepts essentiels qu'il faut constamment garder à l'esprit pour pouvoir optimiser les résultats d'un échantillonnage (Ceci sera fait dans les paragraphes suivants). Sans cela, le risque est grand de pouvoir tirer de ses données des renseignements ni

objectifs, ni cohérents et de conclure de façon incompatible avec les hypothèses de départ que l'on pourrait perdre de vue au cours de l'analyse.

## 2 - NOTIONS DE BASE

### 2.1 - Population biologique et population statistique

#### 21.1 Population biologique

En halieutique, une population peut être définie comme : "L'ensemble des individus vivants dans un écosystème déterminé et possédant des caractères communs transmissibles par hérédité. La notion de population ainsi définie implique la monospécificité, mais elle est plus restrictive que celle d'espèce, de sous-espèce ou de race géographique, car l'écosystème considéré peut être choisi d'étendue réduite. On parlera d'une population d'un océan, d'un lac, d'une portion de rivière ou d'un secteur maritime, alors que l'espèce ou la sous-espèce à laquelle cette population se rattache peut avoir une aire de répartition plus étendue." (DAGET et LE GUEN, 1975).

L'idée même de population implique la notion de brassage génétique induisant des phénomènes d'isolement et d'homogénéité (LAUREC et LE GUEN, 1981). Ainsi, une population halieutique comprend (sauf indications contraires), des individus à tous les stades de développement : larves, juvéniles, adultes...

Selon les critères de DAGET et LE GUEN, on peut considérer que les Eperlans de l'estuaire de la Loire forment une population au sens halieutique. C'est cette population que l'on désire étudier dans son ensemble et qu'il faut sonder pour en estimer les caractéristiques.

#### 21.2 Population statistique

Dans le contexte statistique, le terme de population est utilisé dans un sens différent, totalement indépendant du précédent. En effet, une population statistique peut être définie comme une collection d'éléments, possédant au moins une caractéristique commune permettant de la définir, de laquelle on extrait un échantillon représentatif (c'est-à-dire ici, aléatoire) et sur laquelle portent les inférences ou conclusions statistiques.

En théorie de l'échantillonnage, les calculs portent sur des populations statistiques regroupant un nombre fini ou infini d'individus. Dans certains cas particuliers, la population halieutique et la population statistique sont les mêmes. Généralement, la population statistique correspond à une partie de la population halieutique : par exemple, les Eperlans du groupe 0, les femelles matures, les individus de plus de 10 cm, etc... La population halieutique peut donc se fractionner en autant de populations statistiques selon certains critères particuliers (descripteurs de la population).

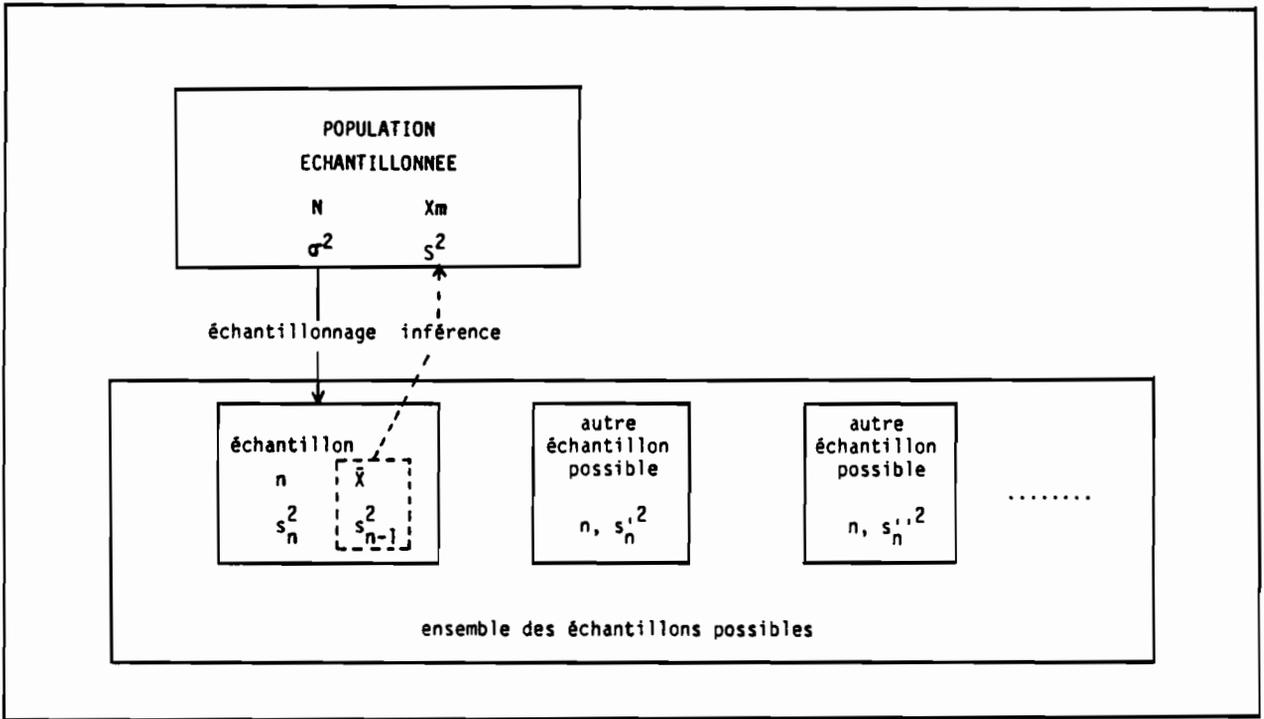
On sonde ensuite les populations statistiques, considérées comme populations à échantillonner. Les caractéristiques ou les propriétés de la population sont étudiées soit en observant toutes les unités qui la composent, soit, et c'est généralement ce qui est fait, en n'étudiant qu'un nombre limité d'individus (échantillon) obtenu par des techniques précises de sondage.

## 2.2 - Echantillon analysé et ensemble des échantillons possibles

Le résultat du sondage est la constitution d'un échantillon formé par l'ensemble des individus que l'on pourra effectivement étudier. L'efficacité du système de sondage (échantillonnage) est en relation avec la possibilité qu'il offre de faire une généralisation satisfaisante des caractéristiques d'un ou plusieurs échantillons à la population parente (= population statistique). Cette généralisation est la plupart du temps le fruit d'une induction (ou inférence) statistique qui entraîne toujours une erreur due à l'échantillonnage lui-même et/ou à un biais systématique. Sauf exception, une part de hasard interviendra toujours dans la façon dont l'échantillon est extrait de la population. En effet, constituer un échantillon de taille  $n$ , c'est tirer au hasard dans une population parente, une sous-population d'effectif  $n$ . C'est pourquoi, à côté de l'échantillon effectivement obtenu, existe tous ceux que l'on aurait pu avoir, dont les caractéristiques (statistiques) sont sensiblement différentes.

## 2.3 - Population cible et population échantillonnée

Bien souvent, certains individus sont inaccessibles par sondage dans la population. Supposons par exemple que l'on s'intéresse à la structure démographique des Eperlans de l'estuaire de la Loire au mois de mai. A cette époque, les juvéniles de l'année n'ont que quelques centimètres de longueur totale. Ils se distribuent assez en amont dans l'estuaire et ont un comportement plus pélagique que les adultes. Si les échantillons sont pris trop en aval et de surcroît avec un chalut à perche, les juvéniles échappent au sondage. Il existe bien sur d'autres cas, très nombreux (par exemple comportementaux, ou liés à l'impraticabilité de certaines zones aux engins de sondage ...) où une partie de la population que l'on désire étudier n'est plus accessible. Dans tous ces cas, il faudra correctement distinguer la population dont on désire connaître les caractéristiques (population cible), constituée du total des individus et la population échantillonnée (population échantillonnée) qui regroupe les seuls individus accessibles au sondage. La population cible apparaît donc comme une entité composite (qui peut être l'ensemble ou une partie d'une population au sens halieutique), sur laquelle doivent porter les conclusions d'une étude. La population cible peut différer de la population statistique par l'impossibilité d'en extraire un échantillon représentatif. La population statistique définira alors la population échantillonnée. On voit apparaître le danger de vouloir faire



**Figure 44 : Relations entre échantillons et population statistique (d'après CADIMA, 1977).**

des inférences statistiques sans connaître exactement l'objet échantillonné.

La figure 44, adaptée de CADIMA (1977), résume les concepts de base que sont les notions de population (dans tous les sens du terme), d'échantillon et d'ensemble des échantillons possibles.

#### 2.4 - Représentativité de l'échantillon

L'écologiste se trouve donc en face d'une population qu'il aura préalablement définie, dont les propriétés ne sont pas directement mesurables et d'un échantillon qui est lui, parfaitement connu. Au travers du jeu de données fourni par l'échantillon, on cherche bien souvent (de façon avouée ou non) matière à extrapolation pour définir des lois relatives, non à l'échantillon en tant qu'ensemble isolé, mais à la population.

En matière d'échantillonnage, la "représentativité de l'échantillon" est la notion qui semble inquiéter le plus l'écologiste. En effet, la généralisation des propriétés de l'échantillon à la population parente ne se conçoit que si l'échantillon donne une image (succincte) mais correcte de ce qui s'y passe réellement.

Le concept de représentativité est en fait mal défini. Bien souvent, il est synonyme (à tort) de satisfaction par rapport à des préoccupations diverses et variées ainsi que des critères personnels de contentement vis-à-vis d'un problème donné. Il regroupe aussi très souvent la notion de taille (ou de volume) suffisante pour que les inférences statistiques puissent se faire. Un aspect qualitatif rentre aussi en jeu puisque l'on oppose très souvent l'échantillon représentatif à un échantillon biaisé (donnant un estimateur biaisé). On retiendra cependant qu'un échantillonnage aléatoire simple (E.A.S.) où l'équi-probabilité et l'indépendance des prélèvements sont requises ainsi que la taille de l'échantillon prédéterminée, fournit un échantillon représentatif (FRONTIER, 1983 ; SCHERRER, 1983) dans le sens où il donne des estimations non biaisées des paramètres. L'E.A.S. n'est malheureusement pas toujours possible à mettre en oeuvre en écologie. En Loire, l'étude de l'ichtyofaune ne peut d'ailleurs pas se concevoir de cette façon. Il existe heureusement des stratégies de sondages mieux adaptées au problème posé.

#### 2.5 - Conclusion sur les notions de base en échantillonnage

Ces quelques notions (succinctes) de base n'ont été énoncées que pour mettre en évidence qu'"échantillonner" des poissons est un acte tout-à-fait différent de celui de "récolter" du matériel biologique. La différence essentielle tient certainement dans le fait que l'on désire, par l'échantillonnage, extrapoler les caractéristiques de l'échantillon à la "population".

Ces notions de base montrent cependant que cette extrapolation est délicate en raison de la grande variabilité du matériel biologique (aussi bien dans sa structure que dans son comportement).

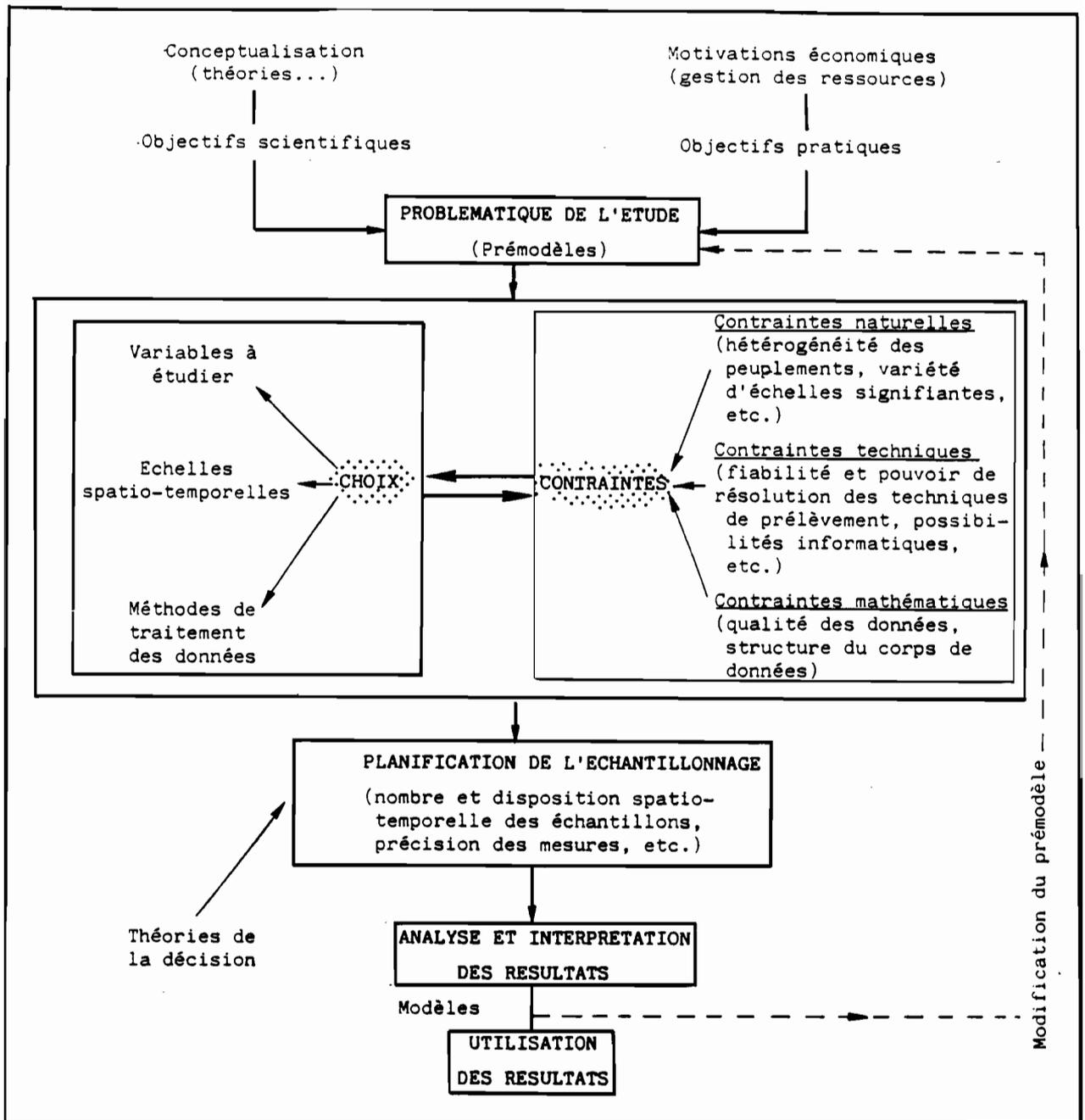
Il faut donc bien garder à l'esprit ces notions fondamentales afin de ne pas conclure trop hâtivement au vu d'un calcul d'estimation de paramètres (dont il faut aussi estimer le biais possible et la variance) sur les caractéristiques de l'échantillon, voir de la population (statistique et biologique) dont il est issu.

### **3 - CONCEPTION D'UNE STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE**

Comme le souligne FRONTIER (1983), il est essentiel de déterminer les caractéristiques d'un plan d'échantillonnage afin d'obtenir des données recueillies, le maximum d'informations pertinentes relativement au problème posé. Cet auteur précise : "L'utilisation optimale d'une méthode de récolte d'échantillons dépend d'un compromis entre divers éléments : objectifs de l'étude, échelles d'observations, contraintes variées, enfin impératifs du traitement des données prévu, lui-même fonction de la façon d'aborder le problème écologique". Il ajoute : "Cet aspect stratégique de l'adéquation d'un plan d'échantillonnage est de plus en plus essentiel à mesure que deviennent disponibles des moyens puissants de traitement des données : il est de plus en plus évident qu'on ne échantillonne correctement que si l'on sait ce qu'on va faire des données et si, d'autre part, on a parfaitement compris en quoi consiste l'interaction, nommée échantillonnage, entre l'objet analysé et l'acte d'analyse".

Le processus décisionnel aboutissant au choix d'un plan d'échantillonnage a été détaillé par FRONTIER (1983) dont on reproduit dans la figure 45 le schéma explicatif. Il y apparaît les interrelations étroites et les imbrications qui existent entre chaque phase de décision ainsi que les effets en retour sur de nombreux niveaux de l'analyse. QUENSIERE et BENECH (1983) ont aussi analysé ces différentes étapes qui conduisent à la conception et à l'organisation d'un plan d'échantillonnage en écologie.

Avant de décrire brièvement les étapes qui mènent à la réalisation d'un plan optimal d'échantillonnage, il faut souligner qu'en écologie on ne s'intéresse jamais à un "objet rigide" mais à un système qui évolue au cours de son fonctionnement et qui, bien qu'hétérogène de nature mais structuré dans un compartiment spatio-temporel, présente des parties souvent difficiles à discerner. De plus, les éléments fonctionnels et les fonctionnements y sont observables à des échelles spatio-temporelles diverses. Bien que l'on puisse partir avec des connaissances préalables sur cet (éco)-système, on formule des hypothèses de fonctionnement et on formalise les questions posées (création d'un modèle) par l'intermédiaire d'un programme d'échantillonnage. Ce programme n'est ni plus ni moins qu'une "question" posée au milieu (FRONTIER, 1983), question dont la nature et la façon de l'énoncer implique aussi une idée préalable sur son traitement (mathématique) ultérieur.



**Figure 45 : Processus décisionnel aboutissant au choix d'un plan d'échantillonnage (adapté de FRONTIER, 1983).**

Ainsi, un échantillonnage optimal est indissociable d'une conceptualisation précise (FRONTIER, 1983).

### 3.1 - La question initiale ou problématique

#### 31.1 Motivations et objectifs

Les motivations (scientifiques, économiques...) et les objectifs (compréhension d'un système ou de son fonctionnement, gestion d'une ressource renouvelable...) sont à la base de la problématique : quels sont les problèmes ?, quelles sont les réponses souhaitées ?. Il est essentiel, au départ, de bien cerner l'analyse conceptuelle des problèmes posés afin de bien définir une stratégie d'approche, directive, au sens où elle sera capable de supprimer les questions annexes qui nuiraient à la clarté du résultat final que constitue le modèle. Un bon modèle doit être clair, à défaut d'être simple. Cependant, dans un milieu mal connu (comme l'estuaire de la Loire), un échantillonnage purement descriptif (où souvent on échantillonne trop et mal) est souvent indispensable. Ceci dit, cette étape ne doit être considérée que comme réellement préliminaire et doit se justifier par une meilleure connaissance préalable du milieu... Ce qui ne signifie pas du tout que ce genre d'étude se prolonge en une routine de longue durée. La connaissance préalable même sommaire d'un milieu est une étape souvent très importante car elle permet de se fixer sans ambiguïtés les objectifs essentiels à étudier (c'est-à-dire, entre autres, limiter les buts de l'étude) en évitant la formulation de questions connexes dont l'intérêt aura été dévalué par ce premier échantillonnage. Pour définir correctement un problème d'échantillonnage, il est nécessaire de caractériser l'état des connaissances acquis au moment où se pose le problème. Cette source d'information en amont de la planification de l'échantillonnage doit rester pertinente et non source de biais ou d'artéfact. A ce prix l'effort de recherche peut être optimisé.

#### 31.2 Le prémodèle

Souvent implicite et non formulé en écologie, le prémodèle constitue la concrétisation de la problématique par l'énonciation de variables d'état (interagissantes) capables de décrire de façon structurelle et/ou fonctionnelle le système écologique étudié (ou, s'il est difficile à appréhender dans son ensemble, une partie de celui-ci). Le prémodèle doit donc bien définir ce sur quoi l'on travaille et quel doit être le niveau de précision et de finesse adoptée pour l'étude du système. Le prémodèle constitue donc le premier choix que doit faire l'écologiste face à la multiplicité des points de vue que l'on peut avoir face à un problème donné.

### 3.2 - Choix des paramètres du cadre de l'étude

Ces choix, en dehors de leurs propriétés internes sont en fait étroitement liés à des contraintes extérieures (naturelles, techniques ou mathématiques) qui seront analysées, par commodité dans les paragraphes suivants.

#### 32.1 Variables à étudier

Elles doivent être capables de répondre aux questions posées par le prémodèle et définir ainsi l'ossature du modèle définitif.

Ces descripteurs du milieu et de la population pourront être simples ou synthétiques mais correctement choisis en fonction de la cible que l'on désire échantillonner et suffisamment précis. Les variables mesurées pourront être structurantes (c'est-à-dire indiquant les communautés) ou caractéristiques (c'est-à-dire qui s'intéressent aux réponses provoquées par les variations du milieu). Quant au nombre de descripteurs à échantillonner, il vaut mieux en sélectionner au départ un plus grand nombre quitte à rétroagir rapidement lorsque l'on découvre certaines redondances, pour n'en retenir qu'un nombre restreint (gains à tous niveaux, facilité et simplicité du modèle accrues).

#### 32.2 Echelles d'observations spatio-temporelles

Le choix de ces échelles est fondamental mais souvent délicat. Il conditionne la portée globale du modèle final car selon l'échelle d'observation choisie, on verra les principaux phénomènes significatifs d'un système changer parfois radicalement. Ceci est dû la plupart du temps à des phénomènes de micro et macro-distribution encore souvent mal connus et en interaction constante. Bien souvent, la carence d'échelles de référence fait que le chercheur les apprécie selon l'intuition qu'il peut avoir des phénomènes qu'il étudie. Ainsi, des phénomènes supposés cycliques ou dont les conditions semblent se reproduire à intervalles de temps réguliers verront adopter leur cycle comme unité d'échelle (spatio-temporelle) d'étude. Le meilleur exemple est le fait de considérer le cycle de vie d'une espèce lorsqu'on l'étudie isolément.

#### 32.3 Méthodes de traitement de données

Comme les autres choix, elles traduisent aussi la problématique de l'étude. L'analyse des données doit être effectuée avec l'idée d'une rétroaction possible au niveau des réajustements sur les concepts et les méthodes utilisées. Il est évident que l'efficacité optimale est obtenue pour un contrôle en temps réel des données acquises et des traitements. Puisqu'on observe selon ce que l'on cherche, le traitement des données devra être choisi, lui aussi, selon son adéquation au problème posé.

### 32.4 Conclusion

Les choix que doit faire l'écologiste (descripteurs, échelles spatio-temporelles, traitement des données) sont bien sûr, au-delà de leurs caractéristiques systématiques, interdépendants. Les choix finaux ne résultent en fait que d'un compromis entre les avantages et les inconvénients de chaque paramètre.

### 3.3 - Contraintes liées aux choix

Selon FRONTIER (1983), elles sont de trois ordres : naturelles, techniques et mathématiques.

#### 33.1 Contraintes naturelles

Elles sont liées essentiellement à l'hétérogénéité des peuplements et à la variété des échelles significatives qui interagissent avec les peuplements. Ici entrent en jeu les phénomènes de macro et micro-structures spatio-temporelles qui sont à la base des efforts effectués pour développer des techniques d'échantillonnage élaborées permettant d'appréhender correctement ces structures.

#### 33.2 Contraintes techniques

Elles concernent autant les questions matérielles liées à l'échantillonneur (disponibilité, fiabilité, efficacité, pouvoir de résolution ou sélectivité de la technique utilisée), que celles liées aux difficultés de sonder un système spatio-temporel très étendu ou que celles dérivant des possibilités informatiques de traitement des données.

#### 33.3 Contraintes mathématiques

Elles sont multiples. On ne retiendra que celles ayant trait à la qualité des données et à la façon dont elles sont structurées. Ceci agira directement sur les méthodes possibles à utiliser selon la façon dont se présente le pool de données dont on dispose, ainsi que sur la précision des résultats. Les contraintes mathématiques sont en interrelation étroite avec le plan d'échantillonnage (obtention des données) et la qualité des résultats souhaitée.

#### 33.4 Conclusion

Contraintes et choix des paramètres à étudier sont donc fortement liés. On verra par la suite comment ces deux problèmes décrits ici de façon théorique ont trouvé leur application pratique dans l'échantillonnage de la population des Eperlans de Loire.

### 3.4 - Planification de l'échantillonnage

La planification de l'échantillonnage résulte d'un compromis entre les choix nécessaires (variables, échelles spatio-temporelles, méthodes de traitement des données) et les contraintes qui y sont liées. S'y ajoutent généralement des problèmes liés aux théories de la décision, en particulier ceux relatifs à l'optimisation d'un échantillonnage en fonction des coûts (en argent, temps et hommes) que celui-ci nécessite.

Des plans d'échantillonnage existent qui permettent, d'un point de vue statistique, d'obtenir les "meilleurs" estimateurs possibles (c'est à dire sans biais et de variance minimale) pour les variables étudiées et pour des coûts donnés. On pourra par exemple consulter COCHRAN (1977) pour une revue détaillée de ceux-ci.

## 4 - PRINCIPES FONDAMENTAUX DE L'ECHANTILLONNAGE EN ECOLOGIE

Du schéma du processus décisionnel que l'on vient de détailler et qui aboutit à l'élaboration d'un plan d'échantillonnage, on peut tirer plusieurs principes fondamentaux qui, s'ils ne sont pas très originaux, permettent néanmoins de structurer les problèmes et de les confronter aux contraintes.

Principe 1 : on échantillonne un système écologique, complexe et mobile dans l'espace-temps.

On aura souvent intérêt à partitionner ce système en sous ensembles qui seront dits unités d'échantillonnage, plus faciles à étudier dans un premier temps que l'ensemble du système écologique. Ceci dit, cette approche n'est pas forcément considérée comme analytique (ou structurale) dans le sens où l'on n'est pas obligé d'individualiser chaque phénomène élémentaire à l'intérieur des sous-ensembles dont on peut par contre, faire une étude synthétique.

Cependant, dans chaque cas, il faudra procéder à une étude préliminaire, baptisée enquête cadre. Le but d'une telle enquête sera d'acquérir les informations générales sur l'objet à échantillonner notamment, dans le cas d'une étude de population de poissons, de la délimiter avec précision et d'y reconnaître des structures qui pourront être ultérieurement utilisées comme unités d'échantillonnage. L'enquête cadre correspond donc à une étude préliminaire destinée à effectuer un bilan aussi exhaustif que possible des connaissances antérieures et/ou disponibles (études de documents administratifs, enquêtes et visites sur le terrain, bibliographie, etc...).

Principe 2 : Il faut centrer la collecte des données sur les besoins du modèle que l'on a défini (sans pour autant s'y limiter ce qui nuirait à toute évolution).

Ceci indique en fait que la nature des descripteurs à échantillonner est fonction du traitement ultérieur que l'on envisage. Il faut de plus, par delà le choix des descripteurs, bien choisir les échelles spatio-temporelles étudiées.

Principe 3 : Maîtriser autant que possible les sources de variations.

Ainsi, si plusieurs sources de variations (naturelles, ou biais liés au mode d'acquisition des données comme la sélectivité, l'évitement ou le colmatage pour un chalut) influent sur la valeur d'un paramètre en un lieu et un instant donné, il faut pouvoir préciser parmi ces sources lesquelles sont étudiées, lesquelles sont parasites, afin de dégager l'influence des sources principales. Puis, une fois ces sources de variations mises en lumière, on doit choisir une stratégie d'échantillonnage limitant la confusion des influences respectives.

Principe 4 : Ne pas négliger l'importance des contraintes liées aux divers choix.

En particulier, il s'agit d'optimiser la récolte des données en fonction d'un coût (en temps, main d'oeuvre ou argent). L'objectif à atteindre est, pour un coût fixé, d'obtenir la meilleure précision possible. L'optimisation du coût de l'échantillonnage en rapport avec l'information recueillie (problème aussi de la progression de la précision avec la taille de l'échantillon) constitue l'un des aspects de la recherche opérationnelle.

Les limites du matériel de prélèvement sont aussi cruciales. On retiendra de même les contraintes liées au choix entre la précision recherchée dans la définition des structures spatiales et temporelles et leur bonne séparation souhaitée (résolution spatio-temporelle de la localisation d'un échantillon, au sens de FRONTIER (1983)).

Principe 5 : Le choix de la stratégie nécessite souvent une enquête statistique préliminaire destinée à cerner approximativement les diverses sources de variabilité et leur importance.

On pourra ainsi définir une stratégie judicieuse en précisant l'investissement nécessaire à l'obtention d'une précision donnée. Ensuite, la stratégie sera aussi fonction de l'optimisation des divers choix de l'écologiste en fonction des contraintes qui pèsent sur ces choix.

## 5 - SPECIFICITE DE L'ECHANTILLONNAGE EN HALIEUTIQUE : ASPECTS DU PROBLEME APPLIQUES A L'ETUDE DE L'EPERLAN EN LOIRE

### 5.1 - Buts de l'échantillonnage en halieutique

#### 5.1.1 Buts

Les finalités de l'échantillonnage en halieutique sont multiples : elles vont de la connaissance de l'océanographie générale (comme l'estimation des paramètres hydrologiques par exemple) à la mise en place de modèles de gestion rationnelle de stocks exploités, en passant par la modélisation d'écosystèmes aquatiques et la détermination de la composition faunistique de peuplements. Pour l'estuaire de la Loire, on ne retiendra que cette dernière motivation et on focalisera les problèmes d'échantillonnage sur l'étude monospécifique que constitue celle de l'Eperlan.

#### 5.1.2 Pôles d'intérêts

Ils sont généralement nombreux mais on ne retiendra cependant que trois points essentiels pour illustrer les problèmes liés à l'ichtyofaune de l'estuaire de la Loire : la composition faunistique (structures des stocks), les structures démographiques et les estimations d'abondance. Les deux dernières rubriques sont cruciales. Elles sont le point de départ de la quasi totalité des questions d'ordre général que peut se poser le biologiste. D'un bon échantillonnage de ces deux descripteurs, on peut en effet sous échantillonner correctement de nombreuses autres variables dont l'intérêt biologique est primordial. Par exemple, le fait d'échantillonner correctement la structure démographique de la population d'Eperlan permettra d'appréhender sur des bases saines (par sous échantillonnage dans cette structure) le régime alimentaire de l'espèce par classe de taille. Des données sur l'abondance permettront de compléter l'étude en donnant une idée de la prédation totale de l'espèce sur certains types de proies. Il est donc nécessaire de ne pas négliger ces pôles d'intérêt qui constituent en quelque sorte l'ossature fondamentale de la problématique (donc du prémodèle) liée à l'étude ichtyologique de l'estuaire de la Loire. On ne retiendra pas ici les problèmes d'effort de pêche (nominaux et effectifs) qui, s'ils sont au tout premier plan dans la modélisation des stocks halieutiques exploités, sont virtuellement sans intérêt dans le cas de l'Eperlan de l'estuaire de la Loire. On insistera simplement sur la structure des peuplements de la faune associée à l'Eperlan et l'étude monospécifique de ce poisson, par l'intermédiaire des questions d'abondance et de structures démographiques.

## 5.2 - Sources d'information possibles

Plusieurs voies d'accès sont disponibles pour acquérir des données en échantillonnage halieutique. LAUREC et al. (1983) font le point de la question dans le cas de l'élaboration de modèles de dynamique des populations exploitées. On a adapté leur tableau à l'étude de la dynamique de la population des Eperlans de Loire (Tab. 12). La quasi totalité des rubriques "source" a été utilisée pour l'étude de l'écologie des Eperlans, mis à part celle concernant l'échantillonnage au port puisque l'Eperlan, espèce non cible d'un point de vue commercial, y est rarement représenté. Les campagnes scientifiques apparaissent comme un moyen privilégié de collecte de l'information par rapport, par exemple, aux échantillonnages à terre ou par carnets de pêche. Cependant, ces campagnes deviennent vite coûteuses et doivent être optimisées en ne retenant, pour elles, que les études spécifiques (écologie, certains aspects de la biologie...) impossibles à obtenir autrement. Il n'a pas été non plus négligé les possibilités de complémentarité entre les diverses voies d'accès. Elles sont utiles pour contrôler la valeur des résultats en effectuant des comparaisons, diminuant ainsi les risques de biais et les erreurs qui entachent les estimations. Pour l'Eperlan de l'estuaire de la Loire, les résultats obtenus au cours des campagnes scientifiques, les enquêtes effectuées auprès des mareyeurs et pêcheurs ainsi que les observations faites lors d'embarquements avec des pêcheurs professionnels ont été constamment confrontées et recalées, augmentant ainsi la portée et la précision des conclusions sur certains aspects de la biologie de l'espèce.

## 5.3 - Campagnes scientifiques

On a déjà souligné le rôle privilégié que peuvent jouer les campagnes scientifiques dans l'acquisition des données. Il faut en préciser les mérites et aussi les limites. On ne s'en tiendra qu'à l'examen des chalutages expérimentaux, technique utilisée pour l'échantillonnage de l'ichtyofaune de l'estuaire de la Loire, et aux deux points signalés précédemment : estimations d'abondance et analyse des structures démographiques. Seuls les problèmes généraux seront abordés. Les points particuliers seront étudiés ultérieurement au moment de la présentation détaillée des plans d'échantillonnage mis en place dans l'estuaire de la Loire.

### 53.1 Estimations d'abondance

Comme le soulignent LAUREC et al. (1983) : "Estimer l'abondance par l'intermédiaire des pêches expérimentales conduit à des résultats hautement variables et, à moins de disposer de nombreuses données, les estimations seront très imprécises : les estimations d'un navire isolé, qu'il soit scientifique ou non, ne donneront que des informations imprécises". Ceci est principalement le fait des phénomènes de microrépartition et d'aggrégation des espèces (formation de bancs de poissons par exemple), qui confèrent aux résultats une

	Statistiques officielles et registres divers	Echantillonnage au port	Donnés de pêche et interviews	Observateurs embarqués	Enquêtes scientifiques
Débarquement (total ou par catégorie)	■	■			
Structures démographiques captures	■	■	■		
Structures démographiques population		■			■
Sélectivité		■			
Biologie	- croissance	■			■
	- fécondité/âge		■		■
	- autres		■		■
Mortalité indirecte	- estimation rejets			■	
	- taux de survie rejets				■
	- animaux tués non remontés à bord				■
Estimation d'abondance	- globale	■	■	■	■
	- classe exploitée	■	■	■	■
	- classe préexploitée				■
Ecologie/hydrologie					■

**Tableau 12 :** Sources d'informations possibles pour l'étude halieutique d'un stock de poissons (la taille des carrés est fonction de la prépondérance d'une voie d'accès). (adapté de LAUREC et al., 1983)

Caractéristiques	<p><u>Matériel</u> : bateau + chalut</p> <p><u>Fraction étudiable</u> : zones accessibles, au fond ou au voisinage du fond</p> <p><u>Espèces cibles</u> : espèces benthiques et démersales</p>	
Résultats	Avantages	Inconvénients
Echantillons	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Très bonne séparation des espèces</li> <li>- Très bonne séparation des classes d'âge</li> <li>- Récolte <i>ad libitum</i> de matériel biologique</li> <li>- Personnel modéré pendant l'opération</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Personnel et travail pour le dépouillement croît très vite avec les ambitions biologiques</li> <li>- Surface et/ou volume échantillonné faible</li> <li>- Limitation du taux d'échantillonnage</li> </ul>
Calculs	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Calculs simples de précision</li> <li>- Précision cernable (mais médiocre)</li> <li>- Faible risque de distorsion des abondances relatives (sauf si saturation de l'engin)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Estimation absolue d'abondance impossible sauf si correction (difficile) de l'efficacité</li> </ul>

**Tableau 13 :** Avantages et limites du chalutage comme moyen d'échantillonnage.

grande variabilité, concrétisée par des variances non moins grandes des estimations (donc une faible précision). Vouloir diminuer ces variances conduit à augmenter considérablement le nombre de coups de chaluts. PENNINGTON et GROSSLEIN (1978) donnent une analyse fouillée de ce problème. ULLTANG (1977) repris par LAUREC et al. (1983) fournit une grille d'analyse des procédés d'estimation directe des abondances en fonction des mérites des divers procédés. On reprend, dans le tableau 13, la partie de la grille concernant les chalutages expérimentaux et où apparaissent clairement les avantages et les limites de la méthode.

Il apparaît que les estimations d'abondance sont extrêmement délicates à mettre en oeuvre. Ceci a d'ailleurs été le cas dans l'estuaire de la Loire où, à défaut d'abondances, il s'est avéré plus correct de vouloir estimer des indices d'abondance ou les densités relatives des espèces pêchées. Moyennant certaines précautions, le suivi temporel de des variations des indices ou des densité conduit aussi à des résultats d'intérêt écologique non négligeable (sans pour autant connaître la "taille" du stock étudié).

### 53.2 Analyse des structures démographiques

Il est généralement difficile d'obtenir la structure démographique d'une population halieutique par des pêches expérimentales. Il faut en effet connaître l'efficacité de l'engin (pour estimer la vulnérabilité des animaux) et souvent combiner de façon adéquate les résultats de pêches sur plusieurs secteurs où cette efficacité (fonction de l'évitement et de l'échappement des poissons ainsi que de la façon dont travaille le filet) peut varier.

On retiendra cependant que dans tous les cas il est nécessaire de disposer d'un engin non selectif (le chalut peut le devenir, moyennant certaines adaptations) et de couvrir l'ensemble de la zone de répartition du stock pour se mettre à l'abri des éventuelles variations spatiales des structures démographiques (répartition différentielle des juvéniles et des adultes par exemple).

Dans le cas de l'Eperlan de Loire, l'étude des structures démographiques a rempli ces deux conditions : couverture de l'aire de répartition et adoption d'engins de captures adéquats. De plus, il a été possible de combiner plusieurs résultats d'échantillonnages afin de "couvrir" l'aire de répartition de l'espace.

L'analyse des structures démographiques revêt une place privilégiée car elles sont de plus en plus à la base des calculs de dynamique de population. En effet, elles permettent l'estimation de paramètres de base que l'on peut ensuite injecter dans des modèles de gestion de stock, quand ce n'est pas l'ensemble du modèle lui-même qui est bâti sur leur analyse, comme par exemple, celle des distributions des fréquences de longueur (MUNRO, 1984).

## 5.4 - Biais des estimations

### 54.1 Niveaux d'inférence

On a déjà souligné l'importance des problèmes d'inférences. En échantillonnage halieutique, l'information la plus complète est toujours souhaitable. Dans le cas de chalutages expérimentaux, les inférences ne seront pas toujours possibles, comme le montre la figure 46 (adaptée de LAUREC et al., 1983) à moins de pouvoir corriger certains biais. De plus, il existe en écologie de nombreuses variations parasites (comme les phénomènes de microdistributions précédemment signalés) encore mal connus et qui nuisent aux possibilités d'inférences puisqu'on ne peut se fonder sur des bases solides.

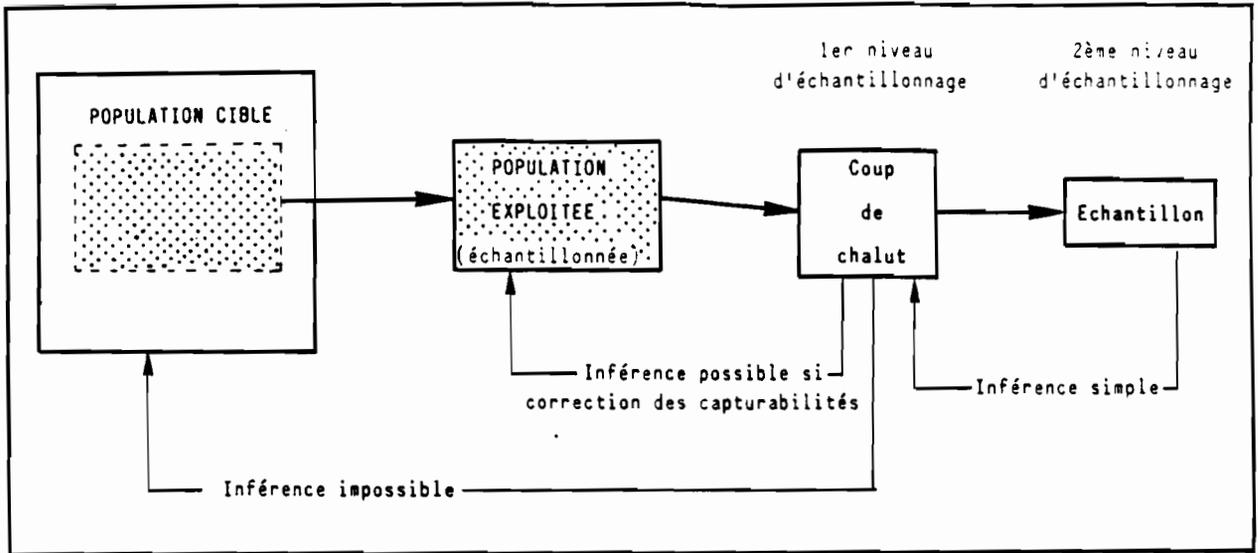
### 54.2 Population réelle et image donnée par l'échantillon

La figure 47, empruntée à LAUREC et al. (1983) résume les distorsions qui peuvent apparaître entre la pyramide des âges de la population réelle et celle obtenue par les chalutages. On retiendra essentiellement les notions d'échappement (le poisson n'est pas retenu par la maille du chalut) et d'évitement (occasionné par la fuite devant le chalut par exemple) qui sont les deux sources principales de biais dans les opérations de chalutage. Dans le cas de l'Eperlan, ces deux phénomènes ont été minimisés par l'adoption d'une vitesse de chalutage adéquate (pour atténuer le phénomène d'évitement) et d'une taille de maille du chalut relativement faible (pour diminuer l'échappement).

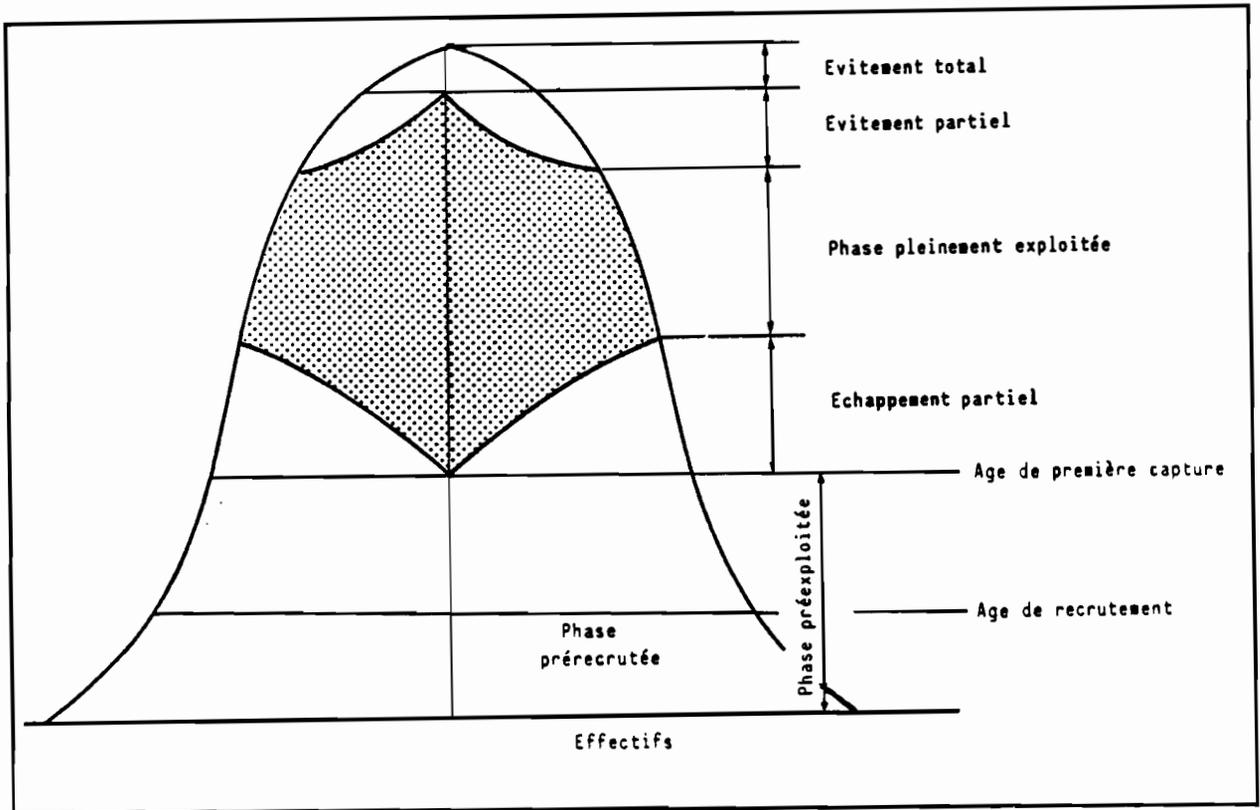
### 54.3 Un problème supplémentaire : l'hétérogénéité du stock étudié

Dans le cas de la population d'Eperlans de l'estuaire de la Loire, ce problème est crucial. C'est la source de biais la plus importante car difficile à estimer. On distinguera trois causes principales d'hétérogénéité de la population d'Eperlans :

- La disposition en bancs des poissons, problème déjà évoqué se rapportant aux notions essentielles de macro et micro structures.
- La répartition différentielle des individus de conditions différentes, déjà signalée dans le cas des adultes et des juvéniles. Cette répartition peut d'ailleurs être horizontale et/ou longitudinale dans l'estuaire. Elle peut être aussi le fruit de migrations, comme celle de reproduction, où les sexes semblent se séparer pour accéder aux frayères.



**Figure 46 :** Inférences possibles entre échantillons et populations (halieutiques).



**Figure 47 :** Pyramides des âges réelle (blanc) et apparente (grisé) selon les captures par chalutage (d'après LAUREC et al., 1983).

- La grande variabilité des conditions du milieu. C'est peut être le problème le plus important au niveau d'un estuaire. C'est en tous cas celui qui nuit le plus à l'élaboration d'un plan d'échantillonnage correct. La répartition spatio-temporelle de l'Eperlan est très dépendante des conditions du milieu (comme on le verra par la suite). Or, dans l'estuaire, ces conditions sont très variables et changeantes, aussi bien au niveau journalier (influence de la marée) que saisonnier (température, débit fluvial). L'estuaire peut donc se caractériser par des masses d'eau mouvantes, aussi bien horizontalement que verticalement et dont les salinités sont différentes. Nombres d'espèces, et en particulier l'Eperlan, auront tendance à suivre la masse d'eau la plus appropriée (osmorégulation, présence de nourriture etc ...), d'où les difficultés d'étude liées non seulement à l'hétérogénéité même du milieu mais encore à son "confinement" qui peut être qualifié de très rapide (le confinement est un terme introduit par GUELORGET et PERTHUISOT, 1983 et désigne le temps de renouvellement des éléments d'origine marine en un point donné. Il est, d'après ces auteurs, le paramètre caractéristique qui semble gérer l'écologie des domaines paraliques).

En résumé, ces causes majeures d'hétérogénéité dans l'espace et le temps de la population d'Eperlans impliquent la nécessité d'échantillonner plusieurs zones et d'y appliquer des pondérations ad hoc. La stratification spatio-temporelle du milieu est donc nécessaire, comme cela a été souligné dans l'énoncé du principe 1 de l'échantillonnage (paragraphe 4). Pour pouvoir remonter à la population parente, il faudra aussi veiller aux possibles variations dans le temps de la sélectivité de l'engin que peut entraîner l'hétérogénéité du stock étudié.

Cette présentation de l'échantillonnage en écologie halieutique permet de mieux cerner les problèmes qui se sont posés lors de la conception des pêches expérimentales dans l'estuaire de la Loire. Ceux-ci sont exposés dans les paragraphes suivants, où l'on aborde successivement :

- Les chalutages expérimentaux plurispécifique.
- Les pêches complémentaires pour l'étude de la croissance des juvéniles d'Eperlan.
- Les pêches complémentaires pour l'étude de la reproduction de l'Eperlan.

- Les pêches complémentaires pour l'étude de l'alimentation de l'Eperlan.

Chaque paragraphe est bâti sur la même ossature :

- Analyse conceptuelle (cadre de l'étude, buts ...).
- Analyse organique (choix des variables à étudier, échelles spatio-temporelles, contraintes, plan d'échantillonnage ...).
- Réalisation de l'échantillonnage.
- Critique du protocole adopté.

## **6 - LES ECHANTILLONNAGES DE LA POPULATION D'EPERLAN : CHALUTAGES EXPERIMENTAUX**

### **6.1 - Analyse conceptuelle**

#### **61.1 Cadre de l'étude**

##### **a - Motivations**

On l'a déjà vu, les motivations d'une étude sont à la base de toute décision de planification d'échantillonnage. Comme le remarque FRONTIER (1983), on observe selon ce que l'on cherche. C'est dire si les motivations influent directement et profondément dans le choix du type d'échantillonnage utilisé.

Les travaux (ichtyofaune, benthos, plancton) entrepris depuis 1981 par le laboratoire de Biologie marine de l'Université de Nantes, se sont intégrés dans une vaste étude pluridisciplinaire de l'estuaire de la Loire (biologie, physico-chimie des eaux, hydraulique et sédimentologie) réalisée à la demande du Comité Scientifique pour l'Environnement de l'Estuaire de la Loire (C.S.E.E.L.) créé en 1980 (MARCHAND et al., 1983).

En ce qui concerne l'étude de l'ichtyofaune benthodémersale de l'estuaire de la Loire, les buts recherchés étaient (MARCHAND et al., 1983) :

- La caractérisation de secteurs géographiques estuariens, basée sur la composition qualitative et quantitative des ressources benthodémersales et leurs variations spatio-temporelles.
- L'estimation de la contribution de chacun de ces secteurs à la "richesse" estuarienne globale et spécifique.

- Les principaux éléments de cinétique démographique de quelques unes des espèces typiques du milieu estuarien, en précisant leur rôle dans le réseau trophique de l'estuaire.
- Le bilan des relations trophiques de l'estuaire.
- L'estimation de la contribution de l'estuaire à la richesse de la marge continentale par des opérations de marquage-recapture de Flets (Platichthys flesus).

L'étude de la population d'Eperlans de la Loire s'est inscrite dans ce cadre très général de l'étude de l'écologie des peuplements ichtyologiques de l'estuaire. L'échantillonnage n'a donc pas été centré sur cette seule espèce puisque l'ensemble de la faune benthodémersale était visé. C'est pourquoi, l'échantillonnage, optimisé en fonction de cet objectif pluridisciplinaire, comporte pour chaque espèce prise individuellement quelques lacunes. Pour l'Eperlan, il a cependant été possible d'affiner certaines données par la mise en place de pêches complémentaires.

Pour l'Eperlan, les efforts ont surtout porté sur la connaissance du cycle de vie de l'espèce en essayant d'en quantifier les différents paramètres (croissance, mortalité, structures démographiques, alimentation...) ainsi que l'étude des interrelations avec les autres espèces animales et les facteurs abiotiques du milieu estuarien.

#### b - Enquête cadre

Mis à part quelques travaux anciens décrivant les espèces de poissons rencontrés en Loire Atlantique et dressant l'inventaire de la faune ichtyologique (DESVAUX, 1843 ; IVOY de la POYPE, 1901 ; GUERIN-GANIVET, 1912), peu de données existent sur la faune de l'estuaire de la Loire. Ce n'est que plus récemment qu'a été mis en évidence le rôle important de l'estuaire dans la biologie de nombreuses espèces. Deux travaux essentiels cernent, dans une première approche, l'écologie de l'ichtyofaune estuarienne : BELLOIS et al. (1979) se sont surtout intéressés à l'estuaire externe, tandis que MARCHAND (1980 a,b) a complété l'étude précédente en mettant l'accent sur l'estuaire interne. Ces deux auteurs ont mis en évidence l'importance relative de nombreuses espèces de poissons, leurs variations saisonnières et l'importance de l'estuaire comme zone de nourricerie. Les populations estuariennes ont été globalement délimitées dans l'espace. Les zones de fortes densités de la plupart des espèces fréquentant l'estuaire ont été répertoriées : elles correspondent globalement aux zones productives que constituent les vasières. Des éléments de la dynamique écologique de l'estuaire ont été exposés et ont permis une ébauche d'analyse des processus de dynamique des principales espèces de poissons fréquentant l'estuaire (MARCHAND, 1980 b).

En ce qui concerne l'Eperlan, on a pu définir les limites de sa répartition en estuaire : une série d'enquêtes menées auprès des pêcheurs professionnels et des embarquements pour vérification in situ des espèces pêchées ont été effectués. La limite aval de répartition de l'espèce correspond approximativement à la limite moyenne d'influence des eaux fluviales, qui coïncide avec celle du delta sous-marin de la Loire. La limite amont a pu être fixée en Loire fluviale, au niveau de La Varenne (île Dorelle) au PK 77, zone atteinte par les reproducteurs en migration. En condition moyennes, la limite amont de répartition de l'espèce se situe dans le domaine mésohalin de l'estuaire (salinité comprise entre 5 et 18 ‰).

Ainsi, les objectifs de l'enquête cadre (notamment la délimitation des populations, l'observation de structures spatio-temporelles et démographiques, etc...) ont été atteints grâce aux résultats fournis par ces divers travaux.

c - Enquête préliminaire - Sources de collecte des échantillons

L'enquête préliminaire, destinée à cerner (même approximativement dans un premier temps) les diverses sources de variabilité et leur importance, est issue des travaux de MARCHAND (1980). Cet auteur, qui a étudié la distribution saisonnière, l'abondance et la diversité de l'ichtyofaune dans l'estuaire interne de la Loire, fournit des bases solides pour l'élaboration d'une stratégie d'échantillonnage judicieuse. Ainsi, il apparaît :

- que l'on peut diviser l'estuaire interne en deux secteurs dont les caractéristiques faunistiques (nature des espèces et importance relative de celles-ci notamment) et hydrologiques sont sensiblement différentes. On distingue un secteur polyhalin (salinité de 18 ‰ à 30 ‰) et un secteur mésohalin (salinité de 5 ‰ à 18 ‰). Les caractéristiques hydrologiques de ces secteurs ont été définies sous des conditions moyennes de débit et de coefficient de marée. Temporairement (et en particulier au cours des saisons), ces secteurs peuvent présenter des masses d'eau dont les caractéristiques s'écartent sensiblement des intervalles de variation de la salinité définis précédemment. De plus, un secteur euhalin, correspondant à l'estuaire externe peut être défini sur la base des travaux de BELLOIS et al. (1979) qui ont mis en évidence une structure faunistique différente de celle des deux autres secteurs. Enfin, un secteur oligohalin (salinité variant de 0.5 à 5 ‰) peut être mis en évidence en amont des deux autres secteurs de l'estuaire interne ;

- que l'on doit tenir compte des conditions hydrologiques de l'estuaire (notamment la position du front de salinité, fonction du débit et du coefficient de marée), qui peuvent modifier temporairement la composition faunistique d'un secteur (ou même agir localement et rapidement à l'intérieur de ce secteur) ;
- que l'échantillonnage par chalutage semble le mieux approprié à ce genre d'étude mené dans l'estuaire de la Loire, puisque cette méthode possède un bon pouvoir de résolution spatio-temporelle dans l'expression de la finesse et de la justesse des résultats escomptés.

### 61.2 Le prémodèle

Le prémodèle, forme à priori du modèle auquel on désire aboutir, doit permettre la formulation d'une stratégie d'approche des problèmes posés. Dans le cas présent, on cherche à rendre compte de la composition faunistique benthodémersale de l'estuaire de la Loire et de ses variations saisonnières. De plus, on cherche à mettre en évidence des paramètres démographiques et écologiques de la population d'Eperlans, pour essayer d'en comprendre la dynamique.

On essaiera donc, au moyen de prélèvements espacés dans le temps (mensuels par exemple) de rendre compte des variations saisonnières. De même, afin de cerner une éventuelle zonation horizontale (due à un gradient de salinité par exemple), on répartira les prélèvements tout au long de l'estuaire, selon les secteurs préalablement définis. De plus, afin de contrôler dans chaque secteur les variables hydrologiques, on cherchera à effectuer, à chaque campagne, les prélèvements dans des conditions sensiblement identiques de coefficient de marée et d'horaire par rapport à la pleine mer. Le débit fluvial est en fait la seule variable qui reste non prévisible à long terme, même si l'on connaît un module longue durée permettant d'identifier, en moyenne, les saisons de crue et d'étiage. C'est cette variable qui reste la plus délicate à contrôler, d'autant plus qu'elle a souvent été mise en évidence comme paramètre majeur des conditions hydrologiques (donc, de fait, de la structure faunistique) qui règnent à un instant précis, en un point donné, dans un estuaire (MARCHAND, 1980 ; LE GUEN, 1971 ; LE RESTE, 1973 ; GARCIA, 1976). Certaines espèces seront d'ailleurs plus sensibles que d'autres à ce facteur de variabilité, notamment celles ne tolérant qu'une gamme peu étendue de variation de salinité ou inféodées à des masses d'eau de caractéristiques précises (comme l'Eperlan). De plus, les secteurs définis précédemment selon des critères hydrologiques pourront voir leur faciès moyen changer profondément de façon temporaire : en étiage et en forte marée, le secteur oligohalin pourra devenir typiquement polyhalin et les espèces marines pourront remonter très profondément dans l'estuaire. L'inverse est aussi vrai et des espèces dulçaquicoles pourront se rencontrer très en aval dans l'estuaire, en période de crues par exemple (LARDEUX, 1986).

Le prémodèle adopté indique qu'une des stratégies d'approche des problèmes posés consiste en une série de prélèvements mensuels dans chacun des secteurs préalablement définis (stratification spatio-temporelle du milieu). Les conditions d'application d'une telle stratégie consistent :

- d'une part, à la poursuivre suffisamment longtemps (au moins une année, qui correspond au cycle biologique et abiotique dans l'estuaire) pour en tirer une première série de résultats exploitables ;
- d'autre part, à tenir compte des conditions hydrologiques de l'estuaire au moment des prélèvements puisqu'elles influent fortement sur l'écologie des espèces animales en présence.

## 6.2 - Analyse organique

(Ce terme, introduit en halieutique par QUENSIERE et BENECH 1983, est emprunté au vocabulaire des informaticiens et désigne l'ensemble des études technologiques d'une application)

### 62.1 Elaboration du protocole d'échantillonnage : choix et contraintes

On a déjà exposé, de façon générale, les choix et contraintes liés à la conception d'une stratégie d'échantillonnage et développés par FRONTIER (1983). On reprendra donc chaque point en détaillant de façon concrète les applications que l'on a fait pour l'étude des communautés ichthyologiques de l'estuaire de la Loire et plus particulièrement de la population d'Eperlans.

#### a - Choix des variables à étudier

L'étude des communautés ichthyologiques de l'estuaire de la Loire suppose tout d'abord le dénombrement des espèces en présence. On essayera donc, dans un premier temps, d'estimer :

- les densités relatives (et si possible les abondances) de ces espèces ainsi que leur biomasse ;
- leur structure démographique.

De plus, pour l'Eperlan, l'analyse sera approfondie par un échantillonnage dans la structure démographique pour en extraire les variables indicatrices de la biologie de l'espèce, dont, entre autres :

- sexe, maturité des gonades et leur poids ;
- étude du contenu digestif ;
- longueur et poids de chaque poisson étudié ;
- détermination de l'âge par lecture de pièces osseuses.

#### b - Choix des échelles spatio-temporelles

Les structures observables sont supposées susceptibles de se reproduire chaque année. C'est du moins ce qui est attendu des macro-structures. Ceci est d'ailleurs la règle générale chez la plupart des espèces de poissons des régions tempérées dont le rythme biologique a une période d'un an. L'échantillonnage dans l'estuaire de la Loire devra donc tenir compte des variations saisonnières attendues au cours d'une telle période. La durée minimum de l'étude doit donc être d'une année pour tenir compte de cette échelle temporelle. C'est ce qui a été fait puisque les premiers prélèvements ont débuté en avril 1981 et les derniers ont eu lieu en octobre 1982.

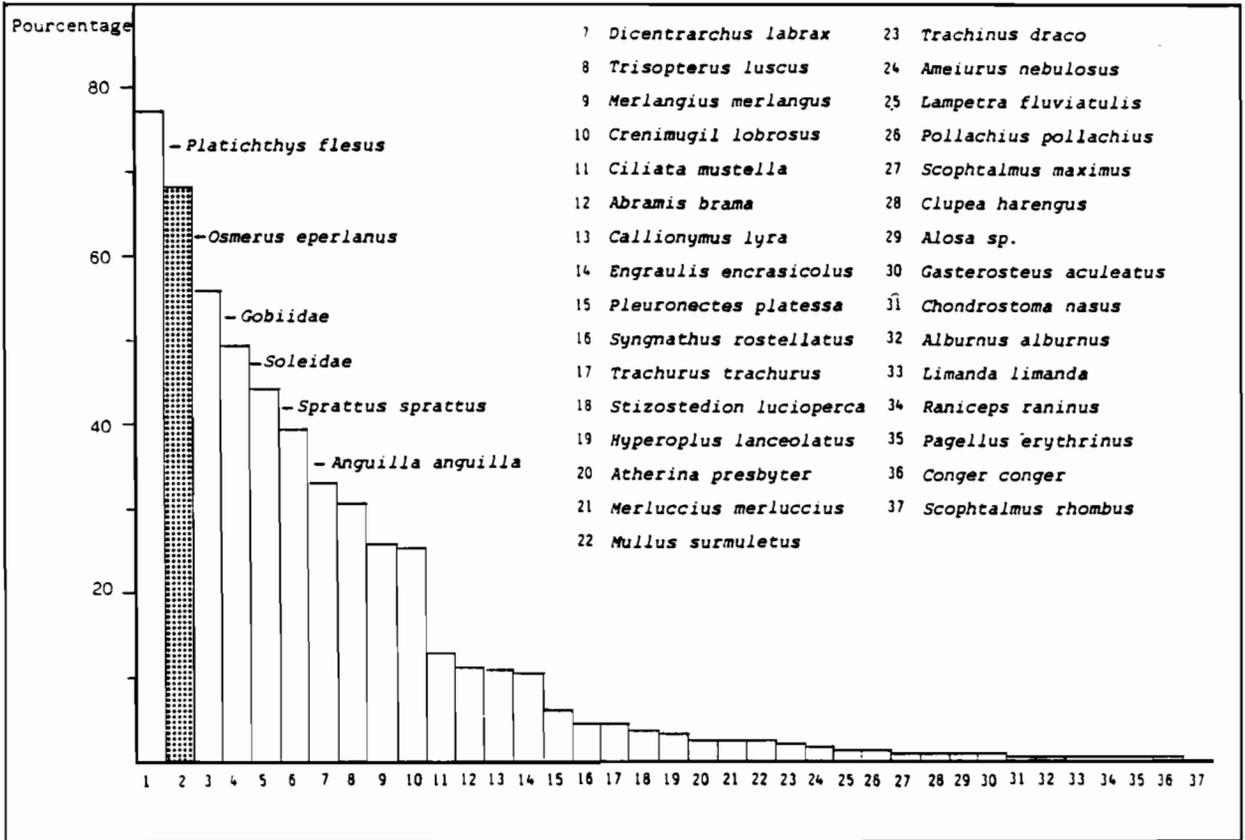
Une échelle temporelle plus fine doit aussi être adoptée. En effet, on a vu que le débit fluvial avait une importance considérable sur les modifications écologiques qu'il pouvait entraîner. Or, dans un premier temps, on sait que ce débit suit une courbe oscillante ayant un minimum en été (août-septembre) et un maximum en hiver (janvier-février). De plus, ces oscillations ne sont que des moyennes calculées sur des modules longue durée de plusieurs dizaines d'années. L'expérience de terrain montre qu'en fait, d'un mois à l'autre, l'amplitude des oscillations peut s'écarter notablement de la courbe moyenne (tout en respectant les tendances crue-étiage cependant). Il apparaît ainsi qu'une échelle d'observation mensuelle semble être raisonnable. Elle est d'autant plus judicieuse qu'elle permet le suivi des paramètres biologiques classiques : croissance, maturation sexuelle, régime alimentaire saisonnier, etc...

L'échelle spatiale retenue est celle de l'estuaire qui a été divisé en trois secteurs essentiels selon leurs caractéristiques hydrologiques (euhalin, polyhalin et mésohalin). Dans chaque secteur ont été définies cinq à six stations correspondant aux divers faciès sédimentaires rencontrés. Dans l'estuaire interne, ces stations sont situées au niveau de vasières subtidales ou intertidales, considérées comme les zones productives de l'estuaire (le chenal de navigation est azoïque). D'autre part, il faut signaler que la superficie des fonds chalutables est peu étendue, ce qui limite les possibilités de choix des stations et en particulier leur répartition au hasard. Seul l'estuaire externe peut offrir la possibilité d'une allocation aléatoire des lieux de chalutage pour un type de substrat donné. L'échelle spatiale liée aux stations est celle de la longueur du trait de chalut. Chaque station est donc représentée par un trait de chalut. La distance chalutée (donc la surface balayée), pour une station donnée, est maintenue constante d'une campagne de pêche à l'autre. Plus qu'à la durée de chaque pêche (environ 15 à 20 mn), on s'est intéressé à la surface chalutée.

c - Choix des stations

Les stations de chalutage ont été déterminées avant la campagne de pêche de la façon suivante :

- 1- Comme il a déjà été souligné, on a écarté de ce choix les zones non chalutables : le canal de navigation, les zones dangereuses ou difficiles d'accès en raison des courants ou de la marée. Les fonds à vase trop molle ont aussi été écartés des choix en raison des risques de colmatage du chalut.
- 2- La durée de chaque campagne (une campagne correspond à la prospection d'un secteur) étant limitée en raison des problèmes de marée (environ 4 heures, centrée sur la pleine mer), le problème de base est de choisir, pour chaque secteur, la taille de l'échantillon (nombre de traits) et la dimension de l'unité d'échantillonnage (distance chalutée) afin de maximiser la précision des résultats.
- 3- C'est pourquoi, les superficies chalutables étant réduites, une station n'est représentée que par un coup de chalut. Pour chaque secteur, plusieurs stations sont néanmoins prospectées (on dispose donc de plusieurs coups de chalut par secteur hydrologique).
- 4- La distance chalutée a été estimée (par expérience antérieure) en fonction du volume des captures et de la durée allouée pour une campagne. Elle est variable d'une station à l'autre mais reste identique d'une campagne à l'autre pour une même station. L'étude étant multispécifique, il est bien évident que ce choix est un compromis entre les captures moyennes (qui doivent être suffisantes pour apporter toutes les données requises par les objectifs de l'étude) et les problèmes techniques (durée des traits, saturation du chalut ou manipulations excessives). Dans ces conditions, il apparaît que certaines espèces (les plus rares) risquent d'être mal échantillonnées. Ce n'est pas le cas de l'Eperlan dont le niveau dans les captures a toujours été suffisant. En effet, sans entrer dans le détail des captures par trait de chalut, on constate que pour l'ensemble des prélèvements effectués dans l'estuaire, l'Eperlan arrive au deuxième rang des fréquences d'apparition des espèces dans les échantillons (après le Flet, Platichthys flesus) avec un taux de présence de plus de 68 % (fig.48). Numériquement, l'espèce est bien représentée, et contribue à la richesse



**Figure 48 :** Fréquences d'apparition (en pourcentage) des espèces benthodémersales (ichtyofaune) chalutées dans l'estuaire de la Loire (tous secteurs hydrologiques confondus).

ichthyologique de nombreuses stations (MARCHAND et al. 1983).

Remarque : Les données acquises n'ont pas permis de calculer pour l'Eperlan (comme pour les autres espèces d'ailleurs), la surface optimale à chaluter. Ce point serait pourtant à éclaircir dans le cadre d'une nouvelle étude similaire. De tels calculs ont déjà été faits par PENNINGTON et GROSSLEIN (1978) pour des espèces pêchées sur le Banc Georges. Dans le cas des pêches effectuées en Loire, en l'absence de données préliminaires adéquates, ces estimations de surface optimale (ou au pire, minimale) à chaluter sont le fruit de l'expérience des pêcheurs et des observations empiriques antérieures des chercheurs. Cette politique, loin d'être satisfaisante, est cependant apparue à posteriori très raisonnable.

#### Quelques remarques sur le choix des stations

- 1- Chaque station définie est chalutée toujours de la même façon : même engin, même longueur de fune, même heure par rapport à la marée, même sens etc... et ceci d'une campagne à l'autre.
- 2- Sur toutes les stations, la procédure suivie pour filer, traîner et virer le chalut est exactement la même. Le grément du chalut ainsi que les divers réglages du bateau restent identiques. Seule la longueur des funes est ajustée à la profondeur prospectée. Elle ne varie cependant que dans de faibles proportions, les lieux chalutés n'étant pas très profonds.
- 3- En toute rigueur, l'inconvénient majeur de la distribution non aléatoire des traits de chalut (chaque trait étant effectué toujours au même endroit d'une campagne à l'autre), est que l'on ne peut pas calculer la variabilité sur l'ensemble de la strate (secteur) au cours des campagnes. On ne peut théoriquement approcher que la variabilité liée à chaque station. Cependant, vu les conditions abiotiques très changeantes de l'estuaire, il est possible de considérer la position des traits de chalut comme aléatoire (CHEVALIER, comm. pers.). Ainsi, bien que cette approximation puisse paraître mathématiquement choquante, elle n'en est pas moins écologiquement réelle. Ce fait permet de pouvoir considérer les stations chalutées comme allouées de façon aléatoire dans chaque strate (secteur). Le plan d'échantillonnage se rattache donc à la famille des "échantillonnages aléatoires stratifiés" et permet de bénéficier des avantages mathématiques liés à ce type de plan (réduction de la variabilité générale, estimation des variances

intra-strate ... ). L'inconvénient soulevé au début de ce paragraphe disparaît donc par le biais de la "mouvance" extrême du milieu.

4- Il faut aussi garder à l'esprit que certaines stations (notamment celles de l'estuaire interne) correspondent aux lieux de plus grande richesse faunistique. Ainsi, les stations chalutées sont celles où la présence du poisson est certaine : ce sont essentiellement les vasières, qui découvrent plus ou moins à marée basse, et dont la productivité et le rôle de nourricerie pour l'ichtyofaune sont reconnus depuis longtemps. Dans certains cas, il peut être cependant judicieux de concentrer la prospection dans les secteurs où la densité du poisson est la plus élevée. Par exemple, dans les cas où :

- dans le cadre d'un échantillonnage stratifié pour une évaluation d'abondance on a au préalable divisé l'aire étudiée en secteurs où la densité du poisson est homogène (forte et faible densité par exemple) (SAVILLE, 1978). C'est le cas dans l'étude de l'ichtyofaune estuarienne où les secteurs hydrologiques définis correspondent à des zones de densités globalement homogènes. Cependant, à l'intérieur de chaque secteur, il existe encore des zones de faible et forte densité. En toute rigueur, il faudrait donc, de nouveau, les stratifier. Malheureusement, les zones de faible densité ne sont pas facilement chalutables (chenal de navigation ... ). Aussi, les calculs relatifs à des indices d'abondance risquent d'être biaisés dans le sens d'une surevaluation.

- lors d'une étude à caractère biologique, il est important d'obtenir à faible coût une représentation aussi exacte que possible de la structure de la population (par un histogramme par exemple) afin de pouvoir sous-échantillonner correctement dans les traits de chalut pour calculer les paramètres de la population (croissance, relation taille-poids, sex-ratio, etc...).

Pour l'étude des populations de l'estuaire de la Loire, à défaut de pouvoir calculer sans biais trop important leurs abondances (ou de façon plus réaliste, leurs densités), le deuxième cas évoqué reste un critère de satisfaction dans la sélection des stations à échantillonner.

La figure 49 résume le paragraphe consacré aux échelles spatio-temporelles en mettant en évidence la stratification adoptée.

d - Contraintes naturelles

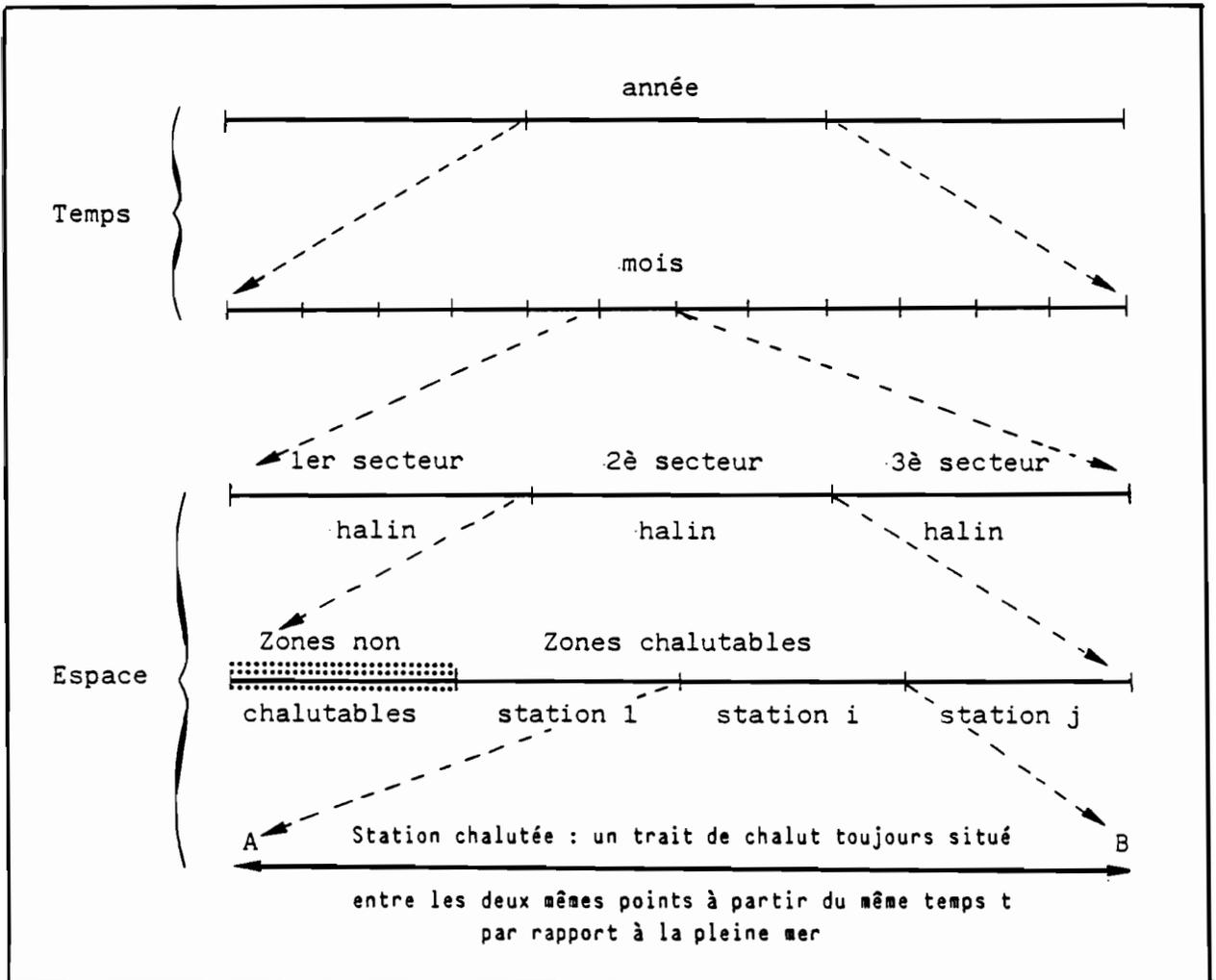
Dans l'estuaire de la Loire, les contraintes naturelles, issues de l'hétérogénéité du milieu et de son peuplement à toutes les échelles d'observation, sont la cause principale des difficultés de mise en place d'une stratégie d'échantillonnage correcte. On retiendra notamment :

- Difficultés de stratification spatiale du système, basée sur les caractères hydrologiques de l'estuaire.
- Faibles superficies des zones chalutables par type de substrat dans l'estuaire interne, limitant de ce fait le choix des stations.
- Influence très forte des facteurs débit fluvial-marée, induisant à très court terme des phénomènes de micro-répartition des espèces.
- Débit fluvial difficile à prévoir avec précision à long terme : donc difficultés de planification.
- Conditions hydrodynamiques instables de l'estuaire, dans le sens où les variations des facteurs abiotiques peuvent être très rapides.

Il apparaît que ces contraintes, en fait les plus fortes parmi beaucoup d'autres, sont intimement liées au choix des échelles d'observations dont il a été question précédemment. La variabilité extrême des conditions abiotiques, entraînant des modifications importantes et rapides (à l'échelle de l'heure) dans la nature des peuplements ichtyologiques et de leurs densités rend l'élaboration d'un plan d'échantillonnage classique délicat, beaucoup plus que pour une étude du benthos par exemple, ou même pour une étude de l'ichtyofaune en domaine hydrologique plus stable dans lequel les variables stratificatrices sont plus faciles à mettre en oeuvre.

e - Contraintes techniques

On insistera surtout sur les contraintes techniques liées à l'emploi du chalut à perche, engin choisi pour l'échantillonnage en Loire au cours de l'étude. Le chalut utilisé est un engin expérimental standardisé au niveau européen, dont DESAUNAY et al. (1980) présentent un schéma coté détaillé. Son ouverture horizontale est de 2.70 m et les patins permettent une ouverture verticale de 0.50 m. Le filet est constitué de nappes de faible maillage : 40 mm en maille étirée dans la partie antérieure et 20 mm au niveau de la poche. Afin d'assurer un meilleur contact avec le substrat et



**Figure 49** : Stratification spatio-temporelle des échantillonnages par chalutage expérimental en Loire.

d'améliorer la capturabilité des espèces de poissons à enfouissement superficiel, une chaîne en guirlande est placée sur le bourrelet du chalut. Les caractéristiques techniques de l'engin sont maintenues constantes quelque soit la nature des fonds prospectés. Ainsi, les variations observées entre plusieurs traits peuvent devenir significatives (à l'exception des cas de travail défectueux de l'engin ou de son colmatage par exemple) et correspondre à des changements dans la composition ou la structure de la fraction du peuplement échantillonnée. Toute corrélation mise en évidence entre ces variations et les facteurs de l'environnement aura le même intérêt que si elle avait été décelée à partir d'échantillons représentatifs de l'ensemble du peuplement (DAGET et PETIT, 1971).

Les contraintes techniques les plus fortes sont liées à l'utilisation même de l'engin dont on n'arrive pas à apprécier (de visu par exemple) les performances. Ainsi, la profondeur à laquelle on désire travailler est un paramètre important. Au delà d'une certaine limite, difficile à préciser, on ne peut plus être certain que le chalut a travaillé de façon correcte (ou tout du moins de façon semblable à un trait précédent effectué à plus faible profondeur).

Une autre contrainte est liée à la nature du fond chaluté. Il est bien évident qu'un tel chalut ne peut pas travailler sur des fonds rocheux (par ailleurs rares dans la zone étudiée) où il risque de crocheter. Par contre, l'utilisation de cet engin sur des vases molles risque de rendre le trait caduc par suite de l'enfoncement du chalut et de son colmatage par la vase. Or, ce type de fond est assez répandu dans l'estuaire (notamment interne) et sera donc évité autant que possible. Liées au choix du maillage, les problèmes de colmatage mais surtout d'échappement des poissons restent des contraintes importantes : le choix de la maille détermine la fraction du peuplement vulnérable au chalut et cette fraction peut différer notablement de l'ensemble du peuplement. On reviendra sur ce point qui, avec le phénomène d'évitement, joue un rôle fondamental dans les sources de biais liés à l'échantillonnage par chalutage. On retiendra seulement que ces contraintes imposent le choix d'une vitesse de chalutage adéquate en plus de celui d'un maillage correct.

En outre, la surface échantillonnée reste difficile à évaluer. Dans le cas des études menées en Loire, le positionnement du bateau a pu être noté au début et à la fin de chaque trait grâce aux amers repérés préalablement. De plus, la surface réellement balayée par le chalut est mal connue. Il est généralement admis que la largeur utile de pêche est de 55 à 60 % de la largeur totale (DAGET et PETIT, 1971).

Ainsi, on peut résumer ces contraintes techniques aux deux notions fondamentales de fiabilité et de pouvoir de résolution du chalut à perche. Cette dernière notion est d'ailleurs en étroite relation avec l'étendue spatio-temporelle du domaine couvert par l'échantillonnage.

En effet, il est très important de pouvoir choisir un instrument ayant une bonne résolution spatio-temporelle de la localisation d'un échantillon, c'est-à-dire capable d'avoir une certaine finesse dans la localisation de ce dernier dans l'espace et dans le temps. Dans le cas du chalut à perche, il est impossible de réaliser une série d'échantillons serrés,

dans l'espace ou dans le temps. Ce qui serait idéal. Il s'ensuit notamment que les déplacements d'organismes et les phénomènes abiotiques instables de l'estuaire (notamment la salinité) interviennent d'une récolte à l'autre au cours d'une même campagne.

Ainsi, les échelles spatio-temporelles doivent être clairement définies, notamment la position longitudinale dans l'estuaire du trait du chalut et l'heure (par rapport à la pleine mer par exemple) où il a été effectué (ceci pour un débit connu). En plus des contraintes techniques liées au choix de l'engin, il ne faut pas oublier celles dépendant des facteurs climatiques et humains : certaines campagnes ont été reportées en raison de mauvaises conditions météorologiques interdisant l'utilisation du bateau mis à disposition pour cette étude. De même, les dates des sorties ont été déterminées en partie en fonction de la disponibilité de chacun, en particulier de celle du pêcheur professionnel chargé des chalutages.

#### f - Contraintes liées au traitement des données

Les exigences mathématiques des traitements prévus peuvent être multiples. Le problème le plus délicat semble être la précision des données ; on l'a déjà vu, des estimations correctes par chalutage nécessitent des traits nombreux. Du fait des nombreuses sources de variabilité dans l'estuaire, il est nécessaire de stratifier l'objet étudié en strates homogènes. Ceci aura pour effet d'augmenter la variance inter-strate et diminuer la variance intra-strate par le fait même de l'homogénéité dans les strates. On rejoint donc ici les problèmes de choix d'échelles spatiales (définition des secteurs hydrologiques et des stations à faciès déterminé) par l'adoption d'une variable (stratificateur) qualificative.

#### g - Conclusion sur l'élaboration du protocole d'échantillonnage

Le choix des variables à étudier et surtout le choix des échelles spatio-temporelles d'observations sont, dans le cas de l'étude des communautés ichthyologiques de l'estuaire de la Loire, extrêmement dépendantes des contraintes (essentiellement naturelles) qui y sont liées. Il apparaît que ce sont les conditions hydrodynamiques qui règnent dans l'estuaire qui sont les contraintes les plus préoccupantes car, d'une part elles sont délicates à maîtriser et d'autre part, elles engendrent des variations (donc sont sources d'erreurs) difficiles à mesurer mais certainement (parfois) assez grandes. Une des solutions consiste donc à statifier le milieu (de manière spatio-temporelle) afin d'essayer d'atténuer les effets des sources de variation.

Le tableau 14 résume l'ensemble de ces préoccupations qui amènent à l'élaboration puis la réalisation du protocole d'échantillonnage.

PREMODELE				CHOIX		CONTRAINTES		
Problème posé	Objet échantillonné	Technique de prélèvement	Réponses attendues			Naturelles	Techniques	Mathématiques
Analyse de la communauté ichtyologique estuarienne (faune associée à l'Eperlan) ----- Analyse de la structure démographique de la population d'Eperlans (croissance) essai d'estimation du stock ? ----- Essai d'analyse de variations spatiales saisonnières	I C H T U O F A U N E	C H A L U T A G E S  E X P E R I M E N T A U X	Importance relative des diverses espèces. Caractérisation de "secteurs" biologiques de l'estuaire  Démographie de la population d'Eperlans (croissance) essai d'estimation du stock ?  Préférendum écologiques de l'Eperlan	Variables	- Espèces par trait de chalut - Longueur des poissons	Zones non toutes accessibles pour prospection	Emploi du chalut (échappement, évitement, colmatage...)	Nombre de traits important Obtention d'histogrammes corrects
				Stratification	- Temporelle - Spatiale - Hydrologiq.	Heure/pleine mer Repérage des amers Débit, front salin, etc...	Bien connaître les conditions d'obtention d'un échantillon	Bien définir les strates (homogénéité intra notamment
				Echelles	- Spatiales (. estuaire) (. secteurs) - Temporel.	Domaine étendu Hydrologie fluctuante Durée des traits heure / P.M.	Déplacement du bateau dans l'estuaire (hydrologie fluctuante)	
				Analyse des données	- Statistiques - Modélisation		- Programmation - Emploi de certains programmes ordinateurs	Nécessité d'avoir des données adéquates (qualité et quantité)

**Tableau 14 : Choix et contraintes liés à l'élaboration du protocole d'échantillonnage de l'ichtyofaune de l'estuaire de la Loire.**

## 6.2 - Protocole d'échantillonnage

L'analyse des choix et contraintes qui y sont liées amène à planifier l'échantillonnage sous forme d'un protocole. En Loire, le protocole adopté a été le suivant :

1. Division de l'estuaire en trois secteurs hydrologiques moyens :
  - A. Euhalin
  - B. Mésohalin
  - C. Oligohalin.
2. Dans chacun de ces secteurs, allocation de 5 à 6 stations en fonction de la nature de fond et réparties de façon à "couvrir" le secteur :
  - A. 6 stations
  - B. 6 stations
  - C. 5 stations
3. Visite mensuelle de ces stations (une station correspond à un trait de chalut).
4. Durée totale des observations : de avril 1981 à octobre 1982.

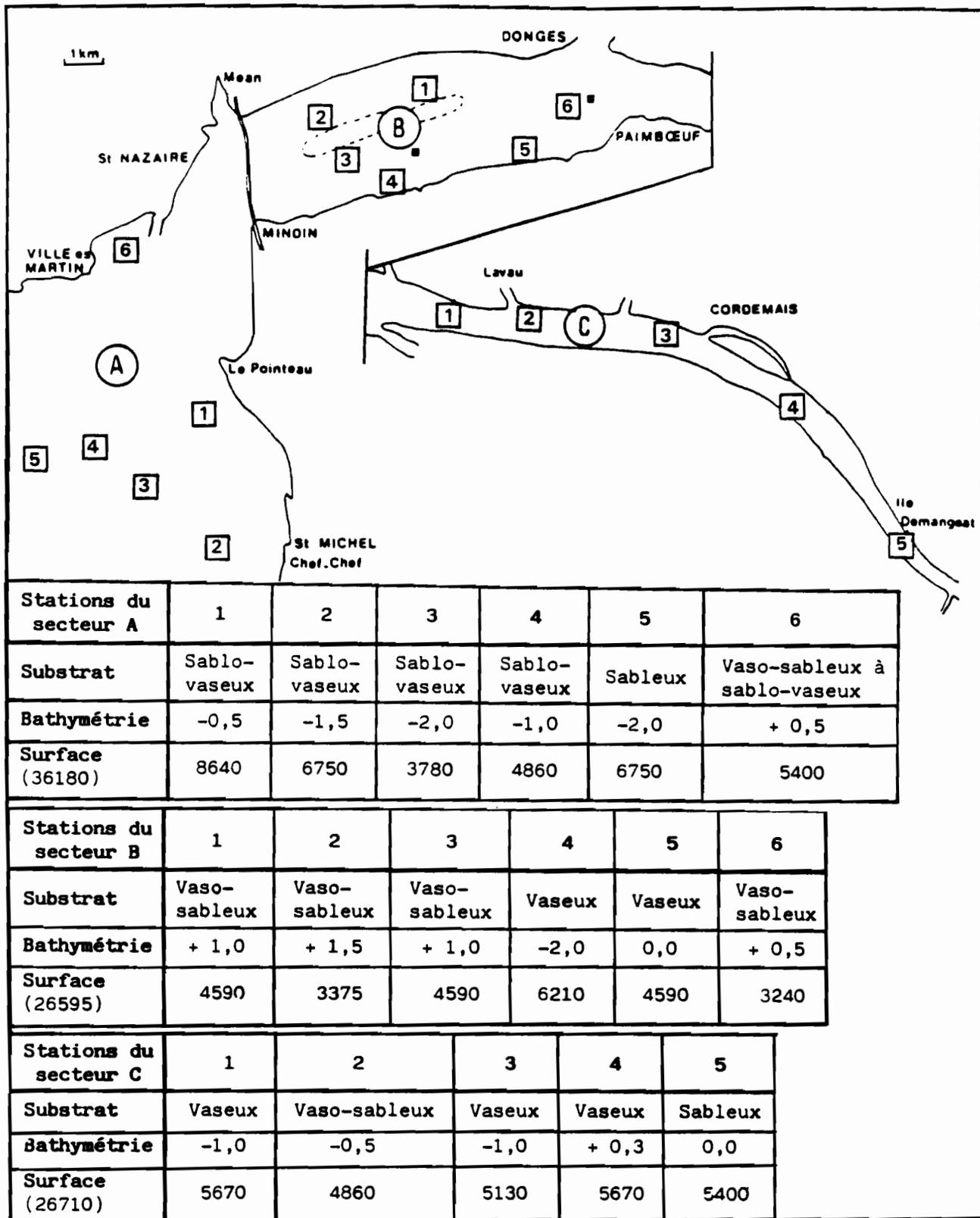
La figure 50 localise les stations dans l'estuaire de la Loire et présente leurs caractéristiques (nature du sédiment, bathymétrie, surface, chalutée). La figure 51 localise les stations dans les faciès benthiques de l'estuaire.

Le calendrier des pêches est donné dans le tableau 15. Au total, 249 prélèvements ont été effectués. Certains mois, les pêches n'ont pu avoir lieu dans l'estuaire soit pour des raisons météorologiques (tempêtes...), soit pour des causes techniques (indisponibilité du pêcheur...).

## 6.3 - Réalisation

### 63.1 Acquisition des données

Chaque prélèvement a été obtenu à l'aide d'un chalut à perche expérimental standardisé dont on a déjà présenté les caractéristiques. Chaque trait est pratiqué en ligne droite dans la mesure du possible à l'aide d'un petit chalutier de faible tirant d'eau (moins de 1,2 m). Pour chaque coup de chalut, toute la prise est conservée puis triée au laboratoire.



**Figure 50** : Localisation géographique des stations chalutées (représentées par un numéro) et leurs caractéristiques lors des échantillonnages mensuels de l'ichtyofaune de l'estuaire de la Loire (les surfaces sont en m<sup>2</sup> et la bathymétrie en m cote marine)

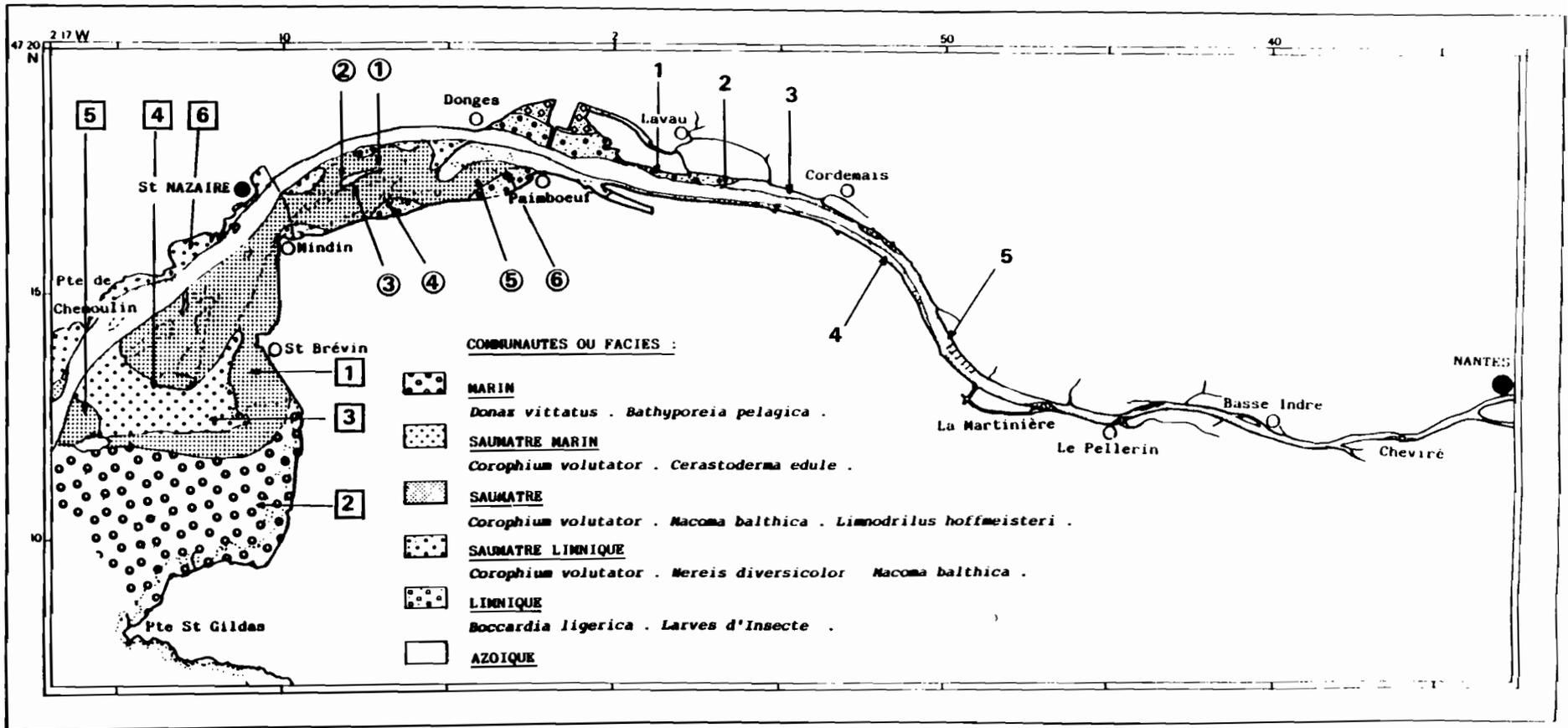


Figure 51 : Localisation des stations chalutées (représentées par un numéro) par rapport aux caractéristiques faunistiques benthiques de l'estuaire.

Dates	Secteur	Nombre de traits	Surface chalutée (ha)	Durée (h-mn)	Coefficient de marée	Débit fluvial m <sup>3</sup> /s	Position des traits vis-à-vis de la Pleine mer	
							début	fin
04/81 22	A	6	3,600	1h 40	81	880	+ 4h	8M
23	B	6	2,659	1h 23	71	840	- 4h	- 1h
21	C	2	1,053	0h 28	84	930	- 4h	- 2h
05/81 26	B	6	2,659	1h 30	50	1 530	- 2h	PM
27	C	5	2,673	1h 28	48	1 520	- 3h 30	- 1h 30
06/81 30	B	6	2,659	1h 37	89	640	- 3h 30	- 1h
07/81 1	C	5	2,673	1h 10	94	770	- 2h 30	1h
07/81 28	A	5	2,754	1h 22	71	458	8M	- 3h 30
29	B	6	2,659	1h 43	73	432	- 4h	- 1h 30
30	C	5	2,673	1h 22	87	411	- 3h 30	- 0h 30
09/81 5	A	6	3,600	1h 30	55	167	+ 0h 30	+ 3h
1	B	6	2,659	1h 34	89	191	- 4h	- 1h 30
2	C	5	2,673	0h 55	82	195	- 4h	- 2h
09/81 29	A	6	3,600	1h 37	94	650	+ 4h 30	8M
30	B	6	2,659	1h 44	83	630	- 3h 30	- 0h 30
10/81 1	C	5	2,673	1h 05	89	595	- 5h 00	- 2h
11/81 4	A	6	3,600	1h 33	41	1 650	+ 0h 30	+ 3h 30
3	B	6	2,659	1h 40	45	1 630	- 4h	- 2h
5	C	5	2,673	1h 26	36	1 590	+ 0h 30	+ 2h
12/81 7	B	6	2,659	1h 32	63	970	- 3h	- 0h 30
8	C	5	2,673	1h 26	76	980	- 3h 20	- 1h 30
01/82 21	A	6	3,600	1h 32	51	2 480	8M	- 3h 30
5	B	6	2,659	1h 31	59	3 750	- 3h 30	- 1h 20
8	C	5	2,673	1h 32	55	1 870	- 3h 15	- 1h
02/82 25	A	6	3,600	1h 25	96	1 180	8M	- 3h 50
1	B	6	2,659	1h 28	60	1 860	- 2h	PM
2	C	5	2,673	1h 24	55	1 870	- 3h 15	- 1h
03/82 5	B	6	2,659	1h 31	50	1 180	- 4h 40	- 2h 30
3	C	5	2,673	1h 19	56	1 100	- 1h 50	PM
04/82 14	A	6	3,600	1h 30	57	1 010	+ 5h 45	8M
6	B	5	2,160	1h 21	84	1 850	- 2h	+ 1h
7	C	3	1,566	0h 38	92	1 760	- 4h	- 2h
05/82 11	A	5	2,754	1h 13	72	650	- 5h 20	- 2h
3 et 5	C	4 + 2	3,240	1h 15	60 et 78	530	- 5h	- 3h
06/82 1	A	6	3,600	1h 31	57	363	8M	- 2h
2	B	6	2,659	1h 34	63	352	- 4h	- 2h
3	C	5	2,673	1h 16	68	363	- 2h 40	- 1h
07/82 19	A	6	3,600	1h 23	84	214	8M	- 4h
13	B	6	2,659	1h 30	59	199	- 0h 30	+ 1h 50
15	C	3	1,566	0h 45	55	236	- 4h	- 3h 15
08/82 19	A	6	3,600	1h 27	100	216	8M	- 4h 30
16	B	6	2,659	1h 32	68	247	- 4h 10	- 2h 10
17	C	4	2,133	1h 00	80	236	+ 2h	+ 3h
10/82 19	A	6	3,600	1h 45	90	890	- 5h 30	- 3h 15
15	B	6	2,659	1h 33	91	760	- 3h 40	- 1h 30
13	C	5	2,673	1h 22	66	515	- 2h 45	- 0h 45
47 jours		249	128,794	64h 27				

**Tableau 15 : Calendrier des pêches expérimentales effectuées dans l'estuaire de la Loire en 1981 et 1982 (secteur A = euhalin ; B = polyhalin et C = mésohalin)**

### 63.2 Sources d'erreurs

Les sources d'erreurs lors de l'acquisition de telles données sont nombreuses. On n'en retiendra que deux catégories :

- Les erreurs fondamentales, liées à la biologie des poissons et à l'emploi d'un chalut comme instrument de sondage.
- Les erreurs liées au déroulement du protocole lui-même.

#### a - Erreurs fondamentales

Deux types d'erreurs fondamentales sont associés aux résultats d'une campagne de chalutage (c'est-à-dire au nombre de poissons par unité de surface chalutée) :

- une erreur d'échantillonnage aléatoire, ou variance, qui décroît avec la taille de l'échantillon (nombre de traits). Cette erreur est reliée à la variabilité spatiale de la distribution du poisson. Il s'agit donc d'un problème de disponibilité (availability de MAAR, 1951) ;
- une erreur systématique (biais), qui est indépendante de la taille de l'échantillon. Cette erreur de mesure est liée à l'efficacité du chalut ou à la vulnérabilité du poisson.

En raison de l'importance de ce sujet, ces deux sources d'erreurs vont être brièvement détaillées.

#### a.1 - Erreur d'échantillonnage

Dans leur habitat, les poissons ne sont que très rarement distribués uniformément. Dans la plupart des cas, ils sont plus abondants à certaines profondeurs ou à certains endroits. Bien souvent même, leur distribution contagieuse (c'est-à-dire aggrégative ou en tache) est accusée par leur comportement grégaire : la formation de bancs. Ceci amène une forte variabilité entre traits de chaluts successifs sur la même station (TAYLOR, 1953). BARNES et BAGENAL (1951) rapportent des coefficients de variation allant jusqu'à 75 % en nombre pour une même espèce, dans des traits répétés au même endroit, HENNEMUTH (1976) rapporte des coefficients de 100 à 150 %. Si on augmente le nombre de traits, la variance de la moyenne de l'échantillon diminue et par conséquent la précision augmente. Cependant, et cela a déjà été souligné précédemment, en raison des distributions très contagieuses du poisson, il faut atteindre un très grand nombre de traits pour obtenir une bonne précision (GROSSLEIN, 1971 ; JONES et POPE, 1973 ; SISSEWINE et BOWMAN, 1978). Dans le cas des pêches effectuées en Loire,

seules 5 à 6 stations (une station = un trait de chalut) ont été mensuellement prospectées dans chacun des trois secteurs (strates hydrologiques). Dans ces conditions, il est bien évident que l'interprétation des données de densité des espèces doit être faite avec beaucoup de prudence, d'autant plus que les conditions hydrologiques (qui fluctuent rapidement) jouent en faveur d'une augmentation de la variabilité spatiale de l'ichtyofaune estuarienne. De plus, en ce qui concerne l'Eperlan, l'espèce est connue depuis longtemps comme étant grégaire (KENDALL, 1927). L'erreur d'échantillonnage liée aux microstructures spatiales engendrées par ce comportement risque donc d'être importante.

#### a.2 - Erreur de mesure

Cette erreur provient du fait que sur son trajet, le chalut ne capture pas tous les poissons : l'efficacité du chalut et/ou la vulnérabilité du poisson en sont la cause.

##### a2.1 - L'efficacité du chalut

Mis à part les phénomènes de colmatage ou de mauvais travail du chalut, il existe deux sources d'erreur dans un échantillonnage par chalutage. Ce sont l'échappement et l'évitement.

L'échappement : il est lié à la taille de la maille du chalut. Il correspond au passage à travers les mailles d'une partie des animaux (les jeunes et/ou ceux de petite taille) qui reste donc à l'abri de tout risque de capture. Ceci conduit à introduire un âge (ou une taille) à la première capture, notée  $t_c$ , à partir duquel l'animal considéré court effectivement le risque d'être capturé. Cependant, le cas où l'échappement est total lorsque la taille  $t$  du poisson est inférieure à  $t_c$  et l'efficacité du chalut totale lorsque  $t$  est supérieure à  $t_c$ , reste théorique. En réalité, le taux de rétention du chalut croît progressivement et même après l'âge à première capture, certains animaux peuvent encore s'échapper. L'allure du phénomène se ramène souvent à une courbe sigmoïde entre  $L_0$  (taille ou les poissons commencent à être capturés) et  $L_{100}$  (taille ou l'efficacité est maximale) (fig. 52 a). Les approximations courantes sont celles d'une courbe en escalier (sélectivité en tranchet), d'une droite entre  $L_0$  et  $L_{100}$  ou d'une courbe logistique fonction de la longueur du poisson (DARDIGNAC et DE VERDELHAN, 1978 ; POPE et al., 1975).

La maille utilisée pour les chalutages expérimentaux en Loire est de 20 mm. Il s'ensuit que la quasi totalité des juvéniles risque d'être capturée par le chalut. Les divers paramètres  $t_c$  pour l'ensemble des espèces restent faibles et on peut considérer que les animaux recrutés (c'est-à-dire la fraction la plus jeune de la population qui s'intègre pour la première fois à l'ensemble des poissons "accessibles" (LAUREC et LE GUEN, 1981)) sont systématiquement capturés par l'engin. Ainsi, les groupes 0 des espèces caractéristiques (Flets, Eperlans...) sont relativement bien échantillonnées. Cependant, il existe pour ces espèces une période "critique" où la taille à la première capture n'est pas atteinte alors

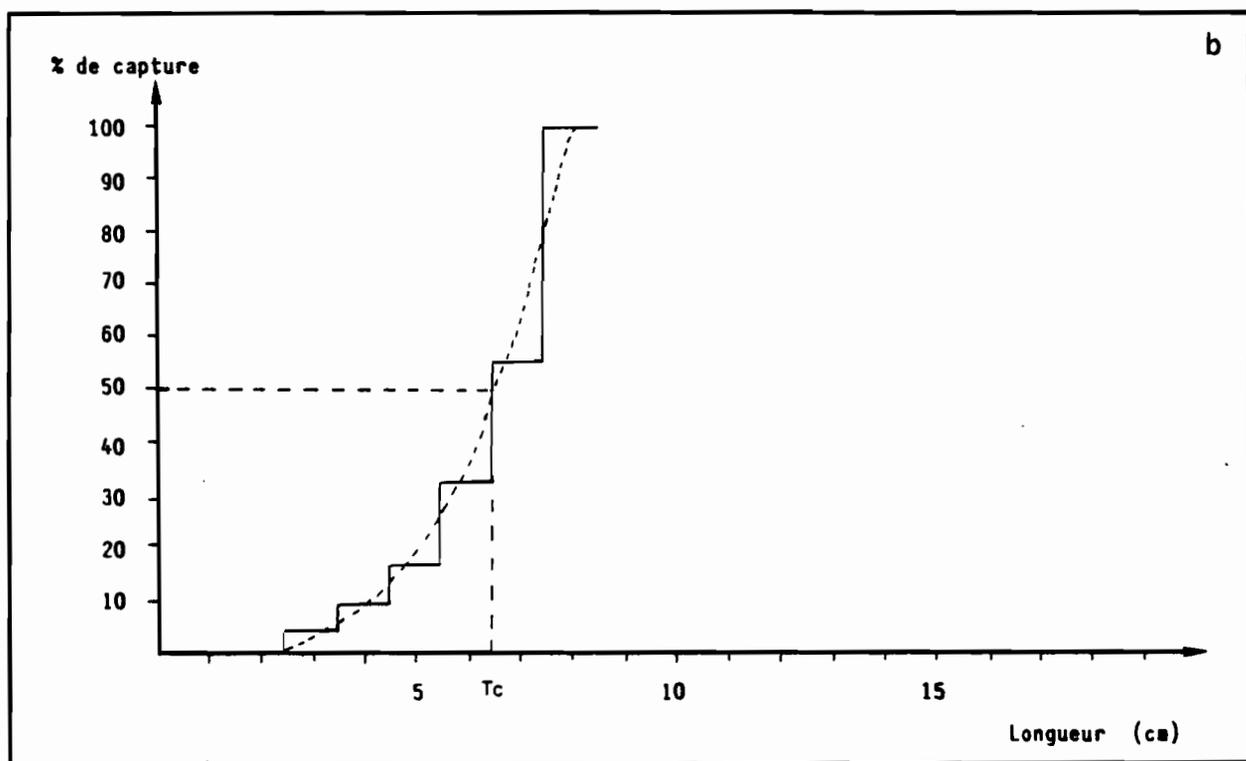
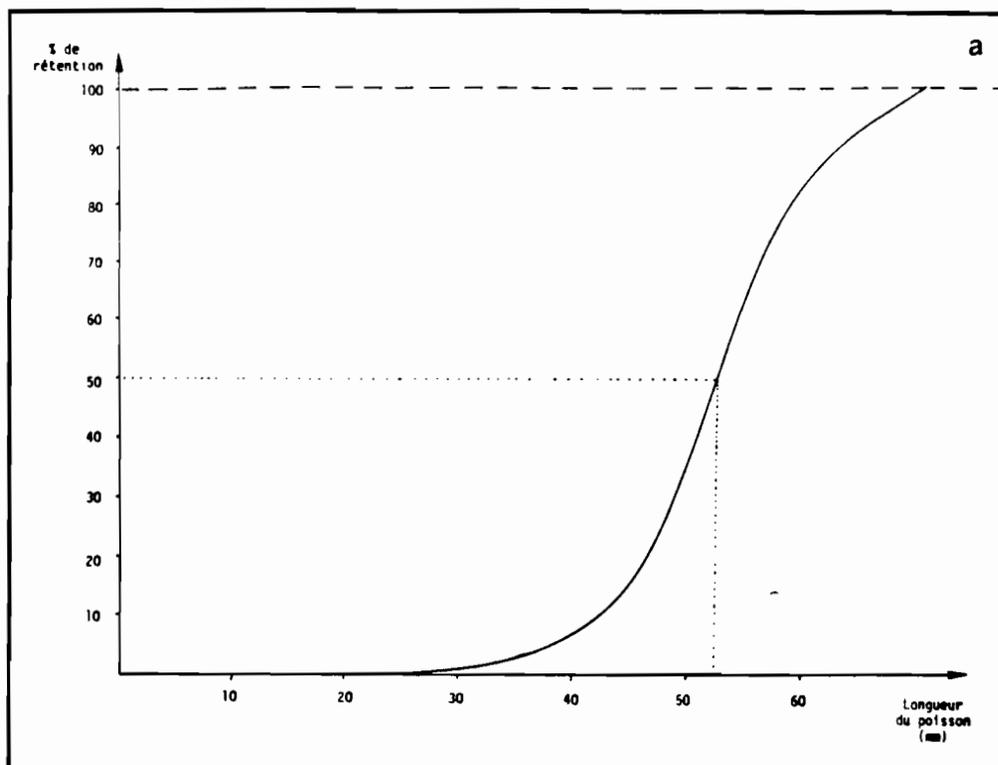
qu'elles sont effectivement recrutées (présentes sur les lieux de pêche). Cette période, qui correspond au passage de formes larvaires ou pré-juvéniles à des formes juvéniles est cependant très courte, les poissons considérés étant alors en phase de croissance très forte, et facilement identifiable (donc interprétable) lors de l'analyse des histogrammes des captures. Cette phase de forte croissance implique une sélectivité brutale du chalut : l'approximation par une fonction en escalier de la courbe de sélectivité est donc valable puisque la pente "générale" de la courbe est très forte. L'interprétation des histogrammes des captures est donc facilitée par cette sélectivité brutale du chalut pour les espèces les plus communes, les classes d'âge les plus jeunes atteignant un âge de pleine vulnérabilité très rapidement ( $L_{100}$  faible) et pendant un laps de temps très court (intervalle  $L_0 - L_{100}$  très petit). La figure 52 b représente la courbe de sélectivité sur l'Eperlan du chalut utilisé pour les pêches expérimentales. Cette courbe a été obtenue indirectement par calcul sur les histogrammes de longueur des Eperlans capturés, selon la méthode décrite par PAULY et al. (1981). On constate effectivement que la sélectivité est brutale, attestant d'une croissance rapide de l'Eperlan et que la valeur de  $t_c$  reste faible, indiquant que les juvéniles sont effectivement bien capturés.

Ainsi, pour les espèces dont la reproduction a lieu en estuaire (Eperlan) ou dont les larves planctoniques migrent jusqu'à l'estuaire (Flet, Sole...), il existe une taille  $t_c$  en dessous de laquelle le chalut est inopérant. Cependant, cette taille étant rapidement atteinte par les poissons, elle ne pose pas de problème important d'échantillonnage des jeunes classes d'âge.

Il n'en est pas de même pour les petites espèces comme les Gobies qui, s'ils ne sont pas d'un grand intérêt halieutique, représentent un maillon très important dans la dynamique trophique de l'estuaire. Pour ces espèces, seuls les gros individus sont capturés, les jeunes classes d'âge étant alors sous représentées.

L'évitement : LAUREC et LE GUEN (1981), définissent l'évitement de la façon suivante :

"Par la rapidité de leur nage, certains animaux évitent les engins de capture mobile : c'est le phénomène d'évitement, et plus précisément, d'évitement actif. L'évitement actif est, par ailleurs, d'autant plus important que l'ouverture du chalut et sa vitesse de traction sont faibles. Indépendamment de cet évitement actif, un évitement passif peut jouer. C'est vrai surtout pour des animaux plaqués sur le fond, voire enfouis. En général, dès lors qu'un animal présent sur l'aire balayée n'est pas happé par le chalut, il y a évitement".



**Figure 52 : Exemple d'une courbe de sélectivité d'un chalut.**  
 a - courbe théorique.  
 b - courbe calculée pour l'Eperlan de Loire dans le cadre des chalutages expérimentaux

Le phénomène d'évitement touche donc plus particulièrement, pour une même espèce, les individus âgés dont la nage est plus rapide. La vitesse de chalutage est donc un facteur de biais : trop forte, elle gêne le phénomène d'échappement et a tendance à surestimer la présence des petites espèces; trop faible, elle facilite les phénomènes d'évitement et tend à sous-estimer la représentation des grands individus.

Dans le cadre des pêches expérimentales effectuées en Loire, la vitesse de chalutage a été d'environ 2 à 3 noeuds, vitesse adéquate pour optimiser l'échantillonnage. De plus, l'évitement passif a été fortement diminué par l'ajonction d'une chaîne au niveau de la corde de ventre, afin de récolter les animaux enfouis ou posés sur le fond. Le phénomène d'évitement pour les espèces non strictement benthique (comme l'Eperlan par exemple) n'a malheureusement pas pu être diminué. Il est donc à craindre, vu la faible hauteur de pêche du chalut utilisé (50 cm) que les poissons nageant juste au dessus du fond aient pu facilement éviter le chalut, d'autant plus qu'aucun dispositif (panneaux par exemple) ne pouvait rabattre le poisson vers l'ouverture. Ainsi, certaines espèces, dont l'Eperlan, risquent d'être sous-estimées en nombre.

#### a2.2 - La vulnérabilité du poisson

La vulnérabilité du poisson est définie par le rapport du nombre de poissons pris au nombre de poissons présents sur l'aire balayée. LAUREC et LE GUEN (1981), GROSSLEIN et LAUREC (1982) analysent plus en détail les problèmes de vulnérabilité. Il la définissent (bien que d'autres définitions aient été proposées par ailleurs : POSTEL, 1973 ; TROADEC, 1978) comme étant une composante de la capturabilité (= taux de présence sur les lieux de pêche) et étant dépendante des interactions, in situ, entre engins et poissons, souvent liées à des problèmes de comportement. La vulnérabilité peut varier avec l'âge (taille) du poisson. On rejoint ici les problèmes de sélectivité du chalut (voir LAUREC et LE GUEN, 1981 pour de plus amples détails). De plus, la vulnérabilité peut varier selon d'autres facteurs. Ces variations seront d'autant plus marquées que ces facteurs joueront un rôle important dans l'écosystème. En ce qui concerne l'estuaire de la Loire et les espèces qui y vivent, les principaux facteurs d'influence sont les suivants :

##### Facteurs abiotiques :

\* Saison : Les variations saisonnières sont souvent importantes et liées à des phénomènes de comportement. Ainsi, en été, les Eperlans ont tendance à quitter les eaux trop chaudes de l'estuaire interne pour s'enfoncer dans les eaux plus profondes et plus froides de l'estuaire externe. Ce phénomène n'est d'ailleurs pas propre à l'Eperlan puisque de nombreuses espèces estuariennes agissent de même. Par contre, d'autres espèces ont des abondances estivales plus fortes en estuaire interne : les populations de Gobies (Pomatoschistus minutus ou de Flets (Platichthys flesus flesus) par exemple,

sont de celles-là (MARCHAND, 1980). Leur vulnérabilité s'accroît sur les vasières où elles viennent se nourrir.

\* Hydrologie : Ce facteur est essentiel dans la dynamique de l'estuaire. Deux points sont particulièrement importants : le débit et la salinité.

- Le débit : MARCHAND et al.(1983) signalent qu'en Loire pour l'ensemble des espèces, les densités globales sont maximales en période d'étiage et minimales pour les débits moyens et forts. De même, la richesse spécifique est maximale en étiage (24 espèces) et minimale en période de crue (10 espèces). Ces deux remarques indiquent un comportement différentiel des espèces, induisant une variation de leur vulnérabilité.

- La salinité : En un point donné de l'estuaire, les variations de salinité peuvent entraîner des comportements particuliers des animaux, ceux-ci cherchant la masse d'eau adaptée à leur osmorégulation. La vulnérabilité de ces animaux est donc directement liée aux conditions hydrochimiques de l'estuaire. Liée à des problèmes de salinité, la présence du bouchon vaseux et de la crème de vase peut rendre parfois la pêche impossible dans certains endroits. Le facteur salinité est celui dont l'action sur la distribution et l'abondance des espèces en un point donné de l'estuaire est la plus forte. L'Eperlan en particulier y est très sensible. De plus, comme ce paramètre fluctue rapidement dans l'estuaire de la Loire (rytme tidal), on conçoit facilement les répercussions de telles variations sur les résultats des pêches et les difficultés de mise en place d'un plan d'échantillonnage adapté à une étude plurispécifique.

\* Nature du fond et profondeur : Cela a déjà été mentionné, le même chalut ne travaille pas de la même façon sur des fonds de nature différente. De même, la profondeur de chalutage peut influencer sur les phénomènes d'évitement, le chalut ne pêchant pas forcément de manière identique sur les grands et petits fonds.

#### Facteurs biotiques :

Selon le sexe, la vulnérabilité peut être variable. En particulier, les reproducteurs sont plus ou moins vulnérables en fonction de la période de la reproduction. Pour l'Eperlan par exemple, les reproducteurs arrivant à maturité effectuent une migration vers l'amont de l'estuaire. A ce moment, la formation de bancs (parfois différenciés sexuellement) les rend plus vulnérables.

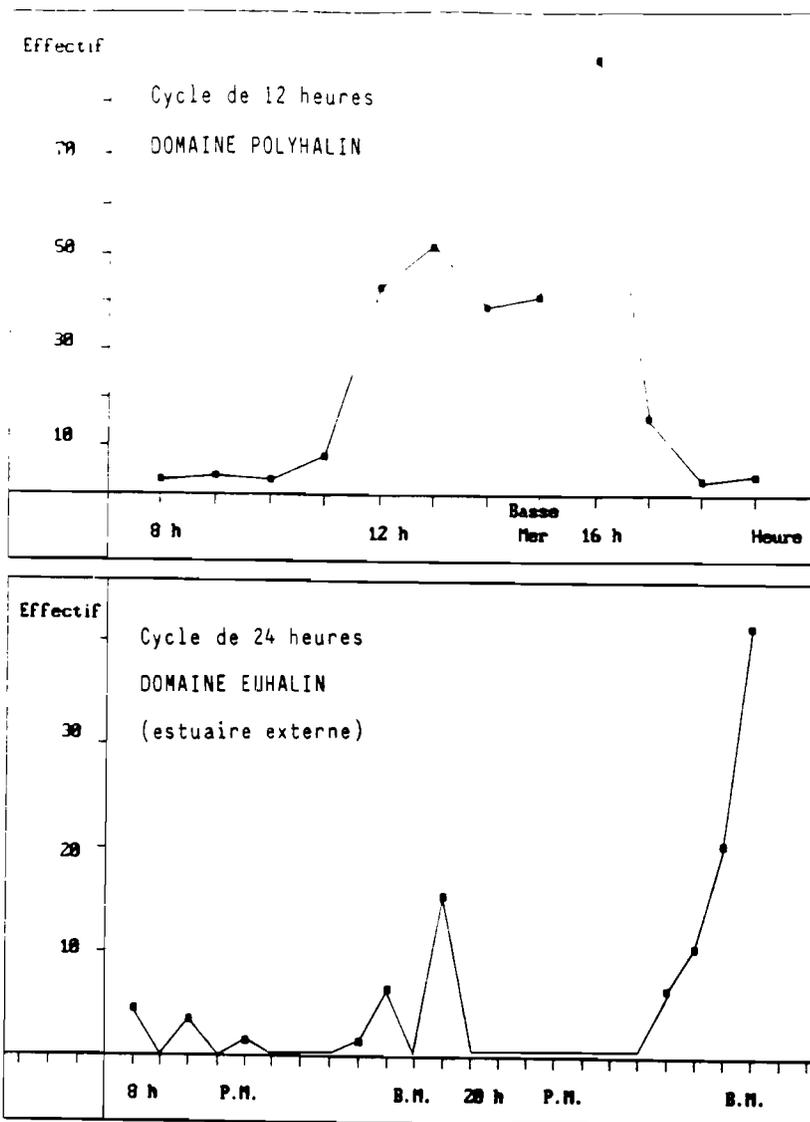


Figure 53 : Captures d'Eperlans lors de deux cycles de chalutage en deux points de l'estuaire.  
 a - cycle de 12 heures en domaine mésohalin.  
 b - cycle de 24 heures en domaine euhalin.

SOURCES D'ERREUR	Précision		Biais		
	Importance	Estimation	Importance	Constance	Estimation
Erreur d'échantillonnage	Variance importante, reliée aux "micro-structures" spatiales. Elle décroît quand la taille de l'échantillon croît	Peut être estimée d'après les données des campagnes	Peut être importante si seule une fraction de l'aire de répartition du stock est chalutée	Si la couverture spatiale est incomplète, le biais peut évoluer, si la richesse respective des secteurs échantillonnés et non échantillonnés varie	Si la couverture spatiale est incomplète, le biais ne peut être étudié sans information complémentaire
Erreur de mesure (efficacité de l'engin, ou vulnérabilité du poisson)	Variance faible par rapport à ci-dessus	Généralement non isolable, mais regroupée en pratique dans l'estimation de variance ci-dessus	Biais généralement important. Les captures au chalut sous-estiment la densité réelle	Il peut y avoir des variations conséquentes du biais, par suite notamment de modification dans la distribution verticale	Le biais ne peut être estimé sans information externe

Tableau 16 : Importance relative du biais et de la précision, en relation avec les sources d'erreurs majeures, dans le cadre des études par chalutage.

- Rythmes tidal et nyctéméral - Rythmes alimentaires :

En fonction de la marée, certaines espèces deviennent plus actives et se concentrent par exemple, sur les vasières (cas du Flet, de la Sole, de l'Eperlan, etc...) où elles viennent se nourrir. A marée basse, ces espèces se dispersent dans l'estuaire. L'activité des animaux dans l'estuaire est souvent différente le jour et la nuit. L'étude de chalutages pratiqués sur 24 heures a montré que la Sole, par exemple, était plus active la nuit, donc plus vulnérable. Par contre, les Tacauds et Merlans se capturent plus facilement le jour. Ces variations sont en fait en étroite liaison avec les rythmes alimentaires de ces espèces (ROBIN, 1983), introduisant des modifications irrégulières de la vulnérabilité. De plus, pour l'Eperlan, espèce amphihaline, les conditions de salinités sont déterminantes : en un point donné (soumis à l'influence forte de la marée), les captures seront plus abondantes à basse mer, lorsqu'en ce point se trouveront les masses d'eaux plus déssalées correspondant au préférendum osmotique de l'espèce. La figure 53 illustre ce phénomène sur des séries de chalutages pratiqués en un même point, l'un pendant 12 heures dans l'estuaire interne (domaine polyhalin), l'autre pendant 24 heures dans l'estuaire externe (domaine marin). On constate dans les deux cas des captures d'Eperlans plus nombreuses, au moment de la basse mer. Le phénomène est accentué en estuaire externe où, lorsque les eaux deviennent trop salées, l'Eperlan quitte le site (captures nulles).

- Interactions : Les problèmes de vulnérabilité peuvent être compliqués par des interactions entre facteurs. C'est souvent le cas entre la taille (ou l'âge) et les autres paramètres. Ainsi, pour l'Eperlan, il existe une répartition spatiale différentielle entre les adultes et les jeunes de l'année : les alevins étant souvent plus pélagiques que les adultes, il ne seront pas ou peu capturés par le chalut à perche. Cependant, cette phase juvénile n'est que de courte durée et son recrutement devient rapidement total.

Les conséquences directes des variations de la vulnérabilité sont :

- plus la durée d'échantillonnage sera courte et plus les risques de variations des facteurs abiotiques notamment seront faibles; d'où la nécessité de traits de chalut courts et peu nombreux dans un même secteur, mais suffisants

pour obtenir une précision optimale des paramètres à mesurer par l'échantillonnage, dans ces conditions abiotiques particulières et contraignantes. On retrouve ici la notion de compromis entre contraintes biologiques et contraintes mathématiques qui ne vont pas forcément de paire. De plus, les traits de courte durée évitent, dans l'estuaire de la Loire, les problèmes de colmatage du chalut en raison de la faible taille de la maille utilisée.

- intérêt à effectuer les prélèvements d'une campagne à l'autre dans les mêmes conditions (par rapport au jour et à l'heure de pleine mer notamment) afin de contrôler un maximum de facteurs.

#### Conclusion sur les erreurs fondamentales

Les deux sources principales d'erreurs (erreur d'échantillonnage et erreur de mesure) lors de pêches au chalut et leur influence sur la précision et les biais possibles sont résumés dans le tableau 16 emprunté à GROSSLEIN et LAUREC (1982).

#### b - Autres erreurs liées au protocole

Les biais potentiels liés au protocole d'échantillonnage ont déjà été évoqués dans les paragraphes précédents. On ne les rappellera que pour mémoire :

- choix de l'engin d'où dérivent tous les biais liés à la sélectivité ;
- allocation géographique des stations : des biais dans les estimations des densités (sur ou sous-estimation) peuvent apparaître (SAVILLE, 1978), même si l'échantillonnage s'est fait de façon optimale par rapport aux contraintes matérielles, biologiques et mathématiques ;
- heure et durée des traits : un trait de durée trop courte négligerait la représentation de groupes à faible taux de capturabilité alors qu'un trait trop long risque de colmater le chalut et de modifier sa sélectivité. On pourra consulter CHEVALIER et GUICHET (1981) pour une étude fouillée de ce problème. De plus, pour une campagne, les traits ne peuvent pas être réalisés simultanément. Il s'ensuit que l'heure du trait par rapport à l'état de la marée peut introduire un biais certain, surtout en estuaire où les conditions de salinité sont fluctuantes. Passé le délai temporel lié à l'exécution d'un trop grand nombre de traits de chalut, on peut considérer qu'on n'est plus en conditions

abiotiques semblables, au début et en fin de campagne, dans le secteur prospecté. Celles-ci étant changées, les résultats des traits de chalut ne sont plus comparables. Aussi, le biais dû à l'influence du cycle de marée (dont on a vu l'importance dans le milieu estuarien), a été diminué en n'effectuant que 5 à 6 traits de chalut par secteur. Ceci va d'ailleurs de pair avec le phénomène de marnage qui empêche de toute façon, l'exécution d'un plus grand nombre de traits sur les vasières au cours d'un cycle tidal. Pour ces raisons, l'image de la strate étudiée ne peut être qu'une image "moyenne", correspondant aux conditions de prélèvement (on suppose les conditions peu fluctuantes au cours de l'échantillonnage d'un secteur).

L'influence temporelle, caractérisée par les cycles tidaux, est donc au tout premier plan dans l'échantillonnage d'un milieu comme l'estuaire de la Loire. Les variations tidales, en modifiant de façon importante la composition faunistique et l'abondance des espèces en un point donné, interdit toute tentative d'amélioration pratique de l'échantillonnage : le calcul théorique, par exemple, du nombre de traits de chaluts nécessaires pour l'obtention d'une précision donnée dans la strate, ne sert ici à rien. Le nombre élevé calculé ne permet pas la réalisation de ces traits dans les conditions estuariennes. Contrairement au Benthos, où ce genre de calcul peut facilement être appliqué sur le terrain, on doit s'attendre, pour l'étude par chalutage expérimental dans l'estuaire de la Loire, à de grandes variations dans les estimations (par exemple, les indices d'abondances risquent d'avoir de fortes variances associées).

Ainsi, à l'hétérogénéité spatiale dans la répartition des poissons (caractérisée par la formation de bancs), s'ajoute une hétérogénéité temporelle. L'échantillonnage dans l'estuaire de la Loire ne pouvant intégrer simultanément ces deux sources de variation, il convient par exemple, de les traiter séparément dans un premier temps, par :

- des prélèvements simultanés (ou presque) dans un secteur hydrologique donné, assurant ainsi l'homogénéité des conditions abiotiques. On estime ainsi l'hétérogénéité spatiale. C'est pratiquement ce qui a été fait lors des chalutages expérimentaux.
- par des prélèvements répétés sur un cycle tidal en un point donné. On estime ainsi l'hétérogénéité temporelle.

L'idéal serait de pouvoir combiner les deux approches (par exemple en faisant appel à des notions de géostatistiques et de processus temporels) mais ceci risque de conduire à l'élaboration d'un plan d'échantillonnage très lourd et surtout très coûteux. On rejette ici encore les problèmes de compromis entre précision (= but recherché) et coût (= une contrainte d'échantillonnage).

En fait, la plupart des biais signalés peuvent être réduits en respectant d'une campagne à l'autre toutes les contraintes imposées par le contrôle des divers facteurs : même engin, même technique, même plan de pêche journalier (stations prospectées dans le même ordre par rapport à l'heure de la pleine mer)...

Cependant, malgré toutes ces précautions, des biais peuvent apparaître comme celui dû à la variation de la capturabilité en fonction de l'abondance et signalé par LAUREC (1980) : quand un stock décroît par suite d'une augmentation de l'intensité de pêche, il peut rétrécir son aire de distribution et avoir tendance à se concentrer en certains endroits où sa capturabilité augmente. Ce phénomène ne joue cependant pas dans le cadre de pêches expérimentales où les stations prospectées sont allouées à l'avance sans tenir compte des critères de pêcheurs professionnels.

Un paramètre qui n'a pas été pris en compte lors de l'élaboration du protocole d'échantillonnage est le caractère migratoire de la population d'Eperlans. Cette lacune a cependant pu être (en partie) comblée par la mise en place de pêches complémentaires dans les zones atteintes par les reproducteurs (frayères). De plus, ce paramètre n'est pas source d'erreur lorsque l'on sait que la migration de l'Eperlan est en fait très limitée dans l'espace et dans le temps (le poisson regagne très rapidement les eaux estuariennes). C'est pour cette raison qu'il n'est pas apparu lors des chalutages effectués en Loire (vue la maille temporelle de l'échantillonnage), de phénomènes liés à la migration de reproduction de l'Eperlan.

#### **6.4 - Critique du protocole adopté ; réflexions sur d'autres plans d'échantillonnage possibles**

Le plan d'échantillonnage adopté pour l'étude des communautés ichtyologiques paraît relativement optimal au vu des contraintes liées au milieu estuarien et au but recherché qui, rappelons-le, est essentiellement descriptif.

- La couverture spatiale est correcte puisque la zone échantillonnée va du domaine marin au domaine fluvial (jusqu'à la limite amont où les chalutages n'ont plus été possible en raison d'épis transversaux dans le cours de la Loire) ;

- la fréquence temporelle d'observation est bien choisie (fréquence mensuelle) ;
- la "stratification" en secteurs hydrologiques est judicieuse car elle permet de prospecter chaque secteur en une marée. L'ensemble des trois secteurs est ainsi échantillonné sur trois jours. Ce type de démarche n'est pas toujours de rigueur dans des études comparables : (MÖLLER (1983, b) dans une étude de l'estuaire de l'Elbe a échantillonné indépendamment de l'heure du jour, des courants de marée et des conditions hydrologiques).

Cependant, quelques critiques peuvent être apportées :

- En ce qui concerne la durée de l'étude, elle aurait pu être augmentée afin d'avoir une série temporelle plus longue, quitte à diminuer éventuellement la fréquence des prélèvements, une fois cernées les principales sources de variation. Ceci aurait peut-être permis d'appréhender les fluctuations inter-annuelles (variations à moyen terme). N'oublions pas, toutefois, que les séries de chalutages expérimentaux se sont inscrits dans le cadre d'un contrat à durée déterminée...

- L'engin utilisé aurait peut-être pu être un chalut à panneaux, dont l'efficacité semble plus grande, notamment sur les espèces suprabenthiques. Il aurait peut-être été intéressant d'utiliser plusieurs types d'engins de capture, notamment des filets barrages par exemple, ou encore d'adapter des engins à la capture de juvéniles (carrelets, etc...) afin d'échantillonner le maximum de stades biologiques.

- En ce qui concerne le plan d'échantillonnage, un autre type aurait par exemple pu être :

- stratifier selon les saisons : en considérer par exemple trois ou quatre par année ;
- stratifier en fonction du coefficient de marée : mortes-eaux + vives-eaux ;
- stratifier en secteurs hydrologiques : comme cela a été fait ;
- dans cette dernière strate, allouer des traits de chalut de façon aléatoire.

Le débit fluvial est le seul paramètre (important) qui soit difficile à prévoir, donc à maîtriser. On le contrôle indirectement par l'intermédiaire de la saison.

D'autres types de plans pourraient être proposés mais ils se heurtent tous à la difficulté de stratifier un milieu très variable comme celui de l'estuaire, où les facteurs de fluctuations sont nombreux, pas toujours bien connus et parfois imprévisibles. DESAUNAY et al. (1985) se sont d'ailleurs heurtés à ces difficultés puisque la stratification classiquement utilisée dans les chalutages expérimentaux (à savoir, la bathymétrie) , qu'ils ont adopté pour l'estuaire de la

Loire, n'a pas donné les résultats escomptés en raison des trop grandes fluctuations du milieu.

Toutefois, on a vu que plusieurs prélèvements simultanés dans une strate permettent d'estimer l'hétérogénéité spatiale alors que l'étude de cycles tidaux (et/ou nyctéméraux) permettent d'appréhender l'hétérogénéité temporelle (à l'échelle du cycle ou de plusieurs traits de chaluts). Combiner les deux approches n'est vraisemblablement pas réalisable. Cependant, il pourrait être envisagé l'étude préliminaire des hétérogénéités temporelles (tidales et saisonnières), puis d'essayer de trouver des facteurs correctifs par des techniques de régression multiples par exemple ou l'analyse de séries temporelles. L'idéal serait ainsi de pouvoir dé-temporaliser les résultats des traits de chalut, comme cela l'est fait par exemple pour d'autres statistiques (LAUREC et LE GALL, 1975). Muni d'un tel pouvoir correctif, la stratification spatiale devient plus performante puisqu'il est possible d'augmenter le nombre des traits de chalut en supprimant le biais introduit par le temps de route et la durée des chalutages (on ne tient alors plus compte des mouvements des masses d'eau : le secteur est "abiotiquement homogène", à un niveau fixé par l'expérimentateur).

#### 6.5 - Conclusion sur les échantillonnages par pêches expérimentales

Cette présentation détaillée des échantillonnages par pêches expérimentales dans l'estuaire de la Loire a mis en évidence les difficultés de sondages dans un tel milieu. L'analyse du problème posé et l'élaboration du protocole d'échantillonnage ont permis de contourner quelques difficultés : ainsi, les échantillons pris permettent-ils d'avoir une vue correcte des structures démographiques de la population d'Eperlans. On peut donc, par sous-échantillonnage, dans cette structure démographique, obtenir les paramètres essentiels liés à la dynamique de l'espace : croissance, reproduction, alimentation, etc... De même, l'étude de l'ensemble de la faune capturée par le chalut permet (de façon relative), de définir les communautés ichtyologiques de l'estuaire.

L'analyse du milieu et la critique du protocole adopté laissent entrevoir d'autres possibilités d'échantillonnage en milieu estuarien, en particulier par la maîtrise des hétérogénéités temporelles (dé-temporalisation des effets à l'échelle des prélèvements), rendant ainsi plus performants les techniques classiques de prospection (stratification spatiale du milieu).

Tel que l'échantillonnage a été conduit, les estimations d'abondances ne seront pas directement possibles, vues les contraintes qui y sont liées et la réalisation même du protocole de sondage. Aussi, seuls des indices d'abondance pourront être calculés, dont il faut néanmoins s'attendre à une faible précision, même si la stratification du milieu permet une amélioration de celle-ci.

## 7 - PECHES COMPLEMENTAIRES POUR L'ETUDE DE LA CROISSANCE DU GROUPE 0

### 7.1 - Analyse conceptuelle

#### 71.1 Cadre de l'étude

##### a - Motivations

L'étude par chalutage expérimental telle qu'elle a été menée sur l'estuaire de la Loire, ne permet pas le suivi précis de la croissance du groupe 0 d'Osmerus eperlanus, ceci pour deux raisons essentielles :

- le maillage du chalut utilisé ne permet pas, dans un premier temps, la capture des jeunes stades d'Osmerus eperlanus ;
- la croissance rapide d'Osmerus eperlanus, en particulier entre le moment de l'éclosion et sa taille à la première capture par le chalut expérimental, nécessite un suivi sur des fréquences de pêche inférieures à une par mois (fréquence adoptée pour les chalutages expérimentaux).

D'autres raisons importantes ont motivé la mise en place de pêches complémentaires aux chalutages :

- tout d'abord, les jeunes du groupe 0 sont très dépendants des conditions hydrologiques et n'occupent pas, au début de leur vie, l'ensemble de la zone fréquentée par les adultes au cours de la même période : les adultes sont situés en moyenne plus en aval que les jeunes qui n'intègrent que progressivement, au cours de leur croissance, le stock des adultes. Le groupe 0 effectue une migration d'amont vers l'aval au fur et à mesure que les poissons sont capables de supporter des salinités (et des variations de salinité de plus en plus grandes). Ce phénomène n'est d'ailleurs pas uniquement constaté en Loire : MÖLLER (1983, a, b) le signale pour les populations d'Eperlans de l'Elbe tandis que OUELLET et DODSON (1985) l'observent dans le golfe du St Laurent. Les traits de chalut expérimentaux effectués le plus en amont dans l'estuaire (et notamment les traits 4, 5 et 6 du secteur C (mésohalin)) sont effectivement situés dans la "zone de balancement" en fonction de la marée du groupe 0 en début de croissance. Cependant, en raison des caractéristiques hydrologiques du fleuve au moment de l'échantillonnage, les traits

effectués ont été souvent peu représentatifs.

- Ensuite, si le groupe 0 devient rapidement capturable au chalut, il n'en reste pas moins que les quantités pêchées sont, tout au moins en début de période de croissance, relativement faibles, du fait de la non vulnérabilité des poissons. Ils ont en effet, à ce moment, un comportement plus pélagique que les adultes et ne sont pas capturés par le chalut à perche.

Pour toutes ces raisons, il a été envisagé des séries de pêches tous les quinze jours en moyenne, à partir du moment de l'apparition des jeunes Eperlans en aval de Nantes, afin de préciser les données obtenues par chalutage expérimental pour le groupe 0 et de compléter les résultats fournis par l'étude des groupes d'âges plus âgés.

#### b - Enquête cadre - Enquête préliminaire

L'enquête cadre a été menée de façon à localiser dans un premier temps la zone d'abondance du groupe 0 au début de sa croissance.

#### \* Pêcheurs professionnels :

Au début de l'été (Juin), les pêcheurs de l'estuaire capturent des jeunes poissons (et notamment des Eperlans) pour servir d'appât dans les nasses à anguilles. Ces pêches se font à partir de bateaux ancrés et équipés de grands carrelets appelés "trubles". Les bateaux sont déplacés légèrement vers l'aval au fur et à mesure de la croissance des poissons et de leur descente vers des eaux plus marines. Ces pêches débutent en amont de Paimboeuf (PK 15) et se terminent à la fin de la saison au niveau du banc de Bilho (PK 6). Cependant, les Eperlans capturés au cours de ces pêches ont une taille supérieure à la taille de première capture par le chalut expérimental et ont donc été correctement échantillonnés par les pêches scientifiques. Les renseignements fournis par les pêches professionnelles indiquent donc qu'il faut concentrer l'effort d'échantillonnage en amont de Paimboeuf.

#### \* Suivi écologique de la centrale E.D.F. de Cordemais :

LASSUS et al. (1982) ont entrepris en 1981 une étude d'impact sur l'ichtyofaune estuarienne, des prises d'eau de la centrale thermique E.D.F. de Cordemais (PK 26). Ils ont notamment fait ressortir des captures d'Eperlans du groupe 0 (jeunes de l'année) par les pompes d'aspirations. Ces poissons, retenus à terre au niveau d'un filtre dont la maille est de 3 mm, sont rejetés en Loire par un canal d'évacuation où il est possible de les récupérer à l'aide d'un filet adéquat. Les quantités observées sont variables selon la saison et l'heure de la marée. En 1981, les premiers Eperlans du groupe 0 sont apparus en avril - mai, un pic d'abondance a été observé

en août. Fin Septembre, le groupe 0 avait disparu du site.

Les prises d'eau de la centrale sont situées en pleine eau vers le milieu du chenal : le site de Cordemais constitue donc un bon emplacement pour une étude en poste fixe des variations tidales et saisonnières de l'abondance du groupe 0. D'autant plus qu'il correspond géographiquement à la zone de tolérance osmotique des jeunes poissons en début de croissance.

Les travaux de LASSUS et al. (1982) constituent une bonne enquête préliminaire à l'étude du groupe 0 : la saison d'étude est déterminée (mars - avril à octobre), et l'on a une idée des variations d'abondances saisonnières et tidales.

### 71.2 Prémodèle

Le prémodèle établi est le suivant : après éclosion, les larves d'Eperlans, planctoniques, descendent passivement la Loire jusqu'à la zone d'influence moyenne des courants de marée. Cette phase peut être relativement courte (quelques jours au maximum). Les larves sont alors transportées en amont ou en aval, au gré des marées et acquièrent progressivement leur aptitude à l'osmorégulation. Elles deviennent rapidement actives et peuvent alors fréquenter les eaux saumâtres et suivre le déplacement des masses d'eaux dont la salinité est convenable. Ces masses d'eaux, qui oscillent en fonction de la marée, sont précisément situées aux environs de Cordemais (en amont duquel se trouvent les limites moyennes de la marée de salinité). Les jeunes Eperlans grandissent dans cette zone et étendent progressivement leur biotope vers l'aval, au fur et à mesure qu'ils peuvent supporter des salinités de plus en plus élevée.

Il faut donc estimer :

- la date d'arrivée des jeunes Eperlans dans la zone de nourricerie ;
- l'âge (ou le stade de développement) des larves à leur arrivée dans la zone d'influence des courants de flot et de jusant ;
- leur état écologique (larve planctonique passive ou active) ;
- la durée de séjour dans la zone de nourricerie originelle ;
- la croissance ;
- la nature et la qualité chimique (salinité) des masses d'eaux fréquentées et les mettre en relation avec les rythmes tidaux et le débit du fleuve.

Le prémodèle ainsi défini suggère la stratégie d'approche suivante :

- échantillonner en point fixe au niveau des prises d'eau de la centrale thermique de Cordemais (les choix et contraintes seront débattus plus loin) ;

- la fréquence d'échantillonnage doit être assez élevée et régulière : elle a été fixée à un échantillonnage tous les quinze jours ;
- chaque échantillonnage doit tenir compte des conditions hydrologiques (notamment de la marée). Les observations, pour chaque échantillonnage doivent donc durer plusieurs heures et seront, par exemple, centrées sur la pleine mer.

## 7.2 - Analyse organique

### 72.1 Elaboration du protocole d'échantillonnage : choix et contraintes

#### a - Choix des variables à étudier

Dans un premier temps, seule la croissance a fait l'objet d'une étude approfondie car cette variable est capitale dans la connaissance de la dynamique de l'Eperlan. Ceci pour deux raisons :

- la croissance est supposée rapide ;
- la durée de vie des poissons est supposée être faible.

Le deuxième point a été facilement vérifié en ce qui concerne la population ligérienne, comme on l'exposera dans le chapitre sur la croissance. Or, pour une bonne survie du stock, il importe que les poissons se reproduisent le plus tôt possible puisque leur durée de vie est courte (3 à 4 ans au maximum). L'indice d'une forte croissance du groupe 0 (premier point) peut garantir une maturité sexuelle précoce, voir dès la première année.

Un corrolaire de cette pêche axée sur le groupe 0 est la connaissance des conditions hydrologiques (tolérance et salinité optimale) au cours de la croissance de ce groupe.

#### b - Choix des échelles spatio-temporelles

La structure démographique observable est supposée évoluer rapidement (forte croissance). Pour cette raison, les pêches ont été effectuées régulièrement tous les quinze jours, à partir du moment d'apparition des juvéniles sur le site de Cordemais et jusqu'à leur départ. La durée totale des observations a donc été de plusieurs mois, de mai 1983 à septembre 1983. Pour des raisons administratives, les pêches n'ont pas pu être reconduites en 1984 et 1985.

Pour chaque jour de pêche, on a adopté une échelle temporelle plus fine : durant quatre heures, centrées sur la pleine mer, les Eperlans ont été capturés toutes les 10 mn environ. Dans le même temps, la salinité de l'eau a été mesurée. Ceci permet d'avoir pour chaque pêche, l'heure d'apparition et de disparition de l'espèce en fonction de la

marée (c'est-à-dire des conditions hydrologiques et chimiques).

L'échelle spatiale est plus délicate à délimiter : il s'agit en fait de la zone de balancement des marées au niveau de la centrale E.D.F. Il ne faut pas oublier que l'échantillonnage s'est fait à poste fixe. Aussi, délimiter la masse d'eau transitant devant Cordemais est relativement difficile.

### c - Contraintes

Les contraintes liées à cet échantillonnage sont essentiellement d'ordre technique et concernent la récupération des Eperlans dans la conduite d'évacuation des eaux de rinçage du tambour filtrant : bien souvent, des problèmes de colmatage du filet ont eu lieu. Il est donc difficile d'estimer, de cette façon, les quantités réelles de poissons étant évacuées. Aussi, on ne s'intéressera qu'aux variations relatives d'abondance d'une pêche à l'autre.

### 72.2 Protocole d'échantillonnage

En fonction du choix des variables à analyser et des contraintes qui y sont liées, le protocole mis en place sur le site de la centrale E.D.F. de Cordemais a été le suivant :

- visite bi-hebdomadaire du site ;
- les coefficients de marée sont choisis les plus élevés possible afin d'observer une amplitude maximale de variation des conditions hydrologiques ;
- chaque visite dure quatre heures et est centrée sur la pleine mer ;
- au cours de chaque visite, des prélèvements sont effectués en moyenne toute les 10 à 15 mn afin de suivre les variations tidales d'abondances ;
- la durée totale d'observation a été de six mois, de mai 1983 à octobre 1983.

### 7.3 - Réalisation

#### 73.1 Acquisition des données

Chaque prélèvement a été obtenu à l'aide d'un filet poche de vide de maille 2000  $\mu$ m, soutenu par un cadre métallique muni de poignées et introduit dans le canal d'évacuation des eaux de rinçage du filtre (maille de 3 mm), destiné à éliminer de l'eau de Loire les plus grosses particules avant son envoi dans le circuit de refroidissement de la centrale.

Le colmatage par la matière vivante comme par les détritux étant quasi-immédiat, chaque pêche ne dure en moyenne que 30 secondes.

Les Eperlans sont dénombrés, puis mesurés (au mm) et pesés sur une balance de précision au laboratoire.

Des comptages par observations visuelles sur les filtres rotatifs complètent les données recueillies dans le canal d'évacuation des eaux. Cependant, les difficultés pratiques liées à ce type d'observation font que les résultats ne peuvent pas être quantitatifs. C'est pourquoi il a été adopté une échelle semi-quantitative (classes d'abondance) pour la présentation des résultats. Etant donnée la vitesse de rotation du tambour, il était difficile d'obtenir "de visu" une plus grande précision.

### 73.2 Sources d'erreurs

#### a - Biais d'échantillonnage dû à l'engin de prélèvement

Du fait du colmatage rapide du filet (entre 30 s et 1 mn), les quantités pêchées risquent de ne pas être représentatives de celles réellement aspirées par la pompe de la centrale. Ce biais est cependant rattrapable puisqu'on ne s'intéresse en fait qu'aux variations relatives du nombre d'Eperlans piégés par le système de pompage. De plus, une cotation d'abondance judicieuse (semi-quantitative) permet de réduire considérablement les risques d'erreurs grossières.

#### b - Biais d'échantillonnage dû à la technique de pêche

Le biais principal vient de ce que la prise d'eau de la centrale constitue un poste fixe d'échantillonnage : les poissons n'étant pas distribués de façon uniforme dans la masse d'eau, leur capture est donc extrêmement conditionnée à leur présence devant la prise d'eau. Ainsi, si les poissons adoptent un comportement différent selon les conditions hydrologiques du moment (flot, jusant, débit fluvial, température, etc...), ils peuvent passer ou non à portée des prises d'eau et être ou non capturés. Ceci a d'ailleurs été observé plusieurs fois sur le site : les Eperlans du groupe 0 ne sont pas ou peu capturés au flot alors qu'ils le sont de façon importante au jusant. Ce biais d'échantillonnage est donc intimement lié à la vulnérabilité des Eperlans.

### 7.4 - Critiques et limites du protocole adopté

La préoccupation principale étant d'observer la croissance du groupe 0, l'essentiel est donc d'obtenir, par pêche, suffisamment d'individus pour pouvoir effectuer les calculs. En ce sens, l'échantillonnage (ou plutôt la récolte) est suffisant.

Cependant, si l'on désire obtenir des caractéristiques plus précises sur cette fraction de la population d'Eperlans (notamment leur préférendum halin, leur répartition exacte...) l'échantillonnage risque d'être moins fiable.

En effet, en raison de contraintes administratives, les pêches sur le site de Cordemais n'ont pu se faire que sur quatre heures, centrées sur la pleine mer. Aussi, la durée d'observation risque d'être peut-être trop peu suffisante. Il aurait fallu pouvoir échantillonner sur un cycle de marée. Une telle autorisation a d'ailleurs été accordée en août 1983 mais, en raison des conditions de température (élevée) de l'eau et des conditions de débit (présence du bouchon-vaseux) les pêches se sont toutes révélées sans effet.

De plus, la prise d'eau de la centrale se situe en un point fixe au milieu du fleuve, à deux mètres au dessus du fond. On ne connaît pas la façon dont elle pompe les organismes en fonction du débit du fleuve et des courants de marée. On ne connaît pas non plus les réactions de la faune à un tel système. Il faut donc être prudent quant aux conclusions sur les variations d'abondances en fonction des paramètres hydrologiques.

#### **7.5 - Conclusion sur les pêches complémentaires pour l'étude de la croissance du groupe 0**

Ces pêches complémentaires vont permettre d'affiner les paramètres de la croissance du groupe 0. De plus, la cohorte 1983 (poissons nés en 1983) ainsi observée pourra être comparée aux deux autres cohortes présentes dans les échantillons des chalutages expérimentaux : 1981 et 1982. Par ailleurs, l'observation des abondances relatives et de leurs variations au cours des marées permettent de définir la masse d'eau caractéristique du groupe 0 ainsi que son évolution dans le temps (au cours des mois). Il est à regretter que, pour des raisons administratives, de telles observations n'aient pu être reconduites les années suivantes.

### **8 - PECHEs COMPLEMENTAIRES POUR L'ETUDE DE LA REPRODUCTION**

#### **8.1 - Analyse conceptuelle**

##### **81.1 Cadre de l'étude**

##### **a - Motivations**

En Loire, aucune donnée n'a été publiée concernant la reproduction des Eperlans, notamment :

- date, lieu et durée de la reproduction ;
- ses modalités (migration, comportements, etc...) ;
- âge (ou taille) à la première reproduction ;

- fécondité ;
- taille du stock reproducteur.

De même, l'oeuf, le développement embryonnaire et larvaire n'ont jamais été étudiés pour la population ligérienne.

Si les données concernant l'âge ou la taille à la première reproduction ainsi que la fécondité peuvent être obtenues à l'aide des pêches expérimentales qui ont été effectuées, il n'en est pas de même des paramètres temporels, spatiaux et comportementaux. C'est pour ces raisons qu'il a été envisagé d'affiner l'étude de la reproduction d'Osmerus eperlanus au moyen de pêches complémentaires axées sur ces problèmes. Ces pêches ont aussi été l'occasion d'une étude des caractéristiques de l'oeuf d'Eperlan et de son développement.

## b - Enquête cadre

### Etude bibliographique

De nombreux travaux signalent la migration de fraye des Eperlans, dans l'ensemble de son aire de répartition. La migration est de faible à moyenne amplitude selon les localités. Les poissons remontent les cours d'eaux mais ne s'éloignent jamais beaucoup de la zone estuarienne. Peu d'auteurs cependant indiquent une corrélation entre le lieu des frayères (qui sont pourtant pour une même localité sensiblement les mêmes d'une année à l'autre) et leurs caractéristiques abiotiques. MURAWSKI et al. (1980) font cependant état, dans le système fluvial de la rivière Parker (Massachusetts, U.S.A.), de frayères d'Osmerus mordax situées "près de la limite supérieure de l'effet de la marée". Malheureusement, ils n'indiquent pas s'il s'agit de la marée saline ou de la marée dynamique.

Considérant la similitude comportementale de l'espace américaine Osmerus mordax et de l'espace européenne Osmerus eperlanus, la zone de prospection dans l'estuaire de la Loire a été définie entre les limites d'influence de la marée saline (en amont de Cordemais, PK 26) et de la marée dynamique (au maximum, Ancenis, 60 km en amont de Nantes).

### Enquête auprès des pêcheurs professionnels

Une enquête menée fin 1982, auprès des pêcheurs professionnels de l'estuaire a permis de mettre en évidence la limite amont de répartition de l'Eperlan en Loire.

Cette limite se situe au niveau de l'île Dorelle, en aval de Champtoceaux (donc d'Ancenis), au niveau de la Varenne (PK 75). En effet, l'Eperlan est pris parfois en quantité non négligeable dans les nasses à Lamproies disposées à cet endroit alors que plus en amont, aucune capture n'est effectuée. De plus, les poissons pêchés à cet endroit ne le sont qu'entre février et début avril (selon les années), seulement pendant un court laps de temps (quelques jours) et sont tous matures et gorgés de produits sexuels.

Il semble donc que les frayères pour l'Eperlan de Loire soient situées à ce niveau (ou, sans être trop précis, entre Thouaré-sur-Loire et l'île Dorelle ; les conditions abiotiques pouvant varier d'une année à l'autre et modifier l'emplacement des frayères). L'effort d'échantillonnage a donc été concentré sur cette zone. Il faut signaler cependant qu'il aurait été intéressant de pouvoir prospecter des zones plus en aval car il n'est pas impossible que, certaines années, l'Eperlan ne remonte pas aussi haut sur la Loire.

LILLELUND (1961) indique que dans l'Elbe (R.F.A.), les frayères s'étendent sur plus de 60 km et que les Eperlans peuvent se reproduire dans les eaux plus saumâtres (donc pas forcément en eau fluviale). Ceci expliquerait peut-être la quasi absence, en Loire, des reproducteurs sur les lieux présumés des frayères en 1984.

Il faut signaler que l'Eperlan n'est, ici encore, considéré que comme une prise accessoire. L'espace cible est, à cette époque et à ces endroits, la Lamproie marine (Petromyzon marinus), qui effectue elle aussi une migration (amont) de reproduction et qui est pêchée à l'aide de grandes nasses en osier (1 m de diamètre environ), disposées le long des berges, à une profondeur de 3 à 5 m. Ce sont ces nasses qui ont servi d'engins d'échantillonnage de la population des Eperlans reproducteurs.

### 81.2 Prémodèle

Le prémodèle établi est le suivant : les Eperlans matures effectuent une migration de reproduction en remontant l'estuaire de la Loire jusqu'en eau douce, aux environs de la limite moyenne d'influence de la marée dynamique. Cette limite est généralement située en amont de Nantes et, vu les conditions hydrologiques rencontrées au moment de cette migration (entre février et début avril), et caractérisées par une période de crues assez fortes, elle ne dépasse pas l'aval de Champtoceaux (PK 80-90).

La reproduction proprement dite ne dure que quelques jours (environ une quinzaine).

Les pêches effectuées dans la zone de reproduction de l'Eperlan ont pour but d'infirmer et de préciser le modèle proposé.

Ce modèle suggère la stratégie d'approche suivante :

- échantillonner à partir de février la zone retenue pour l'étude ;
- fréquence d'échantillonnage élevée.

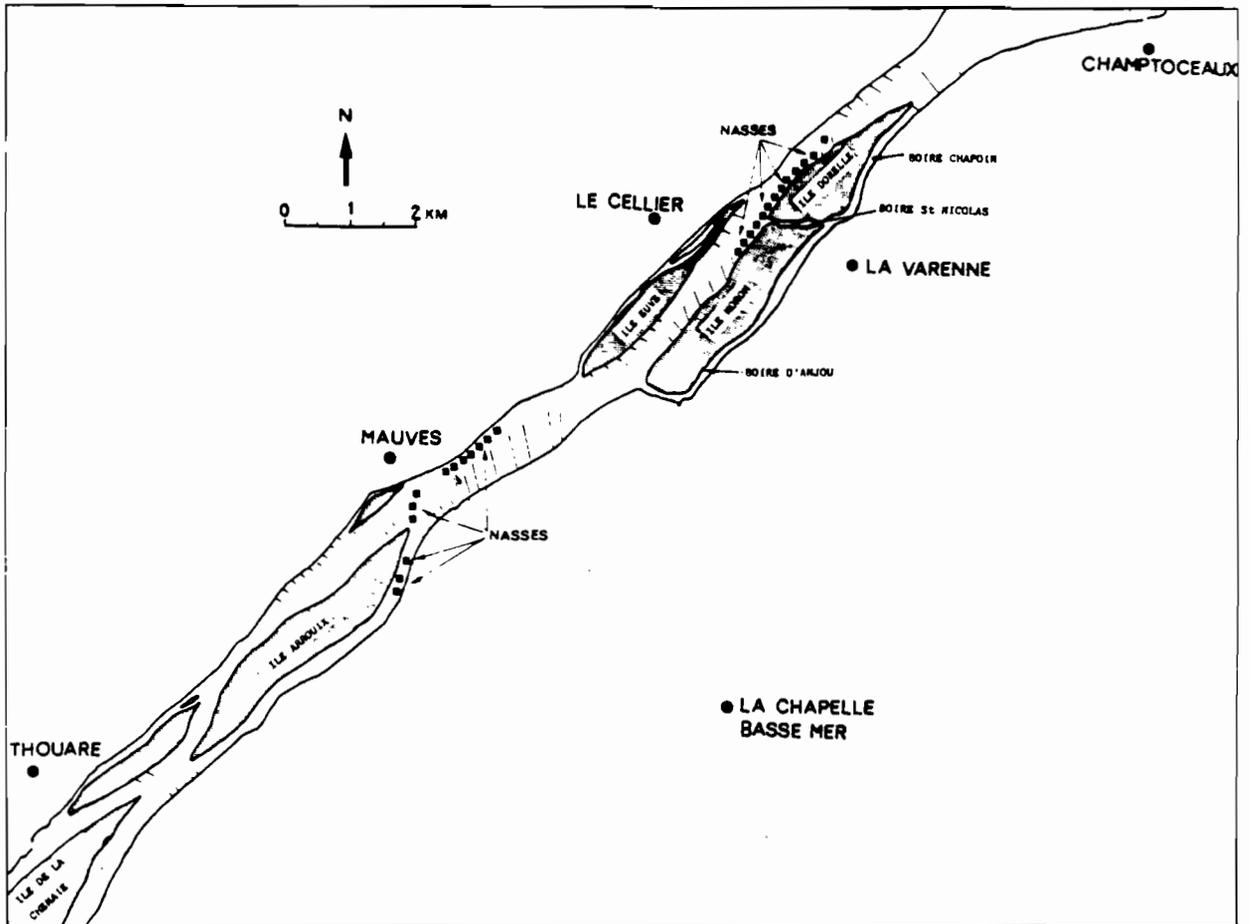


Figure 54 : Réseaux d'implantation des nasses à Lamproies dans la zone d'échantillonnage des frayères d'Eperlans.

## 8.2 - Analyse organique

### 82.1 Elaboration du protocole d'échantillonnage : choix et contraintes

#### a - Choix des variables à étudier

Il est difficile de préciser les variables biologiques prises en compte dans ce cas d'échantillonnage : en effet, on s'est intéressé dans un premier temps à la description des modalités de la reproduction : la première variable étudiée est donc la présence ou l'absence de poissons en état de reproduction sur les lieux d'échantillonnage sélectionnés. Ensuite viennent l'étude de la durée de présence et l'évolution des tailles et du sex-ratio pendant la période de ponte. Enfin, l'étude en laboratoire permet la détermination de la fécondité, des modalités de la nutrition durant cette période et l'observation de l'oeuf et de son développement.

On verra plus loin que les contraintes (surtout techniques) liées à cet échantillonnage n'ont pas permis le suivi de variables plus "fines" (observation "de visu", estimation de la densité des oeufs, suivi des paramètres abiotiques sur les aires de ponte, etc...).

#### b - Choix des échelles spatio-temporelles

L'aire échantillonnée est située en amont de Thouaré-sur-Loire et s'étend jusqu'en aval de Champtoceaux (fig. 54), les enquêtes menées auprès des pêcheurs adjudicataires des lots de pêche situés dans cette zone ayant montré la présence de poissons reproducteurs durant une période précise de l'année.

L'échelle de temps est fractionnée selon les impératifs de l'échantillonnage :

- début des observations en février : attente de la migration de reproduction jusqu'à l'apparition des reproducteurs sur l'aire échantillonnée (signalés par les pêcheurs professionnels qui capturent les Eperlans, un jour précis, sur leur lot de pêche) ;
- suivi régulier de la reproduction par embarquement auprès des pêcheurs et examen de leur prise. Ceci se fait tous les deux jours environ, les nasses à Lamproies dans lesquelles sont piégés les Eperlans n'étant pas systématiquement relevées quotidiennement ;
- ce suivi dure jusqu'à la disparition des poissons de la zone échantillonnée.

c - Contraintes d'échantillonnage

Les contraintes sont essentiellement techniques et liées au milieu échantillonné :

- l'accès aux zones de pêche est difficile (courant fort) rendant délicat un "affinage" des techniques de pêche ;
- profondeur relativement élevée (3 à 5 m) rendant impossible toute observation visuelle ;
- réseau d'implantation des nasses non régulier, laissant certaines zones non échantillonnées, aussi bien le long du fleuve que dans son travers ;
- disponibilité peu régulière des pêcheurs (une sortie tous les deux jours environ, les pêcheurs orientant leurs activités à cette époque sur la pêche plus lucrative de la civelle et surtout laissant aux nasses le temps de travailler de façon économiquement rentable).

82.2 Protocole d'échantillonnage

Fonction du choix des variables à analyser et des contraintes qui y sont liées, le protocole élaboré pour l'étude de la reproduction des Eperlans de la Loire a été le suivant :

- suivi régulier des captures par les nasses à Lamproies disposées sur la zone d'étude, en embarquant avec les pêcheurs concernés ;
- observations à partir de février, se poursuivant jusqu'au départ des lieux de pêche des Eperlans ;
- relevé des nasses tous les deux jours environ ;
- une quarantaine de nasses ont ainsi été régulièrement observées.

8.3 - Réalisation

83.1 Acquisition des données

Chaque prélèvement est constitué par la récolte, au cours d'une même sortie, des Eperlans capturés par l'ensemble des nasses. Il n'a pas été nécessaire d'individualiser les captures pour chaque nasse car, sur les 40 environ qui ont servi à l'échantillonnage, seules quelques unes, contigües, ont pêché des Eperlans.

Les poissons ainsi capturés ont été dénombrés, mesurés (longueur totale) et sexés. L'examen des contenus stomacaux, l'étude des gonades (fécondité, histologie,...) ainsi que la prise de mesures complémentaires (pesées) ont été effectuées au laboratoire. L'âge a été déterminé par examen des écailles.

### 83.2 Sources d'erreurs

L'utilisation de nasses comme engins d'échantillonnage est source de plusieurs biais qui peuvent limiter la validité des données recueillies :

- d'une part, ces nasses pêchent pendant plusieurs jours (2 à 3). Il n'est donc pas possible d'estimer les mouvements des migrateurs à une échelle plus fine. De même, les estimations de densité sont impossibles ;
- d'autre part, l'aire échantillonnée est mal connue, d'autant plus que la population d'Eperlans est, à ce moment, très mobile. On ne sait pas exactement comment agit la nasse ;
- enfin, la maille des nasses semble laisser échapper les poissons de moins de 15 cm : les individus les plus jeunes risquent donc d'être sous-représentés.

### 8.4 - Critiques et limites du protocole adopté

Les limites du protocole adopté viennent en grande partie de la maille spatio-temporelle imposée par les contraintes techniques de l'échantillonnage. En effet, il aurait fallu pouvoir disposer d'un réseau de nasses (ou d'autres types d'engins) plus étendu dans l'espace afin de pouvoir suivre de façon précise la migration de reproduction. De même, au moment de la fraye, la maille temporelle aurait dû être plus fine afin de pouvoir éventuellement suivre les déplacements des reproducteurs et l'évolution de leurs caractéristiques (sex-ratio, age ...).

Enfin, il aurait été intéressant de pouvoir échantillonner dans les boires qui sont des lieux réputés comme frayères de nombreuses espèces.

### 8.5 - Conclusion sur les pêches complémentaires pour l'étude de la reproduction

Ces pêches complémentaires n'ont peut-être pas permis de définir avec précision l'étendue des frayères de l'Eperlan ni les modalités de la fraye. Cependant, les observations effectuées apportent déjà des renseignements précieux utilisables pour des études ultérieures. De même, les résultats obtenus vont dans le même sens que ce qui était déjà connu et peuvent donc servir à élaborer des hypothèses de travail solides. La fraye de l'Eperlan a cependant pu être

observée en 1983, ce qui est un résultat nouveau pour l'estuaire de la Loire. Les données ainsi recueillies sont donc originales et complètent les résultats obtenus par l'étude de la population à l'aide des chalutages expérimentaux.

## 9 - PECHES COMPLEMENTAIRES POUR L'ETUDE DES RELATIONS TROPHIQUES

### 9.1 - Analyse conceptuelle

#### 91.1 Cadre de l'étude

##### a - Motivations

L'étude de l'alimentation naturelle des poissons est nécessaire à une meilleure compréhension du fonctionnement d'un écosystème aquatique. L'analyse correcte (quantitative et qualitative) des contenus stomacaux nécessite l'abattage du poisson et le blocage des processus digestifs. Cette analyse doit être dynamique afin de pouvoir estimer les diverses sources de variations dans les régimes alimentaires. Si l'analyse saisonnière est possible sur les échantillons d'Eperlans obtenus à la suite des séries mensuelles de chalutage qui ont été décrites, il n'a pas été possible de travailler sur une maille temporelle plus fine, en particulier :

- l'étude des rythmes journaliers (tidaux et/ou nyctéméraux) ;
- l'étude de l'intensité de la consommation et des taux de consommation (niveau et nombre des repas) n'ont pas pu être abordés.

Afin de combler cette lacune et d'analyser de façon dynamique les rythmes alimentaires, il a été décidé de réaliser des séries de chalutage sur un même site, durant 12 et 24 heures.

##### b - Enquête cadre

Une telle investigation n'avait jamais été réalisée en France en milieu estuarien. Aussi, seules les connaissances antérieures de l'écosystème ont permis de distinguer, dans une première approche, les facteurs d'influence sur les rythmes alimentaires. De plus, trois espèces étaient particulièrement visées dans cette étude : le Flet (Platichthys flesus), l'Eperlan et le Tcaud (Trisopterus luscus) dont on essayait d'estimer la prédation sur la Crevette grise Crangon crangon (ROBIN, 1983). L'enquête cadre a donc porté sur les modalités alimentaires de ces trois espèces (étude bibliographique) et a abouti à l'élaboration d'un protocole d'échantillonnage susceptible d'intégrer l'essentiel des facteurs de variations communs à ces trois espèces cibles. Il a donc fallu opter pour un compromis au niveau de la réalisation de l'échantillonnage.

### 91.2 Prémodèle

Le prémodèle établi est le suivant : les poissons ont un rythme alimentaire qui peut être lié aux déplacements des masses d'eau (marée) et à la lumière (rythme circadien), en fonction des rythmes biologiques des proies.

Ce modèle suggère donc la stratégie d'approche suivante :

- échantillonner de façon régulière durant un cycle journalier (24 heures) et/ou de marée (12 heures) ;
- échantillonner en lieu fixe afin de contrôler le maximum de sources de variations abiotiques (marée, hauteur d'eau, distance chalutée, type de fond, déplacement des masses d'eau...).

## 9.2 - Analyse organique

### 92.1 Elaboration du protocole d'échantillonnage : choix et contraintes

#### a - Choix des variables à étudier

L'analyse dynamique des rythmes d'activité alimentaire suppose la connaissance :

- du contenu stomacal du poisson (analyse qualitative) ;
- de l'état de réplétion de l'estomac (analyse quantitative) ;
- de l'état de digestion des proies.

Ces trois variables permettent de connaître les modalités rythmiques de la prise de nourriture.

En plus de ces variables biotiques, la salinité a été mesurée à chaque trait de chalut afin de suivre l'évolution de la marée. L'heure de chaque trait a été notée afin de replacer ceux-ci dans leur contexte temporel.

#### b - Choix des échelles spatio-temporelles

Afin de tenir compte des conditions hydrodynamiques fluctuantes qui règnent en estuaire, deux séries de chalutages ont été effectuées :

- un cycle de 12 heures a été réalisé le 14 juin 1983, en période de vives-eaux (coefficient 88) dans l'estuaire interne (domaine mésohalin) ;

- un cycle de 24 heures a été réalisé le 17 juin 1983, en période de mortes-eaux (coefficients 64 et 62) dans l'estuaire externe (domaine euhalin).

Etant donnée la proximité de ces deux dates, les conditions de débit fluvial sont comparables (870 m<sup>3</sup>/s le 14 juin et 740 m<sup>3</sup>/s le 17 juin) et proches de la moyenne annuelle (825 m<sup>3</sup>/s).

Pour les deux séries de chalutages, la rythmicité choisie est d'un trait par heure.

La distance chalutée est toujours la même (1,12 mile) et le trait est repéré par deux bouées entre lesquelles le chalut est filé et viré. Un tel trait dure environ 20 minutes, pour une surface chalutée de 5600 m<sup>2</sup> environ. La figure 55 localise, dans l'estuaire de la Loire, les deux stations chalutées pour l'étude des rythmes alimentaires.

### c - Contraintes d'échantillonnage

Les contraintes sont essentiellement techniques et liées au milieu échantillonné :

- les zones d'étude ont été choisies en fonction de leur accessibilité constante à tout moment de la marée ;
- la présence des poissons est nécessaire à l'étude : les traits ont donc été effectués dans les zones réputées poissonneuses.

A ces contraintes spécifiques au type d'étude entrepris, on peut ajouter toutes celles liées à l'emploi d'un chalut (du même modèle que celui utilisé pour les échantillonnages mensuels) et dont on a déjà longuement exposé les mérites et les inconvénients.

## 92.2 Protocole d'échantillonnage

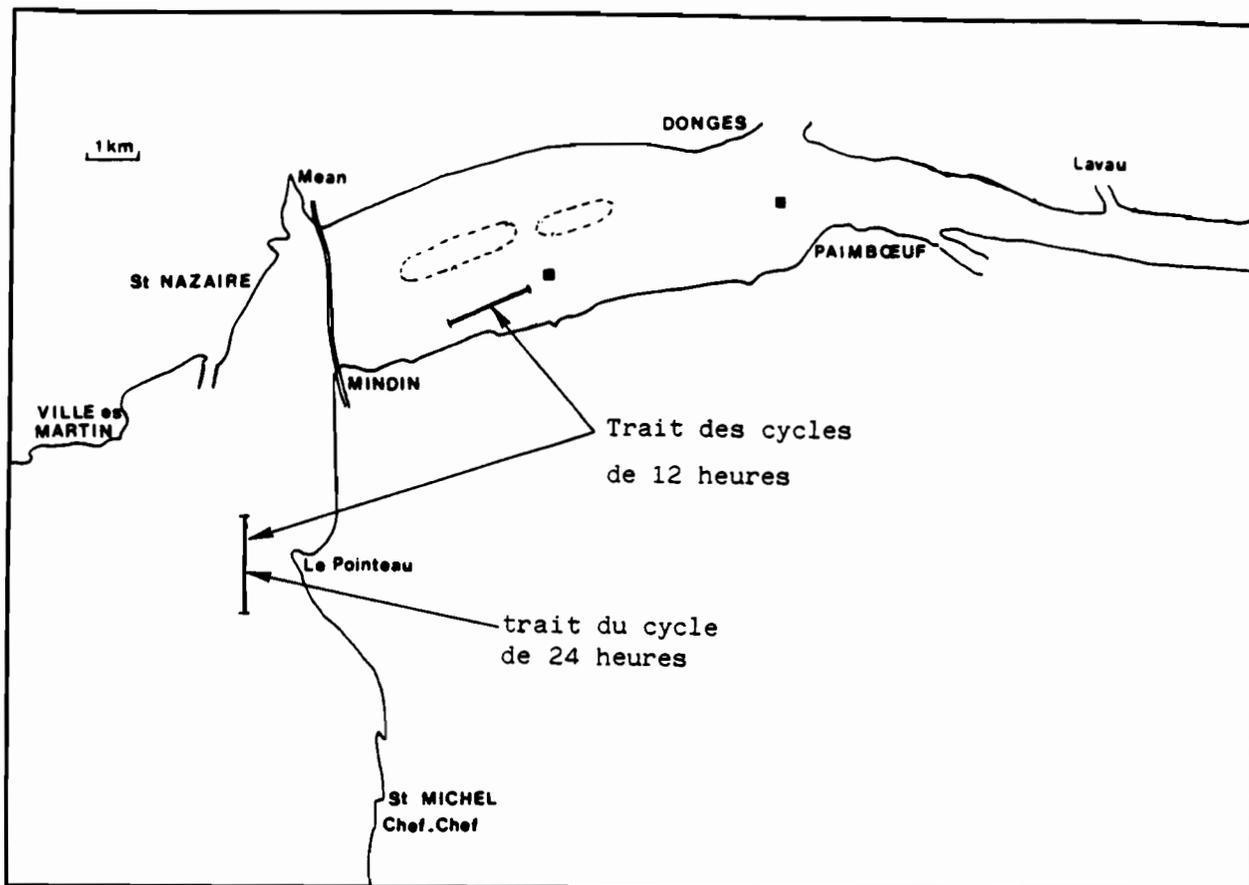
Le protocole d'échantillonnage est donc le suivant :

La zone choisie est chalutée de la même façon à raison d'un trait par heure, répété entre les deux mêmes points, et ceci durant le temps alloué à l'étude (12 heures ou 24 heures).

## 9.3 - Réalisation

### 93.1 Acquisition des données

Chaque prélèvement est constitué par l'ensemble des poissons capturés par un coup de chalut. Les poissons pêchés ont été conservés dès leur remontée à bord dans du formol à 5 %. La digestion de leur contenu stomacal a ainsi été stoppée.



**Figure 55 :** Localisation dans l'estuaire de la Loire des deux stations chalutées pour l'étude des rythmes d'activité : deux cycles de 12 heures les 14 et 17 juin 1983 et un cycle de 24 heures le 17 juin 1983.

Au laboratoire, le contenu stomacal de chaque poisson a été analysé de façon qualitative (identification des proies, état de digestion) et quantitative (état de réplétion de l'estomac). Ces techniques d'analyses sont exposées en détail dans le chapitre consacré aux résultats de l'étude des régimes alimentaires (chapitre VI).

### 93.2 Sources d'erreurs

Des sources d'erreurs peuvent provenir de l'utilisation du chalut à perche comme engin de capture. Ceci a déjà été débattu.

Plus spécifiquement, le chalutage d'une station fixe dans l'espace peut biaiser le niveau des captures si, comme c'est le cas de l'Eperlan, les poissons sont inféodés à une masse d'eau précise qui se déplace en fonction de la marée. A certains moments, on risque donc de ne plus être en présence du stock à étudier et de ne pas avoir suffisamment de données pour suivre l'évolution des rythmes alimentaires. On rappelle toutefois que trois espèces différentes étaient visées par ces échantillonnages, aussi, le protocole adopté est un compromis entre les divers protocoles possibles pour l'étude de chaque espèce prise séparément.

### 9.4 - Critiques et limites du protocoles adopté

La première critique est liée à la source d'erreurs précédemment décrite : l'échantillonnage en point fixe. Il aurait été peut-être plus judicieux, au moins pour l'Eperlan, d'essayer de suivre la masse d'eau qui le caractérise. Ceci rend le protocole plus difficile à appliquer puisque la maîtrise des paramètres abiotiques dans le milieu estuarien est délicate à assurer. D'un autre point de vue, suivre une masse d'eau suppose que le rythme alimentaire n'est pas lié au phénomène de marée. La mise en place d'un tel protocole ne peut donc se justifier qu'après l'analyse des résultats et la mise en évidence d'aucun rythme tidal caractéristique.

La seconde critique vient de l'unicité des échantillonnages. Bien que deux stations aient été chalutées (on a donc deux cycles à étudier), celles-ci ne l'ont été que pendant la période estivale (juin). Cette saison est cependant la plus propice à ce genre d'étude puisqu'elle se situe en phase de nutrition active de l'Eperlan. Cependant, rien ne prouve que durant d'autres saisons, les rythmes alimentaires soient les mêmes. Il serait donc judicieux de pouvoir répéter ce type d'échantillonnage plusieurs fois dans l'année afin d'aborder de façon dynamique les variations saisonnières.

### 9.5 - Conclusion sur les pêches complémentaires pour l'étude des rythmes alimentaires

La mise en place de pêches complémentaires pour l'étude des rythmes alimentaires est une nécessité si l'on désire étudier de façon dynamique la nutrition de l'Eperlan et compléter les données recueillies à l'issue des chalutages mensuels. Ces pêches ne sont cependant qu'une première approche du problème puisqu'elles n'ont eu lieu qu'en une seule saison (juin 83). Toutefois, ce type d'investigations est original en milieu estuarien puisqu'au niveau français, il n'existe aucune étude comparable.

Il faut souligner qu'il serait bon de systématiser ce genre de pêches (cycles tidaux et/ou nyctéméraux) qui seules, et surtout en milieu estuarien, peuvent intégrer les phénomènes abiotiques fluctuants d'un tel écosystème.

### CONCLUSION

L'échantillonnage est l'acte central de toute étude en écologie : du choix d'une stratégie d'acquisition des données, adaptée au problème à résoudre, dépend la valeur des résultats.

Toutefois, le meilleur plan d'échantillonnage est souvent difficile à mettre en oeuvre car il faut presque toujours faire un compromis entre les résultats escomptés et l'ensemble des moyens (matériels, techniques ...) dont on dispose. On recherche donc l'optimalité à défaut du meilleur échantillonnage théorique.

La conception pratique d'une stratégie d'échantillonnage passe donc par un certain nombre de choix (variables à étudier, échelles spatio-temporelles ...) auxquels sont attachées de nombreuses contraintes (naturelles, techniques, mathématiques ...). L'échantillonnage, véritable synthèse de toutes ces influences, doit pouvoir résoudre le problème posé par l'écologiste, en général la réalisation d'un "modèle" (structural ou conceptuel).

La difficulté de l'échantillonnage en écologie tient surtout au fait que le système analysé est complexe et mobile dans l'espace-temps. C'est le cas d'un système comme l'estuaire de la Loire où les variations rapides des paramètres abiotiques conditionnent la structure et l'abondance des peuplements en un point donné. Il faut donc s'attacher à maîtriser autant que possible les diverses sources de variation. Ceci peut être envisagé, selon l'échelle d'observation spatio-temporelle choisie par :

- la stratification du système en zones homogènes (contrôle de l'hétérogénéité spatiale et/ou temporelle à grande échelle [saison, mois ...]).
- le suivi des variables à analyser sur des cycles tidaux et nyctéméraux (contrôle de l'hétérogénéité temporelle à petite échelle).

- ou mieux, par une combinaison des deux approches.

Ainsi, en un sens, le système estuarien impose l'échelle temporelle d'observation.

Une première approche, descriptive, peut être envisagée. Dans le cas de l'Eperlan de l'estuaire de la Loire, on a ainsi cherché à avoir une image, la moins biaisée possible, de son cycle de vie. L'échantillonnage doit, dans ce cas, essentiellement tenir compte des contraintes naturelles et techniques liées aux variables à étudier.

Lorsque des inférences sont souhaitées entre échantillon et population analysée, on doit tenir compte, en plus des contraintes précédentes, des nombreuses contraintes mathématiques (liées aux distributions des variables, aux transformations des données souhaitables, aux moyens de calcul disponibles, notamment aux possibilités de création ou d'utilisation de logiciels informatiques adaptés au traitement des données ...). Ainsi par exemple, l'analyse des indices d'abondance de l'Eperlan n'a pu se faire que par la voie statistique classique (cf. chapitre VIII). L'analyse de ce type de données par des méthodes géostatistiques (comme l'estimation d'abondance par la méthode du krigeage par exemple [MATHERON, 1965]) n'a pas été entreprise en raison de l'impossibilité au laboratoire de mettre en oeuvre de tels calculs. Aussi, l'échantillonnage n'a pas été mené dans cette optique, bien que de telles méthodes soient adaptées à ce genre de problème (GOHIN, 1985) et qu'elles permettent un bon complément aux calculs statistiques ordinaires (notamment dans l'analyse des structures spatiales ou temporelles). Il serait d'ailleurs assez intéressant d'analyser par krigage les structures temporelles observées au cours de cycles tidaux ou nyctéméraux.

L'importance des variations temporelles à faible échelle (rythme tidal) rend délicat l'application de plans d'échantillonnage traditionnels (stratifié aléatoire par exemple), en raison des délais trop courts pour mener à bien plusieurs prélèvements dans des conditions identiques. Comme il a été suggéré, l'idéal serait de pouvoir dé-temporaliser les résultats des chalutages à l'échelle des cycles. Ceci implique bien sur une vaste étude sur plusieurs points fixes, de cycles tidaux et nyctéméraux. Ce genre d'étude pourrait être justifié puisqu'il permettrait ensuite de pouvoir chaluter dans l'estuaire indépendamment des conditions de marée. La stratification en grands secteurs hydrologiques devient alors plus performante puisqu'on ne tient plus compte du mouvement local des masses d'eau. La multiplication des traits de chalut pour une même strate est alors possible : la précision (par exemple pour les indices d'abondance) est améliorée et l'utilisation de techniques du type "géostatistique" devient plus adéquate.

Les buts poursuivis dans l'étude des communautés ichtyologiques benthodémersales de l'estuaire de la Loire sont multiples. On retiendra en particulier :

- L'analyse des structure de ces communautés, ainsi que leur variations spatio-temporelles.
- En ce qui concerne l'Eperlan, une analyse descriptive de son cycle de vie (croissance, reproduction, alimentation, place dans les peuplements estuariens ...), ainsi que le calcul d'indices couramment utilisés en dynamique de population (mortalités, rendement, abondance ...)

Dans cette optique, l'échantillonnage dans l'estuaire de la Loire s'est déroulé en plusieurs phases :

- Un échantillonnage de type "stratifié aléatoire" à l'aide de chalutages mensuels effectués dans tout l'estuaire pendant plus d'un an et demi. Les pêches ont eu pour but d'analyser la structure des communautés ichthyologiques et éventuellement d'essayer d'analyser les variations spatio-temporelles des indices d'abondance.
- Des pêches complémentaires axées sur l'Eperlan, pour affiner les résultats obtenus précédemment puisque l'optique des chalutages expérimentaux était essentiellement plurispécifique.  
Ces pêches ont eu pour but d'analyser :
  - La croissance des juvéniles ;
  - Les modalités de la reproduction (échantillonnage sur les frayères) ;
  - Les rythmes alimentaires (cycles tidaux et nyctéméraux) ;

L'ensemble de ces pêches permettent donc :

- D'analyser la structure démographique et la croissance de l'Eperlan (chapitre IV)
- D'étudier les modalités de sa reproduction (chapitre V)
- D'analyser son alimentation et les réseaux trophiques dans lesquels il est impliqué (chapitre VI)
- De calculer quelques paramètres essentiels de dynamique de population : mortalités, équations de rendement .... (chapitre VII)
- et, au vu des résultats précédents, de replacer l'Eperlan au sein des communautés ichthyologiques de l'estuaire par :

- l'analyse de la faune associée (chapitre VIII, première partie)
- l'analyse des variations spatio-temporelles d'indices d'abondance (chapitre VIII, deuxième partie). Ceci amène alors à revoir une stratégie d'étude et d'échantillonnage de l'ichtyofaune en milieu estuarien.

L'ensemble de ces résultats est présenté dans les chapitres suivants.

CHAPITRE IV  
LA CROISSANCE

INTRODUCTION

- 1 - GENERALITES
- 2 - DETERMINATION DE L'AGE
- 3 - DESCRIPTION MATHEMATIQUE DE LA CROISSANCE
- 4 - APPLICATION A L'EPERLAN DE LOIRE
- 5 - CROISSANCE PONDERALE

CONCLUSION



# CROISSANCE

## INTRODUCTION

Bien que connue pour d'autres populations, la croissance de l'Eperlan n'a pas encore été étudiée au niveau français. Plus particulièrement, aucune donnée n'existe sur la population de l'estuaire de la Loire. Il est donc nécessaire, dans un premier temps, de focaliser les recherches sur l'aspect le plus facile à mettre en oeuvre, la description du phénomène. La deuxième étape serait bien évidemment de modéliser la croissance en fonction des paramètres mis en évidence par l'étape précédente. On peut songer, par exemple, à ajuster des modèles faisant intervenir l'aspect métabolique des processus intervenant dans la croissance : le budget nutritionnel, l'influence de la température, de l'oxygène, de la reproduction, etc... URSIN (1979) fait d'ailleurs une revue des principaux modèles de croissance "métabolique", où la connaissance des processus d'anabolisme et de catabolisme est nécessaire à leur mise en oeuvre. Ces modèles, complexes, ne font pas l'objet de ce chapitre car seul l'aspect descriptif a été retenu. En effet, la croissance a été décrite en fonction du temps (t) par de modèles du type  $L = f(t)$  ou a été calculée par des méthodes faisant appel aux accroissements (incrémentes). Bien évidemment, lorsque cela est possible, il est fait allusion aux facteurs d'influence qui apparaissent les plus probables mais, mise à part la température, ceux-ci n'ont pas été incorporés aux modèles de croissance de l'Eperlan.

Ce chapitre rend donc compte de l'approche qui a été faite pour la croissance de l'Eperlan de Loire. Cinq parties, d'inégales importances le constituent :

Après avoir présenté quelques généralités concernant les caractéristiques de la croissance des poissons et les principaux facteurs de variation aboutissant au choix des phénomènes pris en compte dans l'étude de la croissance des Eperlans, on expose et critique les méthodes de détermination de l'âge utilisées pour la population de l'estuaire. On présente ensuite les modèles mathématiques de description de la croissance ajustés aux données qui ont été recueillies. Enfin, on applique ces différents modèles à la description de la croissance linéaire (ajustements, comparaisons mâles-femelles, croissance des cohortes, analyse des fréquences de longueur...) et de la croissance pondérale (relations taille-poids...).

**1 - GENERALITES**

La croissance est certainement l'aspect de la biologie des poissons qui est le mieux connu. Nombre d'auteurs se sont penchés sur ce concept, tant au point de vue fondamental, que méthodologique ou théorique et la bibliographie sur ce sujet est extrêmement fournie. WEATHERLEY (1972), RICKER (1975), BAGENAL (1978) dans des ouvrages très généraux, font le point sur les différents aspects qu'offre l'étude de la croissance chez les poissons et fournissent de nombreuses références. Bien évidemment, des articles plus récents analysent des problèmes plus particuliers et spécialisés de certains aspects de la croissance. On aura l'occasion d'y revenir ultérieurement.

En temps que processus physiologique d'accroissement de la taille (en longueur et en poids), la croissance concerne d'abord les individus et, par extension, des groupes d'individus (classe d'âge). La croissance n'affecte pas directement la taille numérique d'un stock, comme le fait la mortalité, la natalité, l'immigration ou l'émigration. Cependant, par l'intermédiaire des taux de croissance individuels, elle influence la fécondité moyenne et les taux de survie. Elle contribue ainsi de manière indirecte, mais décisive, à la dynamique des effectifs et apparaît comme un facteur déterminant dans les mécanismes de la régulation de la densité.

Fondamentalement, deux voies principales font l'objet de recherches dans l'étude de la croissance des poissons :

- d'une part, l'aspect biologique fondamental et/ou écologique qui permet de dégager les différents facteurs d'influence sur les paramètres de la croissance et de cerner les mécanismes physiologiques entrant en jeu ;
- d'autre part, la modélisation mathématique de la croissance, qui intéresse plus spécifiquement les dynamiciens des populations (exploitées ou non). Ce deuxième aspect n'est pas indépendant du premier puisqu'il lui fait très souvent appel lorsque certains auteurs essaient de définir des paramètres mathématiques dont l'interprétation biologique soit aisée ou tentent d'inclure dans leurs équations des facteurs mis en évidence par les études biologiques (température, quantité de nourriture disponible...). Mis à part le fait d'obtenir un modèle descriptif plus ou moins cohérent de la croissance d'une espèce et pouvant éventuellement servir de façon prédictive, une des plus importantes applications dans la recherche d'expressions mathématiques décrivant les données de croissance est le calcul d'équations de rendement (BEVERTON et HOLT, 1957 ; RICKER, 1958).

Il est d'ailleurs remarquable que la croissance, qui intègre les résultats de processus très complexes, puisse se traduire en termes mathématiques par des équations algébriques comportant seulement quelques paramètres fondamentaux. Ceci est d'autant plus remarquable que la croissance chez les poissons possède des particularités originales : caractère pratiquement illimité, variabilité et flexibilité considérables. En effet, la croissance linéaire des poissons, à l'exception de quelques espèces (NIKOLSKY, 1963) ne s'arrête qu'avec la mort : la vitesse de croissance diminue régulièrement à la fin de la vie et tend vers une valeur limite indépendante de l'âge. En deçà d'une valeur maximum spécifique fixée génétiquement, la taille limite est déterminée par le milieu (température, nourriture, facteurs sociaux...) qui contrôle les taux de croissance. Ces derniers sont, avec les tailles moyennes à un âge donné, extrêmement variables d'une population à l'autre et à l'intérieur d'une même population. La variabilité de la croissance (individuelle ou annuelle) à l'intérieur des populations est donc considérable. Les potentialités de variation, c'est-à-dire d'adaptation de la croissance linéaire et pondérale des poissons sont liées essentiellement à leur état poecilotherme. L'extrême labilité du régime alimentaire des poissons est parmi les principaux facteurs qui contribuent à la grande capacité d'adaptation des taux de croissance aux conditions trophiques les plus diverses.

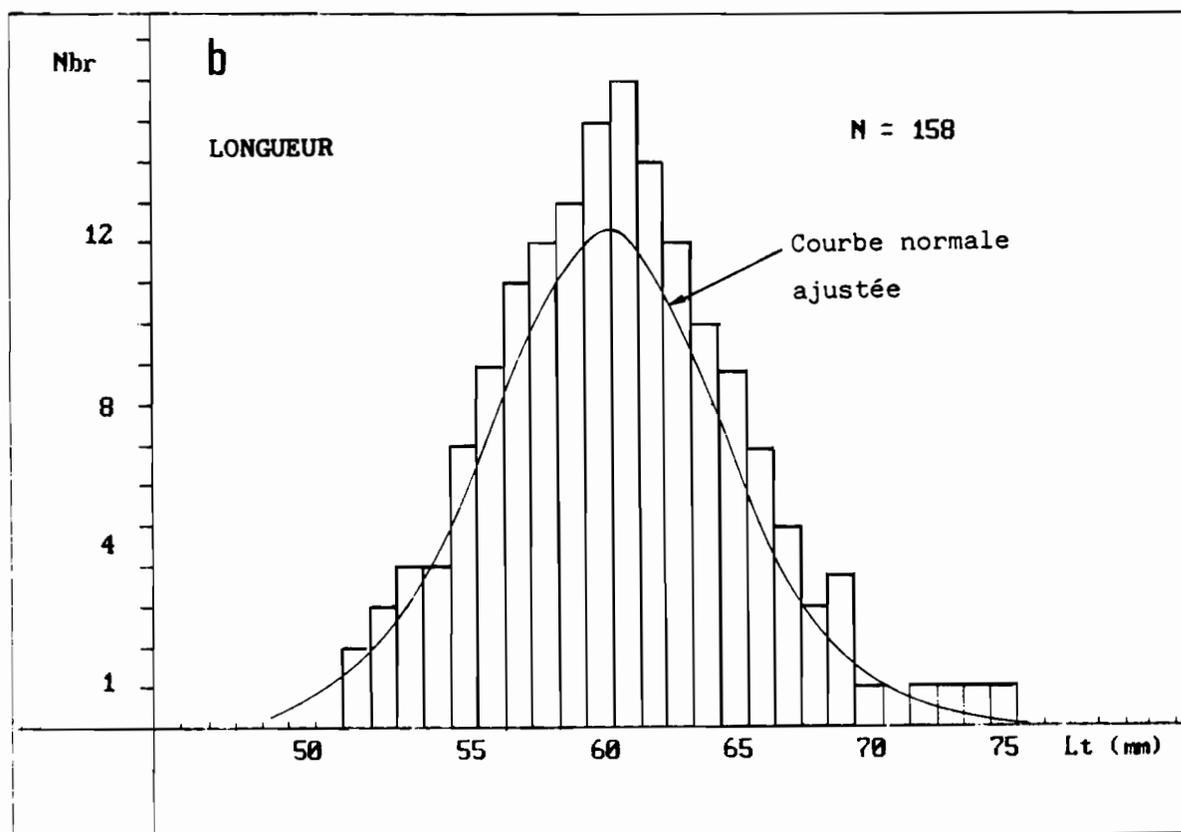
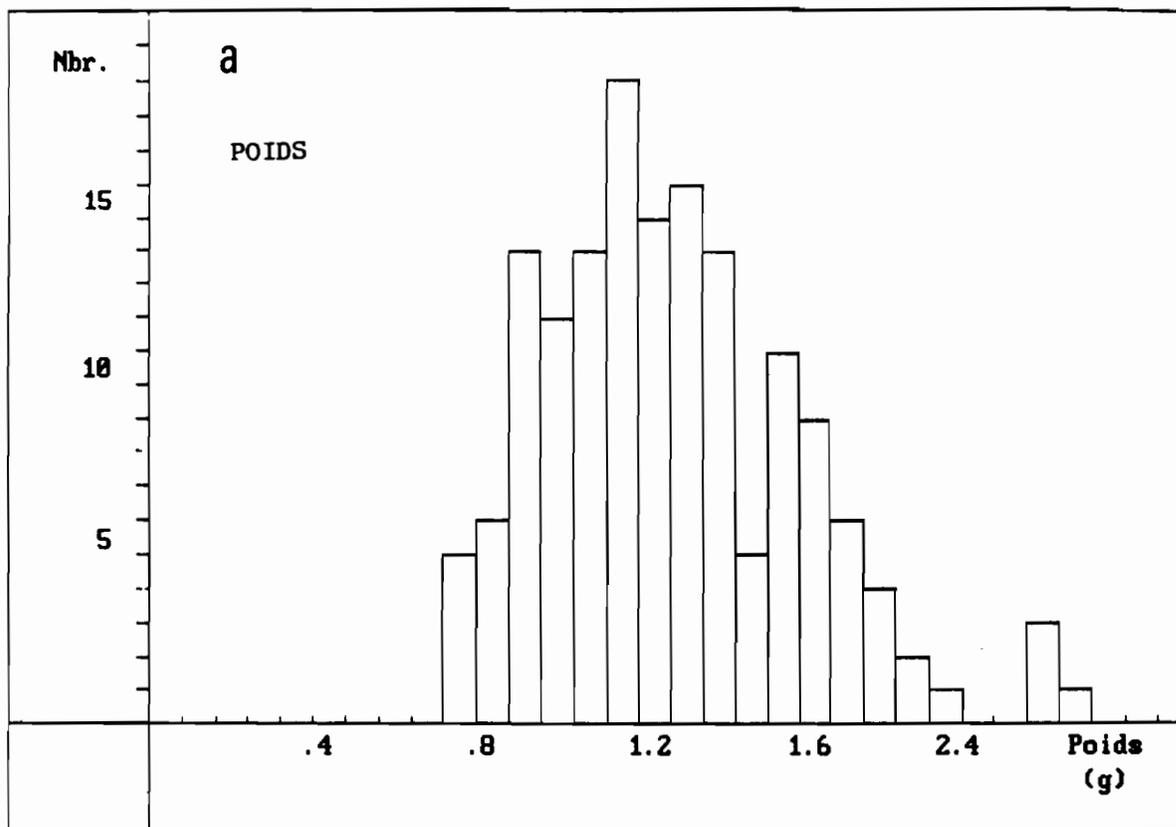
## 1.1 - Caractéristiques de la croissance des poissons

### 11.1 Le cycle saisonnier de croissance

Dans les régions tempérées, la variation saisonnière est l'une des caractéristiques de la croissance de nombreux poissons. Généralement, on observe un ralentissement de croissance, voir un arrêt, durant la période hivernale. Chez l'Eperlan de Loire, il existe aussi de telles oscillations de croissance, que l'on peut mettre en évidence en traçant la courbe des longueurs observées avec l'âge (en mois par exemple) au cours de cycles annuels. On reviendra plus en détail sur ce phénomène au cours des prochains paragraphes.

### 11.2 Allure des distributions des longueurs

En général, chez les poissons vivant aux latitudes tempérées, la distribution des longueurs d'individus appartenant à la même cohorte (ou à la même classe d'âge) est unimodale (à condition, bien sûr, que la reproduction n'ait lieu qu'une fois dans l'année). Les longueurs se répartissent aléatoirement autour d'une valeur moyenne et leur distribution prend l'allure d'une courbe en cloche. Des exceptions peuvent apparaître lorsque la reproduction dure pendant un laps de temps assez long (comme chez *Engraulis*) ou lorsque quelques individus dans une même cohorte grandissent beaucoup plus vite que les autres (ex : *Micropterus salmonides*). Chez l'Eperlan de Loire, la distribution des longueurs pour une même cohorte est unimodale et a l'allure d'une courbe en cloche. Il est



**Figure 56 : Distribution de fréquence (Eperlans juvéniles) :**  
 a - des poids  
 b - des longueurs correspondantes :  
 adéquation à une loi Normale.

avantageux de pouvoir assimiler ce type de distribution à une distribution Gaussienne pour satisfaire les hypothèses requises lors de l'application de méthodes de calcul ou de modèle : analyse statistique de l'âge (étude des histogrammes des longueurs, etc...).

Bien souvent, non seulement la distribution des longueurs peut être assimilée à une courbe normale à la fin de la première année d'existence des poissons mais encore garde cette allure dans les années suivantes (JONES, 1958 ; RICKER, 1969). Cependant, la variance associée varie au fur et à mesure que les poissons passent d'une classe d'âge à une autre. RICKER (1975) note que la variance des longueurs est minimale chez les jeunes poissons, augmente (approximativement de façon proportionnelle à la longueur moyenne) au fur et à mesure de la croissance et souvent se stabilise (ou même diminue) dans les âges les plus vieux.

On a vérifié ces diverses hypothèses pour l'Eperlan de Loire. Si la distribution des longueurs peut être assimilée à une loi normale, la distribution des poids correspondants ne le sera pas exactement (et vice versa). Ceci provient du fait que la taille (L) est liée au poids (P) par une relation non linéaire de la forme  $P = a L^b$ . La figure 56 illustre ce phénomène dans le cas de l'Eperlan de Loire. Le groupe d'âge illustré par cette figure est le groupe 0 (jeunes de l'année). Des résultats similaires ont été trouvés pour les poissons plus âgés (1, 2 et 3 ans).

En ce qui concerne la structure des variances, la figure 57 présente deux exemples : d'une part l'évolution des écarts-type des moyennes des poids en fonction de l'âge des poissons (a : population des mâles) et d'autre part l'évolution de ce paramètre pour les moyennes des longueurs (b : mâles ; c : femelles). Dans un cas comme dans l'autre, les observations faites par RICKER (1975) s'appliquent à l'Eperlan de Loire : augmentation puis stabilisation, voir diminution des variances avec l'âge.

## 1.2 - Facteurs de variation de la croissance dans une population.

Il n'est pas question de présenter ici une liste exhaustive de ces facteurs mais de donner brièvement, pour situer le problème, ceux susceptibles d'influer de façon décisive sur la croissance d'un poisson tel que l'Eperlan de Loire. L'importance de ces facteurs sera discutée dans des paragraphes ultérieurs qui leur seront consacrés. La présentation de ces facteurs sert seulement à montrer de quelle façon l'étude de la croissance de l'Eperlan de Loire a été envisagée.

### 12.1 Sexe et stade de maturité sexuelle.

Chez de nombreuses espèces, les femelles grandissent plus rapidement que les mâles et du fait de leur plus grande longévité, atteignent des tailles et des poids absolus plus importants que ces derniers. L'Eperlan de l'estuaire de la Loire n'échappe pas à cette règle. Aussi, l'étude détaillée de sa croissance implique l'examen d'au moins deux groupes

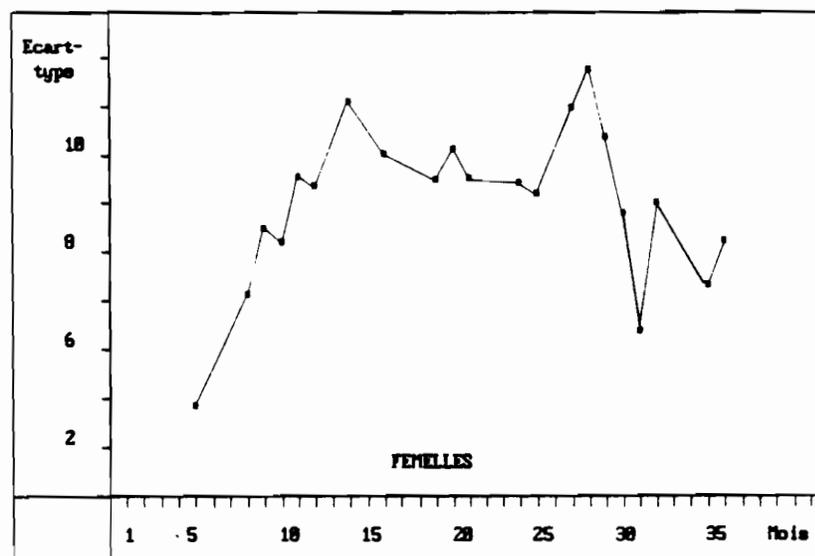
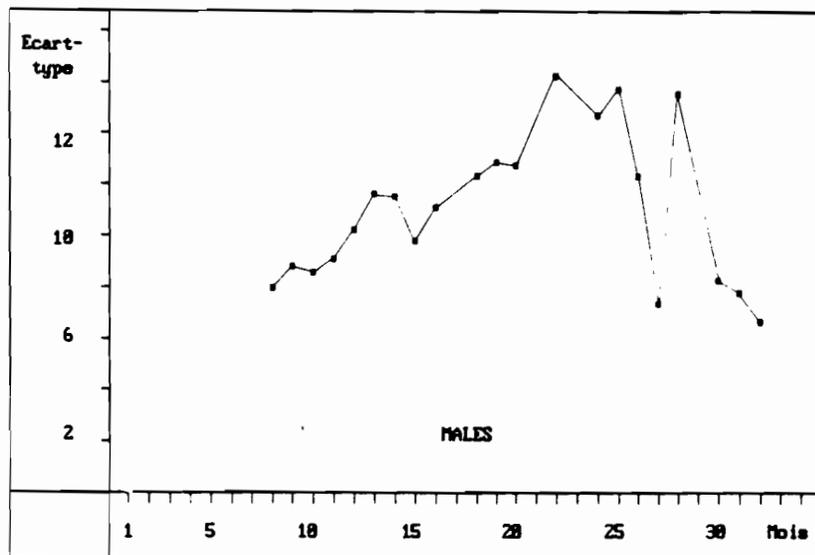
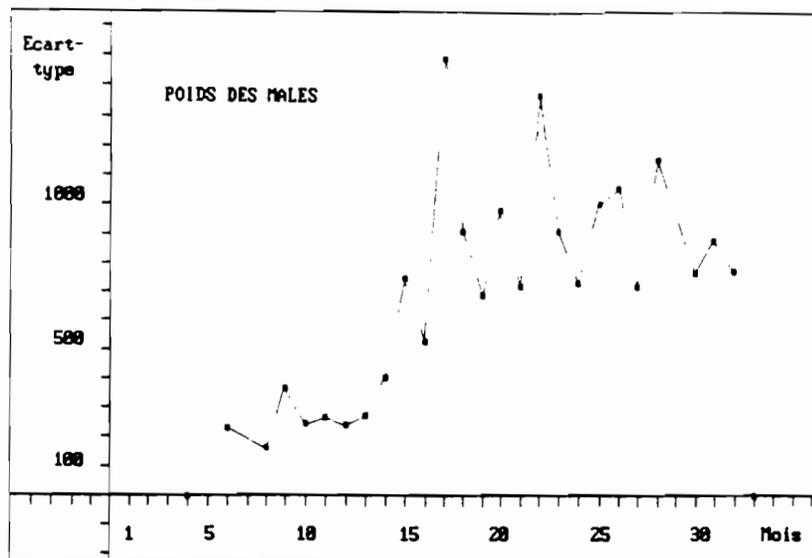


Figure 57 : Evolution avec l'âge de la structure des écarts-type pour les moyennes.

- a - des poids (en cg) de la population des mâles.
- b - des longueurs (en mm) de la population des mâles.
- c - des longueurs (en mm) de la population des femelles.

d'individus : mâles et femelles, que l'on peut, si nécessaire, subdiviser en immatures (et/ou non sexés) et matures. Certains auteurs, comme ROFF (1983) ont d'ailleurs bâti des modèles de croissance intégrant ce facteur de variation (sexe et stade de maturité sexuelle).

### 12.2 Variations individuelles de croissance.

Pour un âge donné, il est bien connu que les poissons n'ont pas la même longueur. Celle-ci se répartit de façon aléatoire autour d'une longueur moyenne selon un intervalle plus ou moins grand. Ce phénomène est d'ailleurs à l'origine de modèles de croissance stochastique (SCHNUTE et FOURNIER, 1980 ; BARTOO et PARKER, 1983 ; GARCIA, 1983) qui rendent mieux compte des données observées que les anciens modèles déterministes équivalents. SAINSBURY (1980) a d'ailleurs analysé l'effet de telles variations individuelles sur l'estimation des paramètres de la courbe de von Bertalanffy.

Un phénomène particulier peut parfois s'observer : la croissance compensatoire (RICKER, 1975). C'est un effet secondaire du type général de croissance en longueur et en poids. Il s'agit d'analyser la corrélation entre les divers accroissements de taille au cours d'années successives chez les poissons d'une classe d'âge donnée. Des corrélations négatives indiquent une croissance compensatoire : dans une même classe d'âge, les poissons les plus petits tentent de rattraper les plus grands : c'est que, pour toute taille donnée, les sujets croissent en longueur de la même valeur absolue. Souvent, dans un même groupe d'âge, les plus petits poissons reprennent leur croissance plus rapidement que les plus grands. Là encore, l'Eperlan de Loire n'échappe pas à ce phénomène, comme cela sera démontré ultérieurement.

### 12.3 Température du milieu

Maints auteurs ont étudié l'influence de la température du milieu ambiant sur la croissance des poissons et ont mis en évidence des corrélations. L'action de la température peut être double : directe (c'est-à-dire physiologique) et/ou indirecte (en agissant sur la production de la nourriture) et ceci se manifeste, par exemple, au niveau des différents modes de croissance saisonniers (qui sont en général plus marqués dans les pays tempérés où l'on observe au cours des saisons des variations importantes de la température).

De façon directe, la température contrôle, du point de vue physiologique, la vitesse de croissance par son action sur la vitesse des processus métaboliques et sur l'activité générale des poecilothermes. Chaque espèce, voire chaque population - du fait de son adaptation à des conditions thermiques locales (WEATHERLEY, 1972) - est caractérisée par une température optimale de croissance et par un intervalle thermique plus ou moins large à l'extérieur duquel la croissance est faible ou nulle. Ceci fait que la température est un des facteurs principaux de répartition (au niveau mondial) d'une espèce. Pour l'Eperlan, la température chaude létale varie de 21.5° C à 28.5° C (HUNTSMAN et SPARKS, 1924), ce qui en fait une espèce

d'eaux froides à tempérées (limites de répartition). Les basses températures ne sont pas léthales pour l'Eperlan.

L'action indirecte de la température peut se manifester sur le cycle annuel de production de la nourriture, et ainsi agir sur le taux de croissance des populations de poissons. Cependant, ce phénomène est encore relativement peu étudié.

Quoiqu'il en soit, le facteur température doit être considéré sous deux aspects distincts : (PHILLIPART, 1975)

- la durée de la période où la température permet une croissance active ; elle détermine la durée de la période de croissance active ;
- la température moyenne pendant la période de croissance active ; elle détermine la vitesse ou l'intensité de la croissance pendant cette période.

Sous ces deux aspects, il paraît donc intéressant de comparer le mode de croissance des Eperlans de Loire avec celui d'autres populations européennes ou même de l'espace voisine mordax. C'est ce qui a été fait.

#### 12.4 Facteurs trophiques

Les facteurs biotiques les plus importants agissant sur la croissance sont certainement les facteurs trophiques qui peuvent intervenir sous deux aspects différents : les facteurs trophiques au sens strict (c'est-à-dire liés à la fonction même de nutrition) et les facteurs déterminant les relations entre la croissance et la densité de population (compétition alimentaire intra et inter-spécifique).

On insistera peu sur l'action de ces facteurs. Elle sera en fait débattue en détail dans le chapitre consacré à l'alimentation (cf. chapitre VI : Réseaux trophiques). Cependant, pour une meilleure cohésion de l'exposé, il est bon de rappeler ici quelques concepts fondamentaux :

- 1- La vitesse de croissance d'une population est étroitement conditionnée par les caractères quantitatifs et qualitatifs des ressources alimentaires du milieu. Ceci est d'autant plus vrai que les individus en croissance sont dans une phase critique de leur existence (juvénile par exemple). Ainsi, si l'on considère la phase juvénile de l'Eperlan en Loire, celle-ci est extrêmement dépendante de la présence dans le milieu de populations de Copépodes dont ils se nourrissent. Or, surtout au début de leur phase juvénile, les Eperlans ne trouvent pas forcément en quantité suffisante cette nourriture qui n'apparaît qu'en très grande densité un peu plus tard, lorsque les conditions du milieu (température) deviennent favorables. Le taux de croissance des poissons est alors faible. D'une année à l'autre, selon les conditions du milieu, on peut ainsi remarquer une différence dans les

taux de croissance entre deux cohortes.

La quantité de nourriture disponible pour une population de poissons est fonction non seulement de la production de cette nourriture (qui dépend de nombreux facteurs physiques (température, substrat...), chimiques (salinité, pH...) et biologiques (taux d'exploitation des prédateurs), mais encore de son accessibilité. D'un point de vue qualitatif, l'importance de la croissance est fonction de la nourriture réellement assimilée c'est-à-dire digérée et effectivement engagée dans les processus métaboliques (JOBLING, 1983). CONDREY (1982) montre que chez les animaux aquatiques (dont les poissons) la croissance et l'ingestion sont liées selon une relation du type "cinétique de Blackman" c'est-à-dire que, si l'ingestion limite le taux de croissance, il existe une relation linéaire entre les deux phénomènes. Si, par contre, la croissance est limitée par un autre facteur que le taux d'ingestion, il n'y a plus de corrélation entre taux de croissance et taux d'ingestion (notion facteur limitant).

- 2- L'influence des facteurs trophiques sur la croissance peut se manifester au niveau de mécanismes de régulation des populations en agissant sur le système [taux de croissance - densité de la population] (BACKIEL et LE CREN, 1967). En règle générale, le taux de croissance est, inversement, corrélé avec la densité et, mieux encore, avec la biomasse des populations.
- 3- La compétition alimentaire intra et interspécifique peut devenir un des principaux mécanismes de la relation entre la densité du poisson et le taux de croissance (PHILIPART, 1975). Sous certaines conditions défavorables de nutrition (faible densité des proies par exemple) et/ou de trop fortes densités des prédateurs, le taux de croissance individuel de ces derniers se ralentit.

### 1.3 - Phénomènes pris en compte dans l'étude de la croissance de l'Eperlan de Loire

De ce qui précède, on constate que nombres de facteurs sont susceptibles d'agir sur les modalités de la croissance. C'est pourquoi, l'étude de cette dernière doit prendre en compte de nombreux phénomènes et peut donc s'exprimer sous différents aspects. Vu la multiplicité des points de vue envisageables, on n'a retenu que quelques facteurs importants et parmi les plus étudiés dans les diverses populations d'Eperlans afin de pouvoir effectuer quelques comparaisons. Les sources de variations prises en compte sont donc :

- les variations liées au sexe ;
- les variations annuelles ;
- les variations saisonnières ;
- les variations inter et intra-cohorte (croissance compensatoire, etc...) ;
- les facteurs relatifs à l'alimentation (nutrition, compétition...) ne seront abordés que succinctement puisqu'un chapitre entier leur sera consacré.

Idéalement, la croissance doit pouvoir être estimée en suivant une (ou plusieurs) classes d'âge tout au long de sa vie car les taux de croissance sont généralement différents d'une cohorte à l'autre. Malgré le cycle de vie relativement court de l'Eperlan (4 ans maximum en Loire), ceci n'a pas pu être mené à bien en raison de contraintes matérielles. Il n'a été possible de suivre les cohortes de façon mensuelle que durant une période d'un an et demi. La croissance saisonnière est donc facilement estimable. En ce qui concerne la croissance annuelle, on a considéré celle des différents groupes d'âge au cours de cette période, en émettant l'hypothèse que la croissance moyenne d'une cohorte au cours de sa vie était identique à l'image donnée par la croissance moyenne de toutes les cohortes au cours d'une période donnée. Ceci ne donne qu'une image approchée de l'allure de la croissance au cours du temps. Cette pratique est cependant usuelle en biologie des pêches car elle donne en général des résultats très satisfaisants.

#### 1.4 - Notion de groupe d'âge (ou classe d'âge) et de cohorte (ou classe annuelle).

L'étude de la croissance (en longueur ou en poids), nécessite de mettre en relation la taille ou le poids du poisson avec son âge. En Loire, l'Eperlan ne se reproduit qu'une seule fois par an. Il est donc relativement aisé de distinguer, dans la population, les animaux nés la même année. A chaque année, on peut donc associer un groupe d'âge qui correspond à l'ensemble de ces poissons. Cependant, les dates de naissance des animaux ne sont pas connues avec une grande précision, d'autant que la reproduction peut s'étaler dans le temps. C'est pourquoi, par convention, le groupe auquel appartient un poisson est défini par référence au nombre de "premier janvier" qu'a connu l'animal (LAUREC et LE GUEN, 1981). Cette convention est adoptée pour l'Eperlan de Loire dont la reproduction a lieu entre février et avril selon les années. Un poisson né à cette époque sera dit du groupe 0 jusqu'au 31 décembre. Il passera le 1er janvier dans le groupe 1 et ainsi de suite. Lorsque l'âge exact de certains animaux (surtout les plus vieux) est difficile à déterminer, on ajoute un signe + à l'âge minimum du poisson. Ainsi, le groupe 4+ désigne l'ensemble des poissons ayant au moins 4 ans (4, 5, 6, etc...). L'ensemble des animaux nés la même année constitue une cohorte, caractérisée par son année de naissance. Au fil des années, une même cohorte passe d'un groupe d'âge à l'autre.

## 2 - DETERMINATION DE L'AGE

### 2.1 - Introduction.

Il est nécessaire de pouvoir déterminer correctement l'âge des poissons pour pouvoir calculer la courbe de croissance d'une espèce et, partant, estimer son taux de croissance, paramètre de base indispensable à la compréhension de la dynamique de la population.

Les méthodes utilisées pour la datation des poissons peuvent se ranger en deux catégories :

- les méthodes directes : elles donnent l'âge d'un individu donné, à partir d'un marquage naturel ou expérimental.
- les méthodes indirectes : ce sont, en général, des méthodes statistiques qui donnent l'âge moyen d'un groupe d'individus ou l'âge le plus probable d'un individu de taille donné.

L'âge des Eperlans de l'estuaire de la Loire a été déterminé en utilisant de façon complémentaire les deux types de méthodes.

#### 21.1 Les méthodes directes

Les méthodes directes utilisées pour l'Eperlan de Loire ont consisté en la détermination individuelle de l'âge par marquage naturel.

Le marquage expérimental (données de croissance obtenues par marquage - recapture) a été exclu pour deux raisons essentielles :

- d'une part, l'Eperlan est un poisson difficile à marquer (forte mortalité au cours des captures et du marquage) et pour lequel le type de marque optimale est mal défini. MURAWSKI et al. (1980) suggèrent cependant que les marques sous-cutanées sont les plus fiables et les ont utilisées avec succès. HUDD (1983) a utilisé deux types de marques chez O. eperlanus pour suivre les migrations des poissons et estimer leur aire de répartition dans le Golfe de Bothnie ; les marques hydrostatiques de Lea se sont révélées plus performantes que les marques fanions (streamer tag) ;
- d'autre part, une campagne de marquage implique que le nombre de poissons marqués soit très grand afin d'espérer un nombre de recapture significatif. Ceci ne peut actuellement pas être mené de façon adéquate en Loire car : d'une part, il est difficile d'obtenir des Eperlans vivants pour les marquer en grande quantité

(importance numérique faible dans les captures) et d'autre part, l'espèce n'étant pas commercialement exploitée (elle n'est qu'une capture accessoire de faible valeur marchande), le taux de retour des marques risque d'être minime. Cela n'a pas été le cas par exemple pour les études menées par MURAWSKI et al. (1980) ou HUDD (1983).

Pour ces raisons, et malgré l'intérêt évident des techniques de marquage sur la connaissance du comportement des poissons (déplacements, migrations ...) et de la croissance, il a été préféré l'utilisation des marques naturelles pour la détermination de l'âge.

Le marquage naturel consiste en l'interprétation de marques apparaissant sur certaines pièces dures de poissons durant leur croissance. Les structures les plus employées sont : les écailles, les otolithes, les épines, les opercules, les rayons de nageoires, les vertèbres et autres coupes d'os sur lesquels on observe le dépôt de couches successives dans le temps. L'interprétation se fait de la même manière qu'en dendrochronologie pour estimer l'âge des arbres. Ces méthodes sont connues depuis très longtemps (HEDERSTROM, 1959 (vertèbres) ; HOFFBAUER, 1898 (écailles) ; REIBISCH, 1899 (otolithes) ; HEINCKE, 1905 (divers os)).

Ces diverses techniques ont été standardisées et illustrées par de nombreux articles. La bibliographie sur le sujet est très vaste et leur revue importante : MOHR (1927, 1934) ; GRAHAM (1929) ; MENON (1950) ; LAGLER (1956) ; PARRISH (1956) ; CHUGUNOVA (1963) ; BAGENAL (1974) ; DAGET et LE GUEN (1975) ; BAGENAL et TESCH (1978) ; PAULY (1978) ; BROTHERS (1980) pour n'en citer que quelques-uns.

Comme le remarque DAGET et LE GUEN (1975), il n'est pas indispensable de connaître le mécanisme de la formation de marque ni la nature des facteurs qui la provoquent pour utiliser ce type de marquage dans la détermination de l'âge. Il suffit, en fait, que :

- 1- les marques soient reconnaissables
- 2- et en relation régulière avec un phénomène de périodicité connue.

Ces deux conditions forment les principes de base de la détermination de l'âge par l'intermédiaire de pièces osseuses.

Les marques naturelles utilisées dans la détermination de l'âge des Eperlans de Loire ont été celles visibles sur les écailles et sur les otolithes (sagitta).

### 21.2 Les méthodes indirectes

Les méthodes indirectes sont basées sur l'analyse statistique de paramètres liés à la croissance. GHENO et POINSARD (1968) utilisent ainsi les moyennes vertébrales des Sardinelles du Congo (Sardinella eba). Cependant, les méthodes indirectes font très souvent appel à l'analyse des fréquences de tailles et plus particulièrement à celles des fréquences de

longueurs. Il faut bien remarquer cependant que, contrairement aux méthodes directes, le type de données précédent ne donne jamais une estimation de l'âge absolu (et par conséquent pas de valeur de  $t_0$ , paramètre utilisé dans des équations de type "von Bertalanffy" et représentant l'âge théorique où la longueur du poisson est nulle). En dépit de critiques fréquentes, les méthodes basées sur l'analyse des fréquences de taille trouvent de plus vastes applications que l'étude des pièces dures de poissons. La raison en est qu'il est généralement plus facile de récolter des données pour l'analyse des fréquences de longueur que pour celle des pièces osseuses.

Les méthodes d'usage courant en analyse des fréquences de longueurs trouvent toutes leur origine dans le travail de PETERSEN (1892). Cependant, comme le remarque PAULY (1982 b), la coutume n'a associé le nom de PETERSEN qu'à une approche spécifique, fréquemment utilisée, de telle sorte que l'on doit distinguer trois types principaux d'analyse de fréquence de taille :

- la "méthode de PETERSEN" ;
- l'analyse de progression modale ;
- une méthode "intégrée", combinaison des deux premières méthodes.

A chaque type appartient des méthodes dérivées qui ont été développées par différents auteurs.

- Ainsi, avec la "méthode de PETERSEN" (sensu stricto), on fait des hypothèses sur l'intervalle de temps séparant les différents pics d'une fréquence de tailles, ces pics étant supposés représenter des groupes d'âge distincts. Les méthodes de résolution employées consistent en la séparation des échantillons de fréquence de taille selon des courbes de distribution normale ou autre. De nombreux auteurs ont proposé de telles méthodes : HARDING (1949), CASSIE (1954), TANAKA (1962), BHATTACHARYA (1967), HASSELBLAD (1966), GHENO et LE GUEN (1968) pour ne citer que les plus usitées. Certaines ont même été programmées sur ordinateur et les programmes utilisés en routine sur de nombreuses études : NORMSEP (ABRAMSON, 1971), ENORMSEP (YONG et SKILLMAN, 1971) ou PIK (Mac DONALD, 1980).

On notera au passage les prolongements de la "méthode de PETERSEN" par l'analyse Factorielle des Correspondances (BADIA et DOCHI, 1976a, 1976b, 1978) ainsi que les intéressantes contributions de SCHNUTE et FOURNIER (1980) qui essaient d'introduire dans les algorithmes de décomposition d'histogrammes de taille en classes d'âge des contraintes mathématiques traduisant une réalité biologique connue. On reviendra ultérieurement sur ces méthodes qui ont été employées sur les échantillons d'Eperlans de l'estuaire de la Loire.

- L'analyse de progression modale (GEORGE et BANERJI, 1964 ; BROTHERS, 1980) procède d'une manière différente de la "méthode de PETERSEN" (sensu stricto). Il s'agit ici de faire correspondre les pics, entre les différentes fréquences de tailles arrangées séquentiellement en fonction du temps, au moyen de segments de courbes de croissance.
- Enfin, la méthode "intégrée", mise en oeuvre par PAULY et DAVID (1981) combine les deux types de méthodes précédentes afin de minimiser dans chaque type les incertitudes qui peuvent apparaître lors de leur application. Cette méthode a pour but de tracer une courbe de croissance, soit directement sur les fréquences de longueurs classées séquentiellement en fonction du temps, soit sur le même histogramme que l'on reproduit le long de l'axe des temps. En fait, il s'agit de tracer sur une série de données de fréquence de longueurs une multitude de courbes de croissance et de sélectionner la "meilleure" courbe qui, passant par un maximum de pics, puisse les "expliquer". Cette méthode a ceci "d'objectif" que des utilisateurs différents arrivent toujours au même résultat sur un même jeu de données (ce qui n'est pas toujours le cas dans le cadre des méthodes précédentes). La méthode "intégrée" a été appliquée à l'étude de la croissance de l'Eperlan en Loire.

Cette brève présentation des méthodes directes et indirectes de détermination de l'âge a permis de montrer la multiplicité des techniques que l'on peut employer pour aborder le problème de la datation. L'emploi de ces diverses méthodes peut engendrer quelques redondances. Elles peuvent cependant être complémentaires et il est parfois intéressant de pouvoir les comparer et les confronter (afin, par exemple, de diminuer les risques d'erreurs inhérents à chaque méthode) par l'intermédiaire des résultats qu'elles fournissent. C'est pour cela que diverses méthodes ont été appliquées à l'étude de la croissance de l'Eperlan. Celles-ci (étude des écailles, études des otolithes et détermination statistique de l'âge) vont être détaillées dans les paragraphes suivants, en relation avec les caractéristiques liées à l'espace étudiée.

## **2.2 - Les erreurs dans la détermination des âges et leurs conséquences**

Avant de commenter en détail les résultats de détermination de l'âge obtenus à l'aide de ces diverses méthodes, il est bon de rappeler qu'aucune d'entre elles n'est heuristique. Il existe de nombreuses sources d'erreurs dont les conséquences peuvent être importantes (pas seulement sur la détermination de la croissance). Il existe cependant des moyens pour minimiser

ces erreurs.

On va donc examiner successivement ces trois problèmes : sources d'erreurs, conséquences et minimisation des erreurs (donc validation des méthodes) en les illustrant par les données issues des observations sur l'Eperlan de l'estuaire de la Loire.

### 22.1 Les sources d'erreurs possibles

Globalement, les sources d'erreurs dans la détermination de l'âge des poissons sont le fruit d'interprétations subjectives de la part du chercheur, ceci aussi bien dans l'emploi de méthodes "individuelles" que "statistiques".

#### a - Cas des méthodes "individuelles"

On ne s'intéressera qu'à la lecture des pièces osseuses, notamment écailles et otolithes, qui ont été utilisées pour l'étude de l'Eperlan. La détermination de l'âge par ces méthodes passe par deux phases distinctes :

- lecture de la pièce : il s'agit ici de reconnaître des marques cycliques liées à la croissance ;
- l'interprétation des marques : il s'agit là de valider les marques en fonction d'une échelle temporelle dépendant d'un phénomène de périodicité connue (comme les saisons, la reproduction, etc...).

Chacune de ces deux phases peut être sujette à des erreurs, mais c'est surtout lors de la lecture des pièces que les sources de biais sont les plus fréquentes. On peut retenir, entre autres :

- différences de structures entre pièces d'un même poisson. Ceci peut arriver (très rarement) sur les deux otolithes prélevés sur un même spécimen : le nombre d'anneaux peut être différent. De même, une écaille régénérée peut présenter des structures non comparables aux écailles normales. Dans ce cas, il est bien évident que de telles pièces seront ignorées ;
- existence de "fausses" marques. Elles peuvent être provoquées par exemple par des arrêts de croissance accidentels causés par des variations brutales des conditions de vie (VAN OOSTEN, 1957). Chez l'Eperlan, le critère de lecture des écailles est cependant relativement net et les irrégularités de croissance de l'écaille peuvent assez aisément être détectées, ce qui diminue les risques d'attribuer à une "fausse" marque, la valeur d'une vraie ;

- absence de marques : chez l'Eperlan, l'absence de marques peut parfois se constater sur les écailles de certains spécimens. Notamment, au cours de la première période de croissance de certains individus, aucun circulus n'apparaît sur l'écaille, ce qui rend parfois l'identification du premier arrêt de croissance mal aisé ;
- usure des écailles en bordure : ce phénomène est préjudiciable à la détermination des structures de croissance chez les individus les plus âgés, lorsque les stries (sur les écailles et otolithes) ont tendance à se rapprocher les unes des autres au fur et à mesure que le poisson vieillit. Parfois, la dernière marque identifiable peut être érodée et devenir illisible. Le poisson est alors classé dans une catégorie d'âge inférieure à la réalité !
- Différence d'âge à taille égale : chez l'Eperlan, il existe des variations du taux de croissance et il ne faut donc pas décider de l'âge probable du poisson en regardant sa taille et ensuite examiner l'écaille ou l'otolithe en essayant de faire en sorte que la structure visible confirme l'âge préconçu. Ceci est d'autant plus vrai que les individus sont plus âgés car à ce moment les cohortes, exprimées en terme de fréquence de longueur, se superposent plus facilement ;
- interprétation de deux marques proches : chez les poissons les plus âgés, les annuli sont de plus en plus rapprochés les uns des autres et les critères de détermination d'âge sont plus difficiles à mettre en évidence, d'autant plus que ceux-ci peuvent se confondre vers la périphérie de l'écaille.

Ces causes d'erreurs sont les plus fréquemment rencontrées dans l'étude des pièces osseuses des Eperlans. Il en existe certes d'autres et on pourra se référer à BAGENAL (1974) pour une revue de ce type d'erreurs que l'on peut rencontrer chez d'autres espèces.

#### b - Cas des méthodes "statistiques"

De nombreuses critiques ont été formulées à l'encontre des méthodes de détermination statistique de l'âge, dont la plus importante à trait à l'interprétation subjective des données : bien souvent, le nombre de groupes d'âge doit être connu à l'avance pour être introduit comme paramètre dans les méthodes de calcul (comme pour le programme NORMSEP par exemple). Cependant, ce problème est partiellement résolu avec des programmes comme ENORMSEP (YONG et SKILLMAN, 1975) ou ELEFAN 1

(PAULY et DAVID, 1981). On trouvera chez MATHEWS (1974) quelques exemples de problèmes liés à l'emploi des méthodes statistiques et à l'interprétation de leurs résultats.

### c - Autres sources d'erreurs

Il existe d'autres sources d'erreurs ou de biais dans la détermination des paramètres de la croissance. La plus importante reste tout de même liée à l'échantillonnage : on a vu et exposé en détail qu'un mauvais échantillonnage peut entraîner des mésinterprétations. Dans le cas de l'étude de la croissance, un échantillonnage sélectif (sens large) entraînant la non représentativité de l'échantillon, peut produire un "phénomène de Lee" important (RICKER, 1969). Le "phénomène de Lee" (LEE, 1912) se traduit, lors du retro-calcul de la croissance à partir des écailles par exemple, par une sous estimation de la taille des poissons à un âge jeune, lorsqu'on considère pour le retro-calcul, les individus les plus âgés. Corrélairement, l'adoption d'une mauvaise relation mathématique "taille de l'écaille - taille du poisson" peut introduire un phénomène de Lee "artificiel" lors du rétro-calcul (RICKER, 1975). Il est cependant possible, grâce à des méthodes comme l'Analyse de la Covariance, de choisir la meilleure relation mathématique liant la taille de l'écaille à celle du poisson. Ceci est exposé ultérieurement et illustré avec le rétro-calcul des longueurs pour l'Eperlan.

### 22.2 Conséquences des erreurs de détermination de l'âge

Les erreurs commises peuvent avoir des influences plus ou moins importantes. L'énumération exhaustive des conséquences dépasserait le cadre de ce travail. On pourra cependant consulter CARLANDER (1974) et HOFSTEDE (1974 a) qui analysent l'influence de ce type d'erreurs sur les décisions d'aménagement de pêches, BRANDER (1974) qui les relie à la modélisation des pêcheries, MESNIL (1980) ou MORTERA et LEVI (1982) qui analysent l'effet de telles erreurs sur l'analyse des cohortes (V.P.A.) ou LE CREN (1974) qui étudie leurs effets sur l'estimation de la production. On remarquera plus particulièrement l'effet des erreurs de détermination de l'âge dans l'estimation des paramètres de croissance, puisque c'est l'objet de ce chapitre : les erreurs de la lecture de l'âge causent des écarts positifs ou négatifs de la longueur absolue, selon la tendance de l'erreur de lecture. La courbe de croissance peut subir certaines distorsions. Cependant, les erreurs ne biaisent la courbe de croissance de façon significative dans un sens ou dans l'autre que si elles dépassent un certain seuil de grandeur. On consultera GULLAND (1955) et RICKER (1969) pour une analyse fouillée de ce problème. Dans le cas de l'Eperlan de l'estuaire de la Loire, ce problème est relativement peu préoccupant puisque les poissons ont une durée de vie courte (4 ans au maximum). Les erreurs graves, comme surestimer de plusieurs années l'âge d'un poisson ne sont donc pas à redouter.

22.3 Elimination des erreurs de détermination de l'âge : Validation de la méthode utilisée

- 1- Dans le cas de la lecture d'écaillés, on n'a conservé que celles qui étaient bien formées, et facilement lisibles, du centre à la périphérie (annuli bien marqués). Toutes les écaillés présentant une altération dans la disposition des circulis (écaillés néoformés par régénération ou écaillés anciennes dont la partie centrale est en cours de remaniement) ont été écartées.
- 2- Les écaillés ont été prélevées au même endroit sur les divers poissons (sur le flanc gauche, en avant de la dorsale), ce qui diminue les risques d'erreurs dans le cas de rétro-calcul de la croissance. (Les écaillés prélevées à des endroits différents donnant des résultats différents).
- 3- Plusieurs écaillés sur un même poisson ont fait l'objet d'observations, ce qui permet de confirmer l'existence de marques "véritables" que l'on peut discerner sur l'ensemble des écaillés (LINFELD, 1974). De même, les deux otolithes d'un même poisson ont été observés lorsque ces pièces osseuses ont été utilisées.
- 4- A chaque fois que cela a été possible, les résultats des lectures d'écaillés ont été confrontés à ceux des otolithes. Les mesures ont été faites de façon indépendante. Il n'a pas été constaté de litige dans la détermination de l'âge. On suppose donc que tous les individus ont été correctement datés.

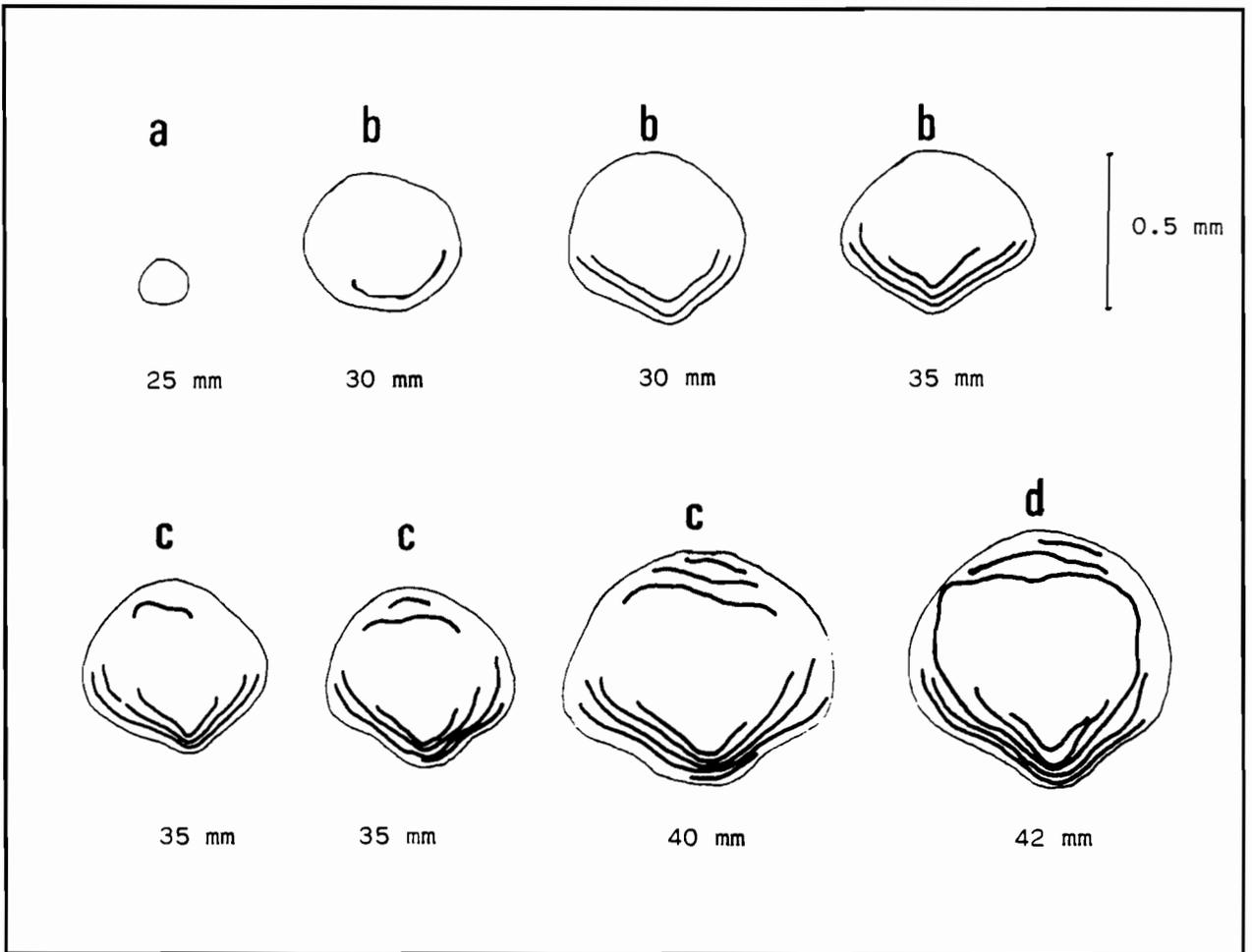
Cependant, quel que soit la méthode utilisée, elle doit être validée. C'est-à-dire que, si l'on suppose l'existence d'une série de discontinuités de structures (annuli par exemple) et qu'on les a rendu visibles par une méthode quelconque, il faut déterminer si l'on peut superposer ou non une échelle de temps à cette structure en anneaux (l'échelle de temps n'est pas forcément annuelle). GRAHAM (1929) donne cinq critères de validation. Ce sont :

- concordance de deux méthodes indépendantes (par exemple lecture des écaillés et détermination statistique de l'âge (GRAHAM cite la méthode de PETERSEN). Ceci a été fait pour l'Eperlan de l'estuaire de la Loire. (Les résultats sont exposés de façon plus détaillée dans le paragraphe consacré à l'étude des écaillés) ;

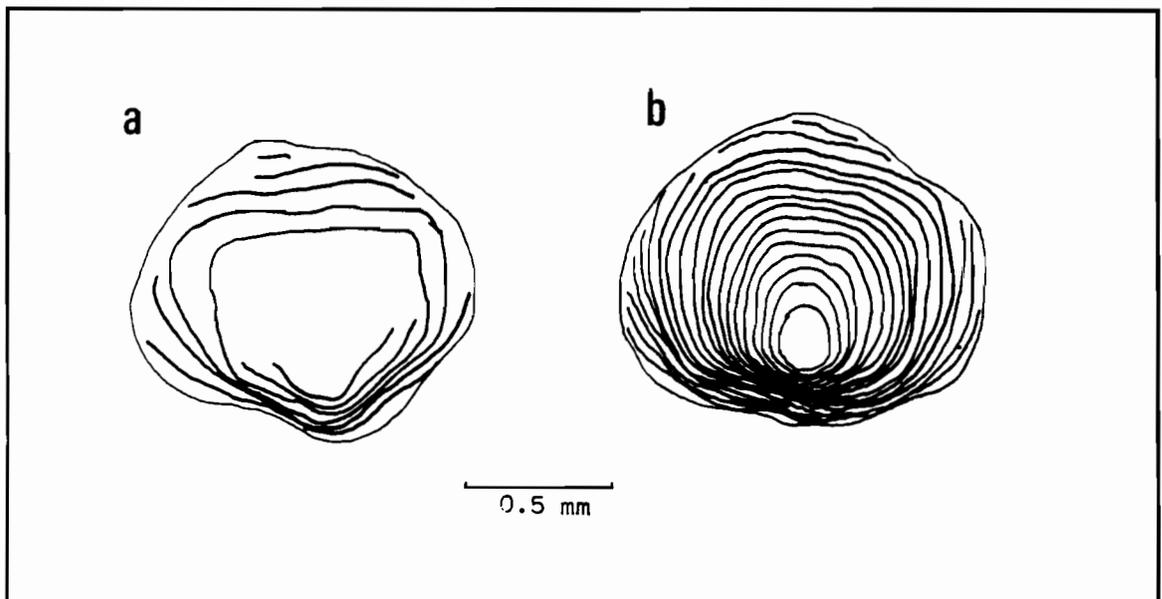
- observation de la séquence de formation des anneaux. Il s'agit, sur une période d'au moins un cycle biologique (pour l'Eperlan : un an) de relever l'apparition des zones de croissance et des marques sur les pièces osseuses afin d'obtenir la chronologie des événements. Cette méthode demande bien évidemment l'examen d'échantillons prélevés régulièrement au cours du cycle. Ceci a été fait pour l'Eperlan dont on a disposé d'échantillons mensuels (les résultats sont exposés plus en détail dans le paragraphe consacré à l'étude des écailles). Cette méthode consiste en fait à calculer les incréments marginaux des écailles et à suivre leur évolution saisonnière ;
- suivi de l'évolution d'une classe d'âge dominante : cette classe d'âge reconnaissable apparaîtra successivement au cours des années dans les différents groupes d'âge au cours de la croissance.
- Expériences de marquage : les poissons marqués et recapturés peuvent indiquer le nombre de marques apparaissant au cours de la période de liberté (les poissons n'ont pas besoin d'être d'âge connu). Les marquages à la tétracycline par exemple, ont été utilisés avec succès chez d'autres espèces (WEBER et RIDGEWAY, 1962 ; KOBAYASHI et al., 1964 ; HOLDEN et VINCE, 1973).
- Expériences en élevage : les poissons d'âge connu sont élevés artificiellement et doivent alors avoir un nombre de marques correspondant à leur âge.

Les trois dernières méthodes n'ont pas été utilisées pour l'Eperlan de Loire car on n'a pas pu disposer de statistiques où apparaissait une forte cohorte, le marquage est difficile à réaliser pour des raisons déjà évoquées et enfin, l'élevage de l'Eperlan de Loire, en respectant les conditions naturelles, n'est pas possible.

Cependant, comme cela sera prouvé ultérieurement, les autres critères de validation ont montré que les marques lues sur les écailles ou les otolithes d'Eperlan pouvaient être attribuées à une chronologie cyclique annuelle. Le dépôt d'un annulus sur une écaille correspondant à une phase de ralentissement hivernal de croissance. Ainsi, chaque annulus indique le passage d'un hiver. Il ne se forme qu'un annulus par année et l'âge ainsi déterminé est en accord avec le nombre de modes observés sur les histogrammes de fréquence de longueur. Ces résultats sont exposés en détail dans le paragraphe suivant.



**Figure 58** : Développement de l'écaïlle d'Eperlan.  
 Sous chaque écaïlle est donnée une indication de la longueur du poisson.



**Figure 59** : Les deux principaux type d'écaïlle rencontrés chez l'Eperlan de Loire à la fin de la première saison de croissance.  
 a - large nucleus.  
 b - petit nucleus.

La lecture des écailles, relativement aisée chez l'Eperlan, est donc une méthode donnant entière satisfaction dans la détermination de l'âge. Les otolithes sont plus délicats à interpréter et demandent une préparation plus minutieuse (immersion dans la créosote de hêtre ou brûlage). Cependant, même si cette méthode donne de bons résultats, elle n'a été que peu utilisée pour les Eperlans de Loire (si ce n'est pour comparer les résultats obtenus par examen des écailles). Ceci pour deux raisons : la première est que la grande majorité des poissons étudiés étaient formolés (4 % de formol), ce qui a pour conséquence de rendre les otolithes friables et surtout opaques donc difficiles à lire. La seconde raison est que les écailles donnant entière satisfaction, il n'était pas utile de prélever systématiquement écailles et otolithes (qui demandent déjà au départ une dissection de poisson !). La redondance des résultats n'est pas ici nécessaire.

On examine plus en détail dans les paragraphes suivants les diverses méthodes utilisées dans la détermination de l'âge de l'Eperlan de Loire.

## 2.3 - Méthodes de détermination individuelle de l'âge

### 23.1 Examen des écailles

#### a - Aspect morphologique

L'écaille représentée à la figure 2 de la planche 1 (une vue au microscope optique) est caractéristique de celles des Eperlans de Loire. Elle est typiquement cycloïde et on y distingue aisément les différentes structures classiques : circuli et zones d'arrêt de croissance (annuli). Il n'existe pas de radii. Le nucleus est bien individualisé et excentré vers la partie antérieure de l'écaille.

#### b - Croissance de l'écaille d'Eperlan

La figure 58 montre le développement de l'écaille d'Eperlan durant la première saison de croissance.

Les écailles commencent à se former chez les individus ayant environ 25 mm de longueur totale. Mac KENZIE (1957) et COOPER (1978) ont respectivement trouvé des longueurs de 20 à 25 mm et 30 mm pour O. mordax. Elles apparaissent sur les flancs des poissons, en arrière de la nageoire dorsale et ont l'aspect de petits disques transparents, légèrement elliptiques et ne portant aucune marque. Leur diamètre est d'approximativement 0.20 mm (fig. 58 a).

Lorsque les poissons atteignent une longueur totale de 30 mm environ, des circuli commencent à se former au niveau de la partie antérieure de l'écaille. Ils ne sont en général pas complets, ne formant qu'un demi-cercle ouvert (en forme de fer à cheval) vers la partie postérieure de l'écaille (fig. 58 b).

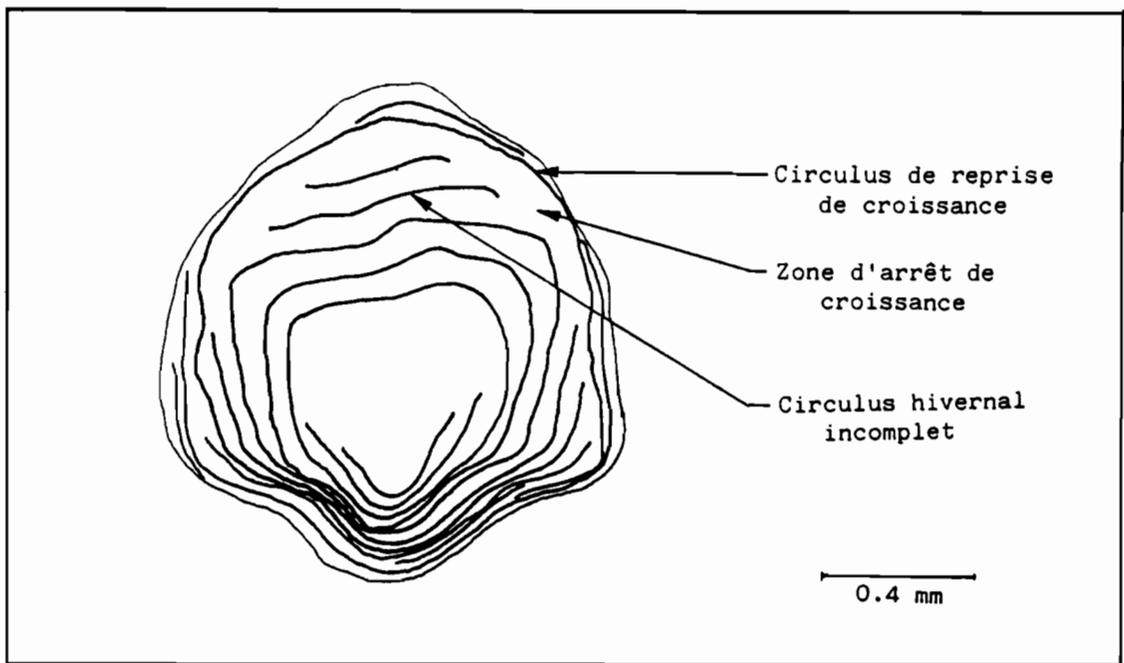
A une longueur totale moyenne de 40 mm, les poissons présentent des écailles sur lesquelles on peut distinguer plusieurs circuli incomplets (en moyenne 3 à 4) comme ceux décrits précédemment, ainsi que d'autres, qui ont pris naissance au niveau de la partie postérieure de l'écaille (donc

à l'opposé des premiers) et qui tendent à les rejoindre (fig. 58 c). Durant toute la phase de croissance, des portions de circuli sont ainsi déposées antérieurement et postérieurement, et finissent par se rejoindre pour former des circuli complets (fig. 58 d). Généralement, à la fin de la première saison de croissance, on peut distinguer deux types d'écaillés chez les juvéniles : le premier se rencontre chez les jeunes poissons dont la taille est la plus grande. Le nucleus de l'écaïlle est en général petit et elle possède plusieurs circuli bien formés. Le second concerne les individus dont la taille est la plus petite. Leurs écaillés présentent alors un nucleus relativement large et aucun circulus complet (fig. 59). Ce phénomène a aussi été observé chez O. mordax par BAILEY (1964).

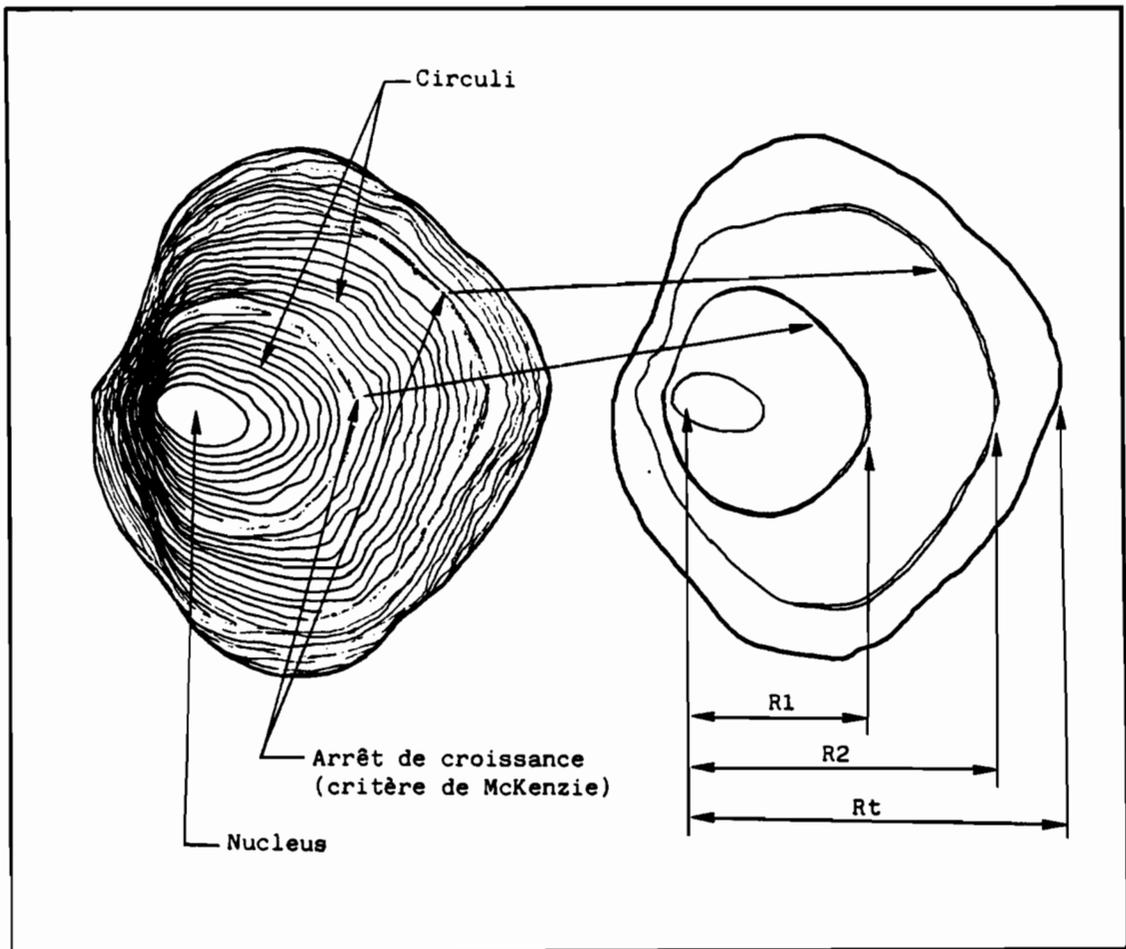
Pendant la saison hivernale, les poissons subissent un fort ralentissement de croissance (on reviendra d'ailleurs plus en détail sur ce phénomène). De ce fait, les écaillés grandissent peu et de nombreux circuli restent incomplets dans la partie postérieure de l'écaïlle (fig. 60). Lors de la reprise de la phase de croissance active, de nombreux circulis complets sont déposés. Ceux-ci ne sont pas rigoureusement parallèles aux derniers formés juste avant le ralentissement de croissance : ils les recoupent obliquement et une ligne de discontinuité, dessinant le contour qu'avait l'écaïlle au moment de l'arrêt de croissance, apparaît alors (fig. 60). Comme chez de nombreuses autres espèces, cette ligne de discontinuité peut être interprétée comme une marque hivernale et délimiter ainsi un annulus.

Cependant, chez l'Eperlan de Loire, on peut observer des individus ne formant aucune "discontinuité" durant leur première année. Ce sont en général les poissons nés tardivement et/ou dont la croissance est lente. Dans ce cas, l'âge de ces individus, calculé en comptant le nombre de lignes de discontinuité, est sous-estimé d'une année. Toutefois, l'occurrence d'un tel phénomène chez l'Eperlan de Loire reste très faible. La plupart des poissons ont en effet des écaillés possédant un nombre suffisant de circuli qui permettent la détection d'une "discontinuité" apparaissant au début de la deuxième saison de croissance. Cependant, on observe en Loire une croissance hivernale plus prononcée chez les individus du groupe 0 que dans les autres groupes. Le ralentissement de croissance étant moins marqué dans le groupe 0, il s'ensuit qu'il peut être difficile de reconnaître la première "discontinuité" sur l'échelle de croissance.

Ce phénomène a aussi été observé par McKENZIE (1958) chez l'espèce américaine O. mordax. Cet auteur a d'ailleurs mis en évidence chez l'Eperlan, un critère de détermination de l'âge par examen des écaillés, qui élude le problème de la ligne de discontinuité. En effet, McKENZIE (1958) a remarqué que chaque ligne de discontinuité était en fait accompagnée d'une marque (ou cicatrice) brillante, qui peut aussi apparaître avant tout dépôt de circulus (cas des poissons ne formant pas de "ligne de discontinuité" la première année). Ce critère (shiny-line criterion des anglo-saxons) est utilisé avec succès chez O. mordax pour déterminer l'âge des spécimens (McKENZIE, 1958 ; BAILEY, 1964 ; BURBIDGE, 1969 ; O'CONNOR et POWER, 1974 ; MURAWSKI et COLE, 1978 ; etc...). Ce critère est aussi utilisé pour O. eperlanus (HUTCHINSON, 1983 a) et a été employé avec



**Figure 60** : Ecaille d'Eperlan au moment de la reprise de croissance après la saison hivernale de ralentissement de croissance.



**Figure 61** : Cicatrice d'arrêt de croissance hivernale (critère de McKENZIE) et longueurs (R) prises en compte lors du calcul des incréments marginaux.

succès pour âger l'Eperlan de Loire (fig. 61) (voir plus loin la validité de ce critère en Loire). L'intérêt du critère de McKENZIE est double : d'une part, il permet d'attribuer un âge absolu correct aux poissons n'ayant aucun circulus visible à la fin de leur première année de croissance et d'autre part, il permet d'identifier les doubles marques ou les "fausses marques" (on remarquera, avec MASTERMAN (1913) qu'aucune "marque de reproduction" ne peut être identifiée sur les écailles. Ceci est certainement dû à la concomitance des deux événements reproduction - arrêt de croissance hivernale).

c - Validité du critère de McKENZIE pour l'Eperlan de Loire

Le critère de McKENZIE est supposé représenter une marque annuelle correspondant à un arrêt (ou un fort ralentissement de croissance) suivi d'une reprise de croissance rapide. Cette marque est donc supposée donner l'âge absolu (en année) d'un poisson, ou à défaut, le nombre d'hivers subis par l'individu étudié.

Afin de valider ce critère, on a procédé à différentes vérifications déjà proposées par GRAHAM (1929) et dont on a précédemment évoqué l'intérêt.

1ère vérification : époque de formation de l'annulus :

Il a été calculé les variations mensuelles de l'incrément marginal des écailles chez les poissons d'un même groupe d'âge supposé (c'est-à-dire possédant le même nombre d'annuli). Cette méthode a été appliquée avec succès chez d'autres espèces (YUUKI, 1984 ; KIMURA, 1984).

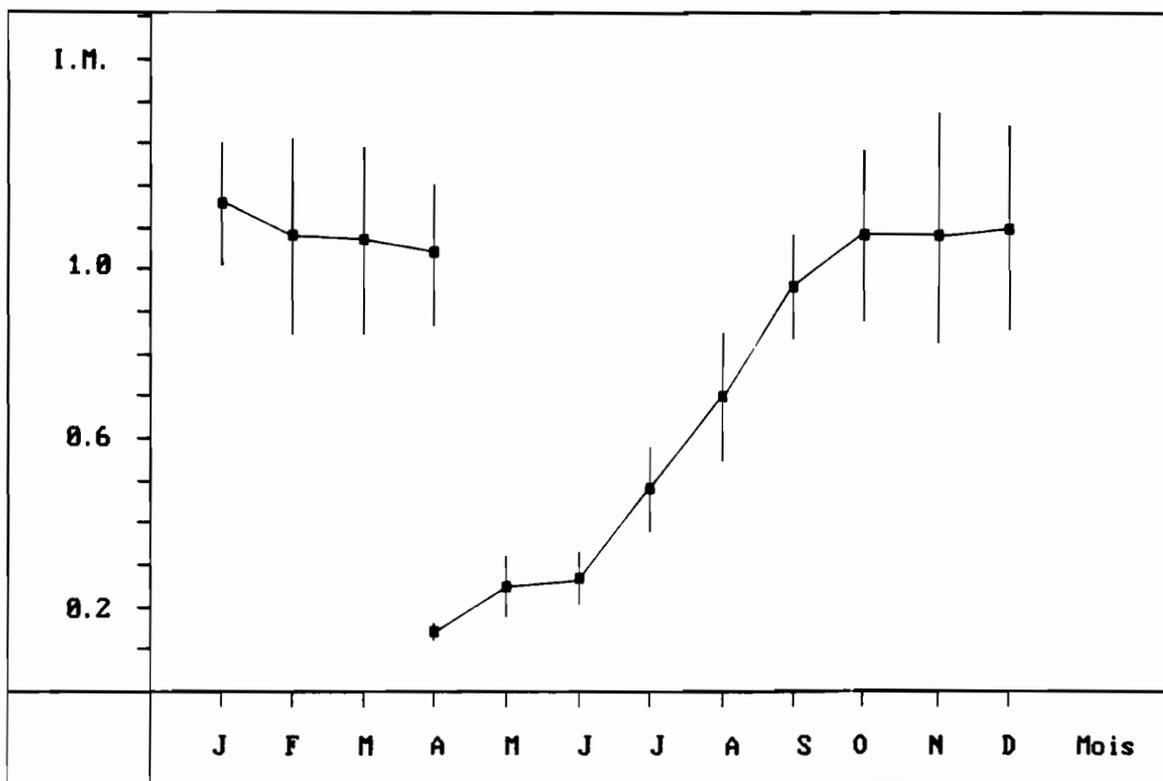
L'incrément marginal (IM) peut se définir ainsi :

$$IM = [ R_t - R_n ] / [ R_n - R_{(n-1)} ]$$

$R_t$  : longueur totale de la structure mesurée  
avec  $R_n$  : longueur jusqu'à la n-ième marque  
 $R_{(n-1)}$  : longueur jusqu'à la (n - 1) -ième  
marque.

Pour l'Eperlan de Loire,  $R_t$  a été choisie comme étant la longueur de l'écaille, mesurée sur son axe antéro-postérieur, depuis le nucleus jusqu'au bord postérieur externe.  $R_n$  et  $R_{(n-1)}$  sont respectivement les longueurs (mesurées sur le même axe que  $R_t$ ) depuis le nucleus jusqu'aux marques d'ordre n et (n - 1) (fig. 61). Ces mesures ont été effectuées à l'aide d'un retro-projecteur, les écailles, disposées entre deux lames de verre étant alors grossies 48 fois.

Les résultats des calculs d'incrément marginaux sont exposés dans la figure 62 qui ne concerne que les poissons au cours de leur deuxième année de croissance. Pour les autres groupes d'âge, les données coïncident, dans leur allure, à celles observées pour l'âge 2 mais sont parfois trop fragmentaires pour être considérées comme significatives à



**Figure 62** : Calcul des incréments marginaux pour le groupe d'âge 2 (de 1+ à 2 ans) pour l'Eperlan de Loire. (incrément moyen + intervalle de confiance à 95%)

certaines dates. Quoiqu'il en soit, les tendances restent les mêmes. Le calcul d'incréments marginaux montre donc une rupture nette en mars - avril : certains poissons commencent à reprendre leur croissance alors que d'autres possèdent toujours des écailles où l'on ne distingue pas de reprise de croissance au delà de la marque d'arrêt (critère de McKENZIE). A partir d'avril et jusqu'en octobre, l'écaille est en phase active de croissance. D'octobre à mars, on ne constate pas de différences entre les incréments marginaux. Cette figure montre que le critère de McKENZIE qui a été choisi comme marque d'arrêt de croissance ne se forme qu'une seule fois par an, durant la période hivernale, d'octobre à mars. Ce critère est donc une bonne méthode de détermination de l'âge annuel pour l'Eperlan de Loire.

2ème vérification : concordance de deux méthodes indépendantes.

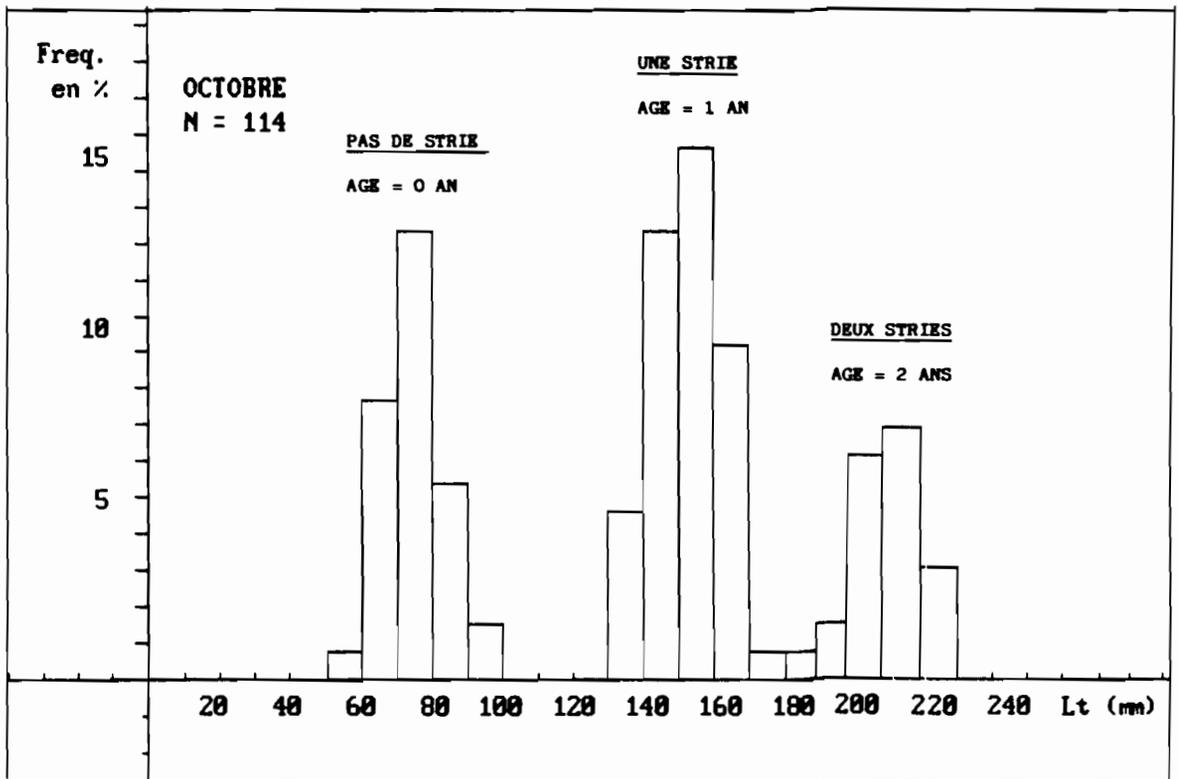
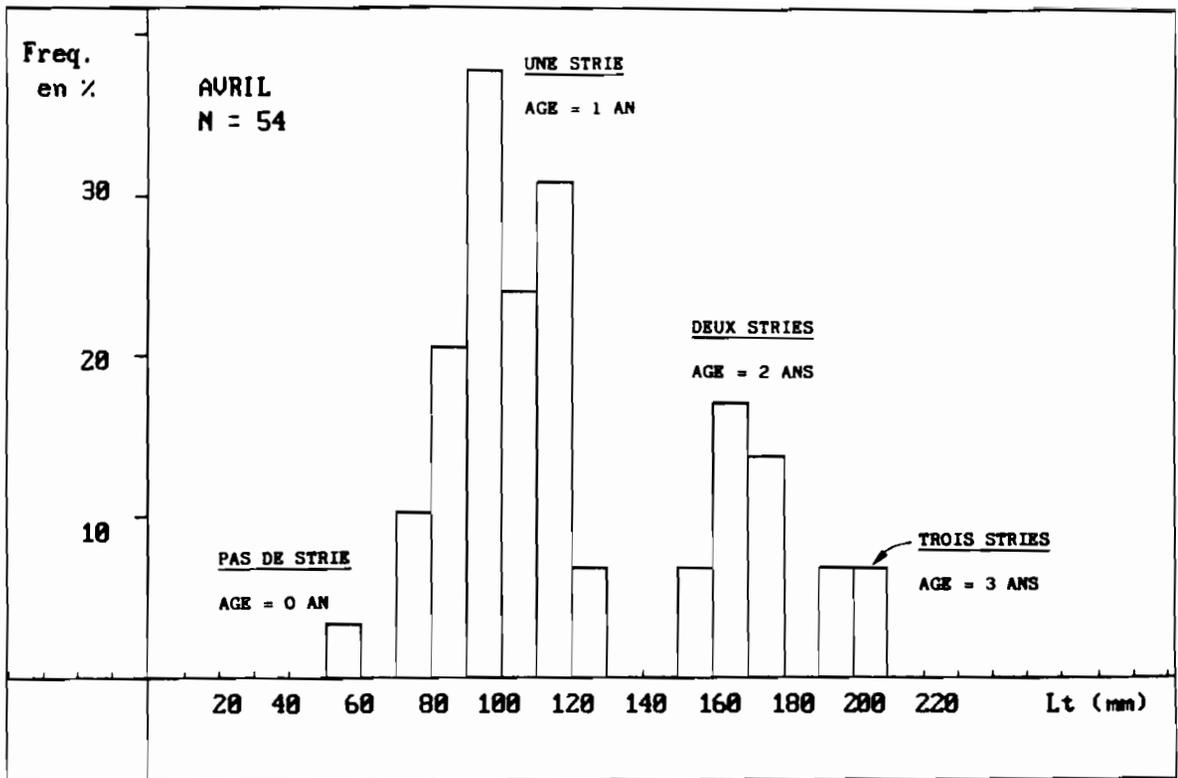
La détermination de l'âge des poissons par le critère de McKENZIE a été confrontée à la détermination statistique de l'âge. On a considéré deux distributions des longueurs : celle observée au mois d'avril et celle du mois d'octobre. Dans chaque mode de chaque distribution on a prélevé au hasard des poissons dont on a examiné les écailles et on a mis en concordance les modes et le nombre d'annuli observés. Les résultats sont consignés dans la figure 63. On constate en avril comme en octobre (donc en deux périodes totalement différentes), une très bonne concordance entre les âges déterminés par lecture des écailles et les modes observés sur les histogrammes de longueurs. On peut donc affirmer que le critère de McKENZIE est d'une très bonne efficacité pour la datation des Eperlans de Loire.

d - Formation des circuli au cours de la croissance

Le nombre moyen de circuli déposés par année de croissance varie d'une population d'Eperlan à l'autre et pour une même population, d'une année à l'autre. Le tableau 17 indique les résultats trouvés pour l'Eperlan de Loire, comparés à ceux d'autres populations.

On constate que chez les populations à longévité plus faible (environ 3 ans), le nombre moyen de circuli déposé est, pour chaque âge, comparable. Ceci est surtout vrai pour les deux populations d'eperlanus. Globalement, le maximum de circuli est déposé la deuxième année qui correspond chez les populations à court cycle de vie, à celle de plus forte croissance.

Pour l'Eperlan de Loire, la première année est aussi une période de croissance active (15 circuli déposés en moyenne). La seconde année, le nombre de circuli passe à 19 (période de croissance la plus marquée). La troisième année (qui est souvent aussi la dernière), le nombre de circuli déposés chute à 9 : la croissance du poisson est en effet plus faible qu'au cours des années précédentes. Il existerait donc une certaine corrélation entre les taux de croissance des poissons et le



**Figure 63 :** Concordance entre la détermination de l'âge par examen des écailles et l'observation des modes des fréquences de longueur.

ESPECE	LOCALITE	A G E					AUTEURS
		1	2	3	4	5	
<i>O. eperlanus</i>	Angleterre (est)	14	18	9-10			MASTERMAN (1913)
	Loire (France) (min.-max.)	15 (0-20)	19 (12-23)	9 (4-13)			Données originales
<i>O. mordax</i>	Miramichi (U.S.A.) (min.-max.)	10 (0-19)	15 (10-20)	7-8 (4-12)			McKENZIE (1958)
	Mer Blanche (min.-max.)	2-3 (0-6)	9 (7-12)	9 (8-13)	5 (4-7)	4-5	BELYANINA (1969)

**Tableau 17 : Formation des circoli au cours de la croissance pour diverses populations d'Eperlans.**

nombre de circoli déposés sur les écailles.

### 23.2 Estimation de la croissance par rétro-calcul des longueurs

L'estimation de la croissance par rétro-calcul des longueurs des poissons est une technique qui a été développée au début de ce siècle. Les premières publications d'importance sur ce sujet sont dues à DAHL (1909), LEA (1910), LEE (1912) et MONASTYRSKY (1930) qui ont énoncé les principes de base du rétro-calcul. Des synthèses bibliographiques sur la méthode peuvent être consultées chez LEE (1920), GRAHAM (1929), LAGLER (1956), HILE (1970), WEATHERLEY (1972) et BAGENAL et TECH (1978).

L'intérêt de la méthode de calcul réside :

- d'une part, en ce qu'elle fournit pour un même poisson plusieurs longueurs à des âges donnés, ce qui permet de calculer une courbe de croissance même lorsqu'on ne dispose pas d'un échantillon numériquement très élevé ou lorsque les groupes d'âge les plus jeunes ne sont pas représentés dans l'échantillon ;
- et d'autre part, en ce qu'elle permet l'estimation des taux de croissance réels, c'est-à-dire des taux de croissance individuels de chaque poisson étudié. La méthode est donc un bon palliatif aux expériences de type "capture et recapture" et aux expérimentations en milieu clos (où l'on introduit des poissons d'âge et de taille connus pour suivre l'évolution de leur croissance) qui sont les seules autres méthodes capables de fournir les données pour le calcul des taux de croissance réels.

Les concepts de base du rétro-calcul sont restés inchangés depuis les formulations de DAHL et LEA et la procédure d'analyse comporte globalement trois phases :

- 1- On choisit une structure indicatrice (indicateur) de croissance (écaille, otolithe, vertèbres, etc...) dont on a prouvé la validité des marques de croissance (l'incrément annuel donne une bonne représentation de la croissance de "l'indicateur" donc, par inférence de celle du poisson).
- 2- Les données sont recueillies sur un échantillon de poissons dont on mesure la longueur ainsi que la taille de l'indicateur (par exemple la taille de l'écaille) au moment de la capture.

- 3- On calcule alors la relation existant entre la taille du poisson et la taille de l'indicateur. Cette relation peut être directement proportionnelle (Méthode de DAHL - LEA), linéaire (Méthode de FRASER (1916) et LEE (1920)), courbe (Méthode de MONASTYRSKY (1930) et FRY (1943)), sigmoïde quadratique (Méthode de SHERRIFF (1922)), cubique (Méthode de CARLANDER (1945)) ou plus complexe (WOOLAND et JONES (1975)).

Le rétro-calcul de la longueur des poissons à chaque âge peut alors se faire aisément en utilisant la relation ainsi établie. Une fois l'indicateur de croissance déterminé, deux points importants apparaissent dans le déroulement de la méthode de rétro-calcul :

- 1- Comment mesurer l'indicateur de croissance.
- 2- Comment déterminer la meilleure relation liant la taille du poisson à la taille de l'indicateur.

Premier point : si on considère le cas des écailles, on mesure généralement sa longueur le long d'un axe particulier et les différentes longueurs aux annuli le long de ce même axe. Il est bien sûr important de conserver ce même axe sur l'ensemble des écailles étudiées. Généralement, le point de départ est le centre du nucleus et l'écaille est mesurée vers la partie postérieure le long d'un axe médian. C'est ce qui a été fait pour les Eperlans de Loire. BAILEY (1964), MURAWSKI et COLE (1978) ont adopté cette procédure pour l'Eperlan américain O. mordax, HUTCHINSON (1983) pour O. eperlanus de la rivière Cree (Écosse). Ceci n'est cependant pas la règle générale et pour d'autres espèces, il peut être plus judicieux de choisir d'autres axes et d'autres repères. Certains auteurs font aussi des essais préalables afin de déterminer les procédures optimales de mesure (HOFSTEDE, 1974 b ; STEINMETZ, 1974).

Deuxième point : Le choix d'une formule optimale décrivant la relation entre la longueur de l'écaille (par exemple) et celle du poisson est important car une procédure incorrecte de rétro-calcul peut entraîner un phénomène de LEE. Généralement, la détermination de cette formule se fait à l'aide de modèles linéaires de régression. Cependant, l'emploi de régression linéaire peut s'avérer inadéquat et fournir des résultats erronés, ceci pour deux raisons : la première est que l'on essaie de déterminer l'équation d'une droite décrivant les données sans se soucier de la forme réelle de cette relation et la seconde est qu'elle ne permet pas la comparaison objective entre deux régressions possibles calculées sur des données transformées.

Comme le note CARLANDER (1981), un échantillon de poisson capturés au même moment, contient plusieurs classes d'âge et on peut craindre des écarts à une droite ou une courbe dans la relation [longueur du poisson - taille de l'écaille], à moins que des régressions ne soient calculées sur chaque groupe d'âge.

Bien qu'une régression linéaire puisse montrer une bonne adéquation entre la taille de l'écaïlle et celle du poisson, il se peut qu'une transformation des données soit nécessaire afin d'améliorer la relation (qui peut, par exemple, être légèrement courbe ou varier de façon non constante, ou les deux). Une régression sur les données transformées pourra être significative et une Analyse de Variance pourra indiquer un niveau de signification plus élevé. Cependant, on ne pourra pas choisir entre les deux types de régression, la plus significative. On ne pourra donc pas savoir quelle relation donne les résultats de rétro-calcul les plus réalistes.

Dans de telles situations, l'Analyse de Covariance peut permettre d'orienter son choix vers la "meilleure" relation possible.

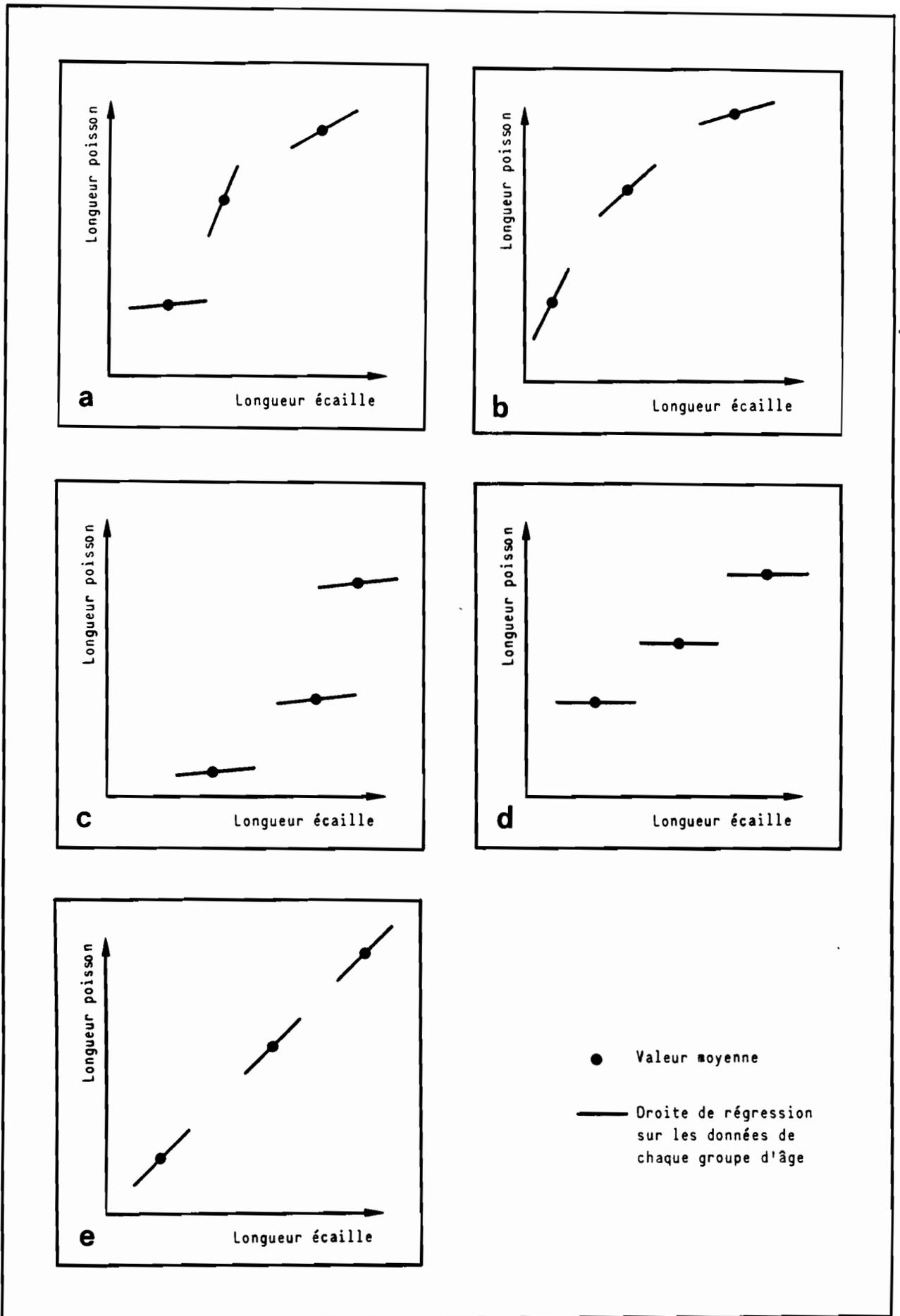
#### a - Utilisation de l'Analyse de Covariance dans le rétro-calcul

L'Analyse de Covariance permet un "contrôle statistique" (que l'on oppose au "contrôle expérimental") de la variabilité due aux erreurs expérimentales. Cette méthode combine les avantages de la régression avec ceux de l'Analyse de Variance. On trouvera chez KIRK (1968) par exemple, une description de cette technique.

En ce qui concerne le rétro-calcul, BARTLETT et al. (1984) ont exposé l'utilisation de l'Analyse de Covariance dans ce cas précis. On reprend d'ailleurs, pour l'Eperlan de Loire, leur façon de procéder.

Les étapes de calcul sont les suivantes : les relations existant entre la taille de l'écaïlle et celle du poisson sont étudiées de trois manières différentes : on calcule d'abord la régression linéaire sur l'ensemble des données (écaïlle - longueur) puis, sur des groupes de données regroupés selon une troisième variable (covariable), qui est ici le groupe d'âge du poisson au moment de sa capture, et enfin sur les valeurs moyennes [écaïlle - longueur de chaque groupe d'âge]. L'Analyse de Covariance permet alors de distinguer quatre modèles selon les diverses sources de variations significatives (test F). Ces modèles sont schématisés à la figure 64 et peuvent être exposés ainsi :

- 1- Les pentes des droites ajustées aux différents sous-groupes de données diffèrent significativement les uns des autres (fig. 64 a). Une droite de régression ne peut pas être calculée sur les données brutes. De même, le rétro-calcul des longueurs est impossible. Elle est cependant possible moyennant des transformations adéquates des données (par exemple, une double transformation logarithmique, dans le cas où les données révèlent une tendance à la courbure, fig. 64 b).



**Figure 64 :** Divers modèles de relations entre la longueur de l'écaïlle et la longueur du poisson que peut distinguer l'Analyse de Covariance.

2- Les pentes des droites de chaque groupe d'âge ne sont pas significativement différentes mais les valeurs moyennes de chaque groupe s'éloignent d'une tendance linéaire (ce qui n'était pas le cas précédemment) (fig. 64 c). Le rétro-calcul des longueurs est alors impossible sur les données brutes. Le test F correspondant est donc un test de linéarité de la droite de régression (voir aussi HELLER, 1974, p. 260).

3- Lorsqu'aucune source de variation dans l'Analyse de Covariance n'est significative, la pente de la droite ajustée sur les valeurs moyennes peut, par contre, être significativement différente de celles, parallèles, ajustées à l'intérieur de chaque groupe (fig. 64 d). Un tel résultat suggère un étalement des données, qui n'est pas pris en compte si l'on utilise une formule de rétro-calcul basée sur les paramètres de la droite de régression moyenne ajustée sur l'ensemble des points. Ce cas de figure peut survenir, par exemple, lorsqu'un même poisson suit tout au long de sa vie une loi [taille de l'écaïlle - longueur], qui diffère par une constante de la loi "moyenne". Si chaque poisson suit ainsi sa propre loi [taille de l'écaïlle - longueur], il s'ensuit un étalement des données dans chaque groupe d'âge. Pour mener à bien le rétro-calcul, il faut faire l'hypothèse que tous les poissons ont le même coefficient A (ordonnée à l'origine) si l'on considère les droites individuelles [taille de l'écaïlle - taille du poisson] (FRASER, 1916). HILE (1941) a proposé de corriger les valeurs calculées par une constante, ce qui, en un sens recoupe les hypothèses précédentes. Si chaque poisson est supposé donner le même coefficient A (ordonnée à l'origine), l'équation de rétro-calcul à utiliser est celle de LEE (1920) :

$$L_n = ([ S_n / S ] \cdot [ L - A_m ]) + A_m$$

où

- .  $L_n$  : longueur du poisson à la formation du n-ième annulus
- .  $L$  : longueur du poisson au moment de la capture
- .  $S_n$  : longueur de l'écaïlle au n-ième annulus
- .  $S$  : longueur de l'écaïlle au moment de la capture
- .  $A_m$  : constante de la droite de régression passant par les points moyens (longueur du poisson = Y ; longueur de l'écaïlle = X)

Source de variation	Degrés de liberté	Somme des carrés	Test F	Modèle approprié (fig. )
Totale	$N - 1$	SCT	$SCT.(N - 2K) / (N - 1).SCr$	
Régression totale (Bt)	1	SCrt	$SCrt.(N - 2K) / 1.SCr$	d
Différence entre Ba et Bm	1	SCd	$SCd.(N - 2K) / 1.SCr$	c
Déviations des points moyens d'une droite (Bm)	$K - 2$	SCm	$SCm.(N - 2K) / (K - 2).SCr$	b
Entre les droites des sous groupes (Bi)	$K - 1$	SCi	$SCi.(N - 2K) / (K - 1).SCr$	a
Résiduelle	$N - 2K$	Scr		

Tableau 18 : Tableau général d'Analyse de la Covariance dans le cas du retro-calcul des longueurs par mesure des écailles.

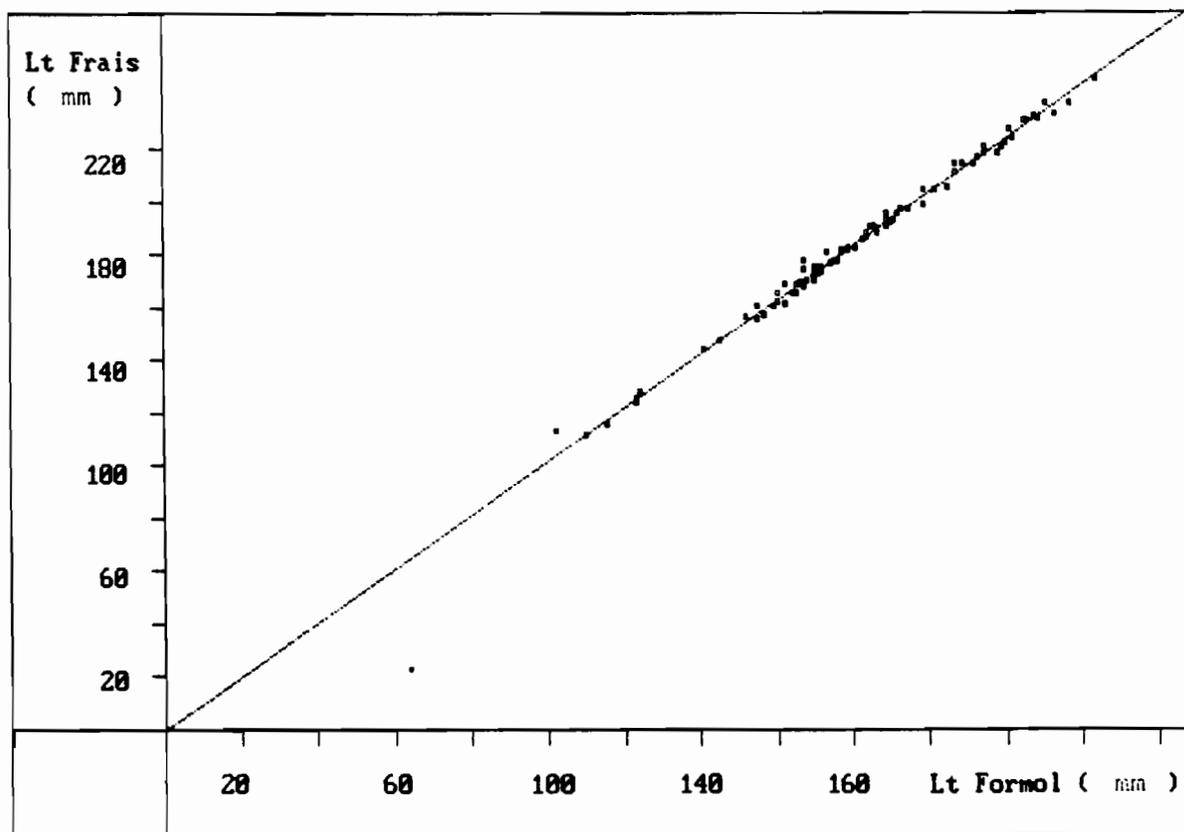


Figure 65 : Relation entre la longueur (en mm) des Eperlans mesurés à l'état frais et après un séjour dans du formol à 5 %.

- 4- La pente de la droite "moyenne" est la même que celles calculées sur l'ensemble des sous-groupes (groupes d'âge) (fig. 64 e).  
 Dans ce cas, l'équation de rétro-calcul est celle de FRASER (1916) :

$$Ln = At + Bt . Sn$$

où

- . At : constante de la droite de régression calculée sur l'ensemble des données
- . Bt : pente de cette droite de régression

Le tableau d'Analyse de Covariance qui résume ces diverses possibilités est donné au tableau 18.

Dans ce tableau :

- N : nombre total de couples (longueur - écaille)
- K : nombre de sous-groupes (groupes d'âge)
- Bi : pente de la droite de régression du sous-groupe i
- Ba : pente commune aux sous-groupes
- Bm : pente de la droite de régression passant par les points moyens
- Bt : pente de la droite de régression totale (sur les N points).

Les modèles sont testés dans l'ordre a, b, c, d avec le test F correspondant. Pour les calculs des sommes des carrés, on pourra se référer aux formules données par BARTLETT et al. (1984) ou KIRK (1968).

b - Application de l'Analyse de Covariance dans le rétro-calcul des longueurs de l'Eperlan de Loire

On a tout d'abord procédé à un ajustement des longueurs des poissons dont la taille réelle est sous estimée lors de la mesure, en raison du mode de conservation choisi (formol 5 %), qui a tendance à contracter (donc à rétrécir) le matériel vivant. LILLELUND (1961) et MURAWSKI et COLE (1978) ont déjà mis en évidence ce phénomène chez O. eperlanus et O. mordax, conservés dans du formol à 5 %. LILLELUND apporte une correction empirique pour eperlanus alors que MURAWSKI et COLE donnent, pour mordax, l'équation :

$$LF = 0.904 + 1.036 . LC$$

avec

- . LF : longueur totale du poisson frais (mm)
- . LC : longueur totale du poisson conservé (mm)
- . et un coefficient de corrélation R = 0.997

On a calculé une droite de régression entre les données de longueur à l'état frais et formolé pour l'Eperlan de Loire (fig. 65 ). La méthode choisie est celle préconisée par RICKER (1973) : la droite de régression fonctionnelle ou droite de Tessier (car les deux variables mesurées sont sujettes à

variations). L'équation est la suivante (pour 98 couples de mesure) :

$$LF = 3.279 + 0.97 \cdot LC$$

$$R = 0.996$$

(Mêmes notations et unités que précédemment).

Les données de longueur totale ont donc été corrigées à l'aide de cette équation avant de débiter l'analyse du rétro-calcul.

Une droite de régression a été calculée sur les données [longueur totale (Y) - taille de l'écaïlle (X)]. La taille de l'écaïlle est mesurée en mm sur un projecteur de micro-fiches dont le grossissement est 48. Les calculs ont fourni les résultats suivants :

$$Y = -13.936 + 2.126 X$$

L'analyse de variance de la régression donne un F de 724.25 ( $P \approx 0$ ), indiquant que le modèle linéaire s'adapte bien aux données (pour la description des calculs de ce test de linéarité, on pourra consulter HELLER (1974, p. 260) ou SCHWARTZ (1963, p. 228).

L'analyse de covariance des données a donc été effectuée en utilisant la relation de LEE, en supposant que chaque poisson suive sa propre loi [taille de l'écaïlle - longueur totale]. Les résultats des calculs sont donnés dans le tableau suivant :

Source de variation	d.d.l.	Somme des carrés	Test F	Signification (à 5 %)
. Totale	43	94621	33.10	
. Régression totale (Bt)	1	89216.66	1342.18	S
. Différence (Ba, Bm)	1	2586.91	38.92	S
. Déviation / points moyens (Bm)	1	7.19	1.01	N.S
. Entre les pentes (Bi)	2	112.16	1.69	
. Résiduelle	38	2525.91		

L'analyse ne montre pas de différence significative (à 5 %) entre les pentes (Bi). Les points moyens ne s'éloignent pas non plus d'une ligne droite. Cependant, on remarque une différence significative entre la pente de la régression passant par les points moyens et les pentes calculées pour chaque groupe d'âge. L'équation de rétro-calcul utilisée sera donc celle de LEE, dans laquelle le coefficient A sera Am, ordonnée à l'origine de la droite passant par les points moyens. Am vaut, dans le cas présent : 60.5

L'équation est donc :

$$L_n = ([S_n/S] \cdot [L - 60.5]) + 60.5$$

L'utilisation de cette formule pour les mâles et les femelles a donné les résultats de rétro-calcul suivant :

Sexe	Cohorte	Nombre	Longueur en mm (écart-type)	
			Age 1	Age 2
Femelles	1981	53	114.73 (14.53)	
	1982	16	125.57 (14.36)	191.47 (17.37)
	Total	69	117.24 (15.11)	191.47 (17.37)
	Incrément entre 2 ages		117.24	74.23
Mâles	1981	36	105.95 (14.55)	
	1982	12	122.10 (11.45)	178.07 (13.01)
	Total	48	109.99 (13.87)	178.07 (13.01)
	Incrément entre 2 ages		109.99	68.08

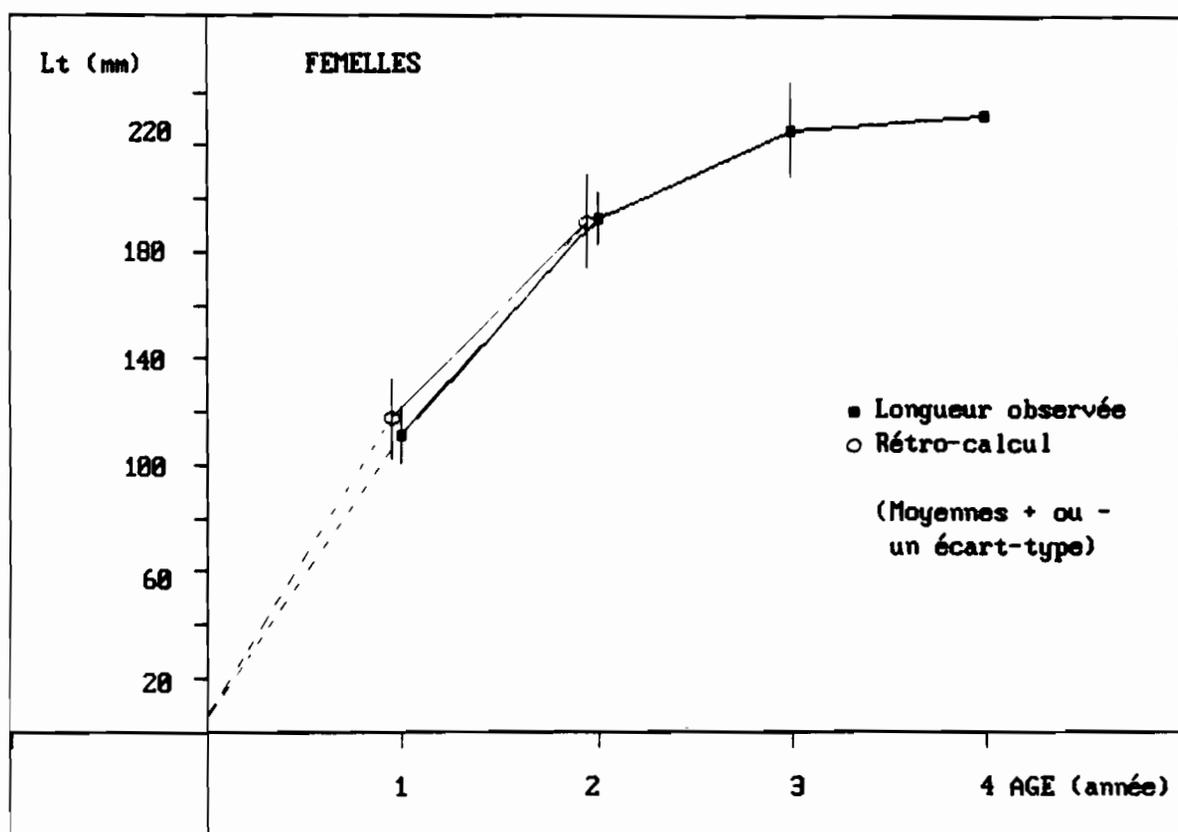
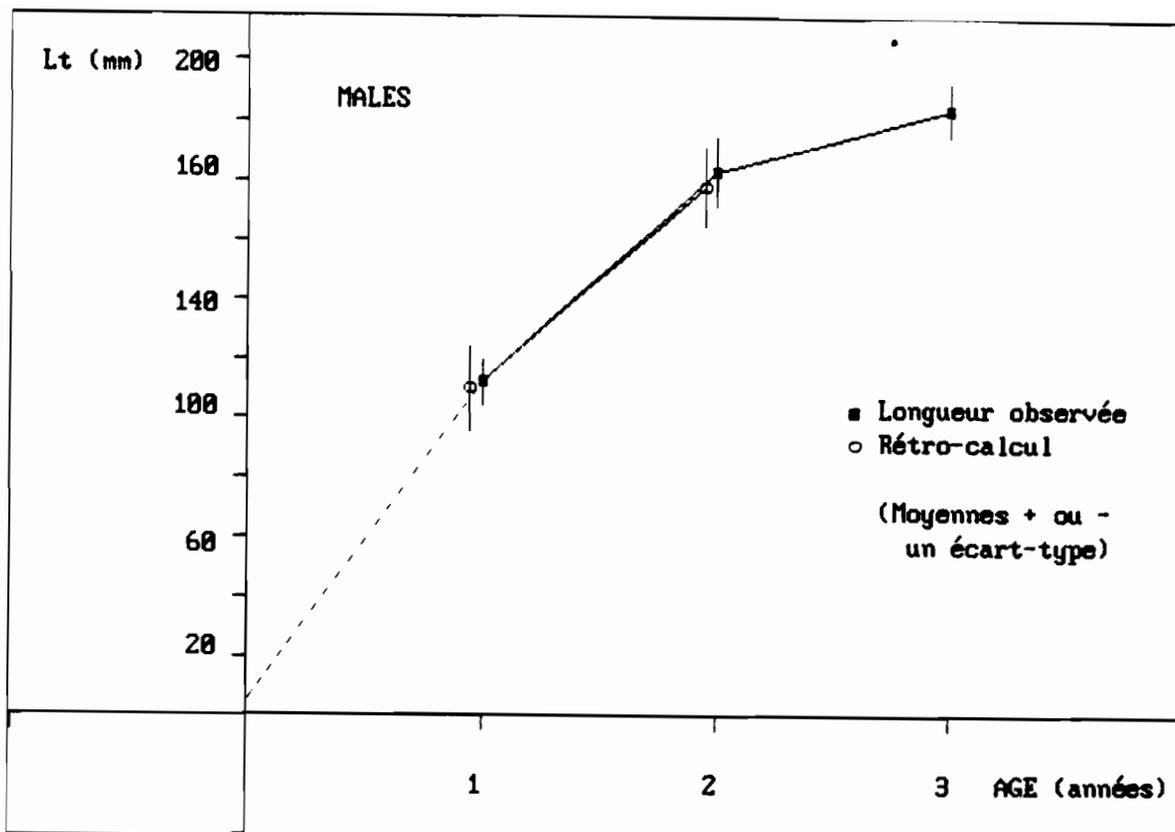
Sur le même jeu de données, les valeurs observées à chaque âge sont :

Sexe	Age	Nombre	Longueur	Ecart-type
Femelles	1	19	111.10	10.60
	2	37	192.89	9.49
	3	13	226.23	17.27
	4*	2	232	-
Mâles	1	23	112.34	7.55
	2	15	183	11.72
	3	10	203.6	8.75

\* seulement deux femelles de quatre ans dans cet échantillon ; il n'a donc pas été fait de rétro-calcul sur ces poissons.

Les résultats de croissance pour les mâles et les femelles sont illustrés à la figure 66.

On peut faire trois constatations :



**Figure 66** : Estimation par retro-calcul de la croissance des mâles (a) et des femelles (b), comparée à la croissance réellement observée.

1- Le rétro-calcul des longueurs ne fait pas apparaître de différence entre les moyennes des âges 1 des cohortes 1981 et 1982 pour les femelles (test  $t = 2.63 < t.$  tabulé (0.01) pour 25 ddl). Les âges 1 des cohortes 81 et 82 des mâles sont cependant différents (test  $t = 3.93 > t.$  tabulé (0.05) pour 23 ddl)

2- Les résultats trouvés par rétro-calcul sont en accord avec les valeurs réellement observées pour les longueurs à chaque âge, et dans les deux sexes. D'ailleurs, les tests de comparaison des moyennes (au seuil 5%) pour chaque âge entre Longueur observée et Longueur rétro-calculée confirment ce fait (voir tableau ci-dessous donnant les longueurs moyennes  $\bar{X}$ , l'écart type associé  $s$  et le nombre d'individus étudiés  $n$ ).

Sexe	Age	Lt observée ( $\bar{X}$ , $s$ , $n$ )	Lt calculée ( $\bar{X}$ , $s$ , $n$ )	Test t (ddl)
Femelles	1	111.10 (10.60) (19)	117.24 (15.11) (69)	$t = 1.03$ (86) égalité des moyennes
	2	192.89 (9.49) (16)	191.47 (17.37) (16)	$t = 0.31$ (69) égalité des moyennes
Mâles	1	112.35 (7.56) (23)	109.99 (13.87) (48)	$t = 0.407$ (69) égalité des moyennes
	2	183 (11.72) (15)	178.07 (13.01) (12)	$t = 1.02$ (22) égalité des moyennes

3- On peut déjà constater que les longueurs moyennes observées à chaque âge sont différentes entre mâles et femelles à partir de la deuxième année de croissance. Le tableau ci-dessous met en évidence ce phénomène :

Age	Mâles ( $\bar{X}$ , s, n)	Femelles ( $\bar{X}$ , s, n)	Test t (ddl)	Résultat (au seuil 5%)
1	112.34 (7.55) (23)	111.10 (10.60) (19)	0.43 (31) 2.04	égalité des longueurs moyennes
2	183 (11.72) (15)	192.89 (9.49) (37)	2.90 (21) 2.08	différence entre mâles et femelles
3	203.6 (8.75) (10)	226.33 (17.27) (13)	3.06 (21) 2.08	différence entre mâles et femelles

Ainsi, à partir de l'âge 2, les femelles ont une longueur moyenne statistiquement différente de celle des mâles. Les femelles grandissent en fait plus que les mâles. De plus, leur longévité est plus élevée puisqu'on observe quelques (rares) femelles de 4 ans alors qu'aucun mâle de plus de 3 ans n'a été pêché en Loire. En ce qui concerne la croissance des mâles et femelles, on verra (dans un paragraphe ultérieur) que leurs modalités de croissance sont différentes, ce qui en fait explique la différence constatée sur les longueurs moyennes.

Le retro-calcul des longueurs permet le calcul des taux réels de croissance puisqu'on observe, pour chaque individu, l'évolution de sa croissance entre deux âges successifs. RICKER (1975) donne la méthode de calcul des taux réels de croissance en poids (il suffit de multiplier les différences des logarithmes des longueurs moyennes par l'exposant de la relation taille-poids). En ce qui concerne les longueurs, le calcul de l'incrément entre deux âges tel qu'il a été présenté précédemment, donne le taux réel moyen de croissance de la population des mâles et des femelles : Mâles - age 1, incrément = 109 mm ; age 2, incrément = 68 mm ; femelles - age 1, incrément = 117 mm ; age 2, incrément = 74 mm.

### 23.3 Relations entre la longueur totale des poissons et la reprise de la croissance

Les relations entre la longueur totale des poissons et la date de reprise de la croissance ont été définies à l'aide des individus échantillonnés durant la période de formation de l'annulus. Les poissons ont été séparés par groupe d'âge et on n'a retenu que les groupes présentant dans chaque cas (c'est-à-dire avec et sans formation du nouvel annulus), au moins cinq spécimens. Pour chaque catégorie ainsi définie, on a calculé à chaque date la longueur moyenne des poissons avant la reprise de croissance et la longueur moyenne au moment de la capture. (Pour les poissons ne possédant pas encore l'annulus, la longueur avant la reprise de croissance est la même que la longueur au moment de la capture. Pour les poissons possédant un annulus complètement formé, la longueur au moment de la formation de l'annulus a été estimée par retro-calcul). On a ainsi une idée de la différence des longueurs moyennes entre

chacune des deux catégories (avec ou sans reprise de croissance) ainsi que la valeur de l'incrément en longueur pour chacune d'elles. Les résultats sont consignés dans le tableau 19. On constate que dans un groupe d'âge donné, les poissons les plus petits reprennent leur croissance plus rapidement que les poissons les plus grands. Parfois, l'incrément saisonnier de longueur compense largement (et dépasse même) la différence originelle des longueurs moyennes observées entre les individus les plus petits et les plus grands.

De même, les Eperlans les plus jeunes forment un annulus plus tôt que les autres poissons. Le pourcentage d'Eperlans possédant un nouvel annulus à un moment donné décroît lorsque la classe d'âge augmente (tableau 20).

Ces deux phénomènes, souvent observés par d'autres auteurs sur de nombreuses espèces, est caractéristique de la notion de croissance compensatoire que l'on a déjà évoqué. En ce qui concerne l'Eperlan, BAILEY (1964) l'avait déjà noté pour l'espèce O. mordax du lac Supérieur (U.S.A.).

#### 23.4 Quelques commentaires sur les microstructures scalaires

Dans un but essentiellement descriptif, des observations ont été effectuées sur des écailles d'Eperlan à l'aide d'un microscope électronique à balayage JEOL (JSM - 35) sous 15 k.V. L'attention a porté sur :

- l'examen des circuli (et zones d'arrêt de croissance)
- le nucleus
- des coupes transversales d'écailles.

Les résultats sont exposés sur les planches photographiques 2, 3, 4 et 5.

##### a - Examen des circuli et des zones d'arrêt de croissance

Les circuli n'apparaissent que sur la face externe de l'écaille. La face interne n'a révélé qu'une surface lisse, libre de toute aspérité ou strie de croissance.

Planche 2 - figure 1 : vue partielle d'une écaille grossie 78 fois. On distingue deux zones d'arrêt de croissance caractérisées par un développement incomplet des derniers circuli de l'année. Entre ces circuli et le premier circulus de reprise de croissance, on remarque une zone lisse, relativement large, qui correspond à la cicatrice d'arrêt de croissance ("shiny line", critère de McKENZIE).

Planche 2 - figure 2 : agrandissement de la zone de l'écaille précédente, mettant en évidence l'arrêt de croissance et la cicatrice associée. On remarque les circuli incomplets indiquant la présence d'un annulus et le circulus de reprise de croissance.

Groupe d'age	1		2		3	
	% avec annulus	Nombre de poissons	% avec annulus	Nombre de poissons	% avec annulus	Nombre de poissons
Janvier	0	40	0	30	0	20
Fin février	95.1	62	53.6	28	0	15
Fin mars	100	53	88.8	27	60	5
Avril	100	46	100	25	100	5

**Tableau 19** : Relation entre la longueur totale de l'Eperlan et la reprise de croissance.

Groupe d'âge Date et état de croissance	Nombre de poissons	Longueur (mm) avant la reprise de croissance	Longueur à la capture	Incrément (mm)
Groupe 1 Mars	35			
Arrêt	20	110	110	0
Croissance	15	97	104	7
Différence		13	6	
Groupe 2 Mars	38			
Arrêt	32	191	191	0
Croissance	6	179	192	13
Différence		12	-1	
Groupe 1 Mai	58			
Arrêt	5	109	109	0
Croissance	53	96	112	16
Différence		13	-3	
Groupe 2 Mai	32			
Arrêt	7	190	190	0
Croissance	25	183	193	10
Différence		7	-3	

**Tableau 20** : Pourcentage d'Eperlans, par groupe d'age, ayant repris la croissance à différentes dates.

Planche 3 - figure 1 : vue au microscope électronique à balayage des circuli et de deux zones d'arrêt de croissance. On remarque les circuli incomplets mais il est plus difficile de distinguer une structure correspondant au critère de MCKENZIE, si ce n'est une zone lisse entre les derniers circuli incomplets et le premier circulus complet de la reprise de croissance.

Planche 3 - figures 2 - 3 et 4 : représentent des vues rapprochées de circuli.

On constate que les circuli sont disposés en forme de vagues successives, dont le creux est orienté vers le nucleus de l'écaille. D'autre part, le sommet des circuli est constitué d'une crête formée de petites excroissances en forme de dents et disposées en une rangée serrée. On ne connaît pas le mode de formation de telles aspérités dont le diamètre est compris entre 0.2 et 0.5 micron.

La figure 4 (Pl. 3) montre de plus une perforation de la couche supérieure de l'écaille. De telles perforations sont disposées en nombre limité sur toute la surface externe.

Planche 4 - figures 1 et 2 : vues rapprochées de circuli incomplets, au niveau d'une zone d'arrêt de croissance.

Aucune marque visible n'apparaît en fin de croissance des circuli. On ne peut pas non plus distinguer de différences entre la structure d'un circulus incomplet et celle du circulus adjacent qui indique la reprise de croissance de l'écaille.

#### b - Examen du nucleus de l'écaille

Planche 4 - figure 3 : vue d'un nucleus d'écaille. On distingue la zone initiale de croissance d'où partent des ondulations concentriques. Le premier circulus n'apparaît que beaucoup plus à l'extérieur, avec sa forme de vague dont la crête est tournée vers l'intérieur du cercle. La forme concentrique des circuli ne semble d'ailleurs pas coïncider avec les ondulations circulaires qui forment la trame de fond de l'écaille.

#### c - Coupes transversales d'écailles

Planche 4 - figure 4 et planche 5 - figures 1 et 2 : représentent des coupes transversales d'écaille.

Il apparaît nettement la structure lamellaire de celles-ci. On constate que la couche superficielle qui forme les circuli est continue. Le nombre exact de couches est difficile à observer. Il reste cependant assez faible : 6 environ.

#### d - Composition chimique : Micro-analyse

Un essai de microanalyse a été effectué sur une écaille. Les résultats sont exposés dans la figure 67. On constate, à l'examen des pics de diffraction, que l'écaille est chimiquement constituée de carbone (C), oxygène (O), calcium (Ca) et phosphore (P). La présence d'or (Au) provient du mode

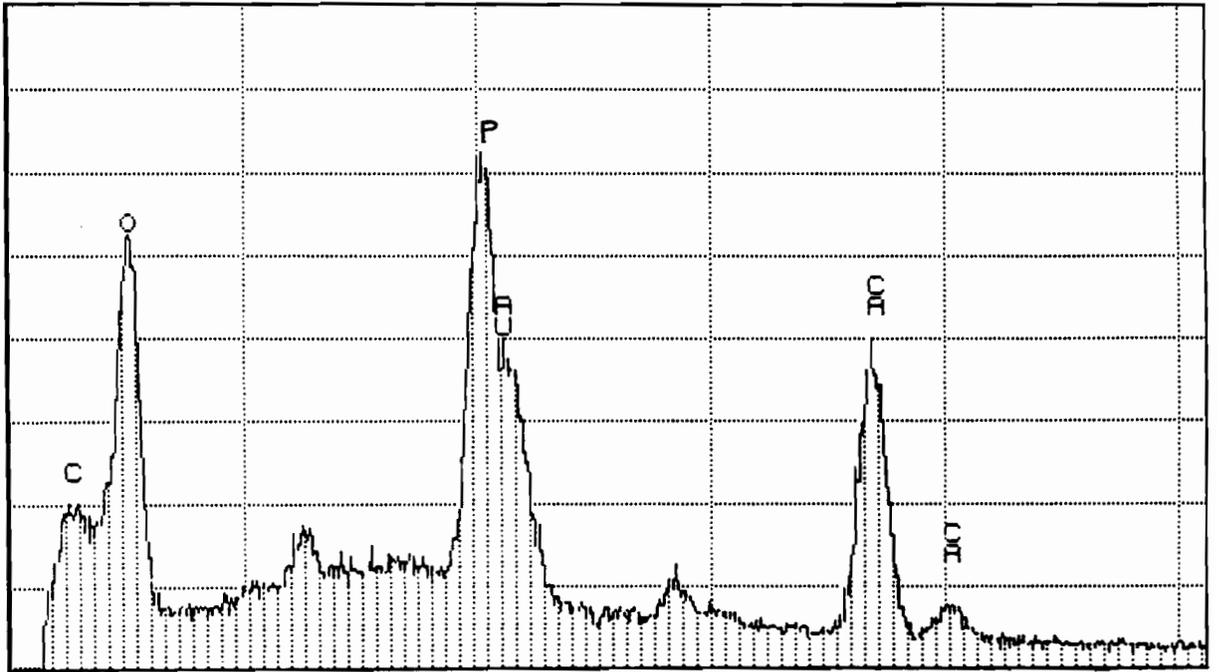


Figure 67 : Micro-analyse au microscope électronique à balayage d'une écaille d'Eperlan.

de préparation des échantillons ayant leur observation au microscope électronique (les objets à analyser sont recouverts d'une fine pellicule d'or).

### 23.5 - Examen des otolithes

L'utilisation des otolithes pour la détermination de l'âge des poissons (au moyen de marques annuelles) est un procédé bien connu dont WILLIAMS et BEDFORD (1974) ou BLACKER (1974) ont décrit la technique d'emploi. Chez l'Eperlan, aucun auteur n'a utilisé la méthode otolithique de datation en raison des facilités que procure la méthode scalaire. Aussi, seul un aspect descriptif des sagitta d'Eperlan est présenté ici.

#### a - Macrostructures

##### - Aspect morphologique

La silhouette caractéristique d'un otolithe d'Eperlan est illustré par la figure 68.

##### - Lecture de l'otolithe - Comparaison avec les écailles

De même que sur les écailles, il est possible de distinguer sur les otolithes des marques cycliques que l'on peut relier à des phénomènes de périodicité connue. Ainsi, les zones opaques et hyalines qui forment des anneaux concentriques peuvent être reliées (du moins dans les eaux tempérées de l'hémisphère nord) aux périodes de forte croissance (donc l'été) et de faible croissance (donc l'hiver). La séquence de formation des anneaux est cependant plus complexe que cette description peut le laisser supposer. Toutefois, pour l'Eperlan de l'estuaire de la Loire, le critère "une zone opaque plus une zone hyaline équivalent à un an" peut être considéré comme valable car il n'a pas été constaté de discordances entre une telle lecture d'otolithe et celle, correspondante, des écailles. Il n'a pas été constaté de présence d'anneaux de ponte sur les otolithes.

#### b - Composition chimique : micro-analyse et diffraction aux rayons X

Une micro-analyse a été effectuée sur un otolithe d'Eperlan de Loire. Les résultats sont présentés à la figure 69 a. On constate la présence de carbone (C), oxygène (O) et calcium (Ca) qui s'organisent de façon semblable au carbonate de calcium (CaCO<sub>3</sub>) (fig. 69 b).

L'étude de la diffraction aux rayons X a été effectuée par ROBINEAU (Laboratoire de Biologie marine, Université de Nantes). Les résultats ont montré que le carbonate de calcium est sous forme de cristaux d'aragonite. Cependant, l'aragonite présente dans les otolithes d'Eperlan est moins bien cristallisée que celle trouvée dans la coquille de certains mollusques estuariens comme les Scrobiculaires par exemple

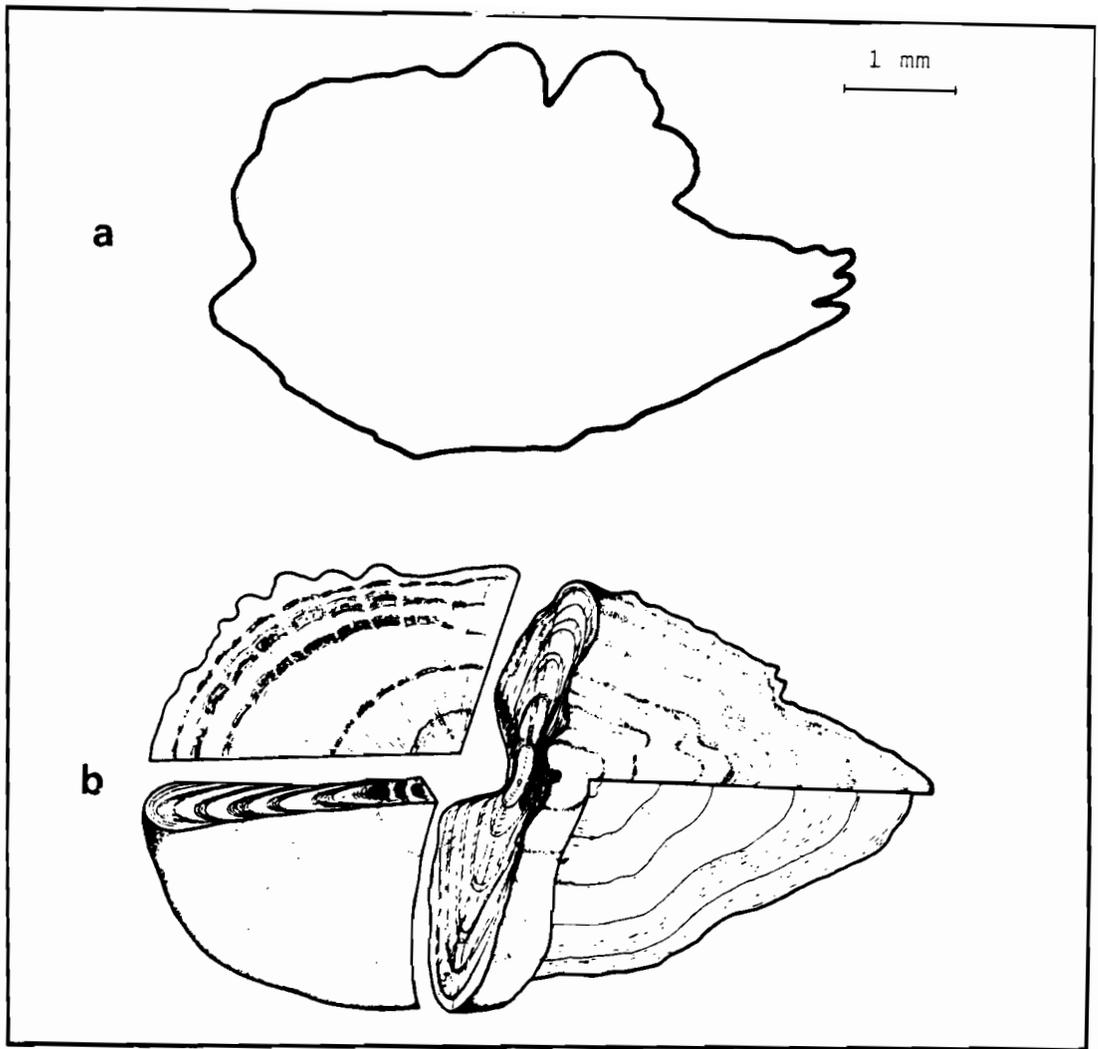


Figure 68 : a - Silhouette d'un otolithe (sagitta) d'Eperlan de Loire de deux ans.  
 b - Schéma théorique de la structure d'un otolithe (d'après PANELLA, 1980)



Figure 69 : Micro-analyse au microscope électronique à balayage d'un otolithe d'Eperlan (a) (en b : Carbonate de Calcium CaCO<sub>3</sub> pur).

(ROBINEAU, comm. pers.).

La trame organique n'a pas été analysée. On suppose donc qu'elle est de type conchioline (DANNEVIG, 1956) ou otoline (DEGENS et al., 1969).

### c - Microstructures

Si les techniques de datation par examen macroscopique des otolithes sont déjà anciennes et bien développées, l'observation de microstructures est beaucoup plus récente : PANNELLA (1971, 1974) a suggéré l'existence de marques journalières dans les sagitta de poissons des eaux tempérées et les a observées chez un certain nombre d'espèces tropicales. Depuis, nombre d'auteurs ont décrit de telles microstructures et ont essayé de les interpréter en fonction des conditions environnementales et physiologiques (voir PANNELLA, 1980 ou BROTHERS, 1980 pour une revue bibliographique).

Un seul auteur (TIMOLA, 1977) a observé des microstructures sur les otolithes (sagitta) d'Eperlan. Cependant, ses interprétations de la rythmicité des stries mises en évidence par microscopie à balayage restent difficiles à admettre. En effet, cet auteur semble distinguer des rythmes hebdomadaires, bimensuels et mensuels dans le groupement des stries journalières. Ces rythmes, non reliés à des facteurs environnementaux ou physiologiques ne sont pas si simplement identifiables.

Pour l'Eperlan de Loire, des sagitta ont été prélevés, puis cassés dans le sens longitudinal selon l'axe médian. Les otolithes ainsi préparés ont été légèrement attaqués à l'acide (2 à 4 minutes dans une solution aqueuse d'HCl à 1 %) afin de faire disparaître l'aragonite et mieux mettre en évidence la trame organique. Les coupes ont ensuite été observées au microscope électronique à balayage (JEOL JSM-35) sous 15 kV. Les résultats sont présentés sur les planches 5, 6 et 7.

### - Cycles de croissance

Planche 5 - figures 3 et 4 représentent des coupes d'otolithes non traitées à l'acide. On remarque l'arrangement radial des aiguilles d'aragonite mais pas de microstructure bien marquée si ce n'est la discontinuité mise en évidence sur la figure 4.

Comme le souligne PANNELLA (1980), les facteurs responsables de la formation des microstries de croissance sont multiples et parfois difficiles identifier, bien que certains, comme ROSENBERG (1974), aient proposé des classifications élaborées. Les figures des planches 6 et 7 montrent toutes de telles microstries mises en évidence par l'action de l'acide sur les couches calcifiées. Un incrément représente un cycle de dépôt caractérisé par la formation d'une couche d'aragonite et de matière organique. Le cycle cesse lorsque la calcification s'arrête et que la matière organique se dépose en une fine couche. La durée du cycle est variable mais est souvent associée à un rythme journalier. Des stries d'incrément temporel plus faible sont parfois reconnaissables (PANNELLA, 1980). Des groupes de stries sont cependant presque toujours identifiables et l'aspect morphologique de leurs

limites a pu être mis en relation avec des phénomènes physiologiques ou écologiques. PANNELLA (1980) donne d'ailleurs une classification des incréments de croissance en liaison avec l'aspect physique de leurs limites. Cette classification a servi à l'interprétation des stries observées sur les otolithes d'Eperlan.

Planche 6 - figures 1, 2 et 3 : Ce sont des vues rapprochées du nucleus autour duquel les stries de croissance sont peu marquées et diffuses. Le nucleus, qui ne présente pas de structure particulière, a un diamètre compris entre 30 et 50 microns.

Planche 6 - figure 4 et planche 7 - figure 1 : Ces figures permettent de faire la différence entre la zone de croissance estivale, où les stries sont bien individualisées et la zone de croissance hivernale correspondant à la zone optique hyaline (faible croissance) où l'aragonite est cristallisée sous forme d'aiguilles courtes et fines, souvent indistinguables de la matrice organique. Ce changement structural reflète le fait que la quantité de calcium déposé durant l'hiver devient insignifiante et que l'otoline apparaît ainsi dominante (BLACKER, 1969 ; DEGENS et al., 1969). A l'intérieur de ces deux zones saisonnières apparaissent des groupements de stries qu'il est plus difficile d'interpréter (cycles tidaux, lunaires, en liaison avec les masses d'eau fréquentées par le poisson, qualité et quantité de la nourriture, physiologie de l'animal...).

Quoiqu'il en soit, il est évident que l'otolithe reflète les différents stress que subit le poisson au cours de sa vie.

#### - Discontinuités de croissance

En plus de cycles de croissance caractérisés par des regroupements de stries, il existe sur les otolithes des zones de discontinuités souvent moins larges que les précédentes et faisant la transition entre deux zones distinctes. Ces discontinuités sont un champ intéressant d'investigations puisqu'elles traduisent des événements inhabituels dans la croissance rythmique des otolithes. De même que pour les cycles de croissance, les discontinuités peuvent être classées selon leur aspect morphologique et leurs causes possibles de formation correspondantes (PANNELLA, 1980).

Planche 7 - figure 2 : Cette figure présente de telles discontinuités. L'otolithe provient d'un Eperlan de 3 ans capturé le 28 mars 1982 (donc après la reproduction). On remarque le nucleus en haut à gauche et les zones de croissance estivales et hivernales. Deux discontinuités (R1 et R2) apparaissent, correspondant à deux périodes de reproduction à la fin de chaque hiver. On remarque que la première année, le poisson ne s'est vraisemblablement pas reproduit car on ne distingue pas de marque de reproduction.

De part et d'autre de cette marque de reproduction, on distingue une zone particulière (M) correspondant vraisemblablement au stress de la migration vers les frayères en eau douce.

Planche 7 - figure 3 : C'est une vue d'otolithe depuis le nucleus jusqu'au bord externe. On remarque là encore la grande diversité morphologique des stries et les difficultés d'interprétations qui peuvent surgir, tant les causes possibles de stress sont nombreuses pour un poisson amphihalín anadrome comme l'Eperlan de Loire.

#### d - Conclusion sur l'étude des otolithes

L'étude des otolithes et particulièrement de leurs microstructures permet d'observer, chez l'Eperlan de Loire, l'empreinte de phénomènes non détectables sur les écailles : stries "journalières" d'accroissement, groupement de stries en liaison avec les saisons, stress divers notamment dus à la reproduction et à la migration de reproduction.

L'étude de telles structures est délicate et les résultats présentés ne sont qu'une première approche. Cependant, ceux-ci sont originaux pour l'Eperlan de Loire et prometteurs dans l'analyse de la dynamique de la croissance. En effet, si l'on arrive à interpréter correctement chaque type de marque (notamment celles "journalières"), il sera alors possible de reconstituer dans le détail l'"histoire" du poisson et de corréler son aspect présent (taille ...) à des phénomènes biologiques ou abiotiques connus.

#### 2.4 - Méthode de détermination statistique de l'âge : analyse des fréquences de longueur

Les méthodes de détermination statistique de l'âge par analyse des distributions de fréquence reposent, pour la plupart, sur la décomposition d'un échantillon en composantes Gaussiennes (les longueurs sont supposées suivre, pour une classe d'âge donnée, une loi normale) (POPE et ANGUS, 1981). On a déjà présenté brièvement ces méthodes indirectes de détermination de l'âge dans l'introduction de ce paragraphe consacré à la détermination de l'âge. On trouvera chez DO-CHI (1977) ou chez GROS (1980) entre autres, une revue détaillée et critique (en français) des méthodes les plus couramment utilisées. L'exposé de ces méthodes dépasse le cadre de ce travail, aussi, on ne présentera que celles utilisées pour l'étude des fréquences de longueur des Eperlans de l'estuaire de la Loire.

##### 24.1 - Méthode de PAULY et DAVID (1981)

La méthode employée pour l'Eperlan de Loire n'est pas exposée dans les articles précédents. Il s'agit de celle mise au point par PAULY et DAVID (1980, 1981) et déjà évoquée précédemment.

Il n'est pas question de reprendre ici la démarche théorique de PAULY et DAVID. On exposera donc simplement les diverses étapes des calculs. PAULY, DAVID et INGLES (1980) donnent les détails mathématiques de la méthode.

Schématiquement, les calculs conduisent, après "dissection" des histogrammes de longueur, à la construction d'une courbe de croissance (de type von Bertalanffy) et se déroulent ainsi (d'après PAULY et DAVID, 1980, 1981) :

- 1- "Restructuration" de l'échantillon original des longueurs, de façon à mettre en évidence (à l'aide de calculs basés sur les moyennes mobiles similaires à ceux mis en oeuvre par GROS et COCHARD (1978), par exemple, pour lisser les histogrammes) des pics identifiables, même petits, et leur allouer "un score" similaire à celui des pics parfaitement identifiables dans le cas de données nombreuses (groupes d'âge bien représentés). Chaque pic ainsi identifié est supposé correspondre à un groupe d'âge.
- 2- Le programme calcule ensuite une statistique notée A.S.P. (Available Sum of Peaks) et qui correspond, sur un (jeu d') histogramme(s) à la somme des modes qu'une courbe de croissance (de type von Bertalanffy) puisse au maximum "expliquer".
- 3- Le programme "trace" alors à travers 1(es) histogramme(s) (disposés de façon séquentielle dans le temps), une série de courbes de croissance (avec des valeurs de L et K arbitraires (semences)) qui débutent à la base de chaque pic et sont projetées dans le temps (c'est-à-dire, sur chacun des histogrammes ou sur le même histogramme que l'on reproduit dans le temps).
- 4- Calcul du "score" de chaque courbe lorsqu'elle passe par un pic ("score" positif) ou entre deux pics ("score" négatif).
- 5- Sélectionne la "meilleure" courbe, c'est-à-dire celle qui passe par un maximum de pics et évite un maximum d'"entre-pics". Cette courbe possède donc le "score" le plus élevé. Ce "score" est noté E.S.P. (Explained Sum of Peaks).
- 6- Incrémente et décrémente les semences de L et K jusqu'à ce que le quotient E.S.P./A.S.P. atteigne un maximum. On obtient alors les paramètres de croissance correspondant à cet optimum. On peut remarquer que le quotient E.S.P./A.S.P. est l'analogie du quotient variance expliquée / variance totale que l'on utilise fréquemment en statistique.

*sequences?*

Les différentes étapes du programme ELEFAN I (PAULY et al. 1980), utilisé pour résoudre ces divers calculs, sont illustrées à la figure 70.

Les hypothèses sous jacentes à la méthode sont les suivantes :

- l'échantillon des longueurs représente une image correcte des longueurs observables dans la population étudiée ;
- le type de croissance reste le même dans la population d'une année à l'autre ;
- l'équation de von Bertalanffy décrit correctement la croissance moyenne de la population étudiée ;
- tous les poissons dans les échantillons doivent avoir la même longueur au même âge et donc, les différences de longueurs sont attribuables à des différences d'âge.

Selon PAULY et DAVID (1980), seul le dernier point peut paraître peu réaliste. Cependant, ils pensent que le biais introduit n'est pas important.

Il est à remarquer que le programme peut prendre en compte les variations saisonnières de croissance, selon le modèle proposé par PAULY et GASCHÜTZ (1979), qui est une extension du modèle de von Bertalanffy, et discuté ultérieurement dans le paragraphe consacré à l'expression mathématique de la croissance. Cependant, ELEFAN I n'estime pas le paramètre  $t_0$  de la courbe de croissance ajustée aux histogrammes. Ce paramètre doit être calculé en utilisant une autre technique. Dans tous les cas, la validité des paramètres calculés devra être éprouvée (même rapidement) par une méthode indépendante, comme la vérification des structures de croissance (écaillés ou otolithes) de quelques individus.

On remarquera que la méthode utilisée dans ELEFAN I et appliquée aux données longueur - fréquence, donne à la fois la composition en âge du stock étudié et les paramètres de croissance (selon une courbe de von Bertalanffy). Ce type d'approche, qui combine la recherche des longueurs moyennes à un âge donné et le calcul d'une courbe de croissance a aussi été suggérée par SCHNUTE et FOURNIER (1980) dont l'article pousse encore plus loin la méthode puisque leurs calculs tiennent compte de la structure biologique dans les longueurs moyennes et dans les écarts-types des longueurs de chaque classe d'âge. L'introduction de ces contraintes dans les calculs traduit en fait une (des) réalité(s) biologique(s) connue(s) et amène à l'estimation de paramètres de croissance dont l'intérêt biologique devient évident.

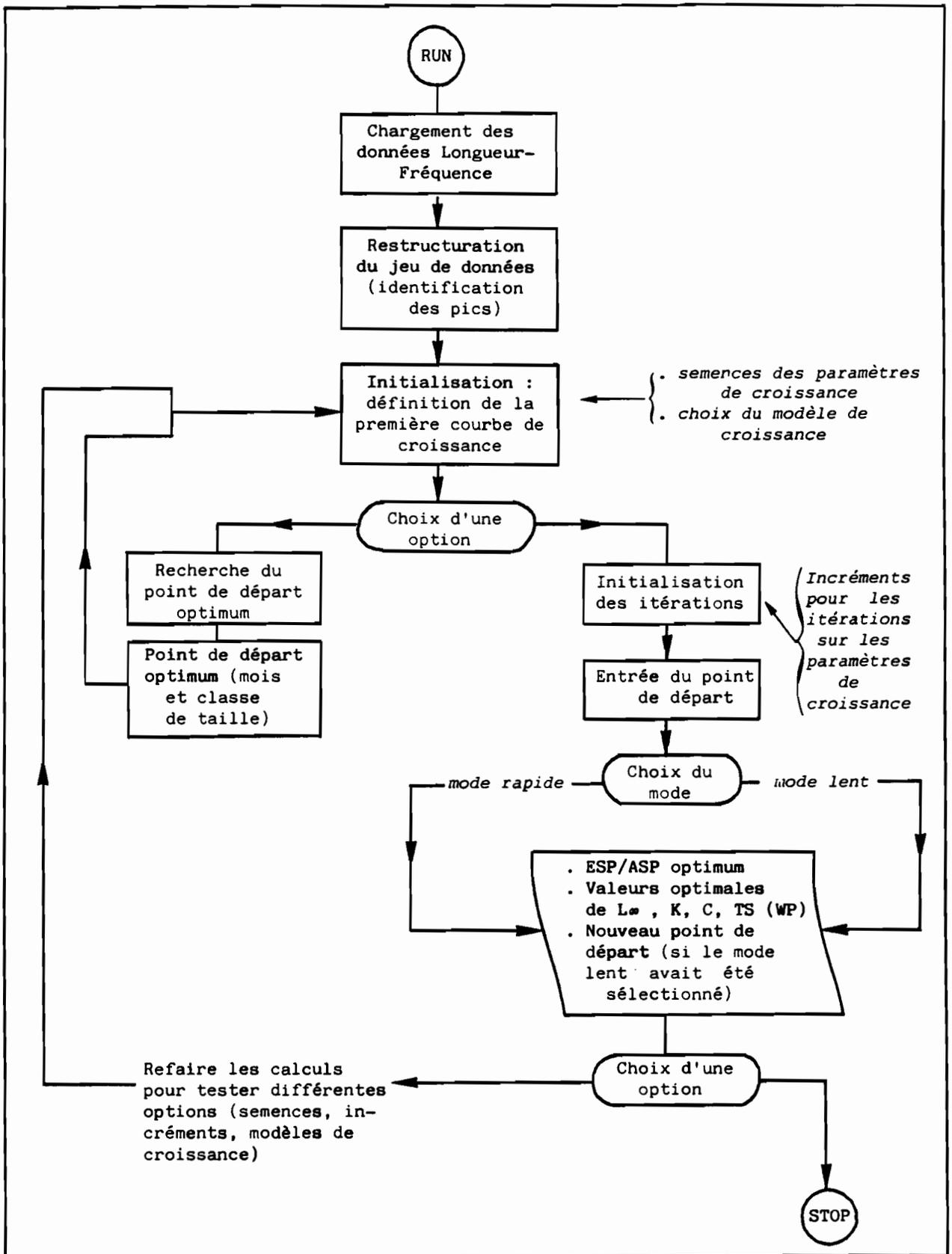


Figure 70 : Organigramme des étapes de calcul du programme ELEFAN I.

#### 24.2 - Méthode de PETERSEN

Les résultats de la méthode précédente ont été confrontés à ceux obtenus par une méthode plus traditionnelle : celle de PETERSEN (au sens strict), mise en oeuvre ici à partir des méthodes de Bhattacharia et du programme NORMSEP (ABRAMSON, 1971) qui ont été combinés.

Une analyse des histogrammes des longueurs a aussi été entreprise selon la méthode de BADIA et DO-CHI (1976 a,b) qui utilise l'Analyse Factorielle des Correspondances pour la description des histogrammes.

Les résultats obtenus avec la méthode ELEFAN I et celle de PETERSEN sont exposés dans le paragraphe 4 consacré à l'application à l'Eperlan de l'estuaire de la Loire, des diverses techniques de description de la croissance que l'on expose dans ce chapitre.

### 3 - DESCRIPTION MATHÉMATIQUE DE LA CROISSANCE

#### 3.1 - Généralités

La description mathématique de la croissance repose sur deux préoccupations essentielles :

- la première est strictement descriptive et s'attache à déterminer une relation décrivant au mieux la croissance observée ;
- la seconde désire déterminer le plus correctement possible les paramètres d'une fonction de croissance, qui seront ensuite incorporés dans un modèle de dynamique de population exploitée (la fonction la plus usitée est celle de von Bertalanffy qui, si elle n'est pas "meilleure" qu'une autre, décrit suffisamment bien les données observées et se trouve à la base des équations de rendement les plus utilisées).

Ces deux points de vue ne sont pas antagonistes puisqu'il est possible d'incorporer dans les équations classiques de rendement, d'autres paramètres que ceux de la courbe de von Bertalanffy. Ainsi, le "meilleur" modèle descriptif peut aussi être utilisé en dynamique des populations exploitées.

#### 31.1 Les modèles usuels :

La description mathématique de la croissance a suscité de nombreux travaux et une multitude de fonctions a été proposée. HOEPPE (1959) en cite plus d'une centaine. SAGER (1978 a, 1978 b, 1979 a, 1979 b, 1980 a, 1980 b, 1980 c) fait une revue systématique des diverses fonctions et propose des modifications ainsi que des nouvelles formulations. On trouvera chez ces auteurs, ainsi que dans RICKER (1979) une présentation détaillée des principaux modèles que sont ceux de

Pütter, von Bertalanffy, Gompertz, Richards, Johnson ou logistique (qui présentent une croissance asymptotique) ainsi que les modèles, peu usités dans le cas des poissons, faisant appel à des fonctions linéaires ou exponentielles.

Dans le cas des poissons, on estime que la croissance est en général assez bien décrite par une fonction sigmoïde, représentée par une courbe possédant un point d'inflexion (d'emplacement variable selon l'équation utilisée) et une asymptote déterminée lorsque l'âge augmente indéfiniment. Le modèle le plus classique est celui proposé par RICHARDS (1959) qui comporte ceux de GOMPERTZ (1825) et Von BERTALANFFY (1938) comme cas particuliers. La plupart des courbes ajustées aux données de taille en fonction du temps, comme ce modèle, sont bipartites dans leur forme différentielle générale (FLETCHER, 1973, 1975 in RICKER, 1979) : le taux d'accroissement  $dY/dt$  s'écrivant :

$$\begin{aligned} dY/dt &= aY - f(Y) && \text{si } f(Y) < aY \\ dY/dt &= f(Y) - aY && \text{si } f(Y) > aY \end{aligned}$$

avec  $a$  = constante et  $f$  étant une fonction de la taille  $Y$ .

Il est à remarquer que ce type de courbe a donné de bons résultats dans la description de la croissance aussi bien en longueur qu'en poids. Ceci est vrai mais pas nécessairement pour la même espèce et pas non plus nécessairement pour la totalité de la durée de la croissance de l'espace considérée.

### 31.2 Quelques critiques

Les critiques habituellement formulées à l'encontre de ces modèles sont de deux types :

- d'une part, les équations proposées n'ont souvent pas une base biologique solide. Le corollaire immédiat est une difficulté dans l'interprétation des paramètres de nombreuses fonctions ;
- d'autre part, la croissance asymptotique définie par ces modèles a souvent été mise en doute. On consultera par exemple KNIGHT (1968), RICKER (1979, p. 714) ou ROFF (1980) qui notamment recommande d'abandonner l'équation de von Bertalanffy au profit d'autres fonctions, comme une parabole (voir aussi RAFAIL, 1972).

Cependant, comme le souligne RICKER (1979), les modèles "asymptotiques" sont une d'application aisée pour modéliser la croissance des poissons et doivent être utilisés tant qu'aucune alternative réellement valable ne soit trouvée. C'est pourquoi, l'équation de von Bertalanffy reste actuellement la courbe de croissance utilisée en dynamique des populations malgré cette polémique quelque peu stérile. Plus récemment, SCHNUTE (1981) a mis fin à cet épineux débat en proposant un modèle très général de croissance. Ce modèle a été utilisé pour décrire la croissance de l'Eperlan en Loire. On y

reviendra plus en détail par la suite.

### 31.3 Les modèles d'adéquation saisonnière de la croissance

Si les modèles précédents décrivent de façon correcte la croissance annuelle de certains organismes (ou tout du moins une croissance régulière dans le temps), ils s'avèrent peu performants, dans leur formulation originelle, pour décrire une croissance oscillante dans le temps. En effet, les modèles usuels supposent des conditions environnementales constantes or, il a été démontré que les poissons qui vivent dans un milieu dont les caractéristiques fluctuent saisonnièrement (température, disponibilité de la nourriture, etc...) ont une croissance qui oscille de façon saisonnière. En particulier, et ceci est surtout vérifié dans les régions tempérées, on observe un ralentissement de la croissance linéaire de nombreux poissons au cours de la saison hivernale. Pour cette raison, nombres d'auteurs ont proposé soit de nouveaux modèles de croissance, soit des modifications des modèles usuels afin d'y incorporer une composante saisonnière.

Trois catégories de modèles sont habituellement construits :

- celles où une composante température est introduite. JANISCH (1927), BELEHRADEK (1930), TAYLOR (1962), URSIN (1963, 1967), BRETT (1974), DAME (1975), ELLIOT (1975 a), ZWEIFEL et LASKER (1976), entre autres, ont ainsi proposé de telles fonctions ;
- celles où une composante "alimentaire" est introduite. On consultera par exemple PALOHEIMO et DICKIE (1965, 1966), URSIN (1967), BRETT et al. (1969), KERR (1971 a, b, c), STAUFFER (1973) ou ELLIOT (1975 b).

Malheureusement, ces deux catégories de modèles n'ont pas donné de résultats généralisables et simples à exprimer, d'où la troisième catégorie :

- celle où une composante liée au temps est ajoutée : PITCHER et McDONALD (1973), LOCKWOOD (1974), ANTOINE et al. (1976), BUESTEL et LAUREC (1976), DAGET et ECOUTIN (1976), NICHOLS (1978) et SAGER (1983, 1984) ont ainsi proposé des équations de type von Bertalanffy modifiées.

Cependant, comme le souligne RICKER (1979), l'intérêt de ces fonctions mathématiques reste à prouver. En effet, si certains modèles s'adaptent correctement aux données, l'interprétation biologique des paramètres est impossible, en particulier celui qui caractérise l'amplitude des oscillations de croissance est souvent indéterminé. Afin de remédier à cette lacune, PAULY et GASCHÜTZ (1979) ont proposé une relation de type von Bertalanffy (qui est d'ailleurs incorporée au programme ELEFAN I (PAULY et al., 1980) dont il a déjà été

question), dans laquelle tous les paramètres sont facilement estimés et ont une interprétation biologique aisée. Ce modèle, en raison de ses avantages, a été utilisé pour décrire la croissance de l'Eperlan en Loire. Il sera présenté en détails ultérieurement.

### 31.4 L'estimation des paramètres

Même lorsqu'un modèle approprié a été choisi, il reste encore à en estimer les paramètres. Pour les modèles les plus courants et en particulier celui de von Bertalanffy, de nombreuses méthodes ont été élaborées, dont les plus connues sont celles de WALFORD (1946), BEVERTON (1954), GULLAND et HOLT (1959), FABENS (1965), ALLEN (1966), KNIGHT (1969), RAFAIL (1973) ou l'algorithme de Marquardt (CONWAY et al. 1970). Si certaines sont facilement mises en oeuvre, d'autres nécessitent l'emploi d'ordinateurs afin de mener à bien les calculs : méthode des moindres carrés de TOMLINSON et ABRAMSON (1961) (voir aussi ABRAMSON, 1971 pour les listings des programmes) ou techniques d'estimation non-linéaire des paramètres (CONWAY et al. 1970; SCHNUTE, 1982 ; HOENIG et HANUMARA, 1983 ; SAGER et SAMMLER, 1983). Le choix de la méthode reste souvent délicat car, d'une part, ces modèles usuels ne présentent pas de paramètres statistiquement stables et d'autre part, certaines méthodes peuvent échouer dans la recherche des solutions ou donner des résultats peu vraisemblables. A cet égard, le modèle SCHNUTE (1981), bâti sur un principe biologique concis donne des paramètres statistiquement stables qu'il est facile d'obtenir par estimation non-linéaire, d'où son intérêt.

Le calcul des paramètres de croissance par ces diverses méthodes peut amener des résultats sensiblement différents. Il y a donc lieu de les utiliser de façon critique et de n'employer que celles qui donnent, pour un modèle donné, les résultats les plus précis possibles (au sens statistique du terme).

Le choix du modèle et le choix de la méthode d'estimation des paramètres sont donc primordiaux (et liés). C'est pourquoi, pour l'Eperlan de Loire, deux approches ont été entreprises :

- utilisation du modèle de SCHNUTE. Les raisons de ce choix sont :
  - que ce modèle est bâti sur un principe biologique concis ;
  - qu'il sélectionne automatiquement une "allure" de croissance adaptée aux données brutes ;
  - que les quatre (ou moins) paramètres du modèle ont des estimations statistiquement stables ;
  - que les modèles usuels sont en fait des cas particuliers de ce modèle général : ce sont des sous-modèles liés à des valeurs limites des paramètres ;

- que les paramètres ont des interprétations biologiques raisonnables ;
  - que l'estimation non-linéaire des paramètres est facile à mettre en oeuvre sur ordinateur, et comporte des avantages quant au choix possible des structures liées aux variations stochastiques de la variable étudiée (la longueur par exemple)
- utilisation du modèle PAULY et GASCHÜTZ (von Bertalanffy modifié) car :
- la fonction, proposée à une formulation très générale (avec une possibilité d'oscillations saisonnières) ;
  - les paramètres sont faciles à estimer (par régression multilinéaire ou estimation non linéaire) ;
  - les paramètres ont une signification que l'on peut relier à la biologie de l'espace
  - la fonction décrit aussi bien la croissance linéaire que pondérale ;
  - elle est incorporée dans le programme ELEFAN I ;
  - elle est facilement incorporable dans les modèles de rendement (dans le cas d'une étude de dynamique de population exploitée) ;
  - elle s'adapte à de nombreux types de données ;
  - et enfin, elle permet la comparaison des croissances inter-stock (Loire, Gironde, Elbe, etc...) et intra-stock (comparaison mâles - femelles) ou inter-spécifique (eperlanus - mordax) puisque nombres d'auteurs ont déjà utilisé cette équation, au moins dans sa forme réduite (équation de von Bertalanffy au sens strict).

### 3.2 - Le modèle de SCHNUTE (1981)

#### 32.1 Présentation du modèle

Reprenant les notations de SCHNUTE, on notera  $Y(t)$  la taille (au sens large, c'est-à-dire une longueur ou un poids...) d'un poisson au temps  $t$ .

Comme on l'a vu précédemment, les modèles usuels dérivent de l'étude du taux d'accroissement relatif :  $Z = (1/Y) \cdot dY/dt$  par la formulation d'équations du type :  $dY/dt = aY - f(Y)$ .

SCHNUTE, dans son article, s'est intéressé à l'accélération de croissance,  $d^2Y/dt^2$  en étudiant le taux de croissance relatif du taux d'accroissement :  $(1/Z) \cdot dZ/dt$

Il pose :  $(1/Z) \cdot dZ/dt = - (a + bZ)$

c'est-à-dire que cette quantité est une fonction linéaire du taux d'accroissement Z, où a et b sont deux constantes. Cette hypothèse est une parmi d'autres possibles. Elle a l'avantage d'être simple et de conduire à une interprétation aisée des paramètres a et b. Il montre que cette équation peut s'écrire sous la forme :

$$d^2 Y/dt^2 = (dY/dt) \cdot [- a + (1 - b)Z ]$$

L'accélération de la croissance est donc proportionnelle aux taux de croissance et à une fonction linéaire du taux relatif de croissance. Ainsi, selon les valeurs des paramètres a et b, la croissance de l'animal peut être accélérée, décélérée ou les deux à la fois. Ce modèle inclus donc en particulier les courbes en S, caractéristiques de la croissance chez les poissons. Pour de telles courbes, les paramètres a et b ont une signification relativement simple.

On remarque que pour les courbes en S, on peut mettre en évidence deux points particuliers : le premier correspondant au moment  $t^*$  où l'accélération de croissance s'arrête (la taille, à ce point d'inflexion est alors notée  $y^*$ ), le second au moment de la taille limite finale, noté  $y_\infty$  (c'est-à-dire, la taille asymptotique) :

- le paramètre b, sans dimension, détermine le rapport de ces tailles mises en évidence :

$$y^* / y_\infty = (1 - b)^{1/b}$$

- le paramètre a, de dimension  $t^{-1}$  est en rapport avec la durée de la phase d'accélération de la croissance (on prend plutôt en compte son inverse,  $1/a$ ) : en effet, une fois b fixé, on montre que

$$t^* - t_0 = (1/a) \cdot \log (1/b)$$

où  $t_0$  correspond au temps hypothétique où la taille du poisson est nulle.

L'estimation des paramètres du modèle ne peut se faire que si l'on connaît pour deux valeurs particulières de t (soit  $t_1$  et  $t_2$ ) les valeurs de la fonction Y(t) ou, pour une valeur de t, les valeurs des fonctions Y(t) et Z(t). En clair, il faut pouvoir spécifier :

$$\text{soit } \begin{cases} Y(t_1) = y_1 \\ Y(t_2) = y_2 \end{cases}$$

$$\text{soit } \begin{cases} Y(t_1) = y_1 \\ Z(t_1) = z_1 \end{cases}$$

Le modèle peut alors se formuler de la façon suivante, selon les valeurs des paramètres a et b (on suppose  $y_2 > y_1 > 0$  et  $t_2 > t_1$ ).

1er cas :  $a \neq 0$  et  $b \neq 0$

$$Y(t) = [y_1^b + (y_2^b - y_1^b) \cdot (1 - \exp(-a \cdot (t - t_1))) / (1 - \exp(-a \cdot (t_2 - t_1)))]^{1/b}$$

2e cas :  $a \neq 0$  et  $b = 0$

$$Y(t) = y_1 \cdot \exp[\log(y_2/y_1) \cdot (1 - \exp(-a \cdot (t - t_1))) / (1 - \exp(-a \cdot (t_2 - t_1)))]$$

3e cas :  $a = 0$  et  $b \neq 0$

$$Y(t) = [y_1^b + (y_2^b - y_1^b) \cdot (t - t_1) / (t_2 - t_1)]^{1/b}$$

4e cas :  $a = 0$  et  $b = 0$

$$Y(t) = y_1 \cdot \exp[\log(y_2/y_1) \cdot (t - t_1) / (t_2 - t_1)]$$

SCHNUTE, montre aussi que pour certaines valeurs particulières de  $a$  et  $b$ , son modèle se réduit à un sous-modèle correspondant à une formulation connue d'une courbe de croissance. Le tableau suivant donne d'ailleurs quelques correspondances :

Paramètre		Modèle usuel
a	b	
>0	>0	von Bertalanffy généralisé
>0	1	Pütter n° 1
>0	1/3	Pütter n° 2
>0	0	Gompertz
>0	<0	Richards
>0	-1	Logistique
0	1	Linéaire
0	1/2	Quadratique
0	0	Fonction puissance t
<0	1	Exponentielle

Le modèle général de SCHUNTE peut inclure des courbes qui ont une intersection avec l'axe des y et/ou qui ont un point d'inflexion et/ou qui ont une tendance asymptotique. Dans ces cas particuliers, on peut calculer certains paramètres complémentaires comme :

Paramètre	Equation de définition	Dimension	Interprétation
t1	-	temps	1er âge, spécifié par le biologiste.
t2	-	temps	2ème âge, spécifié par le biologiste.
a	$\frac{1}{Z} \frac{dZ}{dt} = - (a + bZ)$	temps <sup>-1</sup>	taux relatif constant du taux relatif de croissance.
b	$\frac{1}{Z} \frac{dZ}{dt} = - (a + bZ)$	sans	taux d'incrément relatif du taux relatif de croissance.
y1	y1 = Y (t1)	"taille"	taille à l'âge t1.
y2	y2 = Y (t2)	"taille"	taille à l'âge t2.
z1	z1 = Z (t1)	temps <sup>-1</sup>	taux relatif de croissance à l'âge t1.
z2	z2 = Z (t2)	temps <sup>-1</sup>	taux relatif de croissance à l'âge t2.
t0	Y (t0) = 0	temps	âge théorique où la taille est nulle.
t*	$\frac{d^2Y}{dt^2} (t^*) = 0$	temps	âge au point d'inflexion.
y*	y* = Y (t*)	"taille"	taille à l'âge t*.
z*	z* = Z (t*)	temps <sup>-1</sup>	taux relatif de croissance à l'âge t*.
y∞	y∞ = lim <sub>t→∞</sub> Y (t)	"taille"	taille asymptotique.

Tableau 21 : Liste des paramètres possibles associés au modèle général de SCHNUTE.

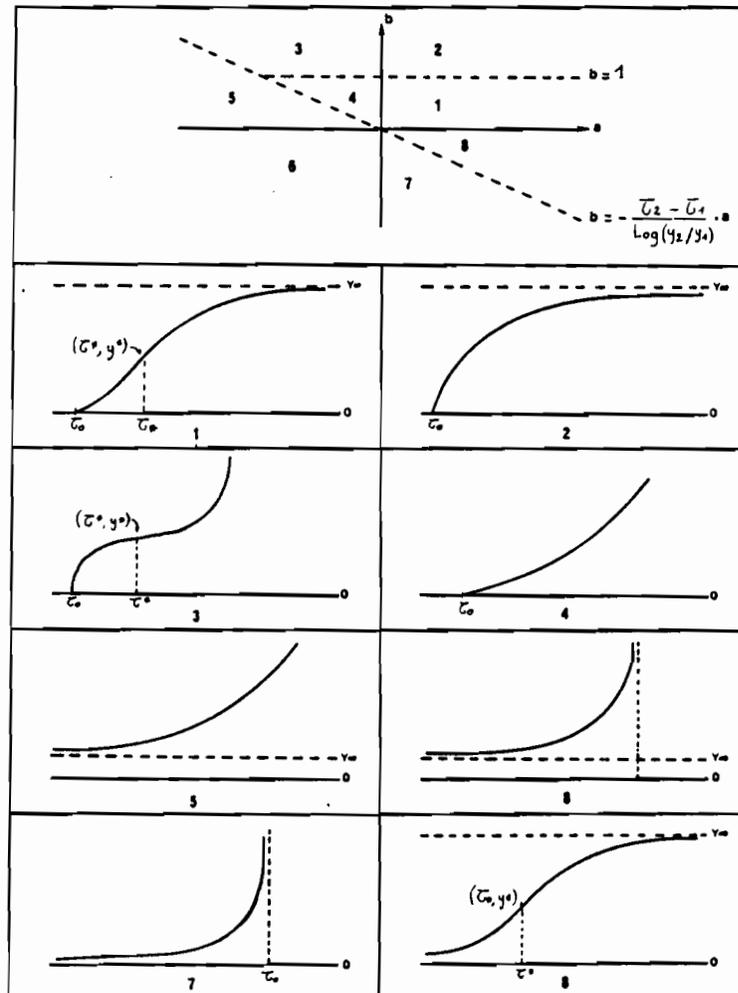


Figure 71 : Les huit types de courbes que peut engendrer le modèle de SCHNUTE.

$t_0$  : temps hypothétique auquel la taille est nulle  
 $Y_\infty$  : taille asymptotique  
 $t^*$  : temps au niveau du point d'inflexion,  
 $Y^*$  : taille au niveau du point d'inflexion, auquel on peut aussi associer  $z^* = a/(1 - b)$ , taux de croissance à l'âge  $t^*$ .

Lorsque ces paramètres existent, ils peuvent s'exprimer en fonction des 4 paramètres du modèle :  $a$ ,  $b$ ,  $y_1$  et  $y_2$  et des deux paramètres en entrée :  $t_1$  et  $t_2$  (voir l'article de SCHNUTE pour leur formulation).

En résumé, le tableau 21 donne la liste des paramètres possibles associés au modèle général de SCHNUTE.

SCHNUTE présente la famille de courbe que son modèle peut engendrer, selon les valeurs des deux paramètres  $a$  et  $b$ . Il définit ainsi huit régions dans le plan  $(a, b)$ , auxquelles il associe huit types de courbes générales (fig. 71), dont certaines sont très usitées en biologie des pêches.

### 32.2 Modèle stochastique et détermination des paramètres

Le modèle de SCHNUTE a été présenté de façon déterministe. Or, on sait que pour un âge donné, la taille des poissons fluctue autour d'une valeur moyenne. Il y a donc lieu de tenir compte de ces variations dans la mise en place du modèle de croissance afin de le rendre plus réaliste et tout à fait opérant.

Pour l'Eperlan de Loire, on a choisi l'hypothèse statistique classique d'additivité des variances. C'est-à-dire que, lorsque l'on dispose de  $n$  couples de valeurs  $(Y_i, t_i)$  où  $Y_i$  est la taille observée à l'âge  $t_i$ , on peut écrire :

$$Y_i = \hat{Y}_i + \sigma \epsilon_i \quad i = 1, \dots, n$$

où  $\hat{Y}_i$  est la valeur prédite par le modèle, les variables  $\epsilon_i$  étant supposées indépendantes, normales, de moyenne nulle et de variance 1 et où  $\sigma$ , de dimension "taille", est le paramètre qui mesure l'erreur dans la prédiction.

Le modèle de SCHNUTE ainsi formulé peut voir ses paramètres estimés par des méthodes d'estimation non-linéaire. En effet, comme le souligne SCHNUTE, les estimations des paramètres de son modèle sont obtenues, dans le cadre des hypothèses statistiques précédemment formulées, en minimisant la fonction :

$$S(y_1, y_2, a, b) = \sum_{i=1}^n [Y_i - \hat{Y}_i(y_1, y_2, a, b)]^2$$

qui représente la somme des carrés des écarts entre les valeurs observées et les valeurs prédites par le modèle.

Pour l'Eperlan de Loire, on a écrit à ces fins un programme d'ordinateur de minimisation de fonction par la méthode du SIMPLEXE, décrite par SCHNUTE (1982).

32.3 Choix d'un sous-modèle approprié

Il peut parfois être intéressant, à partir du modèle général de SCHNUTE à quatre paramètres, de sélectionner un sous-modèle qui corresponde, par exemple, à un modèle de croissance usuel (von Bertalanffy, Richards, Gompertz, Pütter, etc...). Ceci est possible, en utilisant la procédure suivante :

- 1- estimer un modèle optimal de SCHNUTE à quatre paramètres ;
- 2- estimer, en fixant les paramètres a ou b, un ou plusieurs sous-modèles (comme ceux présentés précédemment) ;
- 3- analyser les valeurs des fonctions S de chaque modèle ainsi déterminé, à l'aide d'une analyse de variance (test F) afin d'accepter ou rejeter l'hypothèse de paramètres a ou b fixés à des valeurs précises.

Ce test F se calcule de la façon suivante :

- soit par exemple S1 la somme des carrés des écarts obtenus avec le modèle général ;
- soit S2 la somme des carrés des écarts obtenus en fixant une valeur à un paramètre (par exemple, b = 0)
- soit n le nombre de couples (Yi, ti) utilisés pour estimer la courbe de croissance.

$$\text{Alors } F = [(S2 - S1) / 1] / [S1 / (n - 4)]$$

que l'on compare à la valeur F tabulée avec 1 et (n - 4) degré de liberté .

La valeur 1 provient du fait que l'on a fixé un seul paramètre (b = 0)

Et la valeur 4 provient du nombre de paramètres du modèle général.

Comme SCHNUTE le souligne, ce test n'est pas un test F rigoureux mais n'est qu'approximativement distribué selon une fonction F. Il convient donc de ne s'en servir que de façon informelle.

3.3 - Un modèle usuel modifié par PAULY et GASCHÜTZ (1979) : l'équation de von Bertalanffy généralisée

33.1 Présentation du modèle

On a mis précédemment en évidence les avantages du modèle de von Bertalanffy sur les autres modèles usuels, ce qui a justifié le choix de cette équation pour décrire la croissance de l'Eperlan de Loire.

On trouvera chez PAULY (1979, 1981) une excellente présentation du modèle usuel, une discussion fouillée des concepts qui le soutient ainsi qu'un exposé critique de l'interprétation de ses paramètres. Brièvement, le modèle de croissance de von Bertalanffy dérive de la relation mise en évidence par PÜTTER (1920) qui postule que la croissance animale est le résultat de deux phénomènes antagonistes : l'anabolisme et le catabolisme. On peut ainsi écrire le taux de croissance d'un animal :

$$dW/dt = H.W^d - k.W^m$$

où :

W représente le poids de l'animal  
H est un coefficient d'anabolisme  
k un coefficient de catabolisme  
d et m sont deux constantes.

PAULY (1979) montre comment intégrer une telle équation et aboutit aux résultats suivants (équation de von Bertalanffy généralisée) :

- croissance linéaire :  $L_t = L_\infty \cdot (1 - \exp[-K \cdot D \cdot (t - t_0)])$  <sup>1/D</sup>
- croissance pondérale :  $W_t = W_\infty \cdot (1 - \exp[-3 \cdot K \cdot D / b \cdot (t - t_0)])$  <sup>b/D</sup>

où :

$L_t$  et  $W_t$  sont respectivement la longueur et le poids de l'animal au temps  $t$ .

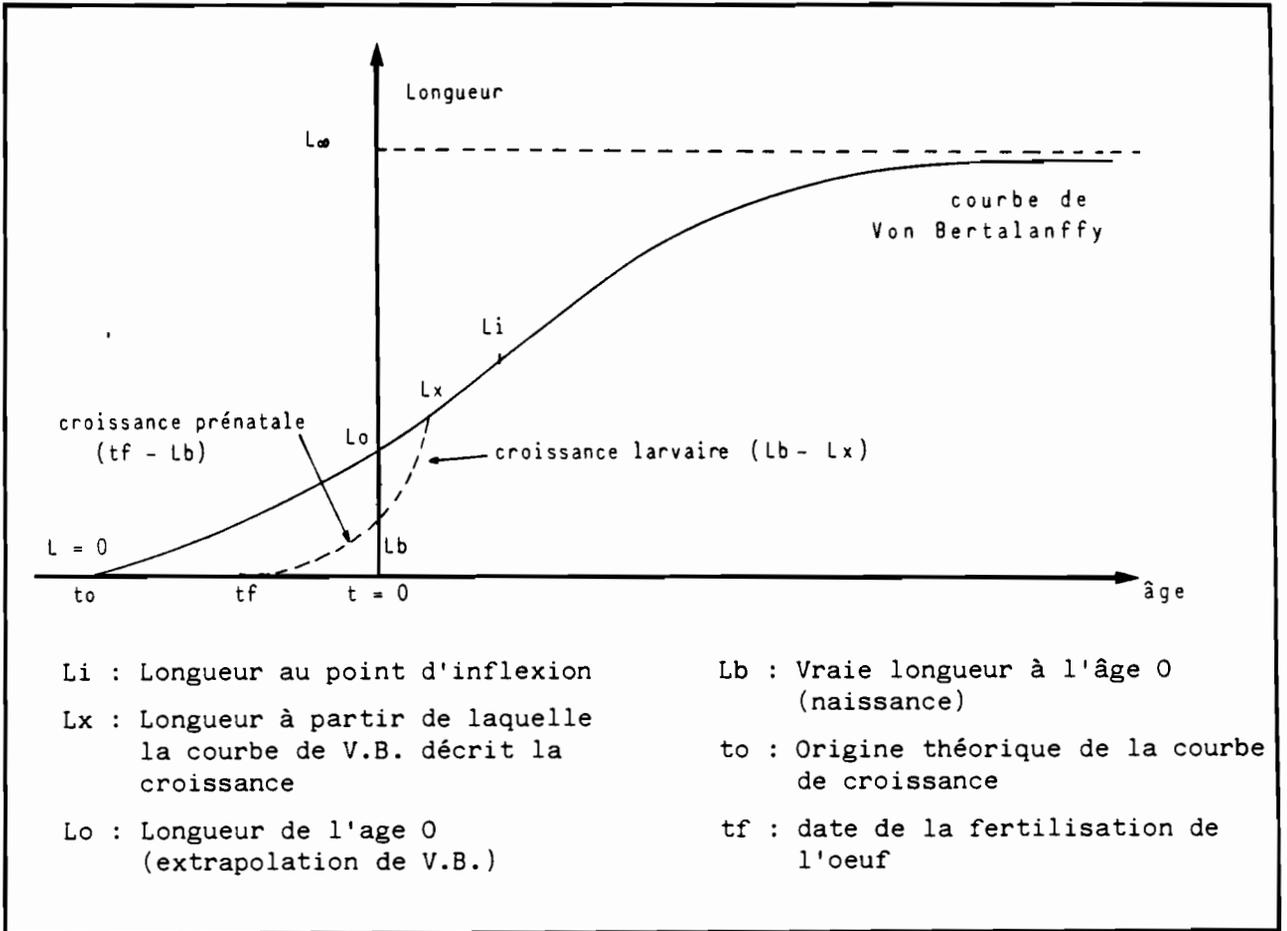
Les autres paramètres peuvent être définis ainsi :

- $W_\infty$  et  $L_\infty$  : taille asymptotique, qu'il ne faut pas confondre avec la taille maximale  $W_{max}$  et  $L_{max}$ . PAULY (1981) signale d'ailleurs les relations suivantes (pouvant servir sous certaines hypothèses comme première estimation de  $W_\infty$  et  $L_\infty$ ) :

$$L_\infty \approx L_{max} / 0.95$$

$$W_\infty \approx (W_{max}^{1/3}) / 0.95$$

- le paramètre K, appelé facteur de stress par PAULY (1981), est défini par cet auteur comme exprimant le taux de dégradation des protéines et indirectement les facteurs biotiques et abiotiques qui limitent la quantité d'oxygène disponible pour la synthèse protéique. Il est aussi en relation avec des facteurs de stress



**Figure 72 : Croissance théorique d'un poisson et paramètres associés aux diverses phases.**

(nourriture disponible, densité, températures, salinités extrêmes, etc...) d'où son appellation.

- le paramètre to représente l'origine de la courbe. C'est le temps hypothétique auquel l'animal a une taille nulle. to n'a donc pas de signification biologique. Se pose alors le problème de savoir à quel moment doit réellement débiter la courbe de croissance car à la sortie de l'oeuf, le poisson a déjà une taille non nulle (Lb). De plus, la croissance larvaire est souvent de type logarithmique (BLAXTER et HEMPEL, 1966 ; CUSHING, 1975) et ne peut donc pas être décrite par la courbe de von Bertalanffy. Ceci a été discuté, entre autres, par PAULY (1981) qui introduit la valeur Lx (et Wx) différente de Lo (taille au temps t = 0 sur la courbe de von Bertalanffy) et de Lb (longueur vraie à la naissance) pour définir le point de départ où la courbe de von Bertalanffy décrit correctement la croissance. Ceci est illustré par la figure 72.

- le paramètre D : PAULY (1981) le définit comme étant la différence entre l'exposant de la relation (1) : Poids (W) - Longueur (L) et l'exposant de la relation (2) : Surface des branchies (S) - Longueur (L) :

$$\begin{aligned} (1) : W &= q \cdot L^b & q &= \text{cte} ; b = \text{cte} \\ (2) : S &= p \cdot L^a & p &= \text{cte} ; a = \text{cte} \end{aligned}$$

$$\text{on a alors } D = b - a$$

Lorsque la croissance pondérale est isométrique, une valeur approchée de D peut être obtenue par la formule empirique établie par PAULY (1981) :

$$D \approx 3 \cdot [ 1 - (0.6742 + 0.03574 \log(W_{\text{max}}))] ]$$

où :

W<sub>max</sub> est le poids maximum en grammes enregistré dans le stock étudié et Log le logarithme décimal. D est généralement compris entre 0.4 et 0.95.

- le paramètre b : c'est l'exposant de la relation taille - poids :  $W = q \cdot L^b$ . Il rend compte à la fois de l'allométrie pour une ou plusieurs dimensions par rapport à la longueur, (majorante si  $b > 3$ , minorante si  $b < 3$  ou, cas d'isométrie si  $b = 3$ ) et des variations de densité corporelle. On trouvera chez MOUNEIMNE (1981) et surtout chez FREON (1978) une analyse détaillée des relations taille - poids : intérêts, interprétation, sources de variation, etc...).

Le calcul de  $b$  peut se faire par ajustement linéaire de la relation logarithmique  $\text{Log } W = \text{Log } q + b \text{ Log } L$  et la méthode préconisée est celle de l'ajustement par régression fonctionnelle (RICKER, 1973) c'est-à-dire par l'axe majeur réduit (ou droite de TEISSIER).

Pour certaines valeurs de ces paramètres, on retrouve pour les équations de croissance pondérale et linéaire, les formulations originelles de von BERTALANFFY (1938, 1951). C'est le cas lorsque  $D = 1$  et  $b = 3$ .

L'équation de von Bertalanffy généralisée possède plusieurs avantages sur sa formulation originelle usuelle :

- les tailles asymptotiques ( $L_{\infty}$  et  $W_{\infty}$ ) générées par le modèle généralisé sont proches des tailles maximales ( $L_{\text{max}}$  et  $W_{\text{max}}$ ) observées dans le stock (PAULY, 1981 ; GASCHUTZ et al., 1980).  $L_{\text{max}}$  et  $W_{\text{max}}$  peuvent donc servir d'estimateurs grossiers de  $L_{\infty}$  et  $W_{\infty}$  ;
- la valeur de  $K$  obtenue correspond plus exactement à un paramètre mesurant le catabolisme des poissons que lorsqu'elle est estimée à l'aide du modèle usuel.

### 33.2 Modifications de PAULY et GASCHÜTZ : oscillations saisonnières de croissance

Les données mensuelles de croissance en longueur de l'Eperlan de Loire montrent des oscillations saisonnières avec un ralentissement hivernal de croissance et une accélération estivale de croissance. Il est donc intéressant de pouvoir modéliser ces tendances. On l'a déjà vu, nombreux auteurs ont proposé des modèles de croissance oscillante. Parmi ceux-ci, beaucoup font appel à l'introduction de coefficients variables avec le temps, sous la forme de fonctions trigonométriques (PITCHER et McDONALD, 1973 ; SHUL'MAN, 1974 ; ANTOINE et al., 1976 ; BUESTEL et LAUREC, 1976 ; CLOERN et NICHOLS, 1978 ; PAULY et GASCHÜTZ, 1979).

Ces derniers auteurs ont proposé une modification du modèle généralisé de von Bertalanffy dont la formulation est :

$$L_t = L_{\infty} \cdot (1 - \exp^{-[K \cdot D \cdot (t - t_0) + C \cdot K \cdot D / 2\pi \cdot \sin(2\pi \cdot (t - t_s))]})^{1/D}$$

où  $L_{\infty}$ ,  $L_t$ ,  $t$ ,  $K$ ,  $D$ , et  $t_0$  ont la même signification que dans l'équation de Von Bertalanffy généralisée et où  $C$  et  $t_s$  sont deux constantes dont la signification est la suivante :

- $C$ , paramètre sans dimension, est compris entre 0 (pas d'oscillation de croissance) et 1 (le taux de croissance  $dL/dt$  prend une valeur nulle une fois par an).  $C$  détermine donc l'amplitude des oscillations de croissance ;

- $t_s$  correspond au temps de départ de la première oscillation par rapport au temps  $t = 0$ .

On remarquera que la modification proposée par PAULY et GASCHUTZ module les oscillations de croissance par une fonction sinusoïdale de période un an, ce qui s'adapte parfaitement aux données observées pour l'Eperlan de Loire dont on observe qu'un seul ralentissement de croissance annuel lié à la période hivernale. Lorsque  $t = t_s + 1/2$ , on définit un "point hivernal" (Winter Point de PAULY et GASCHUTZ) correspondant au temps dans l'année où la croissance est la plus faible. Ceci se produit en général durant la période hivernale dans les régions tempérées, d'où le nom donné à ce point particulier. On note :  $WP = t_s + 1/2$ .

Dans le modèle de PAULY et GASCHUTZ, cinq paramètres sont donc à estimer :  $L_\infty$ ,  $K$ ,  $t_0$ ,  $C$  et  $WP$  (ou  $t_s$ ).

Leurs estimations, pour la croissance de l'Eperlan de Loire, ont été effectuées par régression linéaire multiple, à la suite de la méthode proposée par GASCHUTZ et al. (1980). Des méthodes d'estimation non linéaire pour ce modèle ont été discutées par HOENIG et HANUMARA (1983) et ont été aussi appliquées et discutées pour l'Eperlan de Loire à titre de comparaison avec la méthode précédente.

#### **4 - APPLICATION A L'EPERLAN DE LOIRE**

Après avoir montré qu'il existait une différence statistiquement significative dans la croissance des mâles et des femelles, on applique, dans ce paragraphe, les modèles exposés précédemment :

- le modèle de Schnute ;
- le modèle de Pauly et Gaschütz.

On analyse ensuite la croissance des cohortes observées durant la période d'étude. On donne aussi une description plus détaillée de la croissance du groupe 0 observé au cours de l'année 1983. Enfin, on applique à l'Eperlan des méthodes de détermination statistique de l'âge : l'analyse des histogrammes de longueur par la méthode ELEFAN I et la méthode de PETERSEN.

##### **4.1 - Test d'identité (ou de différence) de la croissance entre mâles et femelles**

A moins de ne s'intéresser qu'à la croissance globale de la population (mâles et femelles confondus), il convient de savoir si les mâles ont un type de croissance différent de celui des femelles.

Une méthode simple consiste par exemple à examiner la croissance moyenne de la population des mâles et à la comparer à celle des femelles. Pour l'Eperlan de Loire, le modèle de croissance moyenne choisi est celui de von Bertalanffy, traditionnellement utilisé en biologie des pêches (et par

exemple pour l'Eperlan par MURAWSKI et al. 1982 ) dont il est possible d'obtenir facilement une estimation statistique des paramètres et leurs écart-types.

Le modèle à donc pour forme :

$$L_t = L_{\infty} \cdot (1 - \exp[-K \cdot (t - t_0)])$$

où  $L_t$  = longueur à l'âge  $t$  et où  $L_{\infty}$ ,  $K$  et  $t_0$  sont les paramètres à estimer.

Cette équation peut s'écrire sous la forme :

$$\text{Log} (1 - L_t / L_{\infty}) = K \cdot t_0 - Kt$$

(il faut bien évidemment que toute valeur  $L_t$  soit inférieure à  $L_{\infty}$ ) qui est une équation linéaire de la forme  $Y = a + bX$ .

$$\begin{aligned} \text{où } Y &= \text{Log} (1 - L_t / L_{\infty}) \\ a &= K \cdot t_0 \\ b &= -K \end{aligned}$$

(et peut par exemple servir à estimer, par régression linéaire,  $K$  et  $t_0$  lorsque  $L_{\infty}$  est connu). La restructuration de l'équation de von Bertalanffy sous une forme linéaire a pour avantage la possibilité du calcul classique d'un coefficient de corrélation, mesurant l'adéquation du modèle aux données.

L'ajustement par les moindres carrés (effectué par exemple en régression linéaire) est une méthode d'usage très répandue. Cependant, cette méthode n'est optimale que sous une triple hypothèse :

- 1 - Normalité des résidus.
- 2 - Indépendance des résidus.
- 3 - Variance constante des résidus.

L'hypothèse 1 est rarement respectée mais a un impact faible sur la valeur des résultats. L'hypothèse 2 est la plus importante car elle conditionne les inférences statistiques (par le biais de la possibilité de calcul de variances).

Dans cette thèse, à chaque fois qu'il a été fait appel à une technique nécessitant un ajustement par les moindres carrés (régression linéaire, algorithme de TOMLINSON et ABRAMSON, 1961 ...), le contrôle de l'homoscédasticité (hypothèse 3) et l'absence d'autocorrélation (hypothèse 2) ont été vérifiés par les méthodes décrites et programmées par FOUCART et LAFAYE (1983).

Dans le cas de l'Eperlan de Loire,  $L_{\infty}$  a d'abord été estimé à l'aide de la méthode des moindres carrés par l'algorithme de TOMLINSON et ABRAMSON (1961). L'équation linéaire précédente a ensuite servi à calculer le coefficient  $R$  de corrélation, puisque l'on pouvait ainsi disposer d'une valeur de  $L_{\infty}$  obtenue par une méthode indépendante.

Les résultats sont les suivants :

- . Mâles :  $R = 0.931$  ( $n = 406$  couples [Lt, t])
- . Femelles :  $R = 0.943$  ( $n = 472$  couples [Lt, t])

Ces deux coefficients sont statistiquement non nuls au seuil 5 % indiquant que le modèle de von Bertalanffy décrit correctement la relation liant Lt à t.

Le modèle étant bien adapté aux données, reste à savoir si l'on constate une différence dans les modalités de la croissance entre mâles et femelles. Pour cela, il faut pouvoir comparer les valeurs de  $L_{\infty}$ , K et  $t_0$  pour chaque groupe de poissons.

La principale difficulté dans la résolution de ce type de problème vient du fait que les paramètres de croissance ne sont pas indépendants mais corrélés :  $L_{\infty}$ , K et  $t_0$  du modèle de von Bertalanffy sont souvent interdépendants et ne peuvent donc pas être estimés de façon indépendante (BAILEY, 1977). L'existence de covariances entre les paramètres rend les tests statistiques univariés usuels inefficaces.

GALLUCCI et QUINN (1979) ont proposé une restructuration de l'équation de von Bertalanffy qui combine les paramètres  $L_{\infty}$  et K en un seul paramètre pouvant être testé de façon usuelle mais  $t_0$  ne peut être associé à K et  $L_{\infty}$  afin de pouvoir adapter un test univarié (une telle combinaison de K,  $L_{\infty}$  et  $t_0$  est obligatoire lorsque toutes les corrélations entre ces coefficients sont significatives).

MISRA (1980) a récemment proposé un programme ordinateur permettant la comparaison statistique de plusieurs courbes de type von Bertalanffy. Malheureusement, les tests statistiques présentés sont en cours de révision par l'auteur et le programme doit subir une mise à jour importante (MISRA, comm. pers.). Aussi, sa méthode n'a pas été utilisée pour l'Eperlan de Loire.

Une alternative pour la comparaison simultanée des paramètres de croissance consiste à utiliser la statistique multivariée T2 de Hotelling.

#### 41.1 Le T2 de Hotelling

Le T2 de Hotelling permet en effet de tester simultanément les différences entre les valeurs des paramètres, même si ceux-ci sont fortement associés (covariances significatives). Ce test (multivarié) est donc beaucoup plus approprié que plusieurs tests univariés sur chaque paramètre.

Les conditions d'application du T2 sont :

- que les deux jeux des p paramètres (ici :  $L_{\infty}$ , K et  $t_0$  ; donc  $p=3$ ) proviennent de deux distributions p-multinormales

- que les deux matrices de variance - covariance (ici celle des mâles et des femelles) soient égales.

La première condition peut être vérifiée en utilisant les valeurs du "skewness" (b1) ou du "kurtosis" (b2) calculés pour des distributions multivariées. La méthode est donnée par MARDIA (1974), on calcule (par exemple en utilisant le "kurtosis") la valeur de la statistique B suivante :

$$B = n.(b2 - p.(p+2)) / (8.p.(p+2))$$

où n = nombre d'échantillons

$$b2 = \text{"kurtosis" multivarié} \\ = (1/n) \cdot \sum_{i=1}^n [(X_i - \bar{X})' \cdot S^{-1} \cdot (X_i - \bar{X})]^2$$

$X_i$  représente le vecteur des paramètres pour l'échantillon  $i$  tandis que  $\bar{X}$  est le vecteur moyen des paramètres, calculé sur les  $n$  échantillons.  $S$  est la matrice de covariance entre les différents  $X_i$ .

L'hypothèse nulle de multinormalité est rejetée au seuil  $\alpha$  si :

$$B > z (\alpha/2) \quad \text{où } z \text{ est lu dans la table de loi normale pour la probabilité } \alpha/2$$

Un test équivalent existe avec le calcul du "skewness" (voir MARDIA, 1974 ou HOENIG et HANUMARA, 1983 pour le détail des calculs).

Ces deux tests supposent cependant de disposer de plusieurs échantillons (notés  $n$  dans la formule de  $B$ ) des  $p$  paramètres, pour pouvoir mener à bien les calculs. On peut par exemple les obtenir par simulation. Ceci a été fait pour l'Eperlan de Loire pour qui on a effectué 35 simulations afin d'avoir 35 triplés des paramètres  $L_\infty$ ,  $K$  et  $t_0$ . On a ainsi obtenu deux matrices ( $35 \times 3$ ), une pour les mâles et une pour les femelles, contenant les valeurs des paramètres.

Prenons par exemple le cas des mâles. A partir de la matrice précédente, on a calculé la matrice  $S$  de variance - covariance. On a ensuite calculé le "kurtosis"  $b2$  puis la statistique  $B$  qui lui est associé. On a trouvé  $B = 1.86$  ( $< z [0.025]$ ). L'hypothèse de la multinormalité n'est donc pas rejetée. Un calcul analogue a été effectué pour les femelles.

La deuxième condition (égalité des matrices de covariance) peut être vérifiée à l'aide d'un test statistique décrit par MORRISON (1976). On calcule la statistique  $MC^{-1}$  :

$$MC^{-1} = \sum_{i=1}^2 (N_i - 1) \cdot \text{Log} |S| - \sum_{i=1}^2 (N_i - 1) \cdot \text{Log} |S_i|$$

où Log représente le Logarithme Népérien, S1 et S2 les deux matrices de covariance estimées des deux populations p-multinormales (N1 observations) et S est la matrice "commune" que l'on calcule comme :

$$S = [(N1-1).S1 + (N2-1).S2] / (N1+N2-2)$$

La quantité  $MC^{-1}$  est approximativement distribuée comme un Chi-deux à  $p(p+1)/2$  degrés de liberté et est sensible aux écarts à la multinormalité (BOX, 1953).

Dans le cas de l'Eperlan de Loire où les courbes de croissance des mâles et des femelles ont été estimées à l'aide de 408 et 472 observations respectivement (voir les valeurs numériques des paramètres au paragraphe 41.2), la quantité  $MC^{-1}$  vaut :

$$\begin{aligned} MC^{-1} &= (408 + 472).Log|S| - 408.Log|S1| - 472.Log|S2| \\ \text{soit } MC^{-1} &= 1.207 \end{aligned}$$

Cette valeur est inférieure au Chi-deux tabulé pour  $\alpha = 0.05$  et 6 degrés de liberté (Chi-deux = 12.59) et donc, les deux matrices de variance - covariance des mâles et des femelles peuvent être considérées comme égales.

Sous ces conditions (multinormalité et égalité des deux matrices de variance-covariance), le T2 de Hotelling peut être calculé de la façon suivante (BERNARD, 1981) :

$$T2 = [N1.N2 / (N1+N2)] . [P1-P2]' . S^{-1} . [P1-P2]$$

où

- N1 et N2 sont le nombre de poissons dans chaque groupe

$$- P1 = \begin{bmatrix} L_{\infty} (1) \\ K (1) \\ to(1) \end{bmatrix} \quad \text{et} \quad P2 = \begin{bmatrix} L_{\infty} (2) \\ K (2) \\ to(2) \end{bmatrix}$$

-  $S^{-1}$  est l'inverse de la matrice S définie préalablement.

On calcule ensuite la quantité :

$$To2 = [p.(N1+N-2) / N1+N2-4] . F[\alpha, (p, N1+N2-4)]$$

où F est obtenu dans une table de Fisher pour p et  $N1 + N2 - 4$  degrés de libertés, au seuil  $\alpha$ .

Si  $T2 > To2$ , alors on rejette l'hypothèse nulle de l'égalité des paramètres. Dans le cas contraire, la croissance entre les deux groupes de poissons peut être statistiquement considérée comme semblable.

MORISSON (1976) donne les formules de calcul des intervalles de confiance entre les paramètres :

$$(P_{1j} - P_{2j}) \pm \sqrt{[(N_1 + N_2)/(N_1 \cdot N_2) \cdot S_{jj} \cdot T_{02}]}$$

où  $S_{jj}$  représente le terme diagonal de rang  $j$  dans la matrice de covariance et  $P_{1j}$  et  $P_{2j}$  sont les paramètres des deux groupes de poissons (par exemple,  $i$ =mâles,  $j$ =femelles)  
(ici  $P_{11} = L_{\infty}(1)$  ;  $P_{12} = K(1)$  ;  $P_{13} = t_0(1)$ ).

Pour connaître l'influence relative des divers paramètres sur les différences de croissance constatées entre les deux groupes de poissons, il suffit de calculer, pour chaque paramètre, la quantité :

$$F_0 = [N_1 \cdot N_2 \cdot (N_1 + N_2 - 4) \cdot (P_{1j} - P_{2j})^2] / [3 \cdot (N_1 + N_2) \cdot (N_1 + N_2 - 2) \cdot S_{jj}]$$

Pour un type de paramètre, plus  $F_0$  est grand et plus l'influence du paramètre sur les différences dans les modalités de croissance des deux groupes de poissons est importante. Le  $F_0$  est significatif (c'est-à-dire qu'à ce moment là, le paramètre considéré est déterminant dans les différences de croissance) si  $F_0 > F[\alpha, (p, N_1 + N_2 - 4)]$ .

#### Remarques

- 1- Dans le cas de la non égalité des deux matrices de variance - covariance  $S_1$  et  $S_2$ , TIMM (1975) propose un  $T_2$  modifié :

$$T_{2v} = [P_1 - P_2]' \cdot [S_1 + S_2]^{-1} \cdot [P_1 - P_2]$$

et l'on rejette l'hypothèse nulle de l'égalité des paramètres si  $T_{2v} \geq \text{Chi-deux}(\alpha, p)$ . ITO et SCHULL (1964) ont toutefois montré que si  $N_1$  et  $N_2$  étaient égaux, des matrices de variances - covariance inégales n'affectaient pas la puissance du test  $T_2$ . L'inégalité de la taille des échantillons est cependant plus que coutumière en biologie...

- 2- D'autre part, de grands échantillons augmentent la robustesse du test vis-à-vis de la non normalité des paramètres (BERNARD, 1981).
- 3- Le  $T_2$  de Hotelling proposé ici ne fait pas l'unanimité parmi les chercheurs. On pourra consulter MISRA et SMITH (1982) pour une critique de la méthode ainsi que la réponse de BERNARD à celle-ci (BERNARD, 1982).

#### 41.2 Résultats pour l'Eperlan de Loire

L'estimation des paramètres pour les mâles (406 couples  $L_t$ ,  $t$ ) et les femelles (472 couples  $L_t$ ,  $t$ ) ont été effectuées en utilisant l'algorithme de TOMLINSON et ABRAMSON (1961) (méthode des moindres carrés).

L'âge des poissons a été déterminé par examen des écailles. On a fixé la date de naissance au 15 mars. Ainsi, connaissant la date de capture de chaque poisson et son âge absolu en année (donné par les écailles), il a été possible d'attribuer à chaque poisson un âge en mois.

Les résultats des calculs sont les suivants ( $L_{\infty}$  est en mm et  $t_0$  en mois) :

<p><u>Femelles</u> : <math>L_{\infty} = 331.63</math>  <math>K = 0.035</math>  <math>t_0 = -0.993</math></p>	<p><u>Mâles</u> : <math>L_{\infty} = 377.67</math>  <math>K = 0.026</math>  <math>t_0 = -3.1265</math></p>
----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Matrices de variance - covariance :

Femelles

	$L_{\infty}$	$K$	$t_0$
$L_{\infty}$	387.0217	-0.07974696	-9.149479
$K$		0.000016784	0.002031243
$t_0$			0.28890070

Mâles

	$L_{\infty}$	$K$	$t_0$
$L_{\infty}$	2563.249	-0.2968441	-43.919006
$K$		0.0000346369	0.005260566
$t_0$			0.88340220

Les courbes de croissance sont représentées à la figure 73. L'ensemble des couples âge - longueur est dessiné. Les carrés symbolisent les points moyens pour chaque âge mais n'ont pas servi à la construction de la courbe.

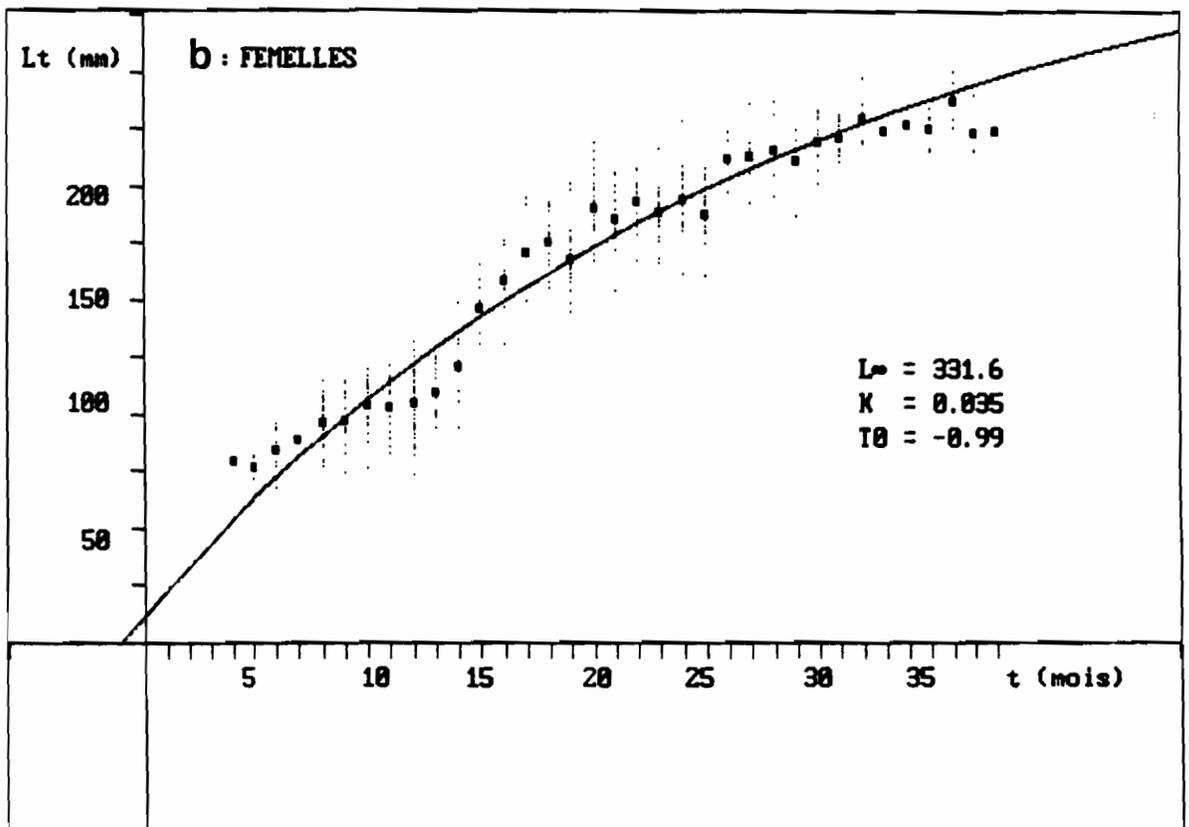
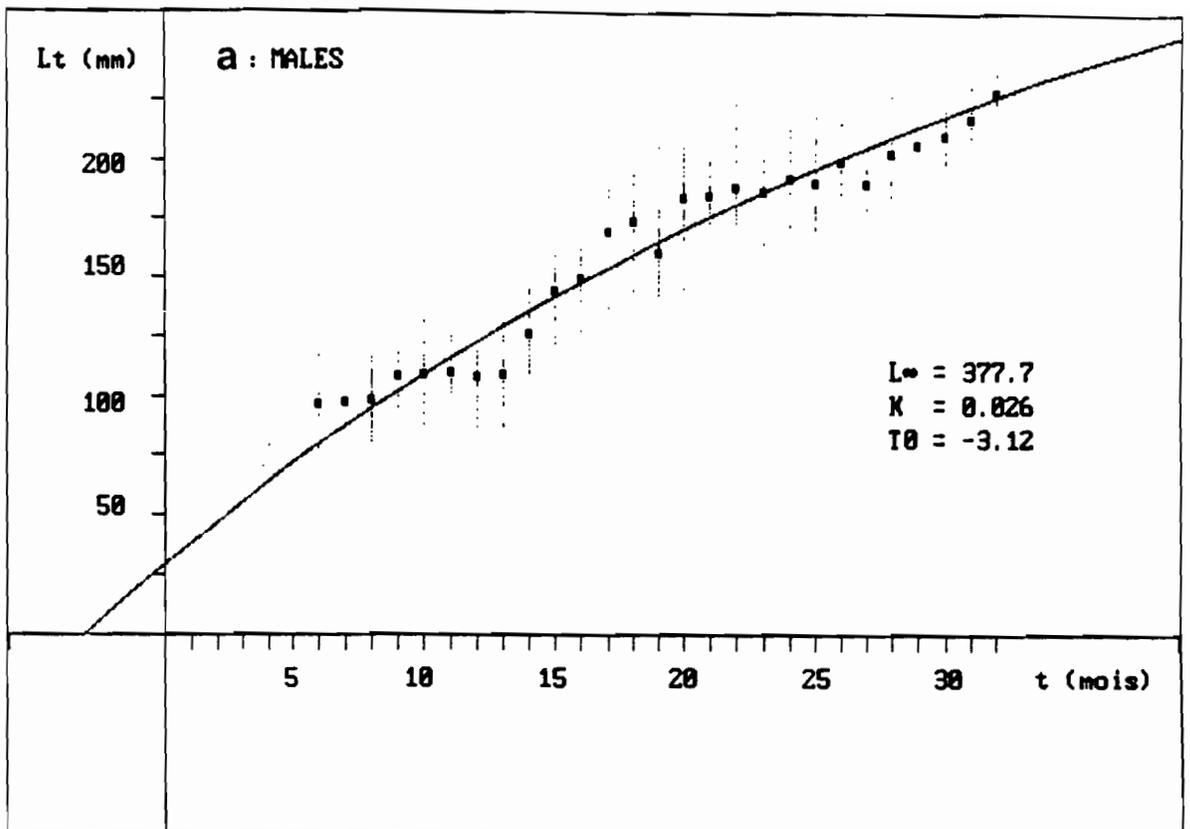
La multinormalité des paramètres et l'égalité des matrices de variance - covariance ayant été précédemment vérifiées, on a calculé :

$T_2 = 12395.03$   
 $To_2 = 7.8268$

$T_2 > To_2$ , on peut donc conclure à la dissimilarité de la croissance entre mâles et femelles.

Les intervalles de confiance, au seuil  $\alpha = 0.05$ , des différences entre paramètres des mâles (m) et de femelles (f) sont :

	m	-	f	
-53.117	$<$	$L_{\infty}$	-	$L_{\infty}$ -38.956
8.267 E -03	$<$	$K$	-	$K$ 0.01017
1.990	$<$	$t_0$	-	$t_0$ 2.274



**Figure 73 :** Ajustement d'une courbe de von Bertalanffy à la croissance linéaire des Eperlans de Loire. Les paramètres sont estimés par la méthode des moindres carrés de TOMLINSON et ABRAMSON (1961).  
 a - mâles (406 couples Lt, t) ;  
 b - femelles (472 couples Lt, t).

Les  $F_0$  critiques sont de :

$L_\infty$  :  $F_0 = 110.07$   
 $K$  :  $F_0 = 245.74$   
 $t_0$  :  $F_0 = 584.07$

et sont tous significatifs ( $F(0.05) = 2.6 < F_0$ ).

Les trois paramètres  $L_\infty$ ,  $K$  et  $t_0$  sont donc tous déterminants dans les différences observées entre mâles et femelles. De plus,  $t_0$  est le plus significatif ( $F_0$  le plus grand),  $L_\infty$  le moins significatif ( $F_0$  le plus petit).

Les mâles ayant une croissance différente de celle des femelles, il convient donc, en toute rigueur, de séparer ces deux groupes de poissons lors des calculs relatifs à la croissance, bien que les paramètres  $L_\infty$ ,  $K$  et  $t_0$  paraissent, du premier abord, assez semblables.

#### 4.2 - Le Modèle de SCHNUTE

Deux populations statistiques sont donc prises en compte : d'une part celles des mâles définie par 406 couples âge-longueur et d'autre part celles des femelles, définie par 472 couples âge-longueur.

Afin d'écourter les temps de calcul (la méthode du simplexe, qui procède par itérations successives sur l'ensemble des couples  $(L_t, t)$ , ayant été programmée sur le micro ordinateur du laboratoire), seuls ont été pris en compte les points moyens (longueur moyenne à un âge donné), ce qui réduit considérablement le nombre de couples entrant dans les calculs (environ 30 à 40 pour chaque population). Toutefois, afin de ne pas trop biaiser les résultats par cette perte d'information, chaque point moyen a été pondéré par le nombre de poissons entrant dans la définition de chaque moyenne.

##### 42.1 Le cas des mâles

###### a - Modèle complet, à quatre paramètres

Les deux longueurs initiales définies par l'utilisateur en début de calcul sont :  $Y_1 = 109$  mm pour un âge de 9 mois et  $Y_2 = 228$  mm pour un âge de 32 mois. 27 points moyens sont utilisés.

L'estimation des paramètres par la méthode du simplexe a donné les résultats suivants :

$Y_1$	$Y_2$	a	b
104.08	215.09	0.201	-3.359

et une valeur de  $S_1 = 1860.06$ .

On constate que les valeurs calculées de  $Y_1$  et  $Y_2$  sont proches de celles données en entrée au modèle, indiquant une bonne adéquation de celui-ci.

La liste étendue des paramètres associés au modèle de croissance est la suivante :

Z1	Z2	$Y_\infty$	$t_0$	$Y^*$	$Z^*$	Région
$5.71 \cdot 10^{-2}$	$1.92 \cdot 10^{-2}$	222.24	Non défini	143.32	$4.61 \cdot 10^{-2}$	8

La courbe de croissance des mâles est donc une courbe en S avec une asymptote à 222.24 cm et un point d'inflexion à 143.32 cm. Le paramètre  $t_0$  n'étant pas défini, cette courbe (du type n° 8 de la figure 71) ne peut pas être assimilée à une courbe de von Bertalanffy. Cependant, vu l'allure proche de ces deux types de courbes, on peut penser que le sous-modèle défini par la courbe de von Bertalanffy peut être ajusté aux données. On a testé cette hypothèse :

b - Modèle réduit à 3 paramètres : courbe de von Bertalanffy

Le modèle de Schnute inclut comme sous-modèle celui de von Bertalanffy. Il suffit de forcer la valeur de  $b$  à 1 et d'estimer les trois paramètres restant :  $a$ ,  $Y_1$  et  $Y_2$ .

Les calculs d'estimation ont fourni les valeurs suivantes :

$Y_1$	$Y_2$	$a$	$b$
105.98	222.61	$2.654 \cdot 10^{-2}$	1 (fixé)

avec une valeur de  $S_1 = 2114.43$ .

Les valeurs de  $Y_1$  et  $Y_2$  estimées par le programme sont, là encore, proches des valeurs initiales fournies en aval des calculs. Le modèle de croissance du type von Bertalanffy choisi semble donc être adéquat.

Les valeurs de  $t_0$  et  $Y_\infty$  associées à ce modèle sont respectivement de -4.08 et 361.22. La valeur de  $Y_\infty$  (c'est-à-dire de  $L_\infty$ , longueur asymptotique) est plus élevée que celle trouvée avec le modèle de Schnute à 4 paramètres ( $L_\infty = 222.24$ ), qui est beaucoup plus proche des valeurs maximales des longueurs observées sur le stock des mâles. Les valeurs de  $t_0$  et  $L_\infty$  sont proches de celles estimées par la méthode des moindres carrés de TOMLINSON et ABRAMSON (cf. paragraphe 41.2). De même, la valeur de  $K$  correspondant, calculée d'après SCHNUTE (1982), et qui vaut 0.0265, est très proche du  $K$  estimé précédemment.

Reste à savoir si le modèle de Schnute à 3 paramètres peut être accepté comme une alternative correcte au modèle général à 4 paramètres. Pour cela, on a calculé la statistique F comme cela a été exposé précédemment. On a :

$$F = [2114.43 - 1860.06] / 1 / [1860.06 / (27 - 4)] = 3.145$$

On compare cette valeur à un F de Fisher tabulé à 1 et 23 degrés de liberté. Au seuil 0.05, cette valeur est de 4.28.

On a donc  $F(\text{calculé}) < 4.28$  - L'hypothèse nulle testée ( $b = 1$ ) peut donc être retenue. Le modèle de von Bertalanffy est donc adéquat pour les données de croissance des mâles.

Les deux courbes (modèle de Schnute à 4 paramètres et sous-modèle à 3 paramètres, de type von Bertalanffy) sont représentées à la figure 74 a. L'ajustement semble correct dans les deux cas. Cependant, dans l'intervalle des longueurs observées, le modèle complet reste le plus performant. Dans les fortes valeurs, le modèle de von Bertalanffy ne s'ajuste pas correctement aux données en raison de la valeur de  $L_{\infty}$  un peu trop élevée. Il reste, par contre, plus réaliste au niveau des faibles longueurs.

#### 42.2 Le cas des femelles

##### a - Modèle complet, à quatre paramètres

La même procédure que pour les mâles a été utilisée. 45 couples "moyens" ( $L_t, t$ ) sont pris en compte. Les valeurs initiales de  $Y_1$  et  $Y_2$  définies par l'utilisateur sont respectivement de 110 mm (pour un âge de 10 mois) et 238 mm (pour un âge de 36 mois). L'estimation des paramètres par la méthode du simplexe a donné les résultats suivants :

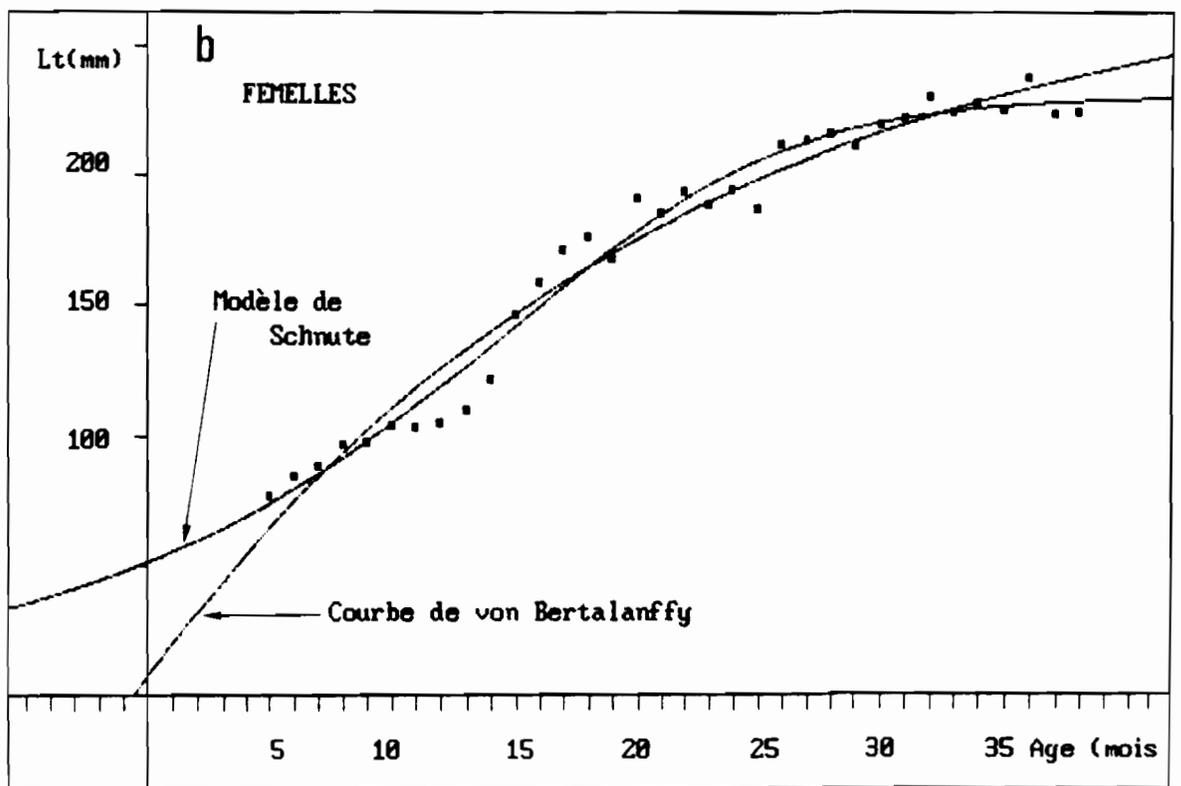
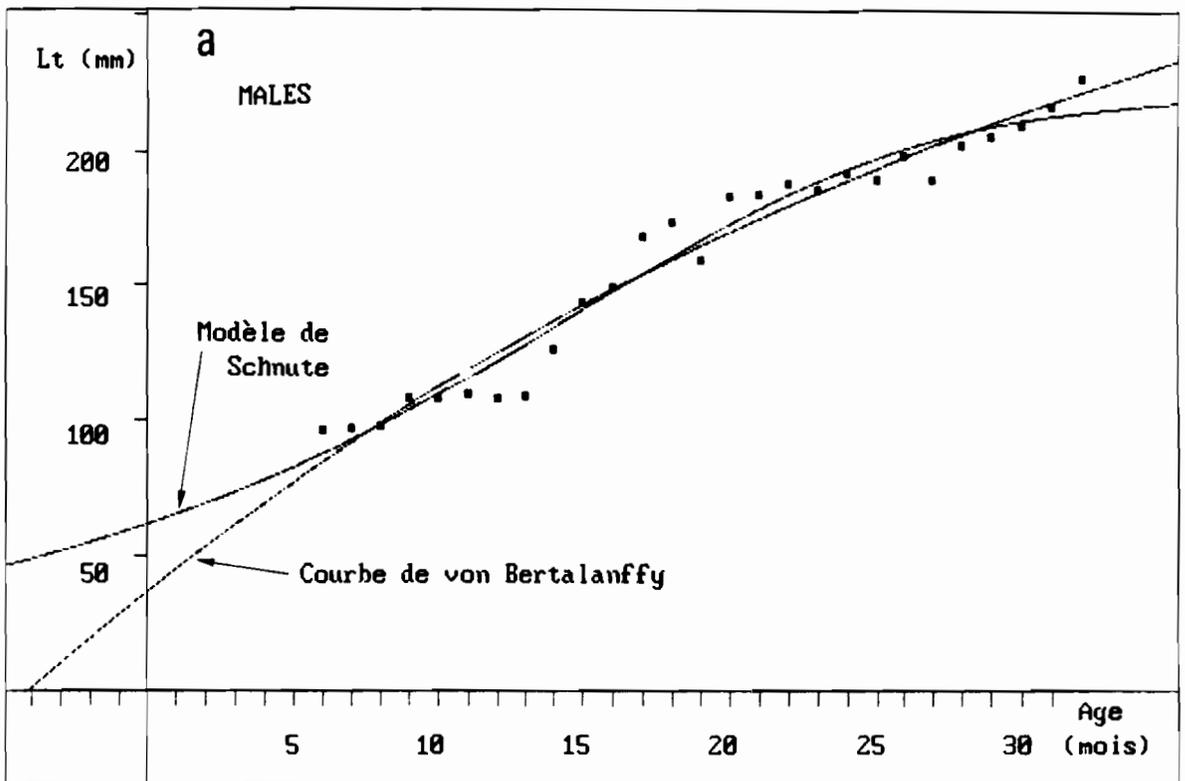
$Y_1$	$Y_2$	a	b
104.69	227.62	0.198	-2.635

et une valeur de  $S_1 = 2086.704$ .

Les valeurs de  $Y_1$  et  $Y_2$  estimées par le programme sont proches des valeurs initiales fournies en entrée, indiquant que le modèle semble être adéquat.

La liste étendue des paramètres associés au modèle de croissance ainsi défini est la suivante :

$Z_1$	$Z_2$	$Y_{\infty}$	$t_0$	$Y^*$	$Z^*$	Région
$6.60 \cdot 10^{-2}$	$2.91 \cdot 10^{-3}$	231.04	Non défini	141.57	$5.47 \cdot 10^{-2}$	8



**Figure 74** : Ajustement du modèle général de Schnute (modèle à 4 paramètres et modèle "réduit" à trois paramètres de Von Bertalanffy) à la croissance linéaire des Eperlans de Loire.

a - mâles.

b - femelles.

La courbe de croissance des femelles est donc du même type (région 8) que celle des mâles.

C'est une courbe en S avec une asymptote à 231.04 cm et un point d'inflexion à 141.57 cm. Comme pour les mâles, le paramètre  $t_0$  n'est pas défini dans ce modèle à 4 paramètres.

On a cependant cherché à savoir si un sous-modèle à trois paramètres de type von Bertalanffy peut être approprié.

b - Modèle réduit à 3 paramètres : courbe de von Bertalanffy

En fixant la valeur de  $b$  à 1, les calculs d'estimation ont fourni les valeurs suivantes :

Y1	Y2	a	b
110.50	233.80	$4.578 \cdot 10^{-2}$	1 (fixé)

avec une valeur de  $S_1 = 2368.42$ .

Là encore, les valeurs de Y1 et Y2 calculées sont proches des valeurs initiales imposées. La valeur calculée de l'asymptote est, pour le modèle de von Bertalanffy de 287.69. Cette valeur est plus élevée que celle trouvée avec le modèle de Schnute à 4 paramètres ( $L_\infty = 231.04$ ) qui est beaucoup plus proche des valeurs des longueurs maximales observées sur le stock des femelles. La valeur de  $t_0$  vaut -0.586. Les valeurs de  $L_\infty$  et  $t_0$  sont, là encore, proches de celles estimées par la méthode des moindres carrés de TOMLINSON et ABRAMSON (cf. paragraphe 41.2). Il en est de même de  $K$ , qui vaut, dans le modèle de SCHNUTE, 0.046.

On a calculé le test F pour savoir si le modèle de von Bertalanffy pouvait, pour les femelles, être adopté pour la description de la croissance.

On trouve :

$$F = [(2368.42 - 2086.704) / 1] / [2086.704 / (34 - 4)]$$

soit  $F = 4.05$

Or, le F de Fisher à 1 et 30 d.d.l vaut, au seuil 0.05, 4.17. Le F calculé étant inférieur au F tabulé, l'hypothèse nulle ( $b = 1$ ) peut donc être retenue. Le modèle de von Bertalanffy est donc adéquat pour la description de la croissance des femelles.

Les deux courbes (modèle de Schnute à 4 paramètres et sous-modèle à 3 paramètres de type von Bertalanffy) sont représentées à la figure 74 b. On constate que l'ajustement est correct dans les deux cas. Cependant, le modèle complet reste mieux descriptif dans l'intervalle des données observées. Le modèle de von Bertalanffy semble toutefois plus réaliste dans la prédiction des longueurs aux âges les plus jeunes. En ce qui concerne les âges les plus vieux, le modèle de von Bertalanffy devient moins performant en raison de la valeur un peu forte de  $L_\infty$ . Le modèle complet de Schnute semble ici mieux adapté à la description et la prédiction de la croissance

des individus les plus âgés puisque la valeur de  $L_{\infty}$  correspondante est très proche des valeurs observées. En ce sens, ce modèle est biologiquement plus réaliste pour les fortes valeurs.

#### 42.3 Conclusion sur le modèle de Schnute

Le modèle de croissance général proposé par SCHNUTE inclut plusieurs anciens modèles comme cas particuliers. Notamment, un sous-modèle possible est celui de von Bertalanffy, d'un usage courant en biologie halieutique. Le modèle général comporte 4 paramètres à estimer, dont l'interprétation biologique reste relativement simple. De plus, ces paramètres sont toujours statistiquement stables et les sous-modèles correspondent simplement à des valeurs limites des paramètres. Ainsi, un tel modèle général détermine automatiquement la meilleure courbe possible qui puisse décrire les données de croissance.

Dans le cas de l'Eperlan de Loire, ce modèle aboutit à la construction de courbes en S caractéristiques de la croissance des poissons. Ces courbes peuvent donc être considérées comme les meilleures possibles dans la description des données de croissance des mâles et des femelles. Ces modèles généraux (à quatre paramètres), présentant une asymptote et un point d'inflexion. Cependant, la valeur de  $t_0$  (temps hypothétique où la longueur du poisson est nulle) n'est pas définie dans ce type de courbe. Aussi, il peut être judicieux d'essayer d'adapter un modèle connu et d'usage courant dans la description de la croissance des poissons : celui de von Bertalanffy, dont la courbe représentative se rapproche beaucoup de celle déterminée par le modèle général à 4 paramètres, si ce n'est que le paramètre  $t_0$  est, dans ce cas précis, totalement déterminé. Les calculs ont montré que, pour les mâles comme pour les femelles, le modèle de von Bertalanffy (sous-modèle de Schnute à 3 paramètres) conserve une bonne adéquation aux données. Aussi, même si la croissance est, en toute rigueur, moins bien décrite avec ce sous-modèle, elle reste néanmoins tout à fait cohérente.

### 4.3 - Le Modèle de PAULY et GASCHÜTZ

#### 43.1 Estimation des paramètres

Deux méthodes peuvent être utilisées : l'estimation linéaire et non linéaire des paramètres.

##### a - estimation linéaire des paramètres :

C'est la méthode utilisée par PAULY et GASCHÜTZ (1979) ou GASCHÜTZ et al. (1980).

Elle consiste à linéariser l'équation saisonnière de von Bertalanffy afin d'en estimer, par regression linéaire multiple, les paramètres.

L'équation de Pauly et Gaschütz peut en effet se mettre sous la forme :

$$\text{Log} \left[ 1 - \frac{L_t}{L_\infty} \right] = -K.D. \left[ t - t_0 + \frac{C}{2\pi} \sin(2\pi.t) \cos(2\pi.ts) - \frac{C}{2\pi} \sin(2\pi.ts) \cos(2\pi.t) \right] + e$$

qui a la forme  $Y = a + b_1.X_1 + b_2.X_2 + b_3.X_3 + e$  où  $e$  est une variable aléatoire normale, de variance  $\sigma^2$  avec :

$$\begin{aligned} Y &= \text{Log} \left[ 1 - \left( \frac{L_t}{L_\infty} \right) \right] \\ X_1 &= t \\ X_2 &= \sin(2\pi.t) \\ X_3 &= \cos(2\pi.t) \\ a &= K.D.t_0 \\ b_1 &= -K.D \\ b_2 &= -K.D. \frac{C}{(2\pi)} \cos(2\pi.ts) \\ b_3 &= K.D. \frac{C}{(2\pi)} \sin(2\pi.ts) \end{aligned}$$

Les estimations de  $a$ ,  $b_1$ ,  $b_2$ ,  $b_3$  sont obtenus par regression linéaire multiple.  $L_\infty$  est déterminé par approximations successives comme étant la valeur qui maximise le coefficient de corrélation multiple  $R^2$ . Les valeurs de  $a$ ,  $b_1$ ,  $b_2$  et  $b_3$  correspondantes sont alors calculées, d'où on tire :

$$\begin{aligned} K &= -b_1 \\ t_0 &= -a / b_1 \\ C &= 2\pi \cdot b_3 / [K \cdot \sin(2\pi.ts)] \\ \text{et } ts &= (1/2\pi) \cdot \text{arc tan}(-b_3 / b_2) \end{aligned}$$

#### Remarques

- . si  $C > 1$  (ce qui signifie que la longueur du poisson diminue pendant un certain temps dans l'année, ce qui est peu probable) alors on pose  $C = 1$  (arrêt total de la croissance pendant une période de l'année);
- . si  $C < 0$  alors on pose  $C = +C$  et  $ts = ts + 0.5$

#### b - estimation non linéaire des paramètres :

Comme le soulignent HOENIG et HANUMARA (1983), la linéarisation du modèle implique que la variance des longueurs diminue lorsque le poisson grandit, (ces auteurs montrent en effet que  $\text{Var}(L_t) = (L_\infty - L_t)^2 \cdot \sigma^2$ ), ce qui n'est pas toujours le cas (RICKER, 1975), même pour l'Eperlan de Loire (cf. paragraphe 11.2 précédent). C'est pourquoi, l'estimation non linéaire des paramètres, en permettant de choisir la structure du terme d'erreur  $e$  (par exemple,  $\sigma^2$  ;  $\sigma^2.t$  ;  $\sigma^2\sqrt{t}$ ...) peut remédier à cet état de fait. De plus, l'estimation non linéaire permet le calcul simultané de tous

les paramètres  $L_{\infty}$ , K,  $t_0$ ,  $t_s$  et C ( $L_{\infty}$  n'est donc plus déterminé par approximations).

Les deux méthodes d'estimation (linéaire et non linéaire) ont été utilisées pour le calcul de la croissance de l'Eperlan de Loire et ont été comparées, à titre d'exercice (voir les résultats dans le prochain paragraphe).

43.2 Calcul de la matrice de variance - covariance des paramètres

Le programme d'estimation non linéaire des paramètres que l'on a mis au point ne donne pas la matrice de variance - covariance. Aussi l'a-t'on calculé à l'aide des résultats classiques de régression multilinéaire (première méthode d'estimation des paramètres), où cette matrice est donnée par :

$$\sigma^2 \cdot [X' \cdot X]^{-1}$$

où X est la matrice des observations pour chaque variable  $X_1, X_2 \dots X_n$  (ici  $n = 4$  puisqu'on s'intéresse aux 4 paramètres K,  $t_0$ ,  $t_s$  et C) et  $\sigma^2$  est la variance résiduelle des Y.

Connaissant ainsi la matrice de variance - covariance des estimateurs  $b_0, b_1, b_2$  et  $b_3$ , on calcule les variances et covariances entre K,  $t_0$ ,  $t_s$  et C à l'aide des formules suivantes :

- .  $V(K) = V(b_1)$
- .  $V(t_0) = (1/b_1^2) \cdot V(b_0) + ((b_0^2) / (b_1^4)) \cdot V(b_2) - (2 \cdot b_0) / (b_1^3) \cdot \text{cov}(b_0, b_1)$
- .  $V(t_s) = [\cos^4(2 \cdot \pi \cdot t_s) / (4 \cdot \pi^2)] \cdot [(b_3/b_2)^2] \cdot [V(b_3) / (b_3^2) + V(b_2) / (b_2^2) - 2 \text{cov}(b_3, b_2) / (b_3 \cdot b_2)]$
- .  $\text{cov}(K, t_s) = [\cos^2(2 \cdot \pi \cdot t_s) / (2 \cdot \pi)] \cdot [\text{cov}(b_1, b_3) / b_2 - (b_3 / (b_2^2)) \cdot \text{cov}(b_1, b_2)]$
- .  $\text{cov}(K, C) = 2 \cdot \pi / (K \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot t_s)) \cdot [-(C / 2 \cdot \pi) \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot t_s) \cdot V(K) - K \cdot C \cdot \text{cov}(K, t_s) \cdot \cos(2 \cdot \pi \cdot t_s) - \text{cov}(b_1, b_3)]$
- .  $V(C) = [(4 \cdot \pi^2) / (K^2 \cdot (b_2^2 + b_3^2))] \cdot [b_2^2 \cdot V(b_2) + b_3^2 \cdot V(b_3) + 2 \cdot b_2 \cdot b_3 \cdot \text{cov}(b_2, b_3)] + (C^2 / K^2) \cdot V(K) + 2 \cdot C \cdot V(K) / K - 2 \text{cov}(K, C)$
- .  $\text{cov}(K, t_0) = - (b_0 \cdot V(b_1) / b_1^2) + (1/b_1) \cdot \text{cov}(b_0, b_1)$
- .  $\text{cov}(t_0, t_s) = [\cos^2(2 \cdot \pi \cdot t_s) / (2 \cdot \pi)] \cdot [\text{cov}(b_0, b_3) / (b_1 \cdot b_2) - b_3 \cdot \text{cov}(b_0, b_2) / b_1 \cdot (b_2^2) - b_0 \cdot \text{cov}(b_1, b_3) / ((b_1^2) \cdot b_2) + b_0 \cdot b_3 \cdot \text{cov}(b_1, b_2) / (b_1^2 \cdot b_2^2)]$

$$\begin{aligned} \cdot \text{cov}(ts, C) &= [2.\pi.\cos^2(2.\pi.ts) / (K^2.C)] . [(b3/b2).(V(b2) \\ &\quad - V(b3)) + ((b3^2/b2^2) - 1).cov(b2, b3)] \\ \cdot \text{cov}(to, C) &= [4.\pi^2 / (b1.(K^2).C)] \\ &\quad . [b2.cov(bo, b2) + b3.cov(bo, b3) \\ &\quad - (bo.b3/b1).cov(b1, b2) - (bo.b3/b1).cov(b1, b3)] \end{aligned}$$

### 43.3 Résultats pour l'Eperlan de Loire

Deux modèles ont été ajustés : d'une part, une courbe de von Bertalanffy saisonnière non généralisée ( $D = 1$ ) et d'autre part, une courbe de von Bertalanffy généralisée ( $D \neq 1$ ). Pour les mâles, 406 couples âge - longueur ont été utilisés ; pour les femelles, 472 couples.

Dans le deuxième cas,  $D$  a été calculé selon l'équation empirique de Pauly (voir paragraphe 33.1).

Pour les mâles,  $W_{max} = 85$  g d'où  $D = 0.770528$   
 Pour les femelles,  $W_{max} = 100$  g d'où  $D = 0.7629601$

#### d - Courbes non généralisées ( $D = 1$ ) :

Les résultats de l'estimation linéaire des paramètres sont les suivants ( $L_{\infty}$  est en mm,  $to$  et  $ts$  en mois) :

	Mâles	Femelles
Couples (Lt, age)	406	472
$L_{\infty}$	299.1481	273.0605
K	0.50219	0.673136
$to$	$-4.5787 \cdot 10^{-2}$	$9.85188 \cdot 10^{-2}$
C	0.65552	0.77179
$ts$	0.386113	0.302897
$R^2$	0.90013	0.931526

#### Matrices de variance - covariance :

	<u>Mâles</u>			
	K	$to$	C	$ts$
K	0.000086949	0.000008118	-0.000014982	0.000055851
$to$		0.000097911	-0.000009290	0.000005214
C			0.006584837	0.000045030
$ts$				0.000705888

Femelles

	K	to	C	ts
K	0.000107226	-0.000015170	-0.000090575	0.000033668
to		0.000111152	0.000004947	-0.000004763
C			0.007978327	-0.000061837
ts				0.000511522

Les représentations graphiques des courbes de croissance sont données par la figure 75 (les carrés noirs qui représentent les points moyens illustrent seulement le graphique car ils n'ont pas participé à l'élaboration mathématique des courbes).

Les résultats numériques montrent que dans les deux cas, l'ajustement est bon (coefficients R de corrélation élevés). La question pourrait être posée de savoir si les courbes saisonnières décrivent mieux la croissance observée que les courbes de von Bertalanffy ordinaires que l'on a déjà calculé sur les mêmes jeux de données. Pour cela, on peut par exemple tester si la valeur de C (sous l'hypothèse d'une distribution normale de ce paramètre) est statistiquement nulle (c'est-à-dire si le modèle saisonnier, plus complexe, donne une meilleure adéquation).

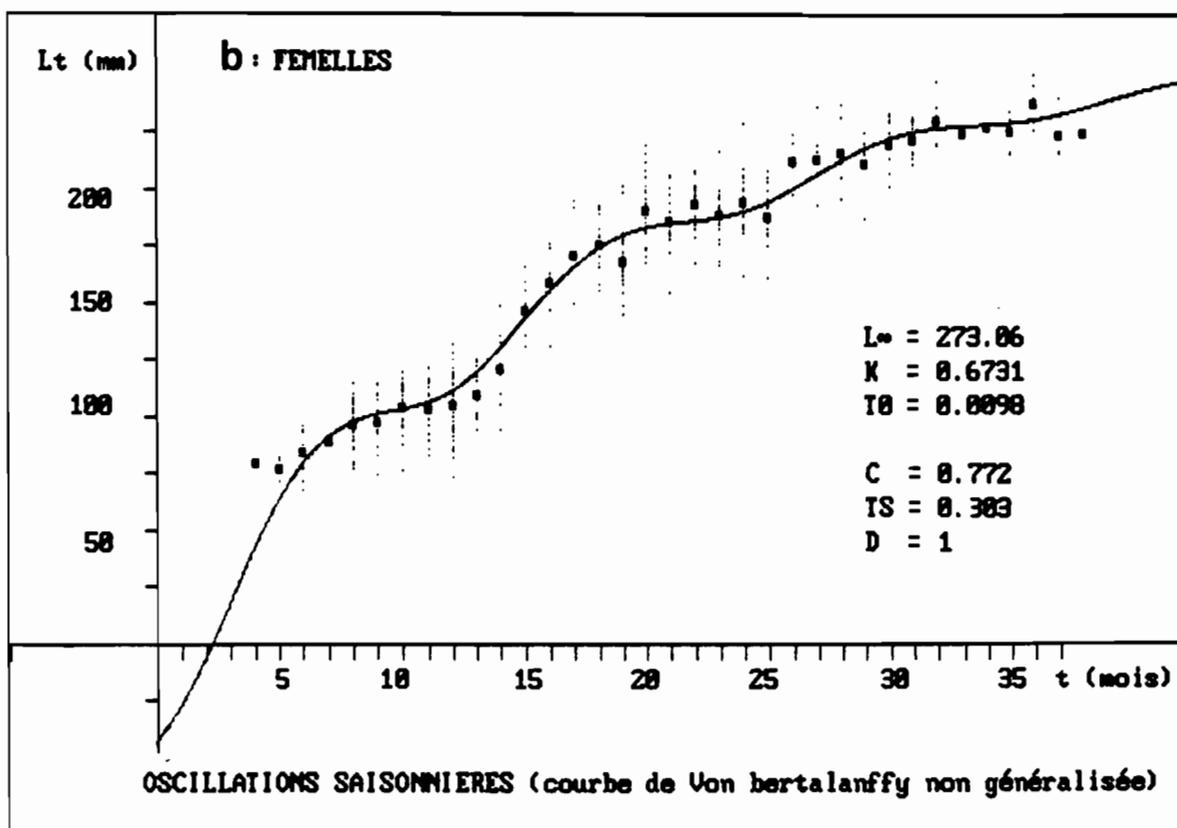
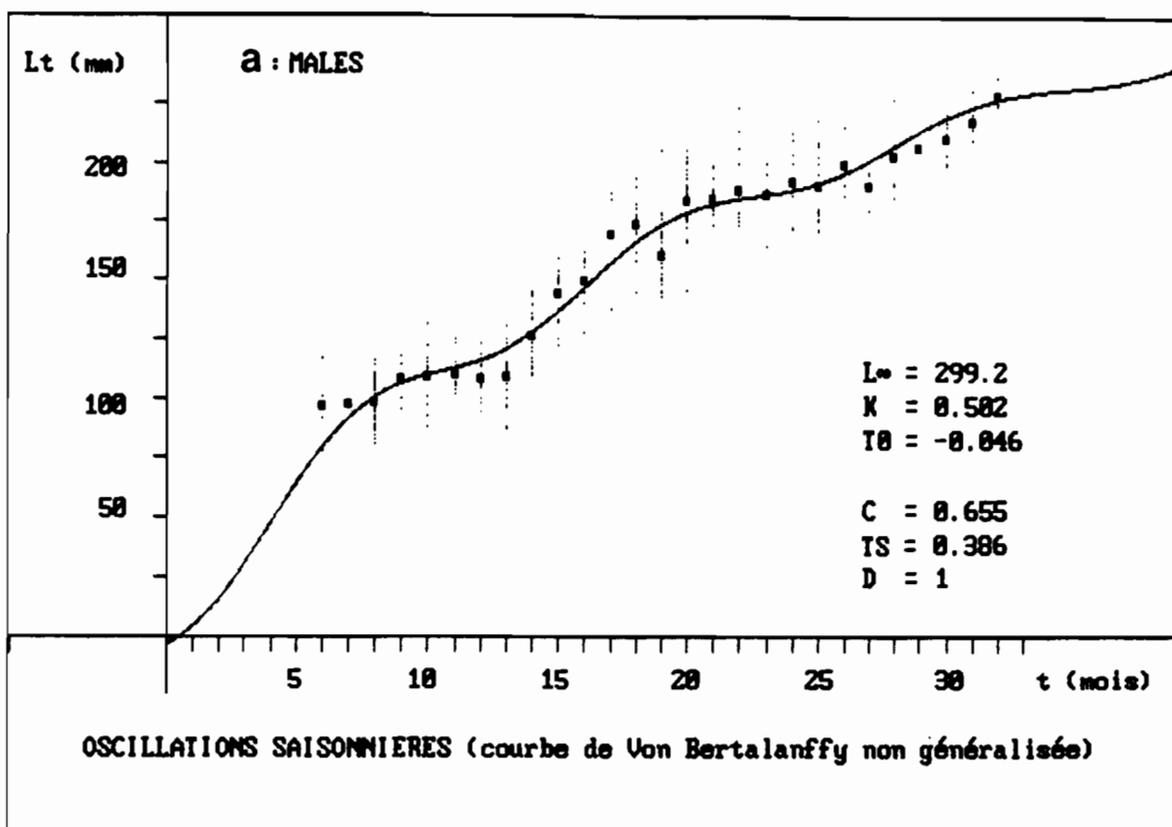
- . Pour les Eperlans mâles, où C = 0.655, on calcule  $t = C / sC$ . (sC est l'écart-type de C). On trouve  $t = 8.071$   $t >$  valeur de Student à 405 ddl (= 1.96,  $\alpha = 0.05$ ) indiquant que l'hypothèse nulle C = 0 doit être rejetée et que, le modèle saisonnier est mieux adapté.
- . Pour les Eperlans femelles, où C = 0.772, on trouve  $t = 8.64 >$  t tabulé (=1.96) indiquant que l'hypothèse nulle C = 0 doit être rejetée et que le modèle saisonnier est, là encore, mieux adapté.

Ceci peut d'ailleurs se vérifier aussi en calculant le pourcentage de variance résiduelle expliquée par l'introduction de termes de saisonnalité dans le modèle de von Bertalanffy et en testant la différence entre les coefficients de détermination R1 et R2 des courbes non saisonnières et saisonnières à l'aide de la statistique :

$$F = \frac{[(R1^2 - R2^2) \cdot (n - u1 - 1)]}{[(1 - R1^2) \cdot (u1 - u2)]}$$

où

- . n est le nombre d'observations,
- . u1 le nombre de variables indépendantes dans l'équation "saisonnière" linéarisée (ici u1 = 3),
- . u2 le nombre de variables indépendantes dans l'équation "ordinaire" linéarisée (ici u2 = 1)



**Figure 75 :** Ajustement d'une courbe de von Bertalanffy saisonnière (non généralisée) à la croissance linéaire des Eperlans de Loire.  
 a - mâles.  
 b - femelles.

F est approximativement distribué selon un F de Fisher à  $V1 = u1 - u2$  et  $V2 = n - u1$  degrés de liberté.

On a donc calculé le tableau suivant :

	Mâles	Femelles
Courbe ordinaire ( $R_1 . R_1$ )	0.8676718	0.8890721
Variance résiduelle ( $1 - R_1 . R_1$ )	0.132328 = 13.23 %	0.1109279 = 11.09 %
Courbe saisonnière ( $R_2 . R_2$ )	0.9001314	0.9315263
Variance résiduelle	0.09986 = 9.98 %	0.0684737 = 6.84 %
% variance expliquée par saisonnalisation	13.23-9.98/13.23 = 0.2456 = 24.56 %	11.09-6.84/11.09 = 0.3827 = 38.27 %
test F	65.33 (2 et 403 ddl)	145.1 (2 et 469 ddl)
Résultat	gain de 24.56 % significatif	gain de 38.27 % significatif

Ainsi, le pourcentage de variance résiduelle expliquée par la saisonnalisation des courbes (mâles = 24.56 % et femelles = 38.27 %) est dans chaque cas significatif. Les modèles, plus complexes, de courbes saisonnières sont donc mieux adaptés à la description de la croissance pour l'Eperlan de Loire. Le coefficient C, qui donne une idée de l'amplitude des oscillations, est relativement élevé chez les mâles comme chez les femelles (respectivement 0.655 et 0.772). Une valeur de 1 aurait indiqué un arrêt total de croissance dans l'année. Il est donc intéressant de pouvoir tester si C est statistiquement différent de 1.

On calcule donc  $t = |C-1| / sC$  (où  $sC$  = écart-type de C), que l'on compare à un t de Student.

On trouve : mâles :  $t = 4.25 > t$  tabulé (1.96)  
femelles :  $t = 2.55 > t$  tabulé (1.96)

Dans les deux cas, au seuil  $\alpha = 0.05$ , on peut conclure que le paramètre C est différent de 1. Ceci implique que la croissance en longueur, chez les mâles comme chez les femelles, ne s'arrête pas totalement durant la période hivernale.

Le point hivernal WP est calculé par  $WP = ts + 05$  et correspond à la date du ralentissement de croissance.

Pour les mâles, on trouve  $WP = 0.886$ , ce qui correspond à un âge de 10.5 mois ( $=12*0.886$ ). Ce qui veut dire, si la date de naissance est prise au 15 mars, que le ralentissement de croissance se situe vers la fin janvier (10.5 mois après la naissance au 15 mars). Pour les femelles,  $WP = 0.803$ , ce qui correspond à un âge de 9.6 mois. Ainsi, pour les femelles, le ralentissement de croissance se situe vers le début janvier. On constate donc que pour les mâles comme pour les femelles, le ralentissement de croissance est hivernal.

b - Courbes généralisées : D # 1

Les résultats de l'estimation linéaire des paramètres sont les suivants :

	Mâles	Femelles
Couples (Lt, Age)	406	472
D	0.7705228	0.7629601
$L_{\infty}$	291.8218	268.489
K	0.746946	0.990905
$t_0$	-0.2409857	-0.0662205
C	0.6478003	0.7636851
$t_s$	0.3838834	0.3020806
$R^2$	0.9008189	0.9312398

Matrices de variance - covariance :

Mâles

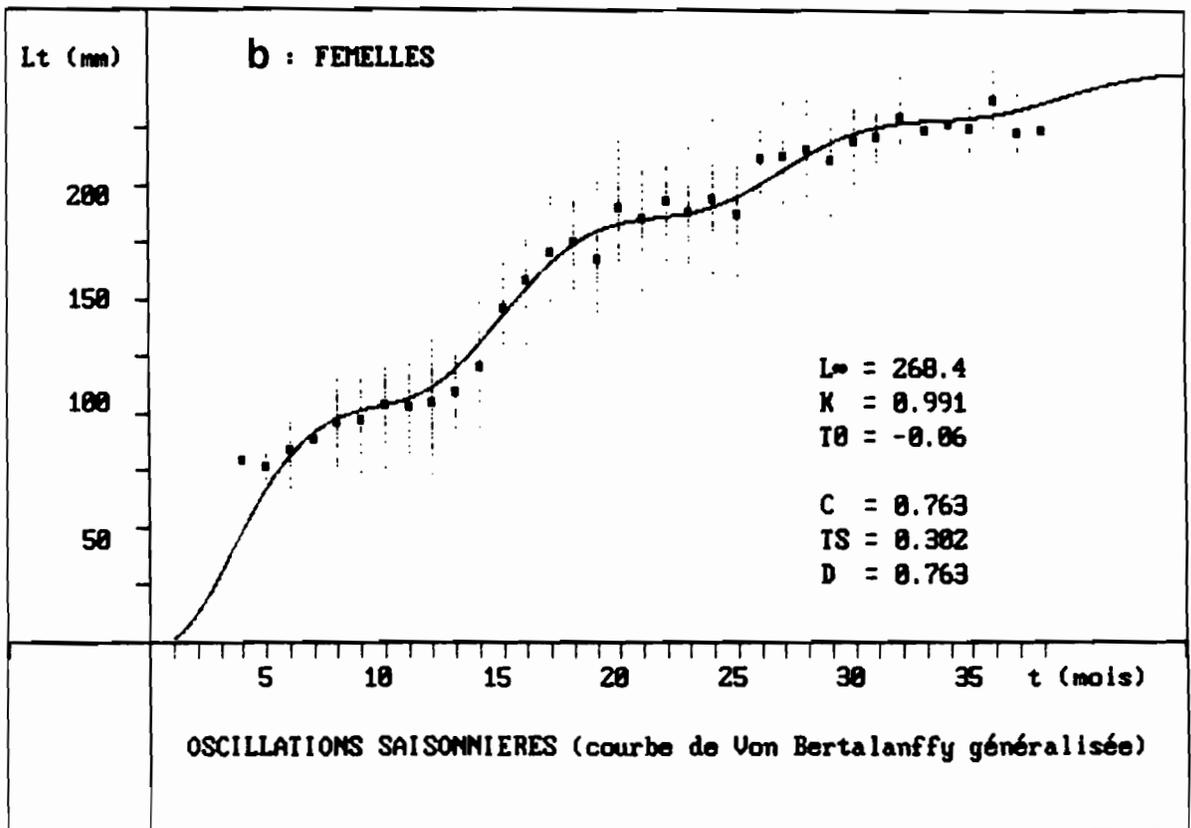
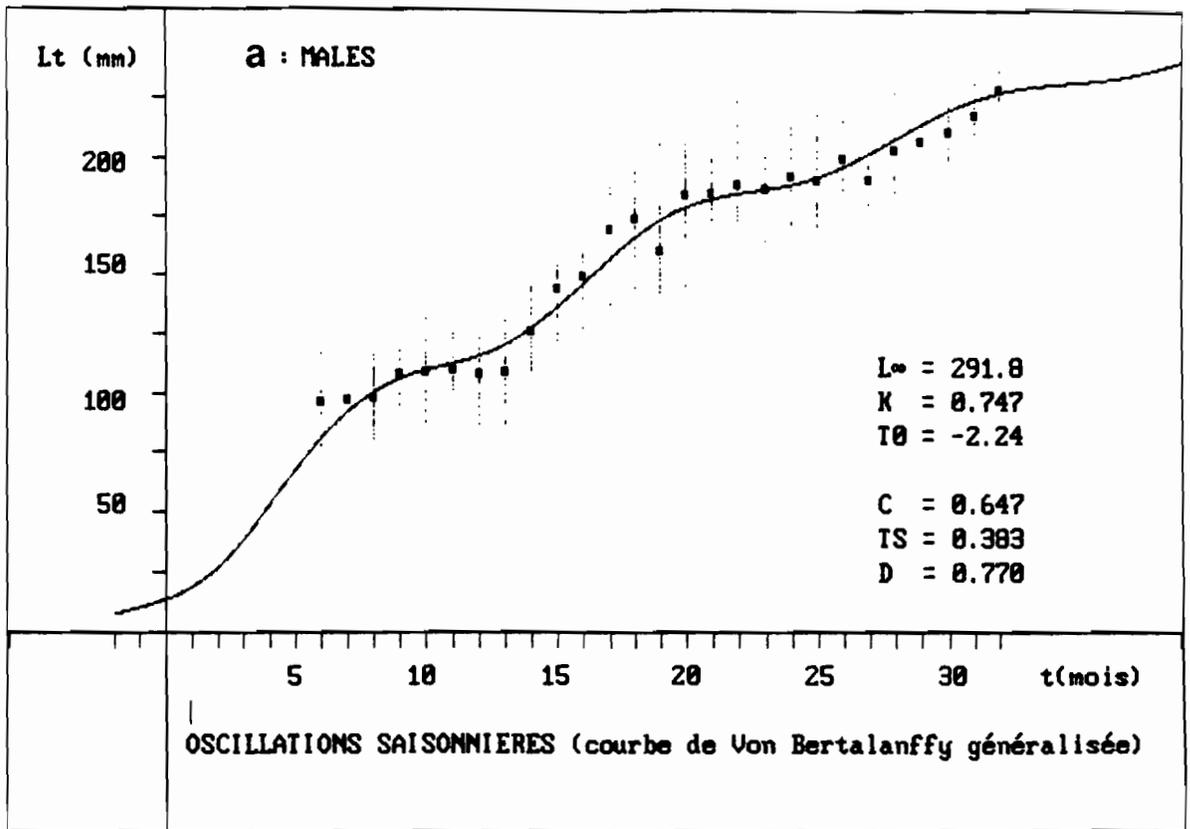
	K	$t_0$	C	$t_s$
K	0.000113626	0.000047879	0.000052714	0.000064818
$t_0$		0.000110177	-0.000027455	0.000027313
C			0.003825672	0.000014819
$t_s$				0.000719244

Femelles

	K	$t_0$	C	$t_s$
K	0.000136075	0.000012741	-0.000062258	0.000038472
$t_0$		0.000110637	-0.000002104	0.000003602
C				-0.000039510
$t_s$				0.000525133

Les représentations graphiques des courbes de croissance correspondantes sont données par la figure 76.

Les résultats numériques montrent que dans les deux cas, l'ajustement des modèles aux données est correct (coefficients de corrélation élevés).



**Figure 76** : Ajustement d'une courbe de von Bertalanffy saisonnière (généralisée) à la croissance linéaire des Eperlans de Loire.  
 a - mâles.  
 b - femelles.

Comme précédemment, on va chercher à savoir si l'introduction de nouveaux paramètres (ici D) dans le modèle, accroît son pouvoir descriptif par rapport à une courbe non généralisée (sans coefficient D).

Un calcul analogue à celui mené précédemment a donné les résultats suivants :

	Mâles	Femelles
Courbes non généralisée (D=1) : $R^2 =$	0.9001314	0.9315263
Variance résiduelle	9.98 %	6.8473 %
Courbe généralisée (D≠1) : $R^2 =$	0.9008189	0.9312398
Variance résiduelle	9.91 %	6.87 %
% de variance expliquée par D	0.68 %	- 0.41
Test F	139 (< F table) (2 et 406 ddl)	—
Résultat	Gain non significatif	Perte très légère de variance expliquée

Ainsi, l'introduction du paramètre D (donc une complication du modèle), ne permet pas un gain significatif d'adéquation aux données, chez les mâles comme chez les femelles.

Les modèles généralisés (D ≠ 1) et non généralisés (D = 1) sont donc équivalents dans leur puissance à décrire la croissance linéaire chez les deux sexes de l'Eperlan de Loire.

En toute rigueur, le modèle généralisé devrait être meilleur, mais, on ne retiendra, pour l'Eperlan de Loire, que les modèles de croissance non généralisés, ceci pour deux raisons :

- le coefficient D, calculé à l'aide d'une formule empirique n'est pour cette raison peut-être pas tout à fait exact (d'où son inefficacité à diminuer les variances résiduelles). En effet, la formule empirique qui donne la valeur de D n'est applicable que si la croissance du poisson est isométrique (c'est-à-dire si le coefficient de puissance dans la relation taille-poids est égal à 3). Or, on verra dans un chapitre ultérieur, que ce coefficient est parfois (selon les saisons) statistiquement différent de 3 pour l'Eperlan de Loire.

- dans ces conditions, le modèle le plus simple (c'est-à-dire possédant le moins de paramètres à estimer) est le plus approprié.

43.4 Comparaison de la croissance saisonnière des mâles et des femelles

On prend donc en compte le modèle de von Bertalanffy non généralisé ( $D = 1$ ). Le test utilisé pour la comparaison simultanée des paramètres des courbes de croissance des mâles et des femelles est le T2 de Hotelling tel qu'il a été décrit précédemment dans le cas de la comparaison de  $L_0$ , K et  $t_0$  des courbes de von Bertalanffy ordinaires. Ce test a été étendu aux paramètres K,  $t_0$ , C et ts estimés dans les paragraphes précédents et la procédure suivie est la même que celle déjà utilisée :

- vérification de la multinormalité par le calcul du kurtosis "multivarié" ;
- vérification de l'égalité des matrices de variance - covariance des deux jeux de paramètres par le calcul du test  $MC^{-1}$  de MORRISON (1976) ;
- calcul du T2 de Hotelling.

Les résultats ont été les suivants :

$$T2 = 602.53 > T02 = 9.51$$

On peut donc conclure, comme dans le cas des courbes de von Bertalanffy ordinaires, à la dissimilarité de la croissance saisonnière entre mâles et femelles.

Le test F, servant à déterminer la signification des paramètres dans les différences observées, est de 2.37 (pour un seuil de 5 % avec 4 (nombre de paramètres étudiés) et 873 (nombre total d'observations âge - longueur) degrés de liberté).

Les  $F_0$  critiques pour les paramètres sont :

Paramètre	$F_0$	F
K	4.43	> 2.37
$t_0$	3.49	> 2.37
C	$2.40 \cdot 10^{-2}$	< 2.37
ts	$9.41 \cdot 10^{-2}$	< 2.37

Ces résultats indiquent que K et  $t_0$  interviennent dans les différences observées ( $F_0 > F$ ).

C et ts peuvent être considérés comme semblables ( $F_0 < F$ ) c'est-à-dire que les oscillations de croissance ainsi que la période d'arrêt de croissance sont les mêmes chez les mâles et les femelles.

43.5 Comparaison des deux méthodes d'estimation des paramètres

Le tableau ci-dessous synthétise les résultats des estimations obtenues par les deux méthodes précédemment décrites (estimation linéaire par régression multiple et estimation non linéaire par la méthode du simplexe) :

		Estimation linéaire	Estimation non linéaire
Mâles	$L_{\infty}$	299.2	271.80
	K	0.502	0.617
	$t_0$	-0.046	0.030
	C	0.655	0.8484
	ts	0.386	0.3314
Femelles	$L_{\infty}$	273.06	267.93
	K	0.6731	0.7071
	$t_0$	0.098	0.1265
	C	0.772	0.968
	ts	0.303	0.293

On constate que les jeux de paramètres sont sensiblement les mêmes entre les deux méthodes d'estimation. L'avantage de l'estimation linéaire est qu'elle peut facilement être programmée sur une calculatrice de poche. L'inconvénient de la linéarisation du modèle est que l'on doit connaître à priori la valeur de  $L_{\infty}$  (qui sera ensuite ajustée comme étant la valeur qui maximise le coefficient de corrélation). De plus, cela suppose que la variance des longueurs diminue avec l'âge des poissons. Par contre, dans les modèles non-linéaires, la variance des longueurs peut être choisie comme une fonction quelconque du temps (constante, positive ou négative) et la longueur à l'infini est estimée en même temps que les autres paramètres.

Le choix entre les deux méthodes ne peut se faire que pour chaque jeu de données. On choisira celle qui donne le meilleur coefficient de détermination et la plus petite variance résiduelle pour les estimations.

4.4 - Etude de la croissance des cohortes

L'étude de la croissance de l'Eperlan a été calculée précédemment par le regroupement, dans un même schéma, de plusieurs cohortes. Ceci permet d'obtenir une courbe "générale" (ou globale) de croissance lorsque, par exemple, la période d'étude ne recouvre pas la durée de vie d'une seule cohorte que l'on pourrait suivre depuis sa naissance jusqu'à sa mort. Les échantillons prélevés en Loire n'ont pas permis le suivi d'une cohorte tout au long de sa vie, aussi, l'étude de la croissance des cohortes n'a pas pu s'effectuer de façon aussi fine que pour l'étude des courbes "générales" de croissance (calcul des paramètres, etc...). Il est cependant

intéressant de suivre, au moins pendant la période d'étude, le devenir des différentes cohortes rencontrées et de comparer, durant ce laps de temps, la croissance des mâles et des femelles.

Deux jeux de données ont été utilisés :

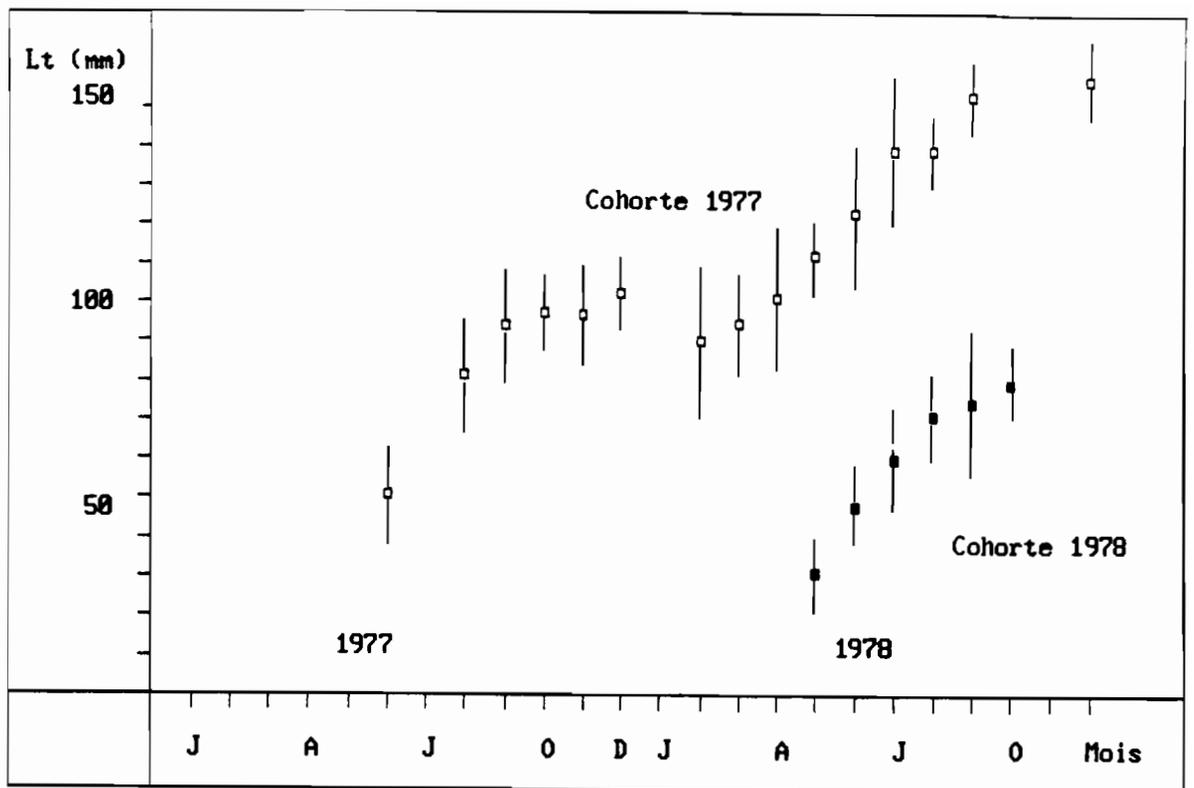
- d'une part, les résultats de pêches effectuées par MARCHAND (Laboratoire de Biologie marine, Université de Nantes) entre juin 1977 et décembre 1978. (Les sexes des poissons n'ont pas été déterminés) ;
- d'autre part, les résultats des campagnes mensuelles effectuées entre avril 1981 et octobre 1982. Le sexe de ces poissons a été déterminé.

L'âge des poissons a été calculé par examen des écailles (détermination de la cohorte). Sur l'axe des temps, gradué en mois, est représentée la date de capture de l'échantillon. Ces résultats sont illustrés par les figures 77 (cohorte 1977 et 1978 entre juin 1977 et décembre 1978), 78 et 79 (observations des diverses cohortes capturées en 1981 et 1982, mâles et femelles). La figure 80 qui combine les deux figures précédentes permet de mieux observer les différences de croissance entre mâles et femelles.

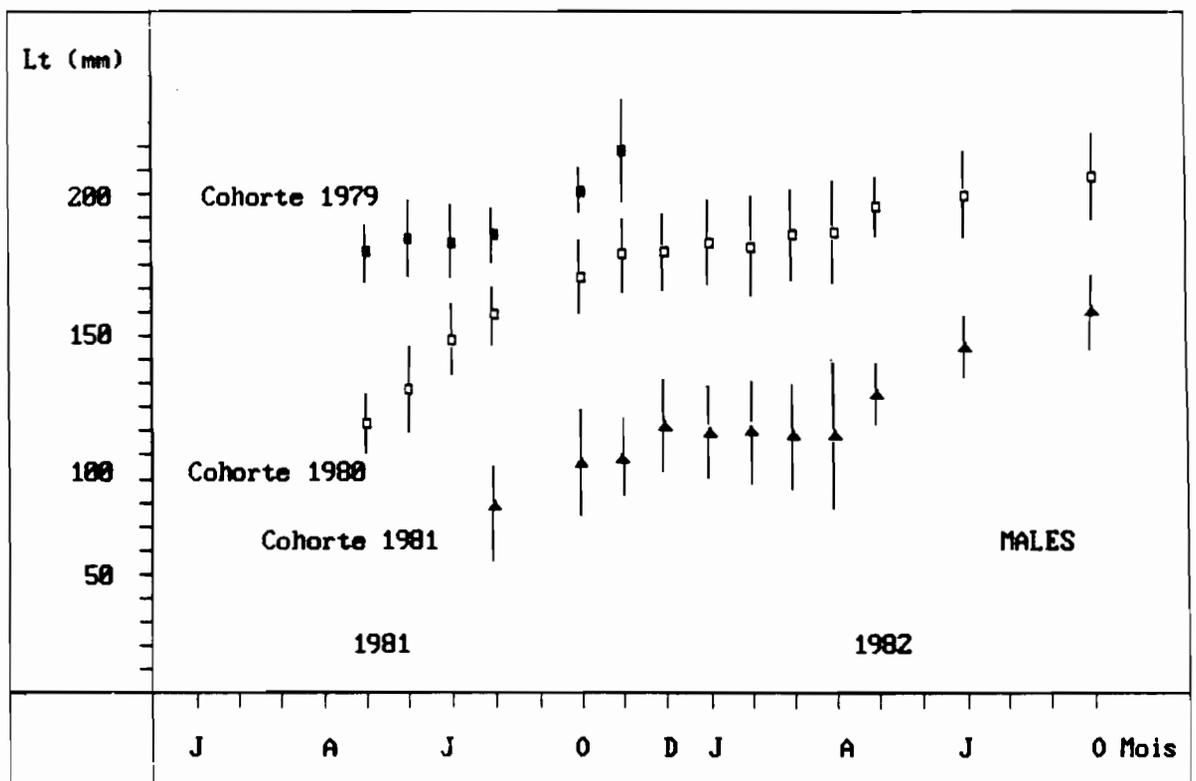
On constate :

- que toutes les cohortes, suivent une courbe de croissance ayant la même allure sinusoidale avec un ralentissement de croissance hivernale, semblable à celui décrit dans les courbes "générales" ;
- qu'à un même âge relatif donné, les poissons (de même sexe) ont la même longueur, ce qui tend à confirmer que d'une année à l'autre (c'est-à-dire d'une cohorte à l'autre), la croissance est la même ;
- de plus, pour les cohortes 1977, 1978, 1981 dont on observe les premiers mois de croissance, il semblerait que l'époque de naissance soit sensiblement la même puisqu'on n'observe pas de décalages dans les courbes de croissance. Ainsi, la période de ponte doit être relativement stable dans le temps (et suffisamment courte pour ne pas engendrer de distorsions au niveau des courbes).

L'ensemble de ces constatations permet de justifier l'emploi des courbes "générales" de croissance dont les oscillations saisonnières ne sont pas dues, comme cela pourrait être le cas, à un artefact produit par des périodes de naissance trop différentes d'une cohorte à l'autre.



**Figure 77** : Croissance des cohortes 1977 et 1978 entre juin 1977 et décembre 1978 (moyenne et intervalle de confiance à 95 %).



**Figure 78** : Croissance des diverses cohortes mâles observées en 1981-1982 (moyenne et intervalle de confiance à 95 %).

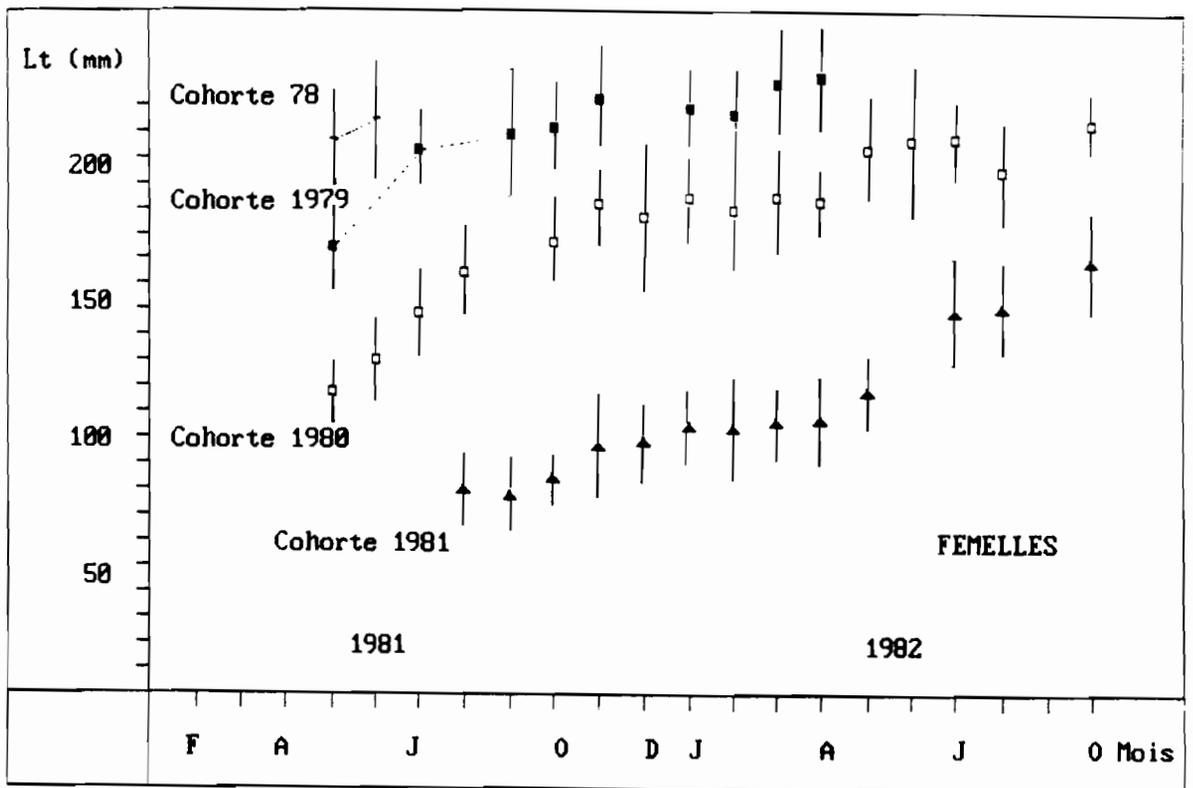


Figure 79 : Croissance des diverses cohortes femelles observées en 1981-1982 (moyenne et intervalle de confiance à 95 %).

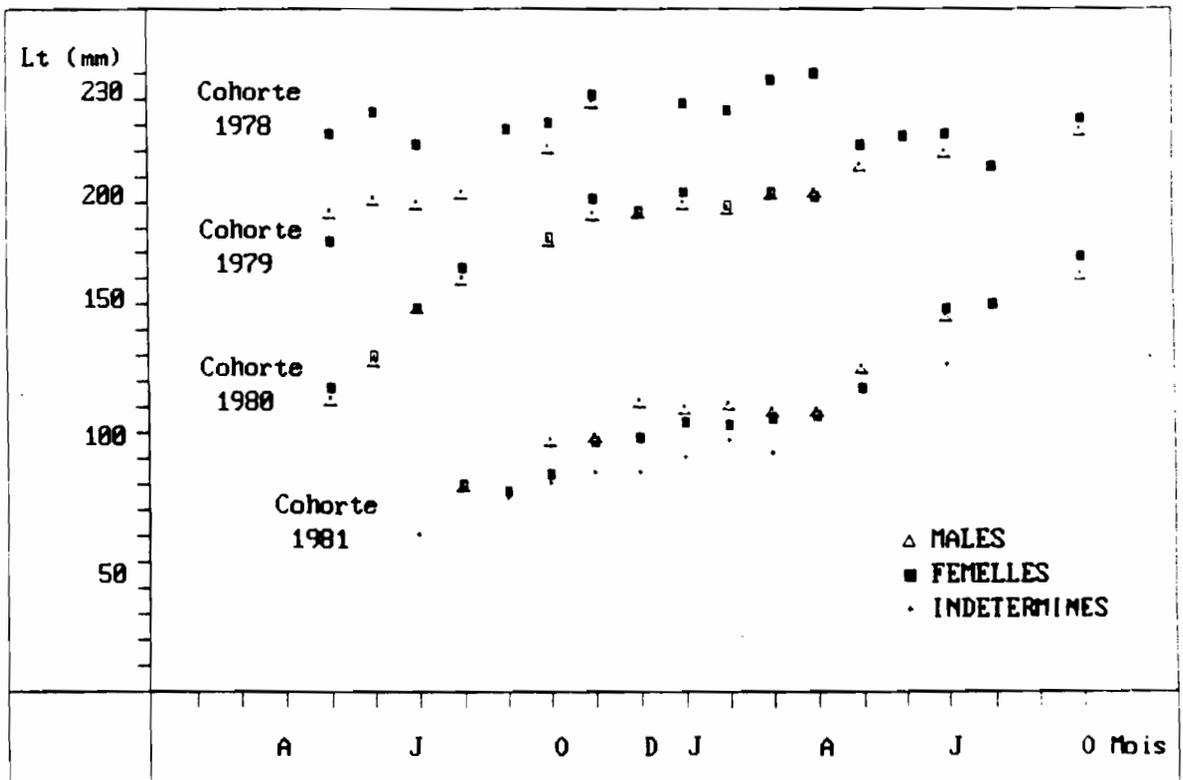


Figure 80 : Comparaison de la croissance des cohortes mâles et femelles observées en 1981-1982.

Enfin, la figure 80, qui présente simultanément la croissance des mâles et des femelles pour les diverses cohortes analysées, montre que pour les jeunes poissons (cohorte 81 et 80) il n'y a pas de différence au niveau de la croissance entre mâles et femelles. Les cohortes les plus âgées observées durant la période d'étude (cohorte 1979 et cohorte 1978) indiquent par contre que :

- les femelles sont plus grandes en moyenne que les mâles (voir cohorte 1979) ;
- que les femelles ont une durée de vie supérieure à celle des mâles. En effet, après les mois de novembre 1981, on ne trouve plus de mâles dans la cohorte 1979 alors que les femelles vivent au moins jusqu'en avril 1982 (c'est-à-dire à la reproduction de 1982).  
De plus, on trouve encore en 1981 quelques femelles de la cohorte 1978 qui participent à la reproduction de 1981 mais cette cohorte disparaît ensuite.

Ces différences de longévité et de croissance constatées entre mâles et femelles rejoignent les observations faites lors du rétrocalcul de la croissance à l'aide des données scalimétriques (différence observée à partir de la deuxième année de croissance).

De plus, ces résultats suggèrent que :

- les femelles les plus âgées meurent après la reproduction (en avril - mai) ;
- par contre, les mâles semblent vivre encore quelques mois mais ne passent pas l'hiver suivant (disparition des mâles de la cohorte 1979 en novembre).

Sur cette même figure (80) sont aussi représentés les poissons de la cohorte 1981 qui n'ont pas pu être sexés. On remarque que globalement, la taille moyenne de ces poissons est inférieure à la taille moyenne, pour un même mois, des poissons mâles ou femelles. Ceci rejoint les observations faites lors de l'étude de la reproduction où on signale que les poissons dont le sexe est déterminable sont les poissons les plus grands dans un même échantillon du groupe 0. On remarque, de plus, que les derniers individus non sexés ont été trouvés, pour la cohorte 1981 en juillet. Ceci rejoint aussi les observations faites lors de l'étude de la reproduction : pour leur deuxième printemps, l'ensemble des Eperlans d'une même cohorte est susceptible de se reproduire.

4.5 - Croissance du groupe 0

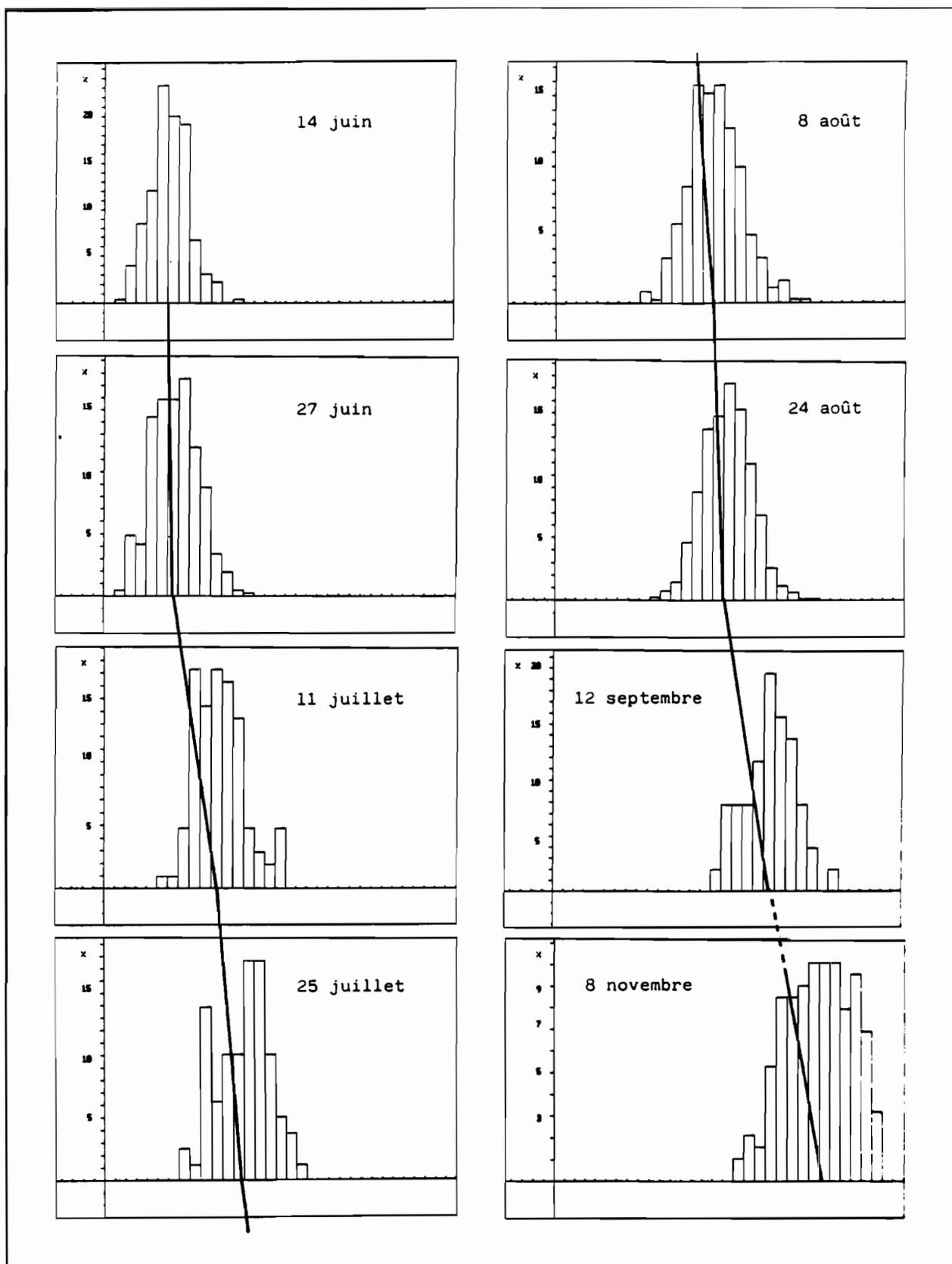
La croissance du groupe 0 a plus particulièrement été suivie au cours de l'année 1983 où des pêches ont pu être effectuées à la centrale E.D.F. de Cordemais toutes les quinze jours environ entre juin et octobre.

Les résultats sont présentés à la figure 81. Les histogrammes révèlent un seul mode. Les longueurs moyennes (en mm) et les écart-types qui leur sont associés sont les suivants :

Date	Nombre	Moyenne	Ecart-type
14 juin	224	41.74	3.67
27 juin	410	42.82	4.30
11 juillet	104	51.19	4.54
25 juillet	79	55.36	5.07
8 août	361	59.70	5.061
24 août	755	62.08	4.58
12 septembre	51	70.58	4.67
8 novembre	187	80.25	6.92

Les moyennes ont servi à bâtir la courbe représentée sur les histogrammes de la figure 81.

La croissance des poissons est donc rapide puisqu'entre juin et novembre, ils doublent leur taille. La structure des écarts-types est intéressante : en effet, la valeur de cette statistique semble augmenter avec le temps. Ceci rejoint les observations faites par de nombreux auteurs : beaucoup d'espèces de poissons montrent une tendance générale à l'augmentation des variances des longueurs lorsque l'âge augmente. Chez l'Eperlan de Loire, cette tendance se manifeste tôt et au bout de quelques mois, la variance est relativement élevée (cf. la valeur du 8 novembre) ; indiquant, comme cela a déjà été suggéré qu'il pourrait exister deux groupes de jeunes poissons, non toutefois à la même époque (puisque les histogrammes ne présentent qu'un seul mode bien distinct, surtout au début des observations) dont la croissance serait différente, discernables dès le début de l'hiver. L'histogramme du 8 novembre 1983 présente un mode "arrondi", assez étalé, que l'on peut interpréter comme la manifestation d'une tendance du groupe 0 à se scinder en deux groupes, l'un ayant une croissance plus importante que l'autre. Ces deux groupes ont néanmoins des longueurs moyennes proches, d'où l'impossibilité d'observer visuellement deux pics distincts. On verra ultérieurement (chapitre V : la reproduction), le bien fondé de cette hypothèse en montrant que les poissons les plus grands sont susceptibles de participer à la reproduction dès la fin de leur première année de croissance.



**Figure 81 :** Histogrammes des longueurs du groupe 0 entre juin et novembre 1983 et courbe de croissance passant par la longueur moyenne correspondante. Les graphiques commencent à la classe 30 mm. L'intervalle de classe est de 2 mm.

#### 4.6 - Analyse des fréquences de longueur

On a vu que l'analyse des fréquences de longueur pouvait avoir deux points de départ parfois distincts :

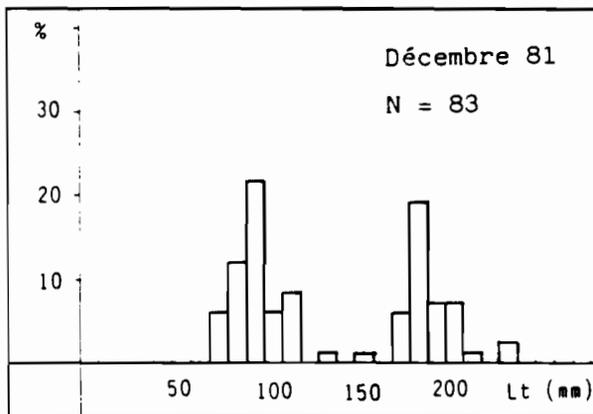
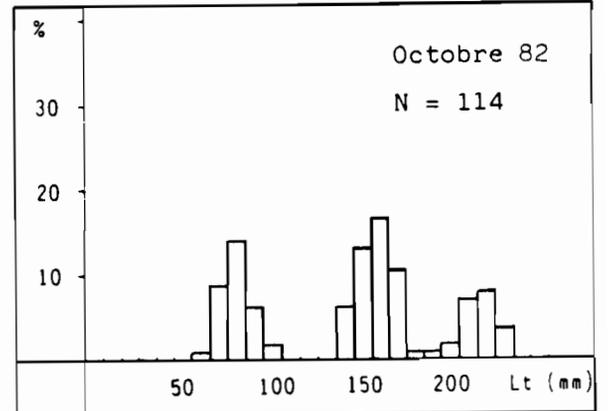
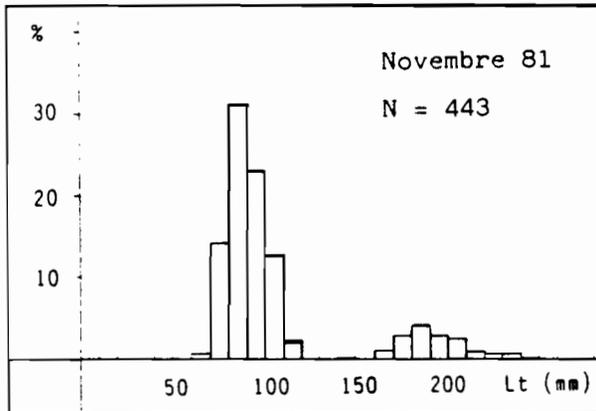
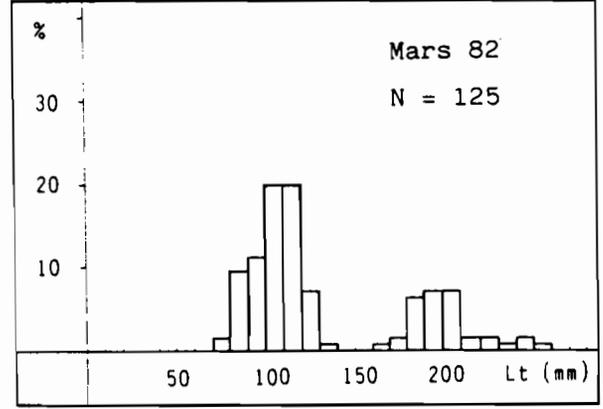
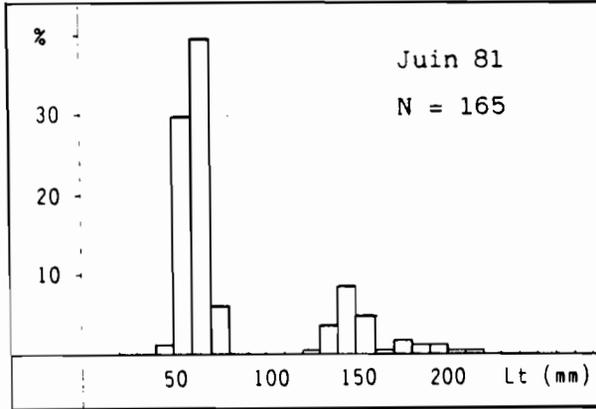
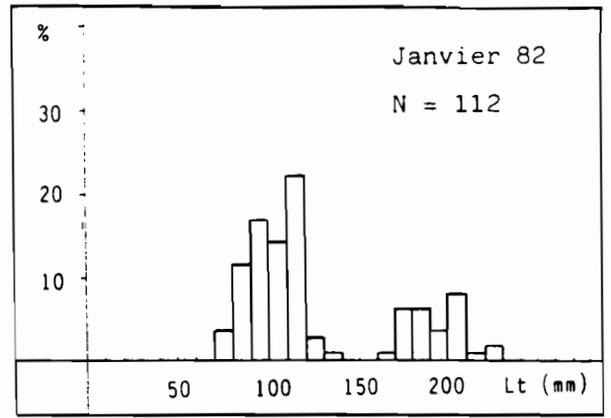
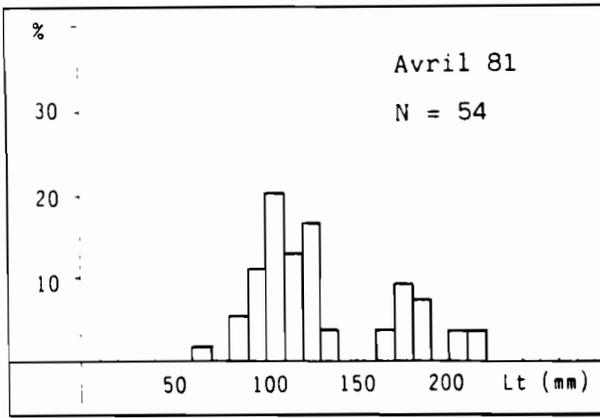
- une description de la structure démographique de la population étudiée ;
- le calcul de paramètres démographiques que l'on désire introduire dans des modèles de dynamiques de populations exploitées.

##### 46.1 La méthode de PAULY et DAVID (1981)

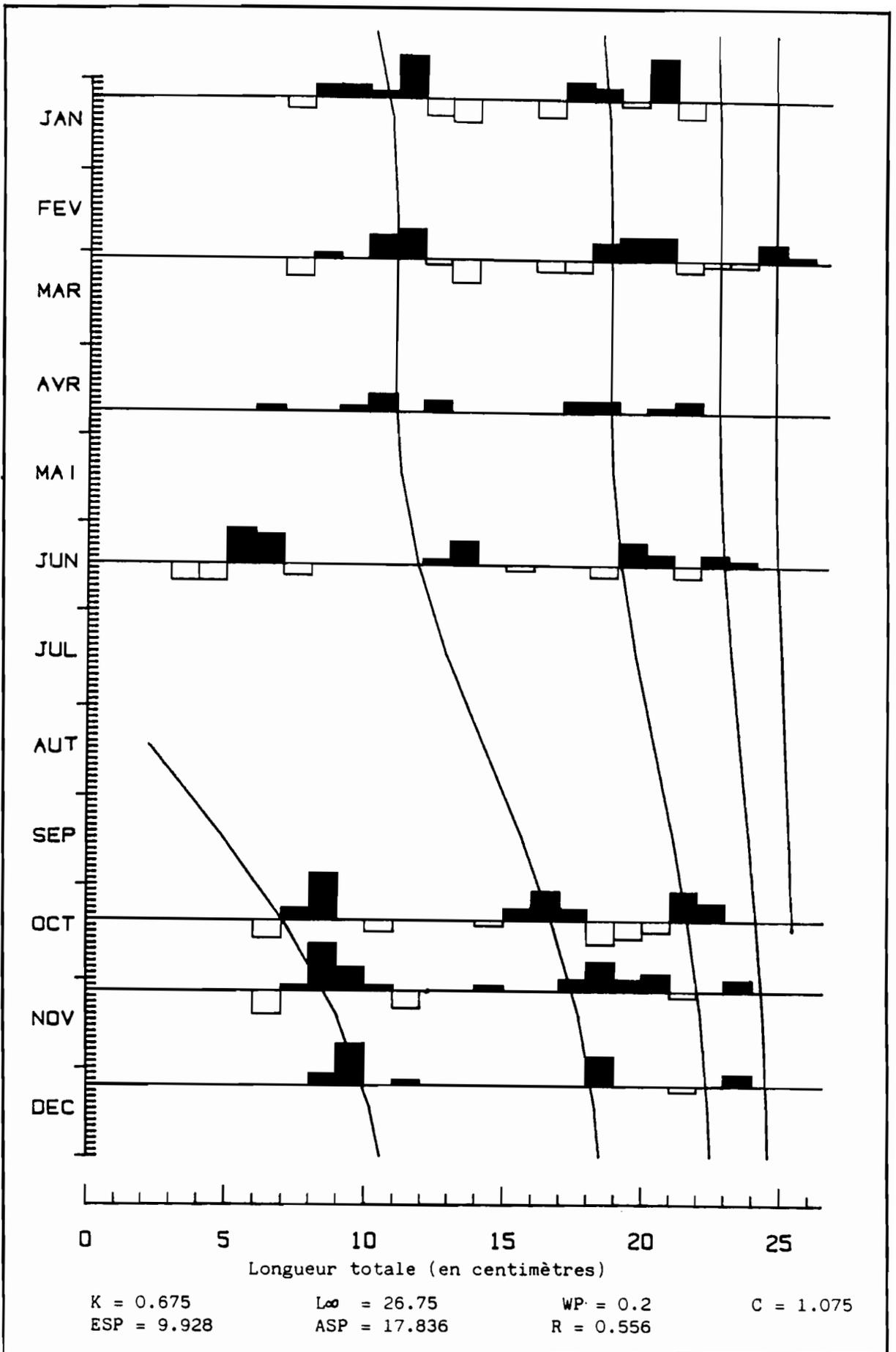
La méthode utilisée est souvent critiquée car elle suppose le calcul et la détermination de nombreux paramètres simultanément (dissection des histogrammes puis détermination d'une courbe de croissance optimale passant par un maximum de pics identifiés des histogrammes), ce qui conduit parfois à l'obtention de résultats erronés. Cependant, malgré son manque de finesse, cette méthode permet, lorsqu'elle est correctement utilisée, d'éclaircir les problèmes de croissance et d'ébaucher par la suite, (si nécessaire) des méthodes plus complexes.

En ce qui concerne l'Eperlan de Loire, sept histogrammes mensuels correspondant aux échantillons numériquement les plus importants ont été sélectionnés, entre avril 1981 et octobre 1982 (fig. 82). L'examen de ces histogrammes montre toutefois que les effectifs des classes de taille les plus grandes sont parfois peu importants. Ceci implique que des analyses statistiques fines ne pourront peut être pas aboutir. Ces classes de taille sont cependant qualitativement importantes puisque la présence de ces spécimens indique bien qu'il existe dans la population ligérienne d'Eperlans, des individus possédant cette taille. On rejoint, pour ces histogrammes, les problèmes d'échantillonnage déjà évoqués (à moins que ces poissons ne soient réellement qu'en abondance faible dans l'estuaire). Les résultats obtenus par ELEFAN I sont illustrés par la figure 83. Sur cette figure sont représentés les échantillons de fréquence de taille "restructurés" par le programme. Les "pics" sont exprimés ici en valeurs positives (histogrammes noirs) tandis que les "creux" apparaissent en valeurs négatives (histogrammes blancs). La courbe de croissance (de type von Bertalanffy saisonnière) définie par ELEFAN I est celle qui passe par le maximum de pics et évite le maximum de creux.

ELEFAN I met en évidence entre 3 et 4 groupes d'âges selon la date des histogrammes considérés (le recrutement du groupe 0 en juin donne 4 groupes d'âge, la disparition du groupe 3 après février-mars ramène à 3 groupes d'âges). Les groupes d'âge mis en évidence ici (et identifiés par les pics symbolisés en noir sur la figure) sont les mêmes que ceux observés à la suite de l'examen des écailles des poissons pour déterminer leur âge. La méthode semble donc correcte pour l'Eperlan, puisqu'elle identifie clairement les groupes d'âge réels de la population.



**Figure 82** : Histogrammes utilisés par le programme ELEFAN I pour l'analyse modale des longueurs de la population d'Eperlans de Loire.



**Figure 83** : Résultats de l'analyse modale obtenus par le programme ELEFAN I : mise en évidence, en noir, des pics des histogrammes correspondant aux groupes d'âge et ajustement d'une courbe de croissance saisonnière.

La courbe de croissance définie est celle de von Bertalanffy saisonnière, qui montre ici encore, le ralentissement de croissance hivernal. Les paramètres estimés par le programme sont :

ESP = 9.928 ; ASP = 17.836 ; d'où  $R = 0.556$ . On rappelle que plus  $R (= ESP/ASP)$  est proche de 1, meilleur est l'ajustement aux données de la courbe de croissance calculée. Cette courbe, de type von Bertalanffy saisonnière a les paramètres suivants :

$L_{\infty} = 26.75$  cm  
 $K = 0.675$   
 $C = 1.075$   
 $WP = 0.2$

Ces valeurs restent proches de celles trouvées par ajustement sur les longueurs des poissons dont l'âge a été déterminé par examen scalaire. On obtient, par ELEFAN I, une valeur C de 1, ce qui implique un arrêt de croissance quasi total une fois par an, au point WP. On trouve aussi  $WP = 0.2$ , qui correspond, puisque le temps  $t = 0$  est situé au 1er janvier dans l'application de ce programme, à  $12 \times 0.2$  soit 2.4 mois après le 1er janvier, c'est-à-dire vers la mi-mars. On retrouve, ici encore, les résultats déjà évoqués précédemment (ralentissement hivernal de croissance).

ELEFAN I trouve une longévité de quatre années pour la population d'Eperlans de Loire, ce qui correspond à l'âge maximum déterminé sur les femelles les plus âgées. De même, après février-mars, ELEFAN I ne détecte plus de poissons de plus de trois ans, ce qui correspond aux observations déjà mentionnées à propos de l'analyse de la croissance des cohortes (mortalité à cette époque de la cohorte femelle la plus âgée).

Ainsi, malgré les critiques que l'on peut faire à la méthode ELEFAN I, celle-ci s'est révélée performante dans l'analyse des histogrammes de la population d'Eperlans de Loire. Bien évidemment, des études supplémentaires, en particulier l'obtention d'histogrammes d'effectifs plus importants (pour augmenter le nombre d'observations dans les classes de taille les plus élevées), seraient maintenant à mettre en oeuvre afin de pouvoir appliquer sur ce type de données (analyse des histogrammes de longueur) des méthodes plus fines (comme celles de SCHNUTE et FOURNIER, 1980 par exemple).

#### 46.2 Méthode de PETERSEN

La méthode de PETERSEN (au sens strict) consiste à établir un modèle de la cinétique structurelle de la population étudiée en analysant une séquence d'échantillons prélevés à différents instants et en examinant l'évolution temporelle de la distribution des fréquences d'un caractère variant avec la croissance (la longueur du poisson par exemple). On suppose donc, au départ, l'existence, au sein de l'ensemble des distributions successives, d'un phénomène identifiable : un

motif ou modèle de croissance.

La méthode se limite donc à la recherche d'un modèle cohérent de l'évolution temporelle de la structure démographique. Il peut donc être intéressant de comparer les résultats obtenus par ce type de méthode à ceux du programme ELEFAN I.

a - Méthode de PETERSEN et analyse multivariable

La démarche consistant à décrire une collection d'histogrammes par analyse multivariable a été inauguré par GALOIS (1975). BADIA et DO-CHI (1976, a) ont proposé une généralisation de la méthode de PETERSEN par une méthode d'analyse multivariable particulière : l'analyse factorielle des correspondances. Cette même méthode a été utilisée pour l'Eperlan de Loire.

Les méthodes d'analyse multivariable sont devenues d'un usage courant en Ecologie marine (LAUREC, 1979) pour la description de grands tableaux rectangulaires de données. L'analyse factorielle des correspondances est un cas particulier de ce type d'analyse et est très bien adaptée aux tableaux de contingences. Cette méthode se généralise à l'étude de tableaux de fréquences et permet de décrire et d'interpréter des situations multidimensionnelles par un espace de faible dimension qui résume au mieux la variabilité de l'espace de départ (BENZECRI et al., 1973). On trouvera au chapitre VI consacré à l'étude de l'alimentation de l'Eperlan une présentation plus détaillée de la méthode, qui a servi à analyser de façon spécifique les données des régimes alimentaires.

Dans le cadre de l'étude des histogrammes de longueur de l'Eperlan de Loire, il s'agit d'obtenir une description synthétique d'un tableau de données formé de 17 colonnes, qui représentent les échantillons mensuels prélevés entre avril 1981 et octobre 1982 (septembre 1981 et 1982 n'ont pas été échantillonnés) et de 22 lignes qui correspondent chacune à une classe de taille (chaque classe a un intervalle de 10 mm et la première classe a pour point milieu 45 mm). On lit donc, à l'intersection de la i<sup>ème</sup> ligne et de la j<sup>ème</sup> colonne, le nombre d'Eperlans appartenant à la classe i et capturés à la date j.

Pour analyser et interpréter un tel tableau du point de vue de la croissance, BADIA et DO-CHI procèdent en deux étapes :

- la première est une représentation graphique globale de l'ensemble des profils des distributions dans les plans factoriels définis par l'analyse des correspondances ;
- la seconde consiste en une recherche empirique des paramètres définissant les sous-populations en mélange. On se donne a priori un modèle d'évolution de la population étudiée, à partir duquel on simule des échantillons pris à différents instants. Chaque sous population est représentée par un nombre fixe d'individus

généérés au hasard, selon une loi de distribution connue. Les échantillons simulés sont ensuite projetés comme éléments illustratifs dans le plan factoriel défini à l'étape précédente. L'examen de la proximité des points observés et simulés permet alors de juger de la validité du modèle d'évolution de la population.

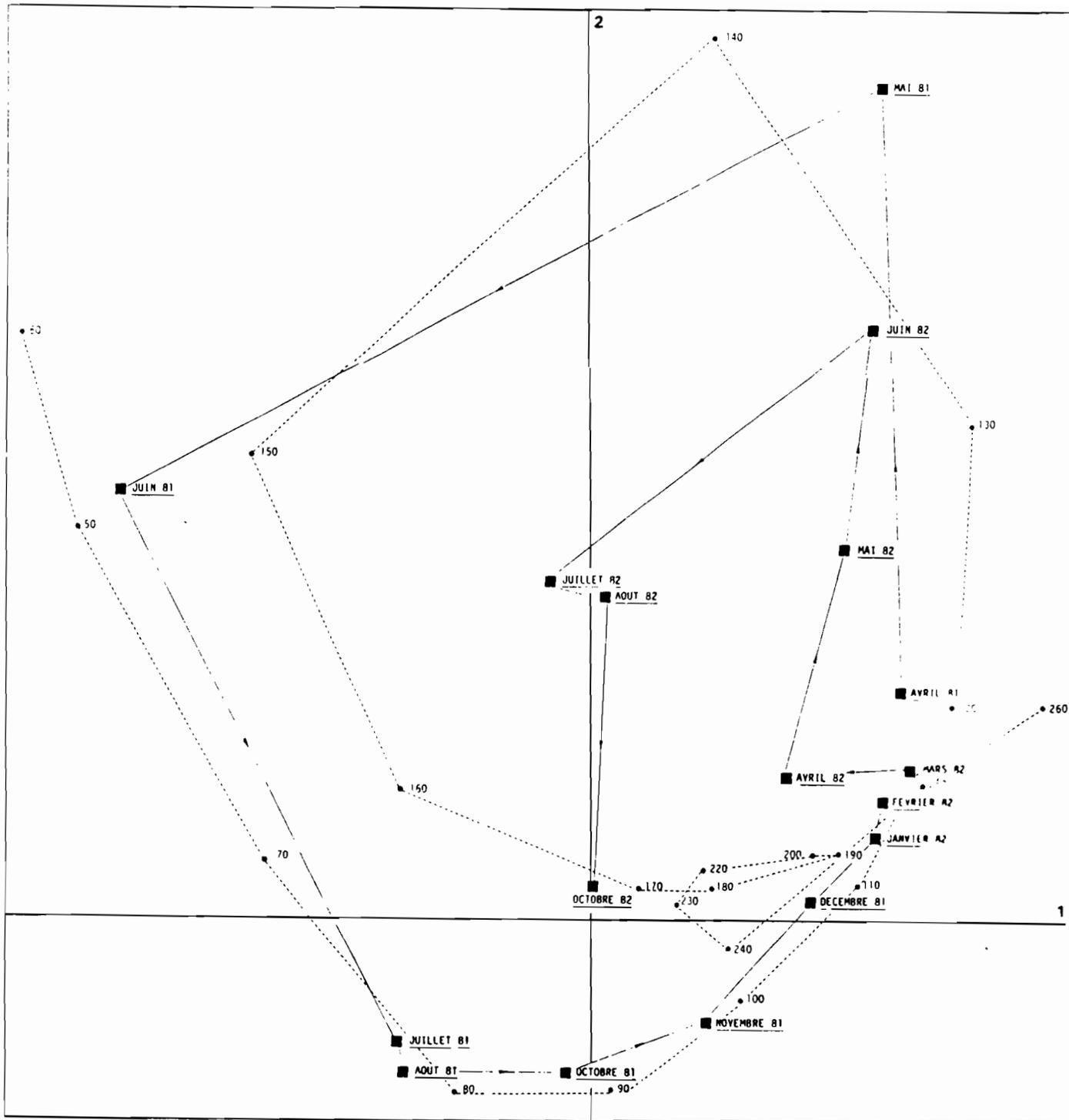
Dans le cas de l'Eperlan de Loire, seule la première étape a été menée à bien (description synthétique de l'ensemble des histogrammes de longueur), puisqu'on ne cherche qu'à décrire l'évolution de la population. Les simulations n'ont pas été effectuées puisqu'on ne désire pas tester de valeurs numériques d'un modèle précis. Ces valeurs sont, par ailleurs, facilement calculables par d'autres méthodes qu'il est facile à mettre en oeuvre sur la population d'Eperlans dont on connaît bien la structure. L'analyse factorielle des correspondances utilisée avec des échantillons simulés à l'aide des valeurs trouvées précédemment permet, bien évidemment, de savoir si les méthodes utilisées l'ont été de façon correcte (on doit avoir une bonne concordance entre points simulés et points observés). Mais, ceci n'est pas l'optique visée ici.

En suivant la méthode d'analyse de BADIA et DO-CHI (1976, a), les résultats de l'analyse factorielle des correspondances sont interprétés par l'examen :

- des contributions relatives (qui représentent la part des facteurs (axes) considérés dans la variabilité des éléments correspondants)
- des représentations graphiques des nuages de points.

La méthode multivariable utilisée a l'avantage de ne pas être affectée par la part d'arbitraire qui préside au choix de l'intervalle de classe. Elle permet de visualiser les différentes sous-populations et leur évolution en fonction du temps. Ainsi, dans le cas de phénomènes cycliques, les graphiques obtenus présentent l'allure caractéristique d'un nuage de points répartis circulairement autour de l'origine dans le système d'axes définis par les deux premiers facteurs. La représentation simultanée des classes de longueur et des dates d'échantillonnage tient compte des relations qui lient des ordonnées de ces deux types de points. Il est donc normal de trouver à proximité d'une date donnée, les points correspondants aux classes de taille dont la fréquence est élevée à ce moment là.

La figure 84 donne la représentation duale, dans le plan factoriel 1-2, des nuages de points "dates d'échantillonnage" et "classes de taille".



**Figure 84 : Analyse Factorielle des Correspondances :**  
 Représentation des échantillons mensuels dans le  
 plan des deux premiers axes factoriels.  
 • : points "classe de taille".  
 ■ : points "date d'échantillonnage".

- Interprétation de la représentation des dates d'échantillonnage (figures 84 et 85 a)

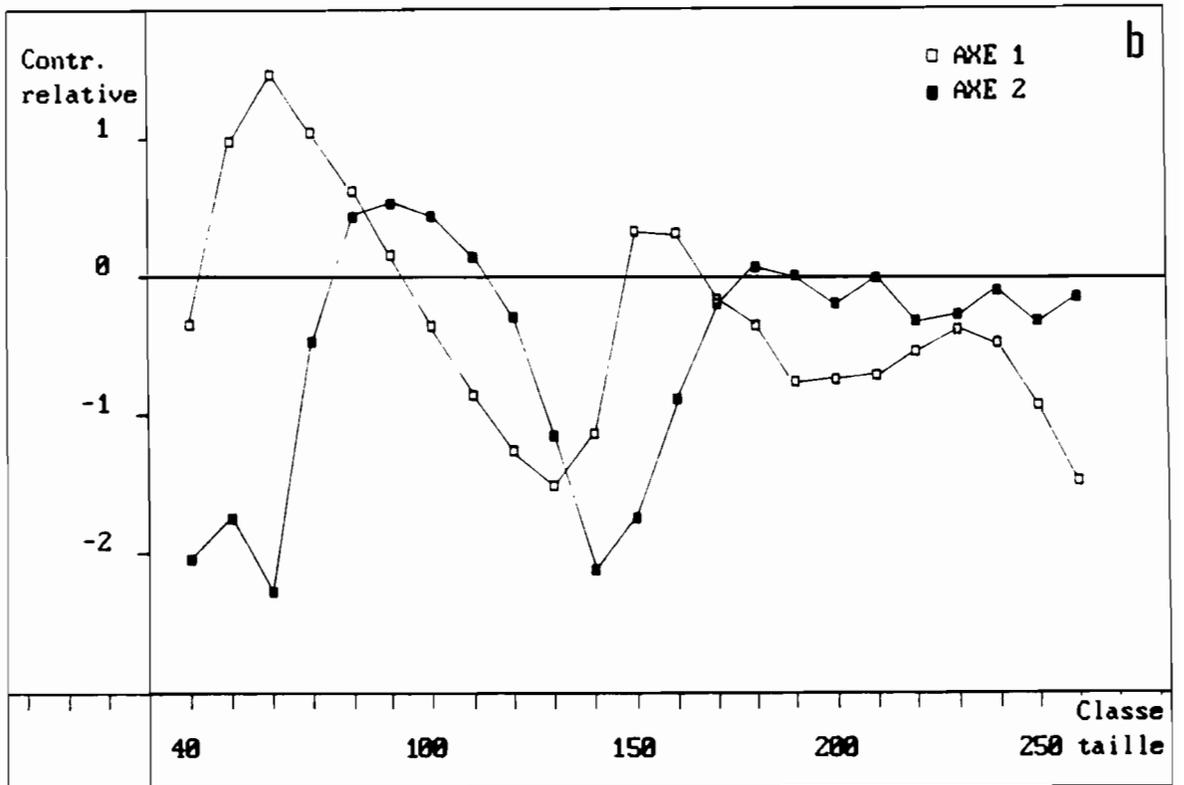
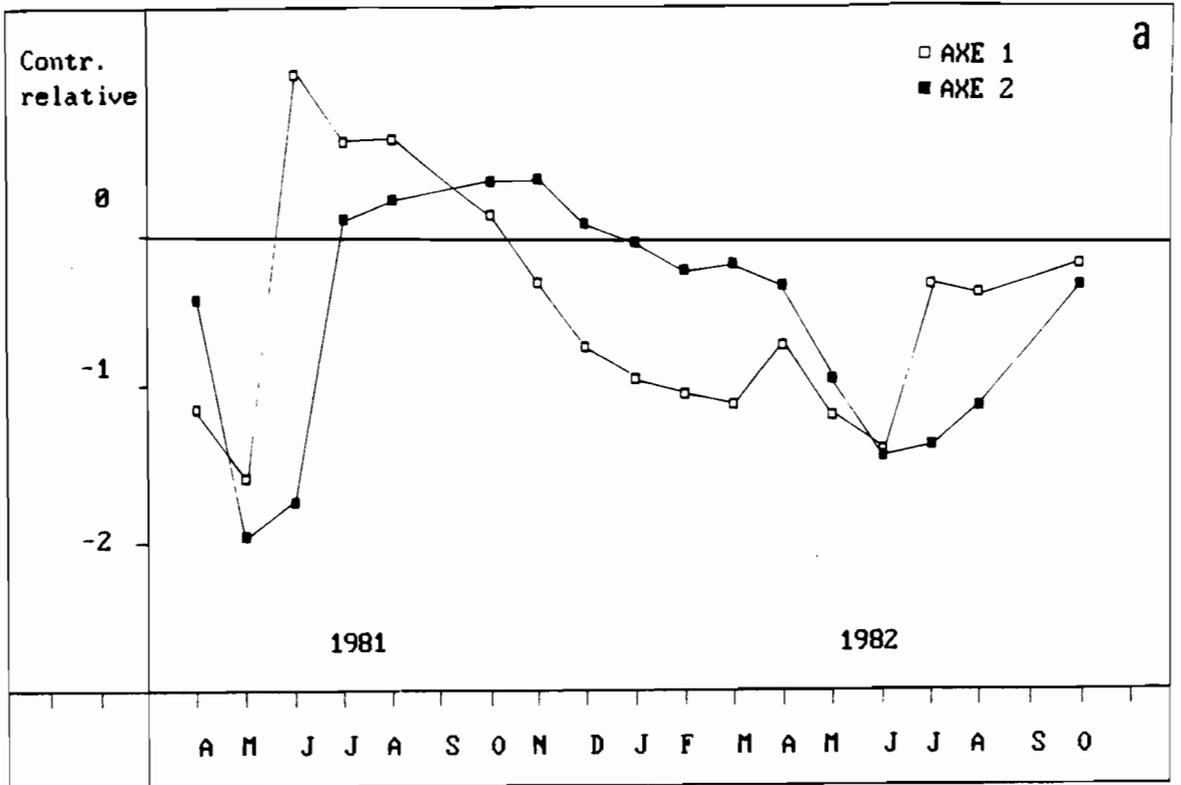
On remarque que, dans le plan des deux premiers facteurs, le nuage de points "date d'échantillonnage" se répartit en forme grossièrement circulaire. De plus, ces points pris dans l'ordre chronologique, se succèdent le long de cette courbe circulaire fermée. Ceci suggère un renouvellement cyclique de la population. Cette hypothèse doit cependant être nuancée car :

- d'une part, la courbe n'est pas rigoureusement fermée dans le plan 1-2 puisque les mois de juillet et août 1982 notamment n'occupent pas une position sur le "cercle" des observations. Ceci peut cependant s'expliquer par le mauvais échantillonnage de la population à ces deux dates (effectifs capturés très faibles et peu représentatifs de la structure démographique des Eperlans à ces dates) ;
- d'autre part, la courbe n'apparaît fermée que dans le plan 1-2. En effet, l'examen du plan 1-3 montre que l'axe 3 extrait une tendance non périodique. La population étudiée n'est donc pas forcément très stable. De plus, les deux premiers axes n'extraient que 54.60 % de l'inertie totale. Le phénomène de renouvellement cyclique, que l'on peut considérer comme la source majeure de variabilité, n'extrait donc qu'un peu plus de la moitié de l'inertie du nuage de points. Dans le cas de l'Eperlan, d'autres sources de variations proviennent d'irrégularités plus ou moins aléatoires comme le recrutement et/ou la mortalité. Aussi, les résultats obtenus ne sont peut-être pas aussi pédagogiques que ceux de BADIA et DO-CHI.

Cependant, l'étude des contributions relatives (fig. 85 a) montrent une évolution générale temporelle régulière confirmant le caractère cyclique du renouvellement de la population.

- Interprétation de la représentation des classes de taille (figures 84 et 85 b)

De même que pour les dates d'échantillonnage, on retrouve, pour les classes de taille, la configuration grossièrement circulaire dans le plan factoriel 1-2. De plus, les classes de taille sont, elles aussi, rangées dans un ordre croissant autour de cette courbe. L'étude des contributions relatives (fig. 97 b) permet de mettre en évidence le nombre de sous-populations en présence. En effet, les "pics" observés sur le graphique des contributions correspondent à chaque sous-population. On observe donc, sur le graphique, entre 3 et 4 groupes d'âge selon l'axe de l'analyse.



**Figure 85 : Analyse Factorielle des Correspondances :**  
 Représentation des contributions relatives.  
 a : en fonction des dates d'échantillonnage.  
 b : en fonction des classes de taille.

- Cycle d'évolution de la population d'Eperlan

L'interprétation du plan 1-2 de l'analyse factorielle des correspondances peut se faire en analysant les proximités entre chaque classe de taille et le nuage des points "date d'échantillonnage", pour déterminer les phases de croissance, d'entrée dans les captures et de mortalité pour l'Eperlan de Loire.

L'examen de la disposition relative des points sur la courbe grossièrement circulaire permet de suivre la croissance de la population. Si on débute le cheminement au mois d'avril 81 (premier échantillonnage), on remarque que les distances entre avril 81, mai 81, juin 81 et juillet 81 respectivement, sont très grandes. Ceci indique la période de forte croissance de la population. Entre juillet 81 et août 81, la distance est plus courte. Cela peut s'expliquer par la capture massive dans l'engin d'échantillonnage, des individus jeunes (70-80 mm) qui sont recrutés à cette date dans la pêcherie et qui abaissent artificiellement la taille moyenne de la population. Ensuite, à partir d'octobre 81 et jusqu'en mars 82, on constate que les points, s'ils se répartissent toujours sur la courbe circulaire, restent peu éloignés les uns des autres. Ceci traduit le ralentissement hivernal de croissance de la population. Enfin, à partir d'avril 82, la croissance s'accélère et on retrouve le même type d'organisation des points qu'en 1981.

Le cycle complet (une révolution sur la courbe grossièrement circulaire) dure 1 an. Le cycle de croissance de l'Eperlan est donc annuel et est constitué de successions de phases de croissance active (en été) et de ralentissement hivernal. En 1982 cependant, la position des points "date d'échantillonnage" est sensiblement décalée par rapport aux points correspondant en 1981. Ceci est surtout vrai pour les mois de mai, juin, juillet et août, indiquant vraisemblablement que l'identité des caractéristiques des distributions des longueurs entre 1981 et 1982 n'était pas la même pour ces mois précis (croissance moins forte en 1982, comme l'indique le décalage).

L'observation de l'évolution des classes de taille montre une certaine rupture à partir de la classe 200 mm (les points suivants effectuent un retour en arrière dans le plan factoriel) vraisemblablement dû à la mauvaise représentation des classes de taille les plus grandes que l'on n'observe qu'en automne et hiver (octobre à janvier). A cela s'ajoute un phénomène de mortalité hivernale (effectif surtout chez les mâles du groupe 3). La reprise de la progression circulaire à partir de la classe 230 mm et jusqu'à la dernière classe (260 mm) serait, elle, caractéristique de la présence des femelles (groupe d'âge 4) que l'on suit jusqu'en avril (fin de la période de reproduction).

-Conclusion sur la méthode de PETERSEN et l'analyse multivariable

La description des histogrammes des longueurs (obtenus à différentes dates) par l'analyse factorielle des correspondances donne des résultats tout à fait comparables à ceux mis en évidence par d'autres méthodes. La population d'Eperlans de Loire est suffisamment stable pour que l'on observe sur le plan factoriel 1-2 le cycle annuel de croissance (reproductible d'une année à l'autre), caractérisé par des phases de forte croissance estivale et de ralentissement hivernal. La méthode permet d'observer le recrutement, dans les captures, de la population des jeunes de l'année (en juillet-août) et les phénomènes de mortalité dans les classes d'âges les plus âgées.

Valider un modèle d'évolution de la population en projetant des points simulés en éléments supplémentaires dans la trame définie précédemment serait l'étape suivante. Si celle-ci n'est pas faite, la description d'une collection d'histogrammes par analyse multivariable a au moins le mérite de conduire à une structure qui peut piloter les étapes ultérieures de l'étude.

b - Méthode de PETERSEN : analyses graphiques et numériques classiques

La technique d'analyse modale des histogrammes de longueurs utilisée ici est celle décrite par GROS et COCHARD (1978) et améliorée par MENESGUEN (1980).

Le principe de base consiste à combiner deux méthodes usuelles : la première est celle de BHATTACHARYA (1967), méthode graphique servant à déterminer le nombre de composantes gaussiennes plausibles contenues dans la distribution à étudier, ainsi qu'à calculer des estimations grossières de leurs moyennes et de leurs écarts-types respectifs. Ces paramètres sont ensuite utilisés en entrée de la seconde méthode : il s'agit d'une méthode numérique d'optimisation par le maximum de vraisemblance proposé par HASSELBLAD (1966) et programmée primitivement en FORTRAN IV sous le nom de "programme NORMSEP" (ABRAMSON, 1971). En amont de ces deux méthodes, MENESGUEN (1980) préconise un lissage préalable de l'histogramme à analyser. L'algorithme est donc le suivant :

1 - Lissage de l'histogramme : on cherche à appliquer la méthode de BHATTACHARYA non pas à l'histogramme des données brutes mais à une courbe quasi-lisse déduite de l'histogramme.

L'avantage d'une telle transformation préalable de l'histogramme est l'augmentation du nombre de classes donc du nombre de points sur le graphique de BHATTACHARYA, ce qui permet une meilleure mise en évidence des parties linéaires du diagramme. L'ajustement ensuite, par la méthode du maximum de vraisemblance est alors meilleur.

Le lissage s'effectue ainsi :

A chaque itération, chaque classe de l'histogramme résultant est divisée en deux classes adjacentes égales d'amplitude moitié. Un calcul de moyennes mobiles (limitées à 3 classes dans ce cas précis) est alors appliqué à cet histogramme avant de refaire une itération. Ainsi, après  $n$  itérations, un histogramme de  $C$  classes est donc transformé en un histogramme de même surface mais dont les classes sont  $2n$  fois plus petites, ce qui donne une courbe quasiment lisse. Cette courbe respecte cependant les modes bien nets de l'histogramme de départ. Dans le programme ELEFAN I, l'histogramme de départ est lissé selon le même principe (sur 5 classes cependant).

2 - Méthode de BHATTACHARYA : la méthode des différences logarithmiques de BHATTACHARYA est ensuite appliquée à l'histogramme lissé. Elle donne pour chaque composante gaussienne identifiable, une première estimation des moyennes et écart-types.

3 - Programme NORMSEP : ces données sont transmises à NORMSEP qui affine les résultats.

On a réalisé une chaîne de programmes (en BASIC) pour effectuer cette série d'opérations (le programme NORMSEP a été adapté à cette fin). La figure 86 donne un exemple des résultats qu'elle fournit.

#### - Application à l'Eperlan de Loire

Ce type d'analyse a été effectué sur les histogrammes mensuels des captures par pêches expérimentales entre avril 1981 et octobre 1982. Les résultats sont consignés dans le tableau 22 qui donne, pour chaque mois caractéristique, la moyenne des longueurs (en mm), l'écart-type correspondant et le pourcentage dans la population du mois considéré des divers groupes d'âge identifiés. Ces données permettent de tracer la courbe de croissance de ces différentes cohortes entre 1981 et 1982 (fig. 87). On constate que globalement, ces calculs donnent des courbes dont l'allure est tout-à-fait comparable à celles déjà évoquées précédemment (cf. paragraphe 4.4, fig. 80). Les différents groupes d'âges sont bien individualisés et la croissance est maximale entre le groupe d'âge 1 et 2. La croissance se ralentit ensuite entre le groupe d'âge 2 et 3 et aboutit à une longueur moyenne maximale de 240-250 mm.

L'analyse modale permet d'identifier dans le groupe 0 deux composantes gaussiennes qui apparaissent nettement dès le mois d'octobre. L'importance de la deuxième composante (celle dont la moyenne est la plus élevée) va en croissant jusqu'au mois de mars (date de la reproduction indiquée par des flèches sur la figure 87). La figure 86, qui correspond au mois d'avril, montre bien ces deux composantes qui sont deux sous-cohortes d'un même groupe d'âge comme l'indique la courbe globale ajustée qui ne possède qu'un seul mode. Ces deux sous-cohortes s'estompent progressivement pour ne plus former, à partir de l'été qu'un seul et même mode (la sous-cohorte qui a la moyenne la plus faible ayant tendance à rattrapper l'autre sous-cohorte). Ce phénomène peut s'interpréter en termes de

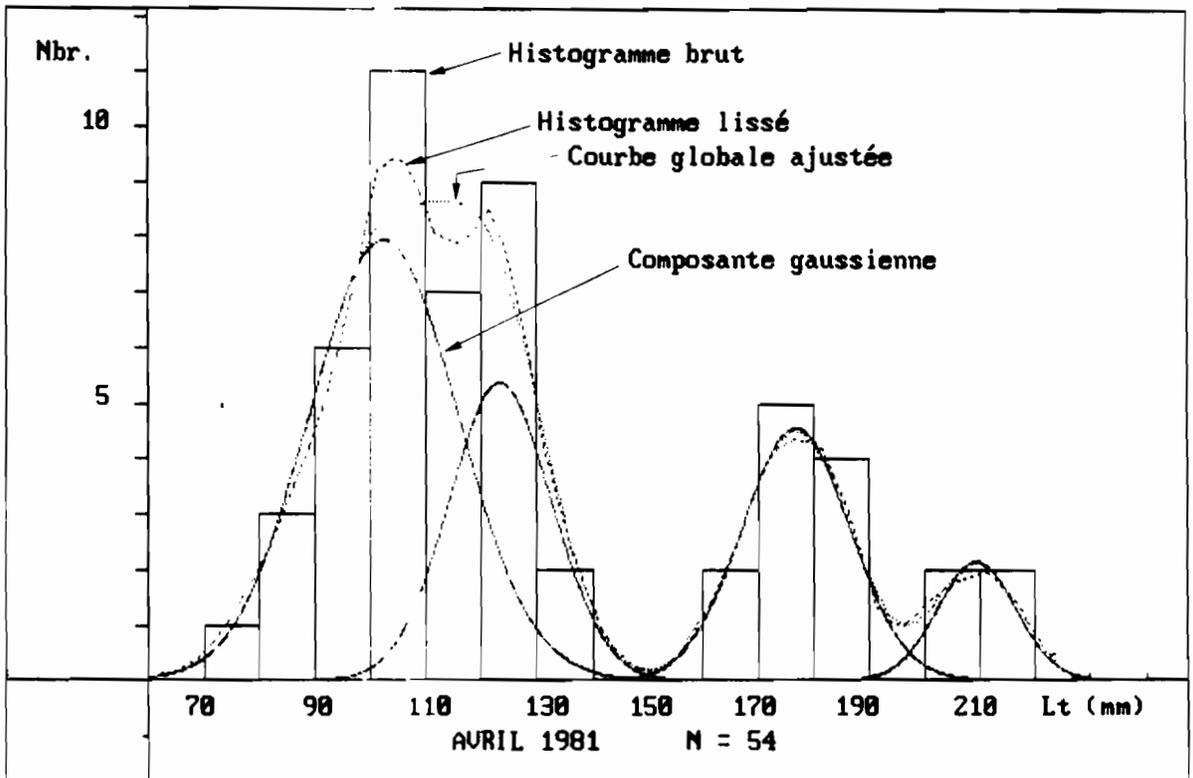
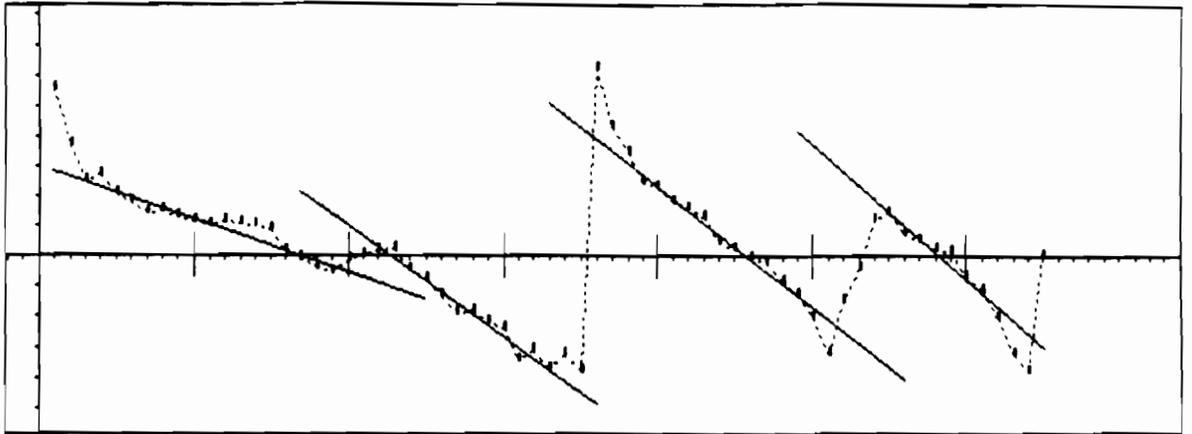


Figure 86 : Exemple de sortie graphique fournie par le programme d'analyse modale.

		GROUPE 0		GROUPE 1		GROUPE 2		GROUPE 3	
Avril 81	$\bar{X}$			102.28	123.29	176.70			
	s			13.33	9.28	9.75			
	%			49.14	23.14	20.64			
Juin 81	$\bar{X}$	61.55	144.08	163.76	199.28				
	s	8.90	8.86	21.69	12.08				
	%	76.33	13.50	8.24	1.94				
Juillet 81	$\bar{X}$	75.17	162.13	194.28					
	s	10.45	10.94	9.94					
	%	90.58	7.80	1.61					
Octobre 81	$\bar{X}$	81.60	120.55	182.49	225.13				
	s	10.21	8.71	17.83	9.58				
	%	82.81	0.8	12.23	4.16				
Novembre 81	$\bar{X}$	89.16	116.50	183.68	207.44				
	s	11.68	10.84	13.16	19.66				
	%	82.19	1.65	10.12	6.02				
Janvier 82	$\bar{X}$			87.58	110.33	189.65	213.47		
	s			9.03	10.36	15.01	10.00		
	%			26.70	45.47	24.13	3.50		
Février 82	$\bar{X}$			84.14	109.28	187.01	199.92	234.09	
	s			5.00	11.54	14.02	14.43	4.89	
	%			6.12	37.60	37.14	14.30	4.77	
Mars 82	$\bar{X}$			84.57	108.86	195.66	241.53		
	s			7.35	12.11	13.93	10.69		
	%			10.61	59.79	25.60	3.77		
Avril 82	$\bar{X}$	64.91	107.39	193.57	244.11				
	s	8.30	11.80	13.78	4.83				
	%	16.72	36.51	45.28	1.46				

Tableau 22 : Moyenne des longueurs (en mm), écarts-type (s) et pourcentage (%) dans la population du mois considéré des divers groupes d'âge identifiés par la méthode de Petersen (BHATTACHARIA + NORMSEP).

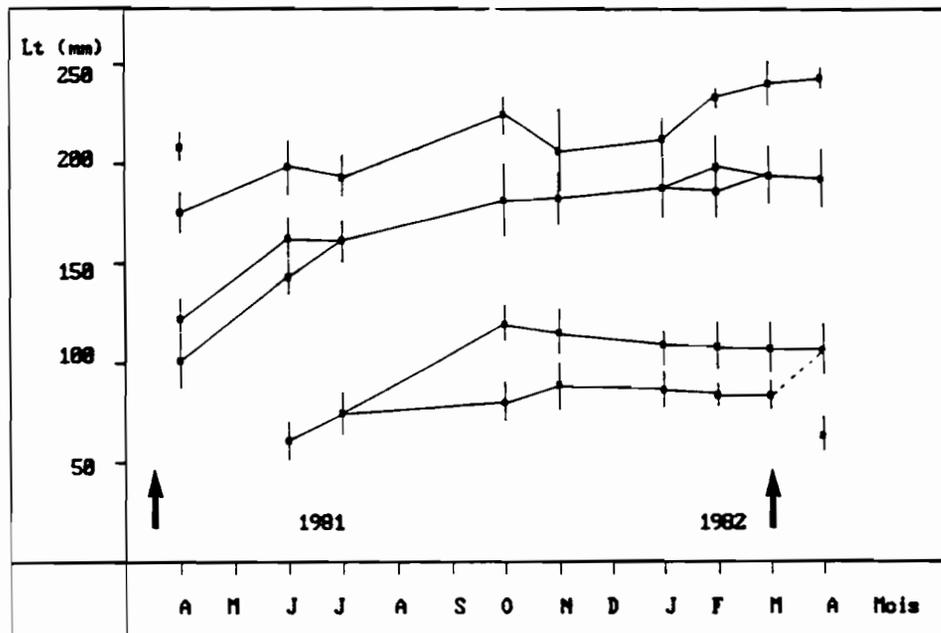


Figure 87 : Courbes de croissance des diverses cohortes (moyenne des longueurs et intervalle de confiance à 95 %) obtenues par la méthode de Petersen (BHATTACHARIA + NORMSEP) et correspondant aux valeurs du Tableau 22. Les flèches indiquent les dates de reproduction.

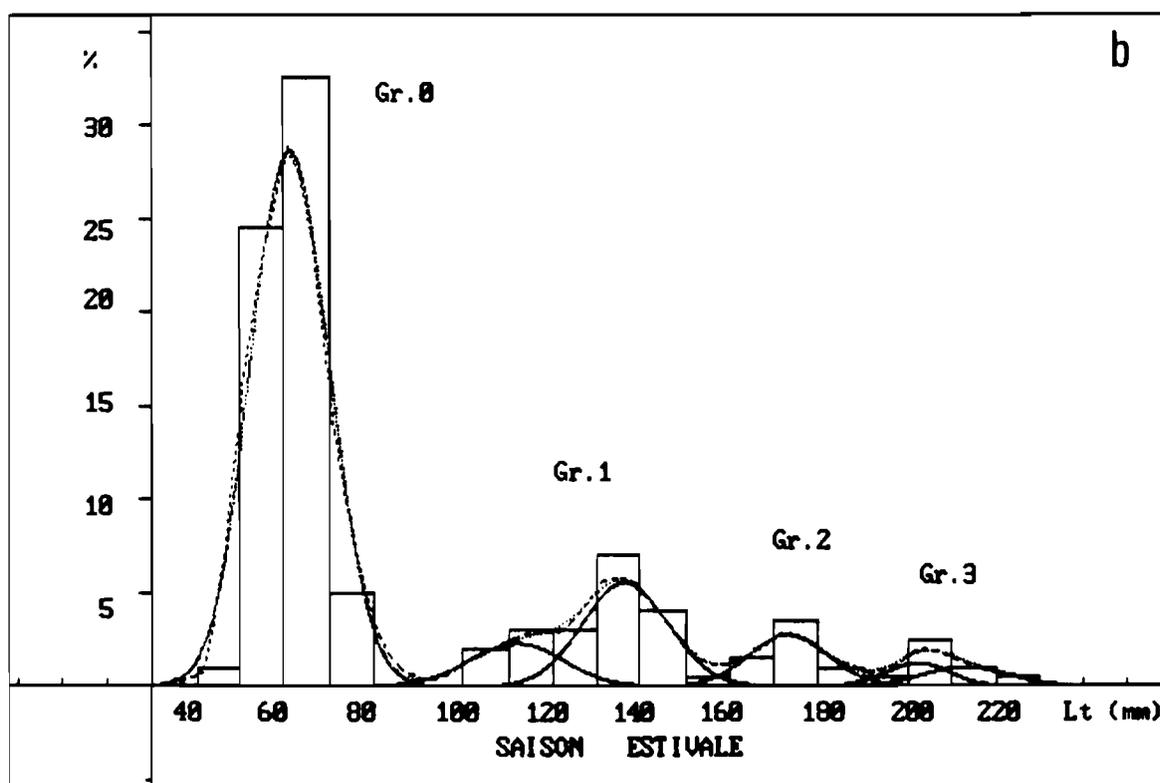
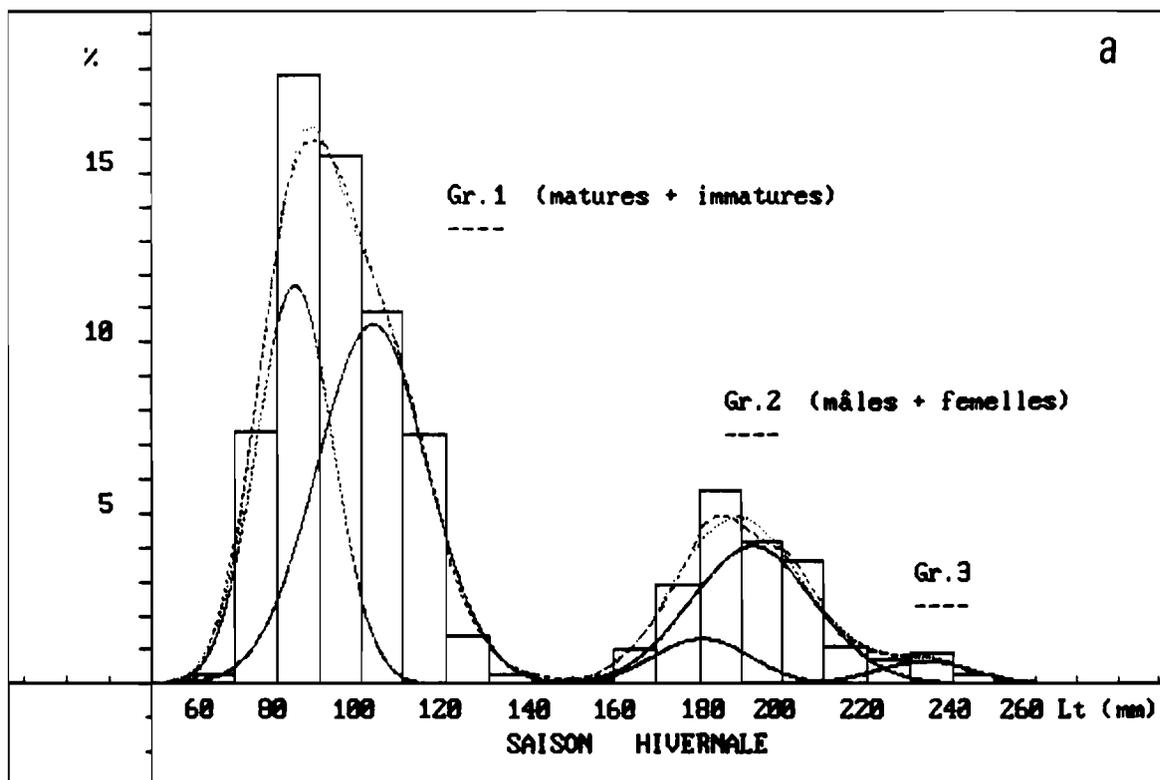
croissance et de maturité sexuelle. En effet, on met ainsi en évidence deux groupes de jeunes poissons qui, au moment de la reproduction (mars), ont une longueur moyenne respectivement inférieure ou supérieure à 90-100 mm. Cette longueur correspond, comme cela sera montré dans le chapitre consacré à la reproduction, à la taille de première maturité sexuelle. L'analyse modale met donc nettement en évidence les deux groupes de jeunes Eperlans : les matures, en état de se reproduire et les immatures qui ne sont pas capables de participer à la reproduction dès leur première année. Ces deux groupes de poissons se distinguent donc par un taux de croissance différent. En été, après la période de reproduction, ces deux groupes ne forment plus qu'une seule et même cohorte indiscernable (à partir de juillet), les plus petits ayant tendance, au moment de la reprise de croissance estivale, à rattrapper les plus grands (fig. 87). C'est le phénomène de croissance compensatoire dont il a déjà été question.

La figure 88(a, b) présente un résumé des deux situations caractéristiques de l'analyse modale des histogrammes de longueur de l'Eperlan de Loire : une situation hivernale (janvier) et une situation estivale (juillet) typiques.

- La première montre le phénomène déjà évoqué : les deux sous-cohortes du groupe 1 : l'une participant à la reproduction et l'autre pas. Dans le groupe 2, on remarque là encore la présence de deux sous-cohortes presque confondues : elles peuvent s'interpréter en terme de croissance différentielle des mâles et des femelles (les mâles grandissent moins vite que les femelles comme cela a déjà été souligné). Enfin, on remarque le groupe 3, encore bien individualisé mais dont l'importance reste faible.
- La seconde met en évidence le fort recrutement du groupe 0. Les groupes 1, 2 et 3 sont bien individualisés et on remarque dans le groupe 1 les deux sous-cohortes correspondant aux poissons ayant ou non participé à la reproduction. Ces deux composantes auront ensuite tendance à s'estomper pour ne plus former qu'un seul et même mode (cf. groupe 2 ou 3) dans lequel il est néanmoins possible de distinguer (parfois) les mâles, des femelles.

- Conclusion sur les méthodes graphiques et numériques classiques

Bien que souvent critiqués pour leur manque "d'objectivité" dans l'analyse des fréquences de longueur, ces types de méthode peuvent apporter quelques compléments lorsqu'on connaît suffisamment bien la biologie de l'espace étudiée. Ainsi, pour l'Eperlan de Loire, on met en évidence des sous-cohortes que l'on peut interpréter en termes de croissance. Quoiqu'il en soit, ce type de méthode donne, pour l'Eperlan de Loire, des



**Figure 88** : Situations caractéristiques dans l'analyse modale des histogrammes de longueur de l'Eperlan de Loire.  
 a - situation hivernale.  
 b - situation estivale.

résultats concordants avec ceux déjà trouvés par d'autres méthodes indépendantes (nombre de groupes d'âge, longueurs moyennes à un âge donné, etc...) et permettent ainsi de décrire la structure démographique de la population et de bâtir des courbes de croissance (cf. par exemple la fig. 93).

#### 46.3 - Conclusion sur les analyses modales

Les diverses méthodes que l'on a appliqué à l'Eperlan de Loire (ELEFAN I, A.F.C., BHATTACHARYA + NORMSEP) montrent qu'aucune n'est optimale dans la description des données. Chacune d'elles comportant des avantages et des inconvénients, elles doivent plutôt être utilisées en complémentarité pour en tirer le maximum d'informations. ELEFAN I est certainement la méthode la plus "objective" mais, on peut parfois lui reprocher son manque de finesse. L'analyse factorielle des correspondances peut être une bonne méthode d'approche et surtout de simulation de la population étudiée.

D'autres méthodes sont sans cesse mises au point pour effectuer les analyses modales : la tendance actuelle est d'ailleurs d'essayer d'introduire dans les calculs des contraintes reflétant des réalités biologiques connues afin d'optimiser l'extraction des paramètres démographiques à partir des distributions en histogramme. En ce sens, les travaux de SCHNUTE et FOURNIER (1980) peuvent être considérés comme pionniers.

### 5 - CROISSANCE PONDERALE

#### 5.1 - Relation taille-poids et facteurs (ou coefficients) de condition

Ces relations sont utilisées de deux façons différentes selon le type d'objectif à atteindre :

- conversion de la taille d'un individu en poids théorique (ou inverse) : la relation taille - poids utilisée de cette façon en dynamique des populations exploitées où l'on cherche, par exemple, à estimer le poids des captures au vu de données de longueur que l'on aura échantillonnée. Dans ce cas, on ne cherche pas une très grande précision dans la détermination des paramètres de la relation taille - poids mais plutôt une valeur prédictive correcte de la relation ;
- étude biologique : on peut, dans ce cas, chercher à comparer deux populations vivant dans des conditions différentes, ou déterminer indirectement la période et la durée de la maturation sexuelle ou encore, suivre les oscillations de la balance métabolique à travers l'embonpoint des individus, qui dépend de facteurs aussi variés que : alimentation, migrations, reproduction, etc...).

Les formules utilisées sont, on l'a déjà vu, du type :

$$W = q \cdot L^b$$

où W et L sont respectivement le poids et la taille (longueur) du poisson et où q et b sont deux constantes :

- . b, l'exposant de la relation, rend compte à la fois de l'allométrie et des variations de densité du poisson. b est généralement compris entre 2.5 et 4 (LE CREN, 1951) mais est souvent proche de 3 (isométrie) ;
- . q, d'un point de vue biologique, est fonction de la densité du poisson et de ses proportions.

La valeur de q ne peut être obtenue qu'à partir d'un ensemble de points représentant les couples poids - longueur. De ce fait, le terme de facteur de condition qui lui est assigné devrait plutôt être facteur de condition moyen (car s'appliquant à l'ensemble des couples poids - longueur). Son intérêt propre est donc limité mais peut servir à comparer deux groupes de poissons (mâles - femelles, ou deux saisons...) à condition que les coefficients b ne soient pas différents. La méthode utilisée pour ce type de comparaison peut être l'Analyse de Covariance (MAYRAT, 1959).

Plus intéressants sont les facteurs de conditions relatives. POSTEL (1973) en propose deux :

- .  $C_i = W_i/L_i^3$  facteur composite de condition, déjà étudié par FULTON (1911) et utilisé dans de nombreuses études ;

- .  $a_i = W_i/L_i^b$  facteur net de condition ;

où, i représente le poisson individuel i de taille  $L_i$  et poids  $W_i$  et b est le coefficient de la relation générale taille - poids.

Cependant, comme le souligne FREON (1978), "les facteurs de condition faisant appel au cube de la longueur doivent être abandonnés car ils traduisent surtout l'écart d'un individu ou d'une classe de tailles par rapport à un poisson isométrique et "isodense". Leur interprétation est très difficile, pouvant donner lieu à l'introduction de biais importants dans certains cas. Les facteurs de condition faisant appel à une puissance fractionnaire de la longueur sont préférables aux précédents car ils représentent l'écart de poids d'un individu ou d'une classe de tailles par rapport au poids standard attendu d'après la relation d'allométrie propre à l'espace considérée".

## 5.2 - Calcul des coefficients de la relation $W = q.L^b$

Selon le but recherché, on utilisera soit une estimation par régression linéaire "prédicative", soit une estimation par l'axe majeur réduit (= droite de Teissier = régression fonctionnelle), en utilisant la relation transformée de façon logarithmique :

$$\text{Log } W = \text{Log } q + b.\text{Log } L.$$

RICKER (1973), discutant les avantages et inconvénients des divers types de régression, préconise l'utilisation de l'axe majeur réduit dans le cas des relations taille - poids, la régression "prédicative", habituellement choisie, ayant tendance à sous-estimer la valeur de b. Cependant, bien que W et L soient interdépendants (car tous deux tributaires de la croissance), un ajustement par simple régression linéaire peut s'avérer nécessaire si l'on désire une relation prédictive (pour connaître W en fonction de L) plutôt que descriptive comme dans le cas de la droite de Teissier. Les deux méthodes ont été appliquées à l'Eperlan de Loire.

## 5.3 - Application à l'Eperlan de Loire

### 53.1 Facteurs de condition moyens

Des relations taille - poids ont tout d'abord été ajustées sur la population des mâles et celles des femelles. Pour chacune de ces deux sous-populations, deux types de variables "poids" ont été envisagés :

- d'une part, le poids non éviscéré ;
- d'autre part, le poids éviscéré, c'est-à-dire sans tenir compte du poids du tractus digestif, du foie et des gonades. Le facteur de condition ainsi calculé est connu sous le nom de facteur de condition de Clark et prend mieux en compte les variations d'embonpoint sans tenir compte des phénomènes liés à la reproduction ou la nutrition.

Les résultats des régressions sont exposés dans le tableau 23.

Des tests de Student (au seuil 5 %) ont été calculés selon les méthodes ordinaires liées aux tests sur les coefficients d'une régression pour savoir si les coefficients b n'étaient ou non statistiquement différent de 3 (isométrie). Les résultats, inscrits aussi dans le tableau 23 montrent que les coefficients b, bien que proches de 3 sont néanmoins statistiquement différents de cette valeur (au seuil 5 %).

On a ensuite cherché à comparer les droites de régressions mâles-femelles entre elles. Les calculs ont été effectués selon la méthode décrite dans ANON (1978) :

Régression		CATEGORIE			
		Non éviscérés		Eviscérés	
		Femelles	Mâles	Femelles	Mâles
	N	487	422	487	422
	Coeff. (R) corrélation	0.993	0.992	0.992	0.992
prédictive	log q	-7.9712	-7.9358	-7.7396	-7.7641
	b	3.1065	3.1000	3.0454	3.0565
	Ecart type de b	1.75 10 <sup>-2</sup>	1.90 10 <sup>-2</sup>	1.66 10 <sup>-2</sup>	1.92 10 <sup>-2</sup>
	Test t b = 3 ?	t = 6.07 Non	t = 5.26 Non	t = 2.73 Non	t = 2.94 Non
fonctionnelle	Log q	-8.0898	-8.0566	-7.8487	-7.8852
	b	3.1303	3.1244	3.0674	3.0809
	Ecart type de b	1.75 10 <sup>-2</sup>	1.90 10 <sup>-2</sup>	1.66 10 <sup>-2</sup>	1.92 10 <sup>-2</sup>
	Test t b = 3 ?	t = 7.43 Non	t = 6.54 Non	t = 4.05 Non	t = 4.21 Non

**Tableau 23** : Résultats des 2 types de régressions sur les relations tailles-poids ( $W = qL$ ) pour les Eperlans de Loire (mâles et femelles séparés et poids total ou éviscéré pris en compte).

		CATEGORIE	
Régression	Comparaison	Non éviscérés	Eviscérés
prédictive	des pentes (b)	t = 0.243 ddl = 900 égalité des pentes mâles - femelles (seuil 5 %)	t = 0.426 ddl = 900 égalité des pentes mâles - femelles (seuil 5 %)
	des ordonnées	t = 0.340 ddl = 900 égalité des ordonnées mâles - femelles (seuil 5 %)	t = 0.378 ddl = 900 égalité des ordonnées mâles - femelles (seuil 5 %)
fonctionnelle	des pentes (b)	t = 0.224 ddl = 900 égalité des pentes mâles - femelles (seuil 5 %)	t = 0.518 ddl = 900 égalité des pentes mâles - femelles (seuil 5 %)
	des ordonnées	t = 0.434 ddl = 900 égalité des ordonnées mâles - femelles (seuil 5 %)	t = 0.380 ddl = 900 égalité des ordonnées mâles - femelles (seuil 5 %)

**Tableau 24** : Comparaison des droites de régression mâles et femelles calculées dans le tableau 22.

		CATEGORIE	
Régression	Paramètre	Non éviscérés	Eviscérés
prédictive	N	909	909
	Coeff. (R) corrélation	0.9923	0.9925
	Log q	-7.9411	-7.7498
	b	3.1009	3.0503
	Ecart type de b	1.25 10 <sup>-2</sup>	1.25 10 <sup>-2</sup>
fonctionnelle	Test t b = 3 ?	t = 7.83 Non	t = 4.02 Non
	Log q	-8.0593	-7.8631
	b	3.1247	3.0731
	Ecart type de b	1.28 10 <sup>-2</sup>	1.28 10 <sup>-2</sup>
	Test t b = 3 ?	t = 9.67 Non	t = 5.84 Non

**Tableau 25** : Régression sur la relation taille-poids (mâles et femelles confondus) pour les Eperlans de Loire (éviscérés ou non)

1- Comparaison des pentes des deux droites de régression : les deux droites sont-elles parallèles ?

2- Si oui, comparaison des ordonnées : les deux droites parallèles passent-elles par le même point d'ordonnée fixée ? (c'est-à-dire, les deux droites "parallèles" sont-elles confondues ?

Les tests se ramènent à des tests t de Student. Les résultats sont exposés dans le tableau 24. Pour chaque catégorie (poissons éviscérés et non éviscérés), il apparaît que les droites de régressions peuvent être statistiquement confondues (au seuil 5 %). C'est pourquoi, on a calculé la droite de régression commune aux mâles et femelles. Les résultats sont présentés dans le tableau 25. Ici encore, pour chaque type de régression et pour chaque catégorie envisagée (poissons éviscérés ou non), les pentes des droites de régression sont statistiquement différentes de 3, au seuil 5 %.

La figure 89 (a) représente la relation taille - poids calculée pour l'Eperlan de Loire à partir de la régression fonctionnelle (fig. 89 b). La catégorie illustrée est celle des poissons non éviscérés. La courbe a donc pour équation :

$$\text{Poids (mg)} = 3.16 \cdot 10^{-4} \cdot L(\text{mm})^{3.125}$$

Sur la figure 89 (b) sont aussi représentés les immatures (non pris en compte dans le calcul des coefficients des relations taille-poids précédentes) et l'on constate que ces points s'écartent de la droite de régression des adultes (les immatures sont, en moyenne, situés en dessous). Il existe donc une rupture de pente dans la relation [Log P - Log L]. Ceci veut dire que l'allométrie de l'Eperlan est variable au cours de la croissance. En toute rigueur, il faudrait donc considérer séparément les deux segments de droite. La relation taille-poids pour les immatures a été calculé par la droite de régression fonctionnelle.

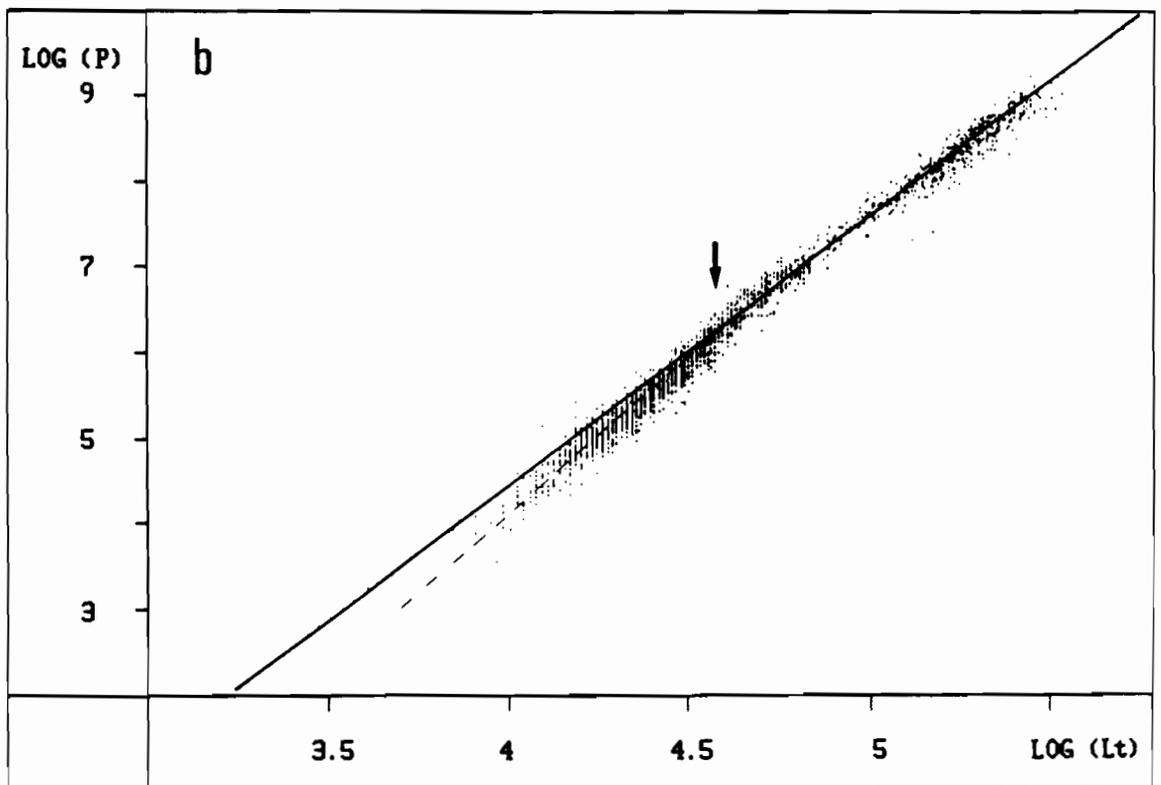
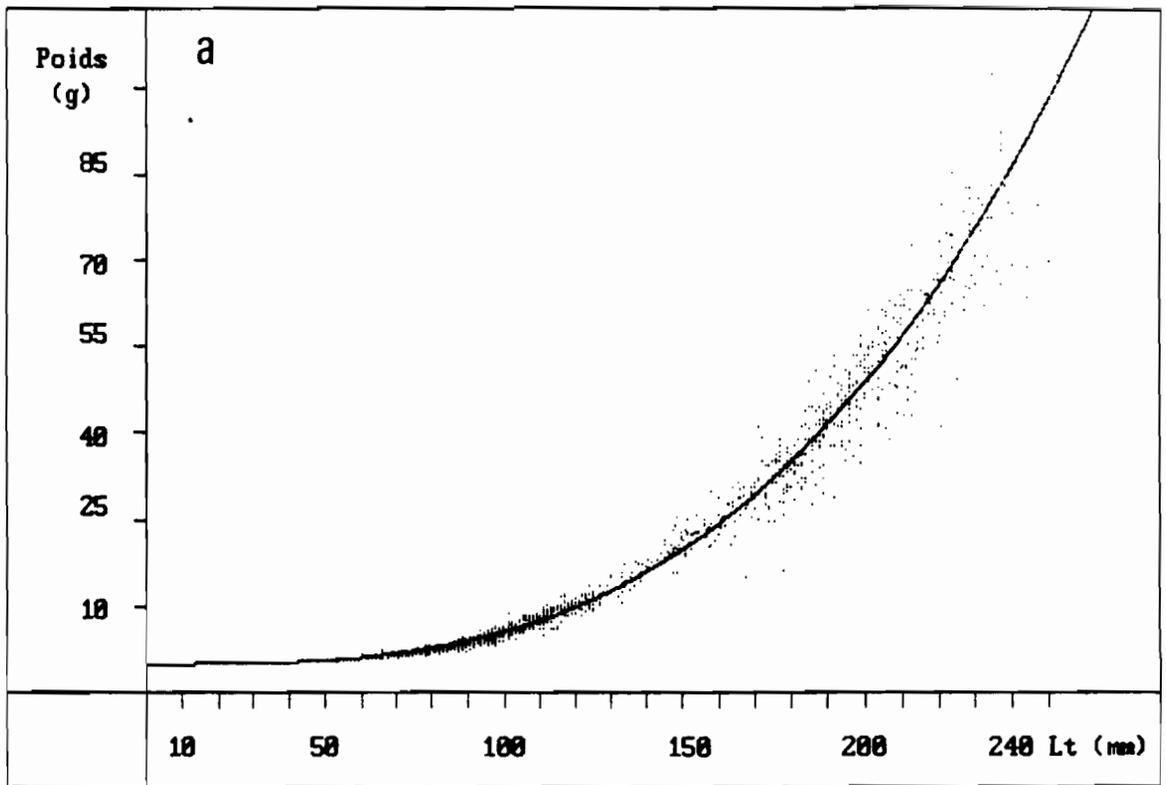
L'équation est :

$$\text{Poids (mg)} = 9.044 \cdot 10^{-5} \cdot L(\text{mm})^{3.372}$$

La droite correspondante (relation Log - Log) est dessinée en pointillés sur la figure 89 (b).

HUXLEY (1932) et FROST (1945) signalent aussi de telles ruptures de pente et constatent qu'elles se produisent généralement au moment de métamorphoses ou aux abords de la maturité sexuelle.

Pour l'Eperlan, cette rupture de pente (signalée par une flèche sur le graphique) correspond à Log L compris entre 4.5 et 4.6, c'est-à-dire L compris entre 90 et 100 mm. Ce qui correspond, comme on le verra dans le chapitre consacré à la reproduction, à la taille à la première maturité sexuelle.



**Figure 89** : a : Relation taille poids pour l'Eperlan de Loire (poissons non éviscérés, coefficients de la régression fonctionnelle) ;

b : Droites de régression fonctionnelles entre Log(poids) et Log(longueur) calculées à l'aide des points de la courbe précédente. (— adultes, -- immatures).

53.2 Facteurs de condition relative

La formule retenue est celle du facteur net de condition :

$$a_i = W_i / L_i^b$$

Les fluctuations saisonnières de ce facteur ont été suivies sur la base des poids éviscérés et non éviscérés. Le coefficient  $b$  utilisé a été, pour chacune de ces deux premières catégories, celui calculé à partir de la régression fonctionnelle correspondante.

On a ainsi calculé, pour chaque poisson capturé entre mai 1981 et octobre 1982 son facteur net de condition. Les sexes ont été séparés, ce qui a conduit à l'élaboration de quatre graphiques selon le coefficient  $a_i$  utilisé (poids éviscéré ou non).

L'interprétation des variations saisonnières des coefficients  $a_i$  est délicate car ils sont sous la dépendance de facteurs tout aussi importants les uns que les autres et qui agissent tantôt séparément, tantôt d'une manière complémentaire ou antagoniste.

- Interprétation du facteur net de condition en liaison avec la reproduction et l'alimentation

Pour ce faire, on a séparé les individus par sexe et on a délaissé ceux dont la longueur totale est inférieure à 90 mm (cette taille correspond, grosso-modo, à celle de première maturité observée chez les femelles comme chez les mâles).

Les résultats sont présentés aux figures 90 (a, b) et 91 (a, b). Sur ces dessins, les petits carrés noirs représentent les moyennes des facteurs nets de condition pour un mois donné.

On constate que les variations du facteur de condition sont synchrones chez les mâles et chez les femelles.

En 1981, de mai à août-septembre, on remarque une augmentation progressive du facteur de condition moyen en liaison avec une alimentation soutenue et une accumulation de réserves mésentériques. A partir de septembre, la maturation des gonades commence à se mettre en place, jusqu'en février-mars 1982, époque de la reproduction. Ceci se traduit, chez les individus non éviscérés par une légère augmentation du facteur de condition moyen (ou tout au moins par une variation monotone de ce coefficient traduisant l'antagonisme des effets entre maturation sexuelle et baisse de l'alimentation). Chez les individus éviscérés, la phase hivernale et printanière liée aux phénomènes induisant la reproduction, se traduit par une chute progressive du coefficient de condition moyen, due à une mise à contribution des réserves mésentériques dans les processus métaboliques de reproduction, donc un amaigrissement du poisson. Après la reproduction, en avril, on constate dans les deux sexes un niveau bas du facteur de condition traduisant l'amaigrissement du poisson après l'émission de ses produits sexuels. A partir d'avril 1982, comme en 1981, une phase d'alimentation active va permettre au poisson de retrouver un

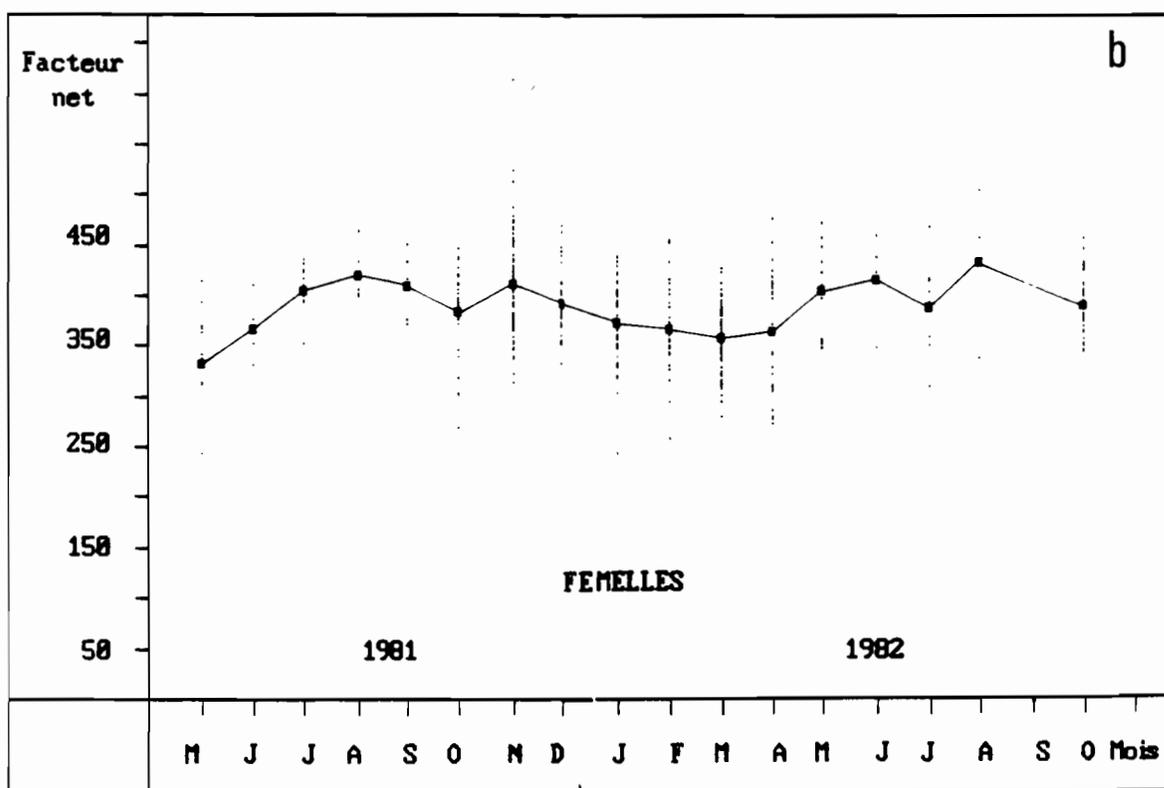
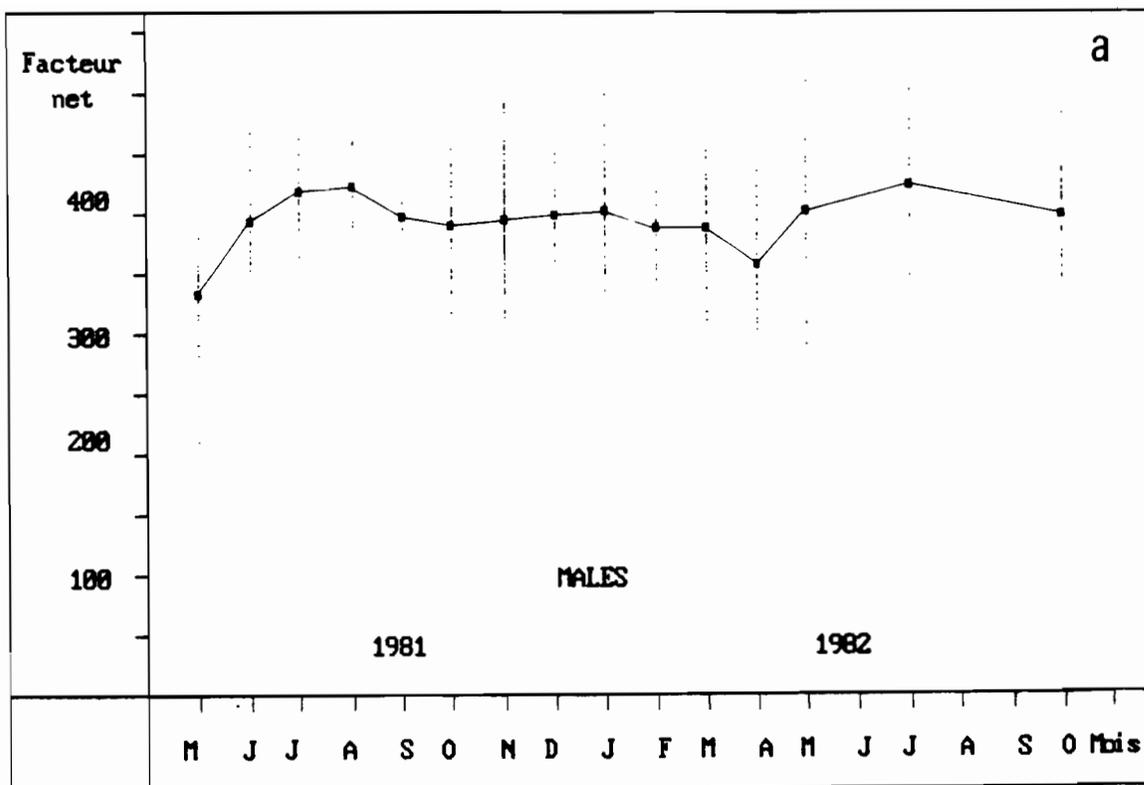
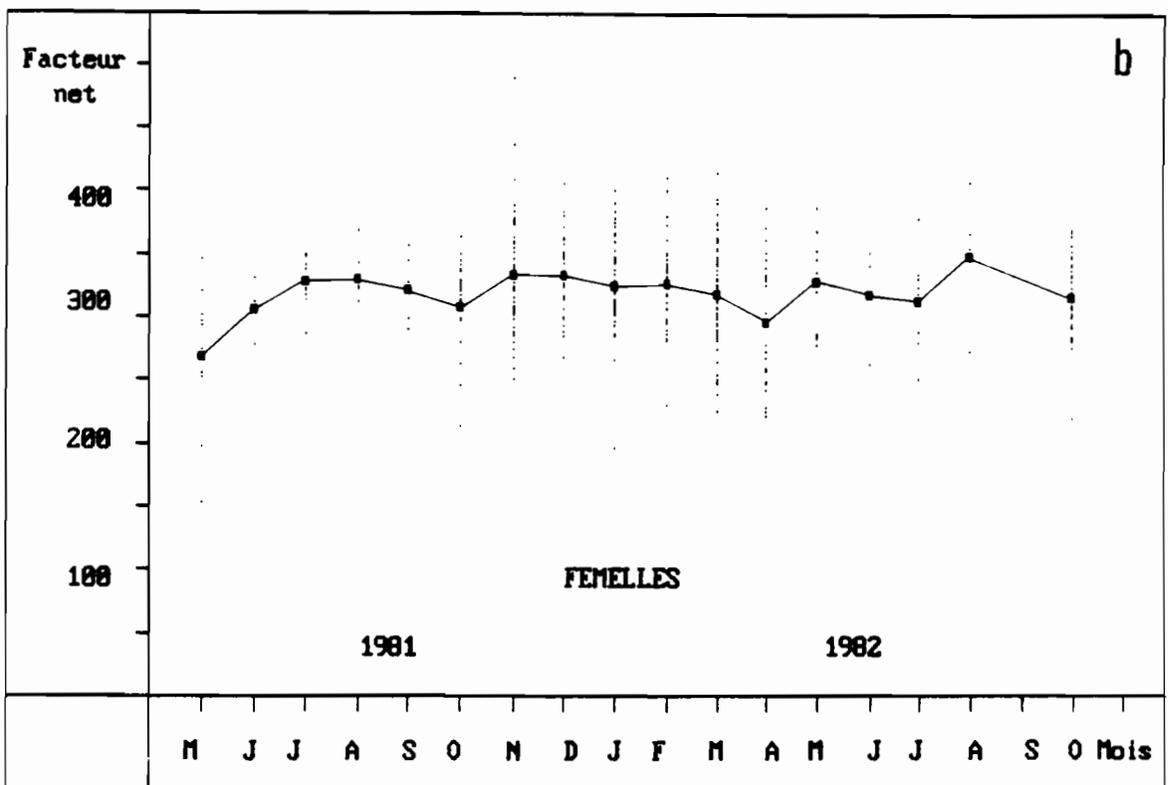
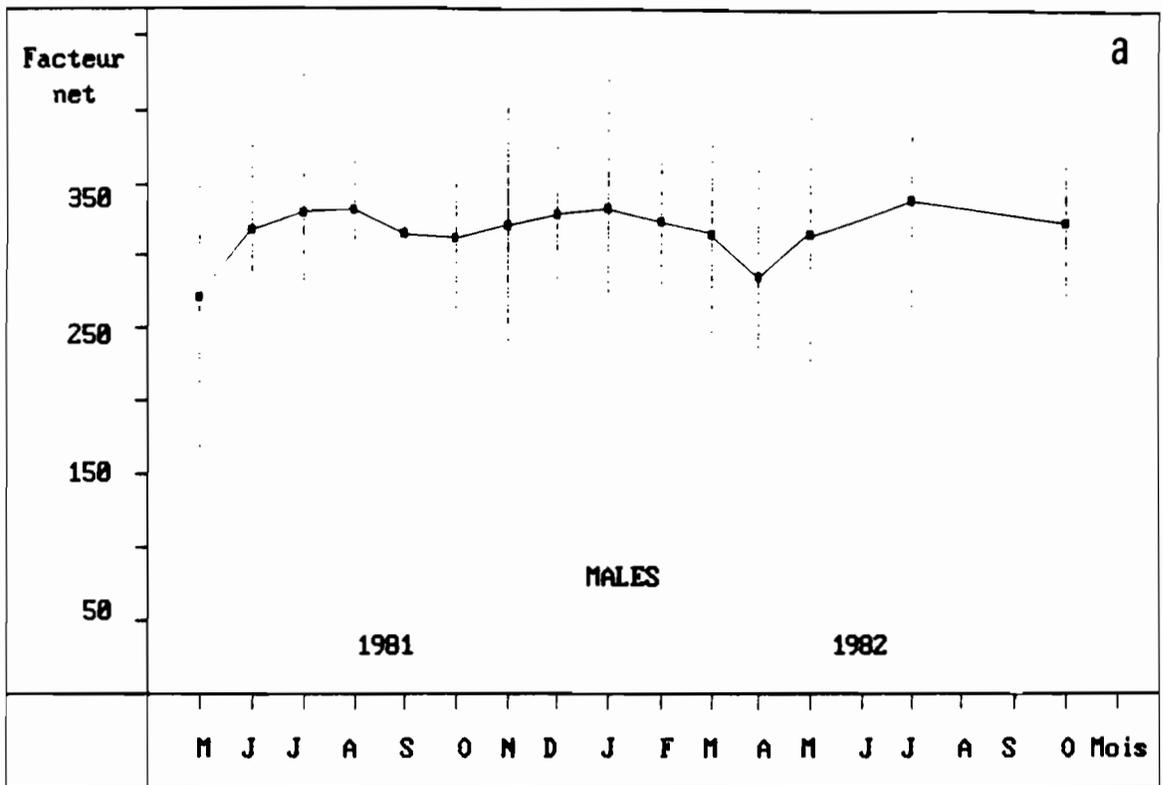


Figure 90 : Variations saisonnières (en 1981-82) du facteur net de condition pour les Eperlans de Loire non éviscérés.

a - mâles.  
b - femelles.



**Figure 91** : Variations saisonnières (en 1981-82) du facteur net de condition pour les Eperlans de Loire éviscérés.

a - mâles.

b - femelles.

embonpoint moyen assez élevé.

#### 5.4 - Modèles de croissance pondérale

La croissance pondérale peut être étudiée de la même façon que la croissance linéaire. Pour l'Eperlan de Loire, seul un modèle descriptif a été recherché. Le poids et la longueur du poisson étant liés par une relation connue, il est possible d'adapter, comme cela a déjà été exposé, l'équation de croissance linéaire à la croissance pondérale. C'est ce qui a été fait. Aussi, le modèle retenu est celui de von Bertalanffy, pour lequel on a vu comment le formuler en termes de longueurs ou de poids.

##### 54.1 - Courbes de croissance générales

Le modèle retenu a donc pour équation :

$$W_t = W_{\infty} \cdot [(1 - \exp(-K \cdot (t - t_0)))^b]$$

où  $W_{\infty}$ ,  $K$ ,  $t_0$  et  $b$  ont été précédemment définis.

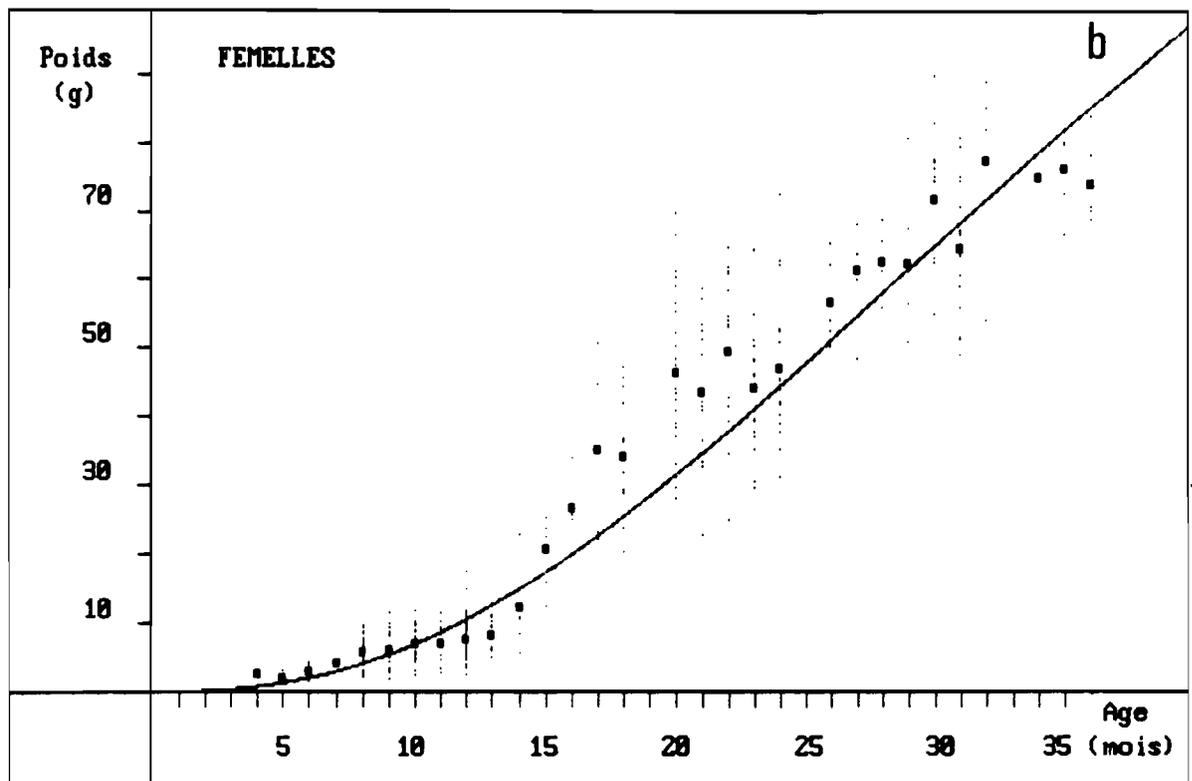
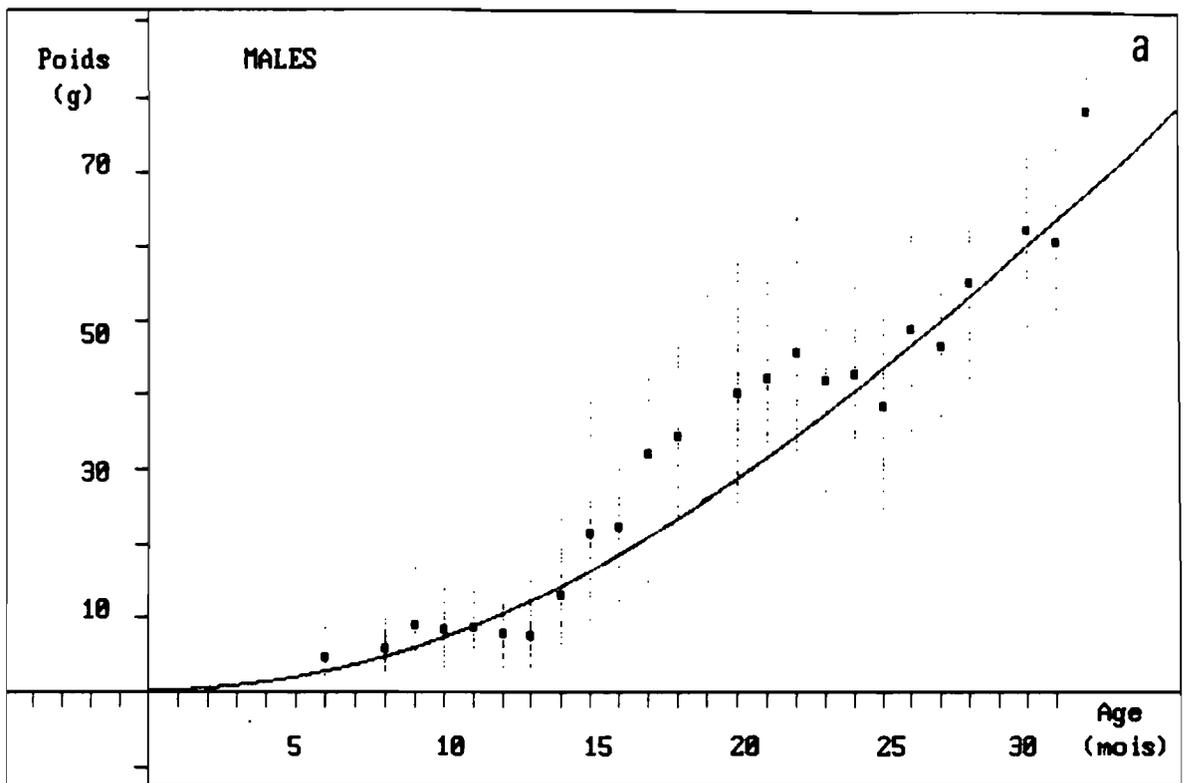
Les résultats obtenus pour les deux sexes sont les suivants (avec le coefficient  $b = 3.125$  calculé au paragraphe 53.1) :

	Mâles	Femelles
Nombre	404	465
$W_{\infty}$ (g)	258.68	200.91
$K$	0.376	0.485
$t_0$ (mois)	-0.242	-0.061
Coeff. (R) corrélation	0.846	0.893

Les courbes représentatives sont données à la figure 92 (a, b) sur lesquelles sont indiquées l'ensemble des couples ( $W_t$ , Age) utilisés dans les calculs et les points moyens (poids moyen à un âge donné) qui n'ont qu'une valeur illustrative.

Les coefficients de corrélations sont statistiquement significatifs, indiquant un bon ajustement du modèle aux données.

Les poids calculés à l'infini ( $W_{\infty}$ ) sont assez élevés par rapport aux poids maximums enregistrés pour l'Eperlan de Loire ( $W_{\infty} = 258.68$  g et  $W_{max} = 85$  g pour les mâles ;  $W_{\infty} = 200.91$  g et  $W_{max} = 100$  g pour les femelles) indiquant, comme cela a déjà été souligné pour la croissance en longueur, une mortalité élevée empêchant la population de vieillir.



**Figure 92** : Courbes de croissance pondérale de l'Eperlan de Loire selon le modèle de von Bertalanffy.  
 a - mâles.  
 b - femelles.

54.2 - Paramètres d'influence

L'ajustement d'un modèle de von Bertalanffy à la croissance pondérale de l'Eperlan de Loire est correct. Cependant, on constate une certaine déviation des points autour de la courbe ajustée. En dehors de toute considération de variation individuelle des poids autour de la courbe (qui est un phénomène normal), on remarque une tendance à l'oscillation saisonnière (matérialisée par les oscillations des points moyens). Ces tendances, qui ne sont pas prises en compte dans le calcul des coefficients de la courbe de croissance précédente proviennent de plusieurs sources dont la plus importante est la variation de la condition des poissons dont on a vu les liaisons avec la maturation des gonades et l'intensité de l'alimentation (un poisson peut maigrir au cours de sa vie, phénomène non comparable à la croissance en longueur qui ne peut être que positive).

A cela, on peut s'ajouter l'existence des deux relations taille-poids successives (immatures puis adultes). En toute rigueur, il convient donc de décrire la croissance pondérale des immatures (ou, plus globalement des individus de moins de 90-100 mm) par une relation et la croissance pondérale des adultes par une autre relation (le coefficient  $b$  n'étant pas le même pour ces deux catégories de poissons).

L'ensemble de ces sources de variations reste difficile à modéliser car elles agissent soit séparément, soit simultanément, de manière complémentaire ou antagoniste. Aussi, on ne retiendra que l'équation précédente qui, si elle ne donne pas une image parfaite du phénomène, reste un outil de description suffisamment précis.

**CONCLUSION**

L'étude de la croissance de l'Eperlan a permis de mettre en évidence quelques phénomènes qui y sont liés et qui n'ont jamais été décrits pour cette espèce en Loire.

Ainsi, on peut déterminer aisément l'âge absolu des poissons par examen scalimétrique, le critère de datation retenu (cicatrice d'arrêt hivernal de croissance) étant facile à identifier.

L'étude scalimétrique permet, dans un premier temps, d'envisager l'analyse de la croissance par retro-calcul des longueurs. Cette technique, mise en oeuvre pour l'Eperlan de Loire et mathématiquement améliorée par rapport aux formulations plus anciennes grâce à l'Analyse de Covariance, a donné entière satisfaction. L'étude par ce biais, des accroissements en longueur permet de définir les taux réels de croissance qui, pour l'Eperlan de Loire, sont sensiblement identiques à ceux obtenus pour d'autres populations européennes (HUTCHINSON, 1983 a).

Cette première approche de la croissance a mis en évidence des différences significatives entre mâles et femelles. Les mâles croissent moins vite que les femelles, surtout après leur première année, et leur longévité est moindre (3 ans en moyenne pour les mâles contre 4 pour les femelles).

L'étude des écailles par microscopie électronique à balayage a permis de décrire des structures non encore observées chez *Eperlanus*, comme celle des stries de croissance ou celle, lamellaire, des écailles vues en coupe.

En dehors de l'étude scalimétrique, l'otolimétrie permet aussi l'âgeage des Eperlans. L'examen des otolithes au microscope électronique à balayage apporte toutefois des précisions par rapport aux écailles, en exhibant des structures interprétables selon les saisons, voire de façon "journalière".

La détermination de l'âge des poissons peut aussi se faire à l'aide de méthodes statistiques comme l'examen des histogrammes des longueurs. Pour l'Eperlan de Loire, ces techniques (méthode de PAULY et DAVID (1980); PETERSEN (sens strict) ou description par Analyse Factorielle des Correspondances) utilisées de façon complémentaire ont permis une bonne analyse de la croissance tout en précisant certaines modalités. Ainsi, on a pu mettre en évidence deux ensembles de poissons dans le groupe 0, l'un ayant une croissance plus rapide que l'autre, ainsi que la saisonnalité de la croissance, avec un fort ralentissement hivernal.

Mathématiquement, la courbe de croissance moyenne est parfaitement décrite par le modèle de SCHNUTE à 4 paramètres, mais l'équation de Von BERTALANFFY reste un excellent modèle de description pour l'Eperlan de Loire. Les paramètres d'un tel modèle sont statistiquement différents entre les mâles et les femelles, confirmant la différence de croissance mise en évidence précédemment par le retro-calcul. Par rapport à d'autres populations pour lesquelles on dispose d'analyses identiques (comme celle de MURAWSKI et COLE, 1978), les paramètres de croissance de l'Eperlan de Loire restent tout à fait comparables.

La tendance saisonnière peut être modélisée par l'incorporation de deux paramètres supplémentaires dans l'équation de Von BERTALANFFY (PAULY et GASCHÛTZ, 1979) : un paramètre C indiquant l'amplitude des oscillations et un paramètre  $t_s$  correspondant à la date de l'arrêt de croissance. Ce modèle, ajusté aux données de croissance de l'Eperlan, décrit parfaitement le phénomène dans ce cas précis. L'identité statistique des paramètres C et  $t_s$  pour les mâles et les femelles indiquent que l'amplitude des oscillations et la date d'arrêt de croissance (en janvier) est la même pour les deux populations. Les courbes ne diffèrent donc que par les paramètres  $K$ ,  $t_0$  et  $L_\infty$ .

L'Eperlan, en Loire, est soumis à des phénomènes de croissance compensatoire : les individus les plus petits ont tendance à reprendre leur croissance avant les plus grands.

En ce qui concerne la croissance pondérale, la modélisation saisonnière par une fonction simple (du type de celle de PAULY et GASCHÛTZ) se heurte au fait, qu'en hiver, on constate souvent un amaigrissement du poisson (donc une baisse de son poids par rapport aux valeurs antérieures). La croissance moyenne est cependant correctement décrite par une équation de type Von BERTALANFFY ordinaire.

L'étude de la croissance de l'Eperlan a aussi permis de soulever quelques problèmes.

Ainsi, si la description mathématique du phénomène est toujours possible par un modèle quelconque (dans la gamme des observations, il est toujours possible de déterminer une fonction descriptive), il est parfois difficile d'estimer correctement les paramètres d'une fonction classique (par exemple celle de Von BERTALANFFY) dans le but d'injecter les valeurs trouvées dans des modèles de dynamique de population. Lorsqu'on sait qu'une erreur d'estimation peut s'amplifier et se répercuter assez loin dans les résultats d'une modélisation, on conçoit l'importance du choix d'une méthode d'estimation statistiquement fiable. A ce titre, des méthodes d'estimation non linéaire des paramètres pour la courbe de Von BERTALANFFY peuvent paraître plus adéquates (VAUGHAN et KANCIRUK, 1982).

Un autre problème souvent évoqué est l'existence de liaisons statistiques entre les paramètres  $K$ ,  $t_0$  et  $L_\infty$  de l'équation de Von BERTALANFFY (KIMURA, 1980). En effet, lorsqu'on calcule par exemple les estimations de  $K$ ,  $t_0$  et  $L_\infty$  à l'aide de l'algorithme de TOMLINSON et ABRAMSON (1961), on obtient des valeurs auxquelles on peut attacher des intervalles de confiance. Toutefois ces intervalles sont conditionnels car chacun ne vaut que pour les deux autres paramètres fixés à la valeur optimale. Dans ce cas, il est souvent préférable de déterminer, dans l'espace paramétrique, la surface qui définit le contour exact de la région de confiance jointe des paramètres (DRAPER et SMITH, 1966). En général, cette région a la forme d'une banane ("banana shaped" selon DRAPER et SMITH). En effet, si on réécrit l'équation de Von BERTALANFFY de la façon suivante :

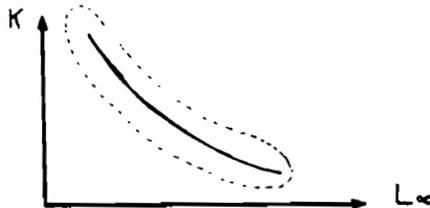
$$t = t_0 - (1/K) \cdot \text{Log} [ (L_\infty - L_t) / L_\infty ]$$

et qu'aux instants  $t_1$  et  $t_2$ ,  $L_t$  vaut respectivement  $L_1$  et  $L_2$ , et si  $t_1$  et  $t_2$  sont espacés d'une unité ( $t_2 - t_1 = 1$  an par exemple), il vient :

$$t_2 - t_1 = 1 = -(1/K) \cdot \text{Log} [ (L_\infty - L_2) / (L_\infty - L_1) ]$$

$$\text{soit } K = -\text{Log} [ (L_\infty - L_2) / (L_\infty - L_1) ]$$

$K$  et  $L_\infty$  sont donc liés par une relation dont l'équation est l'"arête" de la surface précédente, comme le représente la figure ci-dessous :



Ainsi, une multitude de couples  $(K, L_\infty)$  représentent des solutions possibles, et parmi celles-ci, nombre sont éloignées de l'optimum. On conçoit donc qu'il y a de multiples possibilités d'engendrer des erreurs, notamment sur le calcul des mortalités qui sont souvent fonction de  $K$ ,  $L_\infty$  etc ...

Le problème est alors de pouvoir déterminer une valeur approchée de  $L_{\infty}$  pour définir  $K$ , puisqu'on ne sait pas exactement, lorsqu'on fait varier un paramètre de l'équation de croissance, comment variera l'autre. On n'échappe donc pas à la détermination de l'âge, pour estimer des valeurs initiales approchées biologiquement réelles de ces paramètres : la seule étude statistique des histogrammes par exemple, peut ne pas suffire.

La croissance de l'Eperlan étant mathématiquement décrite, il convient dès lors, d'essayer d'interpréter ses fluctuations à la lumière des données écologiques. Dans les chapitres suivants, l'analyse de l'alimentation et de la reproduction tout en complétant l'analyse du cycle biologique de l'Eperlan, apporte des précisions sur les modalités de la croissance et des éléments de réponse au problème posé.

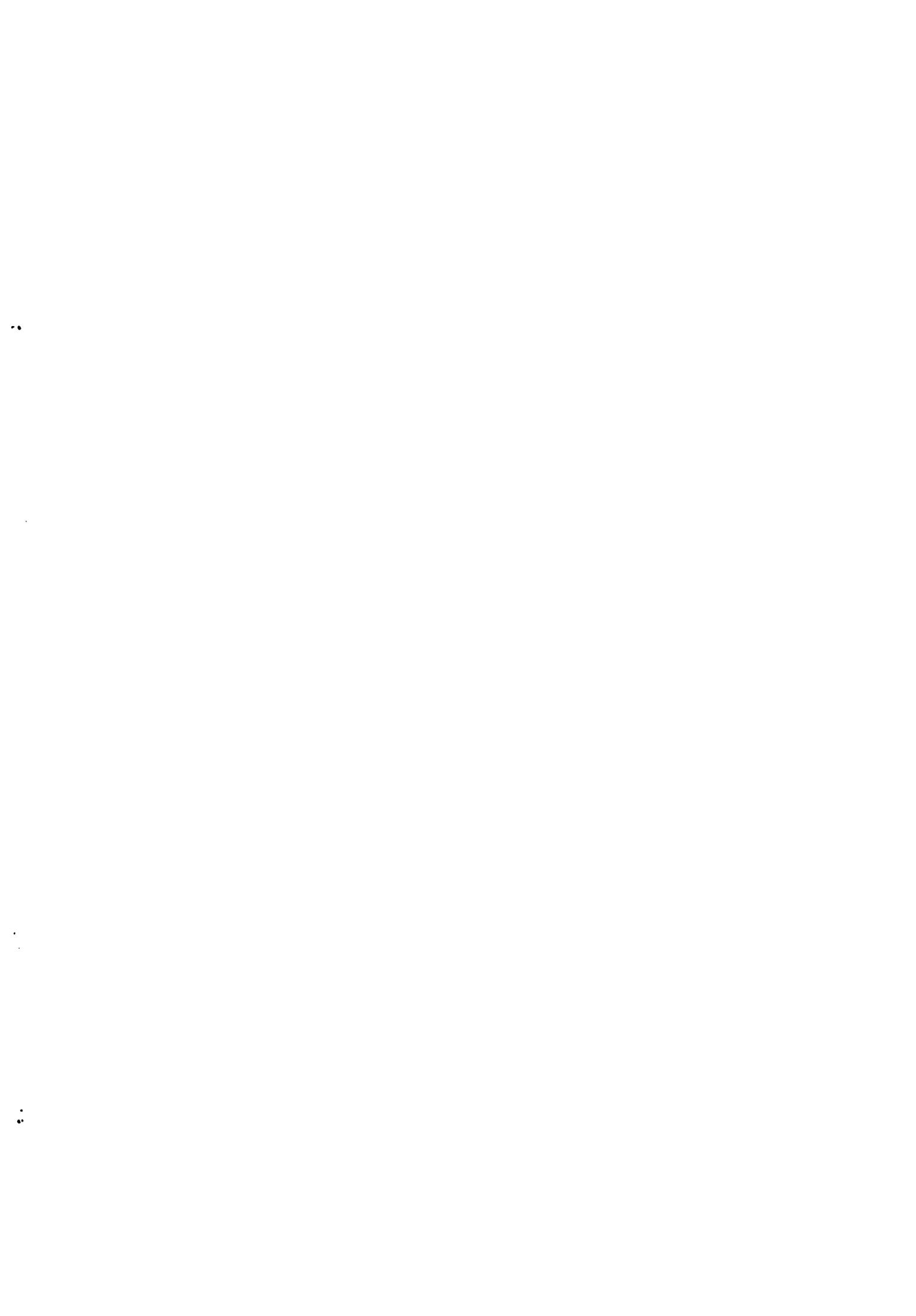


CHAPITRE V  
LA REPRODUCTION

INTRODUCTION

- 1 - SEXUALITE
- 2 - LES GONADES
- 3 - ACTIVITE METABOLIQUE : STOCKAGE DE L'ENERGIE
- 4 - REPRODUCTION
- 5 - FECONDITE
- 6 - DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET LARVAIRE

CONCLUSION



# REPRODUCTION

## INTRODUCTION

Comme le souligne BARBAULT (1981), "la quantification de l'effort de reproduction soulève de sérieuses difficultés. La plupart des auteurs n'ont pu appréhender celui-ci qu'indirectement, en termes de fécondité ou sous forme de rapport entre biomasse "reproductive" (poids des oeufs par exemple) et biomasse "somatique". L'intérêt de telles études réside dans le fait qu'elles débouchent sur les notions de stratégies démographiques qui, envisagées d'un point de vue bioénergétique, peuvent être considérées comme la résultante du partage optimal des ressources entre les différents besoins de l'organisme : maintenance, croissance, reproduction ...

Ainsi, l'étude de la reproduction peut être envisagée d'un point de vue adaptatif en complétant le profil démographique de la population d'Eperlans, déjà présenté dans l'étude de la croissance : l'âge et la taille à la première maturité, la fécondité ... sont autant de composantes, flexibles en fonction des pressions du milieu, entrant dans la définition des stratégies démographiques.

La stratégie de reproduction est donc une des variables "démographiques" qu'il convient de cerner pour approfondir l'analyse de l'écologie des espaces.

Après avoir présenté la sexualité de l'Eperlan de Loire, on analyse, dans ce chapitre, les manifestations cycliques de l'activité reproductrice. En particulier, on étudie les variations du rapport gonado-somatique chez les différents groupes d'âges, ce qui permet de mettre en évidence la période de ponte et l'âge de première maturité sexuelle.

Ensuite, on présente quelques résultats concernant le stockage métabolique de l'énergie en liaison avec la reproduction (partage des ressources entre les divers besoins de l'organisme).

Enfin, on décrit les modalités de la reproduction (lieu et époque de fraye, structure démographique de la population reproductrice...).

Ce chapitre se termine par une analyse de la fécondité et une description du développement embryonnaire et larvaire assortie de photographies au microscope électronique à balayage.

1 - SEXUALITE

L'Eperlan (Osmerus sp.) est normalement gonochorique.

1.1 - Dimorphisme sexuel

En dehors de la période de reproduction, il est difficile de distinguer les mâles des femelles. McALLISTER (1963) spécifie cependant : "Les nageoires paires et anales sont légèrement plus larges chez les mâles. On observe des tubercules importants sur leurs écailles... moins développés chez les femelles. Une musculature latérale a tendance à se former chez les mâles. Leur couleur est plus sombre et ils ont un opercule ponctué". Il semble toutefois que cette description concerne des individus en livrée nuptiale. Elle correspond d'ailleurs aux observations faites sur l'Eperlan de Loire où, au moment de la reproduction (poissons pêchés lors de la migration de reproduction), on distingue facilement les mâles des femelles à l'aide des nombreux tubercules qu'ils forment sur l'ensemble des écailles (excroissances cutanées) et leur couleur dorsale d'un vert plus foncé. En dehors de cette période, la détermination du sexe ne peut se faire que par examen visuel ou microscopique des gonades (par ouverture de la cavité abdominale), aucun caractère sexuel secondaire n'étant apparent.

1.2 - Hermaphroditisme

L'Eperlan est un poisson qui présente parfois des cas d'hermaphroditisme. Peu de données ont été publiées à ce sujet : HOFFMEISTER (1939) signale que 3,7 % des 1 000 Eperlans (Osmerus eperlanus) qu'il a examinés dans l'Elbe (R.F.A.) ont été déterminés comme hermaphrodites.

LILLELUND (1961) pour le même fleuve donne une proportion d'environ 2 % chez les adultes. JENSEN (1949) signale lui aussi la présence d'un hermaphrodite dans ses échantillons. LILLELUND (1961) fait une analyse plus détaillée du phénomène et cite les proportions suivantes :

- groupe 0 : 14 % ;
- groupe I : 6 % ;
- groupe II : 2 % ;
- groupe III : 0.8 %

et suppose que la plupart des hermaphrodites du groupe 0 finissent par évoluer vers des formes mâles.

HUTCHINSON (1983, b) s'est intéressé aux cas d'hermaphroditisme du stock d'Eperlans de la Tamise (Angleterre) et en a déterminé une proportion totale de 2.6 % sur 703 poissons examinés, les 18 hermaphrodites se répartissent ainsi :

Cohorte 1978 : 5.5 % ; 1979 : 78 % ; 1980 : 5.5 % ; 1981 : 11% . N'ayant trouvé aucun cas d'hermaphroditisme dans la rivière de Cree (Ecosse) et Lune (Lancashire) et au vu des résultats obtenus dans la Tamise, cet auteur conclut, avec ATZ (1964) que la population d'Eperlans de la Tamise développe des cas d'hermaphroditisme à un taux significatif, en raison de

conditions environnementales (non identifiées) particulières.

En Loire, sur 845 poissons sexés, 13 se sont révélés hermaphrodites, soit 1.54 % de l'échantillon. Parmi ceux-ci, 84 % appartiennent au groupe 0 et I, 8 % au groupe II et 8 % au groupe III. Cependant, vu les faibles effectifs, on ne peut pas rallier la thèse d'HUTCHINSON, bien que des Eperlans adultes aient été identifiés comme hermaphrodites. La thèse de LILLELUND, sans réfuter celle d'HUTCHINSON, semble par contre vraisemblable, puisque si l'on considère le groupe 0 dans son ensemble, la proportion d'hermaphrodites est de 6.2 % et chute considérablement dans les groupes plus âgés : l'hermaphrodisme chez l'Eperlan de Loire semble donc être une manifestation juvénile.

L'apparence macroscopique de ces gonades diffère peu des gonades normales chez les poissons du groupe 0. Par contre, chez les poissons adultes, une région "mâle" est généralement distinguée à la partie postérieure de la gonade, la partie antérieure étant de type ovarien et souvent plus petite. Il est à signaler que les hermaphrodites ne perdent pas la capacité de se reproduire.

## 2 - LES GONADES

En dehors de la période de reproduction, et plus précisément pour tout poisson pêché en dehors de la migration de reproduction, seul l'examen des gonades permet de différencier les sexes. Chez les jeunes Eperlans, les gonades, qui se présentent sous forme de deux bandelettes (dont la gauche est beaucoup plus développée que la droite), permettent de distinguer les sexes par observation microscopique dès que le poisson a atteint la taille de 40 mm.

Chez les adultes, les gonades sont aussi asymétriques. Elles sont disposées de chaque côté de la cavité générale, la gonade gauche étant beaucoup plus développée que la gonade droite. Elles sont, de plus, disposées l'une à la suite de l'autre, la gonade droite ayant la position la plus postérieure. Ces caractéristiques sont valables pour les deux sexes et ont aussi été mises en évidence par KENDALL (1927) pour mordax et LILLELUND (1961) pour eperlanus de l'Elbe. Peu avant la reproduction, les gonades atteignent un fort volume, surtout chez les femelles (Planche 8, fig. 1 et 2). On trouvera chez KENDALL (1927) une description détaillée de l'anatomie et de la morphologie des gonades d'Eperlan. LAMS (1904), KUZNETZOV (1964) et BELYANINA (1969) ont étudié la vitellogénèse et l'ovogénèse de l'Eperlan. CUNNINGHAM (1886) et LILLELUND (1961) ont complété ces études par l'analyse cytomorphologique détaillée des gonades mures.

### 2.1 - Manifestations cycliques de l'activité reproductrice

L'activité cyclique de reproduction de l'Eperlan peut être suivie de plusieurs façons :

- observation macro/microscopique des gonades et définition d'une échelle de maturation ;
- étude du rapport gonado-somatique ;
- étude du cycle de stockage de l'énergie (activité métabolique) ;
- et, dans une moindre mesure, étude du facteur de condition.

LAHAYE (1981) mentionne d'autres descripteurs des manifestations cycliques de l'activité reproductrice (notamment, l'activité endocrine) mais ils n'ont pas été étudiés pour l'Eperlan de Loire.

Le suivi de ces descripteurs permet de préciser (entre autres choses) :

- la fréquence des phases d'activité (nombre de reproductions par an) ;
- l'âge à la première maturité ;
- l'époque de la reproduction ;
- et éventuellement (si les données sont assez fines) :
  - . la durée de la reproduction ;
  - . le nombre d'émission des gamètes.

## **2.2 - Observation des gonades - Echelle de maturation**

Il est possible de préciser les différentes étapes du cycle reproducteur à l'aide de repères établis d'après l'aspect extérieur des gonades. Ces repères, plus ou moins nets, sont surtout utilisés dans la description des gonades femelles, dont les transformations visuelles sont plus marquées. Ils sont cependant valables pour les deux sexes : ce sont les échelles de maturation.

Une échelle de maturation a été établie pour l'Eperlan de Loire, basée sur le schéma général classique, et modifiée de la façon suivante :

- stade 0 : spécimen immature n'ayant encore jamais frayé ; gonades visibles mais très fines et peu développées.
- stade 1 : période de repos : les gonades sont de petite taille. Les gonades mâles et femelles sont non distinguables à l'oeil nu ;

- stade 2 : ébauche de développement : on commence à distinguer les ovaires des testicules. Période de développement actif des gonades.
- stade 3 : stade de maturité. Les gonades sont bien développées et ont atteint un grand poids (Planche 8, fig. 2 et 3). Cependant, l'émission (par pression abdominale) des gamètes est impossible ;
- stade 4 : période de fraye. Les gamètes sont émis à la moindre pression abdominale ;
- stade 5 : période de post-ponte. Les gamètes sont pratiquement tous émis. La gonade est flasque et on peut parfois distinguer quelques oeufs résiduels chez les femelles.

Tous les Eperlans capturés en Loire fluviale en amont de Nantes en (février - mars) 1983 étaient au stade 4. Il en est aussi de même pour des individus capturés durant la même période au niveau de Nantes, ce qui tend à confirmer la proximité des frayères. Les poissons pêchés à Nantes (prises accessoires des tamis à civelles) étaient vraisemblablement en cours de migration, profitant de la marée montante pour se diriger en amont sur les sites de reproduction.

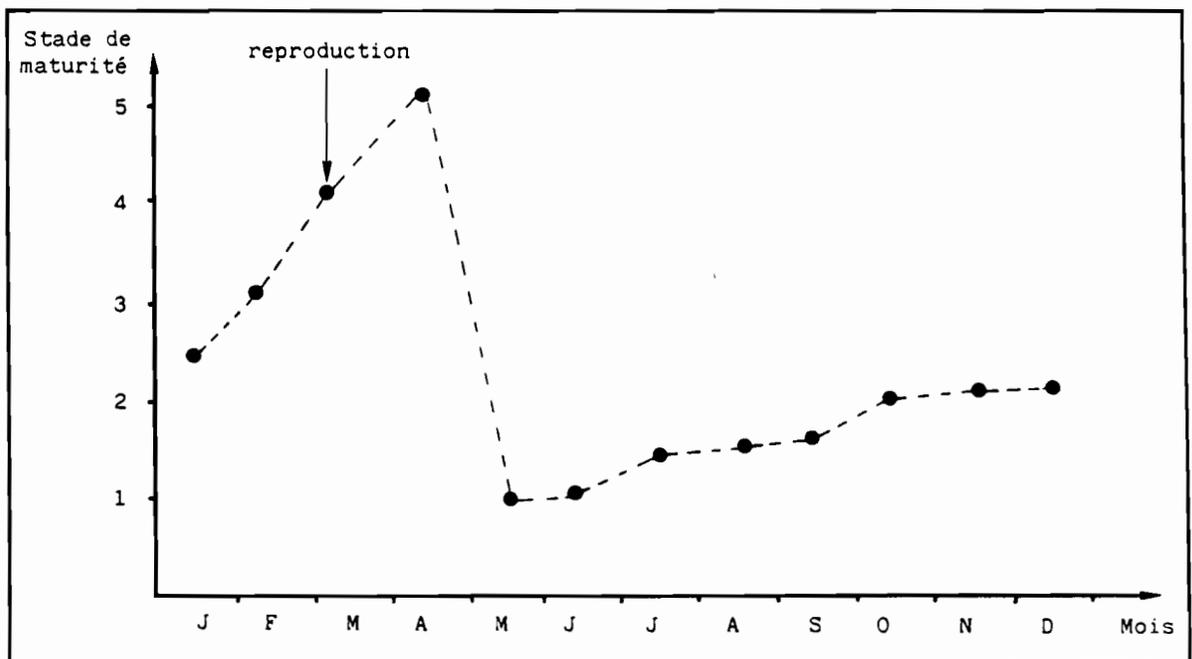
Les résultats de ces observations visuelles sont regroupés dans le tableau 26, qui inclue les observations globales recueillies mensuellement dans l'estuaire de la Loire au cours des chalutages expérimentaux. La figure 93 résume schématiquement l'évolution du stade de maturité au cours de l'année.

L'examen de ce tableau et de cette figure met en évidence :

- une seule ponte annuelle pour l'Eperlan de Loire.
- que cette ponte se situe en février - mars puisqu'en avril la plupart des individus ont atteint le stade 5 (gonades vidées) et d'autres sont déjà au stade 1 (repos).
- que la présence de quelques individus au stade 5 dans l'échantillon du 3 mars 82 indique que la ponte avait déjà débuté (faiblement) à cette date. On peut donc situer le début de la ponte vers la fin février ;
- que la durée de la reproduction est relativement courte. En effet, le 1er février 1982, les poissons examinés étant tous au stade 3 (aucun au stade 5), donc tous en phase de maturité active, et le 6 avril, les individus observés étant tous au stade 5 (ou 1), donc en période de post-ponte, indiquent qu'en 1982, la ponte ne s'est étalée qu'au maximum sur un mois : le mois de mars.

Prélèvement	Stades de maturité						Observations
	0	1	2	3	4	5	
23 avril 81						█	
26 mai 81		█				█	
30 juin 81		█				█	
28 juillet 81		█	█				
1 septembre 81		█	█				
1 octobre 81			█	█			
3 novembre 81			█	█			
7 décembre 81			█	█			
5 janvier 82			█	█			
1 février 82				█	█		
3 mars 82				█	█	█	Impossible vérifier st. 4 (poissons formolés)
6 avril 82		█				█	
3 mai 82		█				█	
13 juillet 82		█	█				
16 août 82		█	█				
13 octobre 82			█	█			
17 et 21 mars 83					█		Sur aire de ponte

**Tableau 26** : Evolution mensuelle, entre avril 1981 et octobre 1982 (+mars 1983) du stade de maturité des gonades chez les individus en âge de se reproduire.



**Figure 93** : Evolution schématique du stade de maturité des gonades des Eperlans adultes au cours de l'année.

- que la période de repos dure approximativement 6 mois, d'avril à septembre. Cependant, en septembre, la moitié des reproducteurs sont déjà au stade 2 (reprise du développement actif).

D'autre part, toutes les gonades femelles au stade 5 (échantillon d'avril - mai 81 et avril - mai 82) étaient complètement vidées et, toutes les gonades appartenant au stade 3 et 4 (février - mars) étaient pleines, avec des ovocytes rendus au même stade de maturité. L'Eperlan de Loire ne semble pas avoir de ponte fractionnée dans l'année. Ceci est confirmé par son unique période, courte, de reproduction.

Ces résultats globaux ne permettent pas d'estimer l'âge à la première maturité sexuelle. Cependant, les individus du groupe 0 montrent un développement actif de leurs gonades dès le mois d'octobre. Il semble donc qu'une partie, au moins d'entre eux soit mature dès la fin de leur première année. Cette observation est valable pour les deux sexes (on analyse plus en détail dans les paragraphes suivants cette première maturité sexuelle).

### 2.3 - Rapport gonado-somatique

Le poids est l'une des caractéristiques de l'état de la maturité de la gonade. Ce poids est bien sûr lié à la taille du poisson. Pour cette raison, on utilise un indice (exprimant ce coefficient de maturité) calculé par le rapport entre le poids de la gonade (Pg) et le poids corporel (Pc) de l'individu considéré. Ce rapport, appelé rapport gonado-somatique (et noté R.G.S.) est donc :

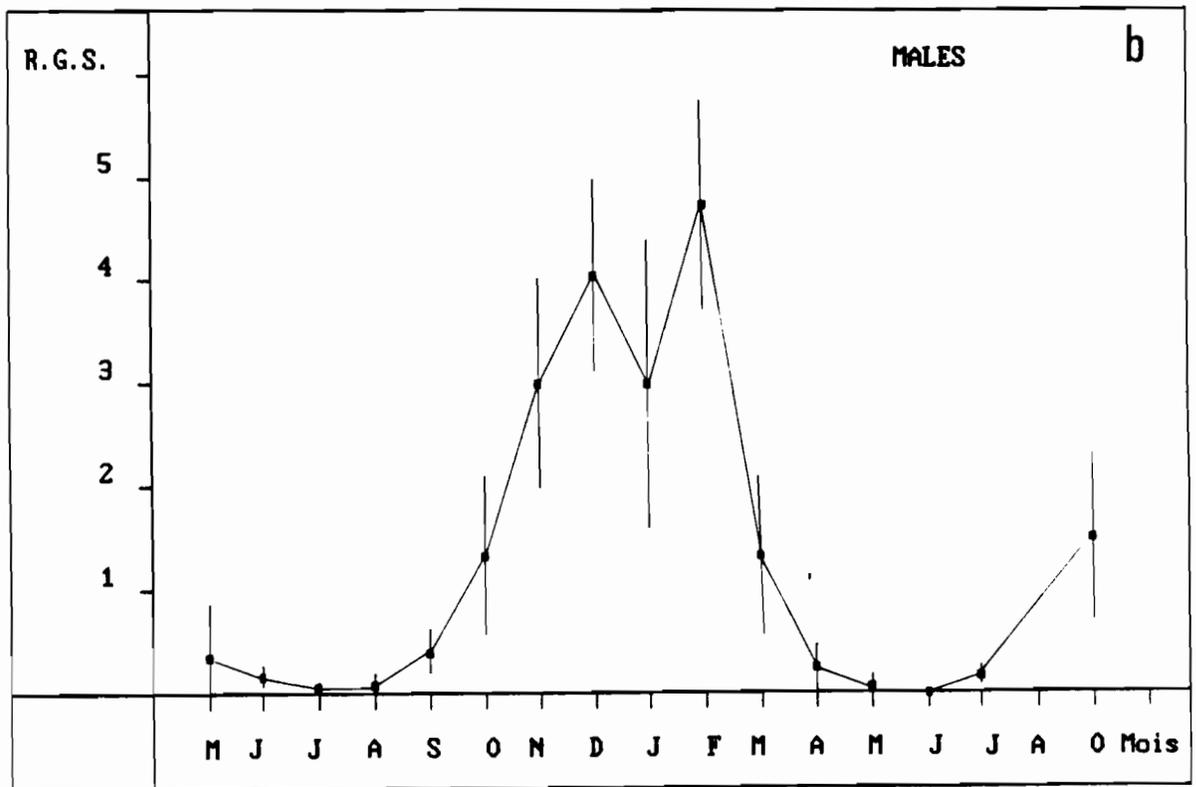
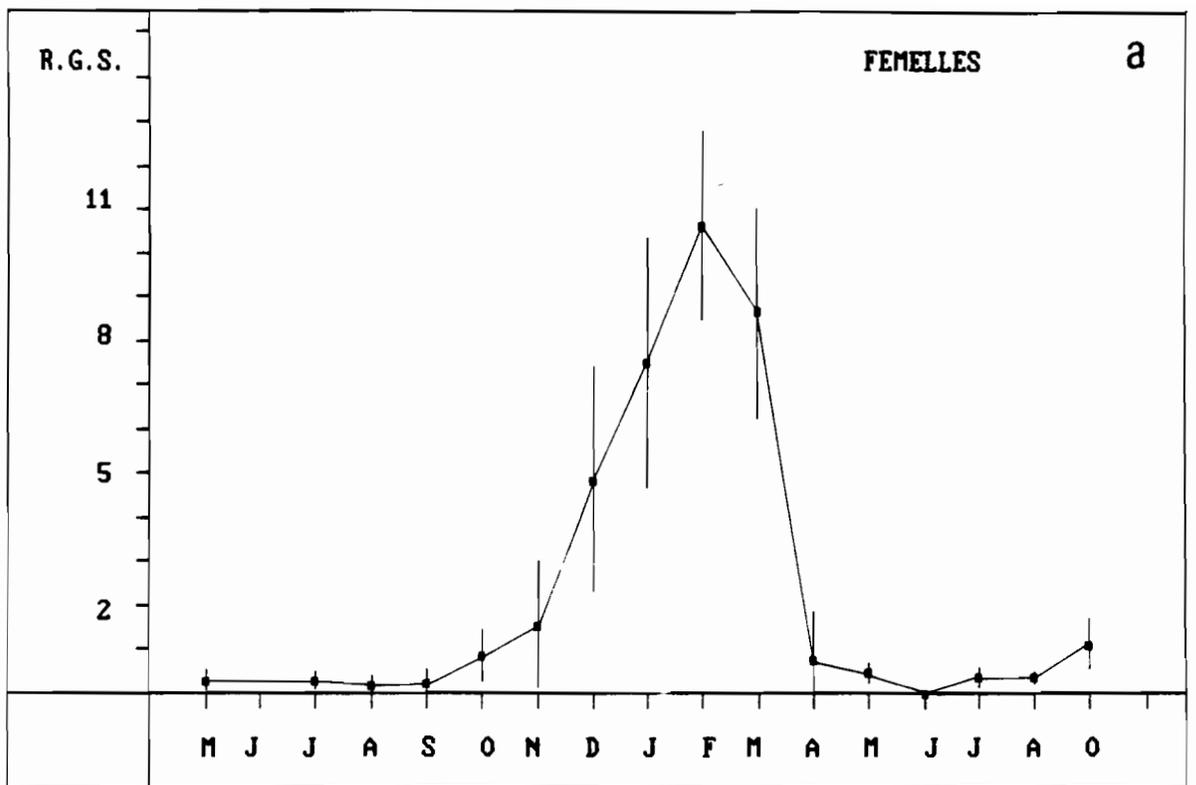
$$R.G.S. = (Pg / Pc) \cdot 100 \quad (Pg \text{ et } Pc \text{ en grammes}).$$

Selon les auteurs, Pc peut être le poids total du poisson ou son poids eviscéré (c'est-à-dire sans prendre en compte les gonades, le tractus digestif, le foie et les amas graisseux...).

Afin de supprimer les variations pondérales dues aux gonades, aux tissus adipeux et à l'alimentation, le R.G.S., pour l'Eperlan de Loire, a été calculé sur la base du poids éviscéré.

La figure 94 (a, b) illustre les variations mensuelles de ce coefficient chez les femelles et les mâles respectivement. Ces courbes sont bien sûr très générales et simplificatrices puisqu'elles rendent compte des variations du R.G.S. moyen calculé pour chaque mois étudié, sur l'ensemble des poissons (tous groupes d'âge confondus). Elles donnent cependant les tendances du phénomène.

On constate que ces courbes sont en étroite corrélation avec les variations de l'activité reproductrice que l'on a mis en évidence précédemment (variation des stades de maturité). Chez les femelles comme chez les mâles, on constate une évolution synchrone de la valeur du R.G.S. moyen. Dès septembre - octobre, les valeurs du R.G.S. vont en augmentant jusqu'en février où elles atteignent un maximum chez les deux sexes (11 chez les femelles, 5 chez les mâles).



**Figure 94** : Variations mensuelles du rapport gonado-somatique (R.G.S.) pour l'ensemble de la population d'Eperlans, entre 1981 et 1982.  
 a : femelles ; b : mâles.  
 ( ■ moyenne  $\pm$  2 écarts-type)

Ensuite, la valeur du R.G.S. chute brutalement en mars pour retrouver, en avril, une valeur moyenne très faible, égale à celles observées les mois précédant le début de maturation des gonades. On retrouve, là encore, la manifestation de l'activité reproductrice de l'Eperlan : une seule ponte annuelle observable en février - mars. Cette figure permet aussi de constater que les valeurs du R.G.S. sont beaucoup plus fortes chez les femelles que chez les mâles (plus de deux fois en moyenne, pour le mois de février, juste avant la reproduction).

La figure 95 (a, b) montre l'évolution du R.G.S. moyen chez les femelles et chez les mâles, en fonction de l'âge des poissons (donc au cours de leur croissance). Comme précédemment, cette figure reste très générale mais, on constate qu'en moyenne, dès leur première année, les Eperlans des deux sexes manifestent une activité reproductrice. Sur cette figure, on n'a pas tenu compte (notamment pour les individus de moins de un an) des valeurs des R.G.S. nulles. Les moyennes calculées ne prennent donc pas en compte les individus non matures. On ne peut donc pas affirmer avec certitude que l'âge de première maturité sexuelle (c'est-à-dire l'âge auquel 50 % des individus sont matures) se situe la première année. Ceci sera analysé en détail dans les paragraphes suivants. Cependant, il est clair qu'il existe des poissons capables de se reproduire dès leur première année. Ensuite, chaque groupe d'âge participe à la reproduction puisque chaque "pic" des R.G.S. est séparé du suivant par une année. En moyenne, le R.G.S. des femelles augmente à chaque reproduction, indiquant que les individus les plus vieux sont vraisemblablement les plus féconds (en valeur relative).

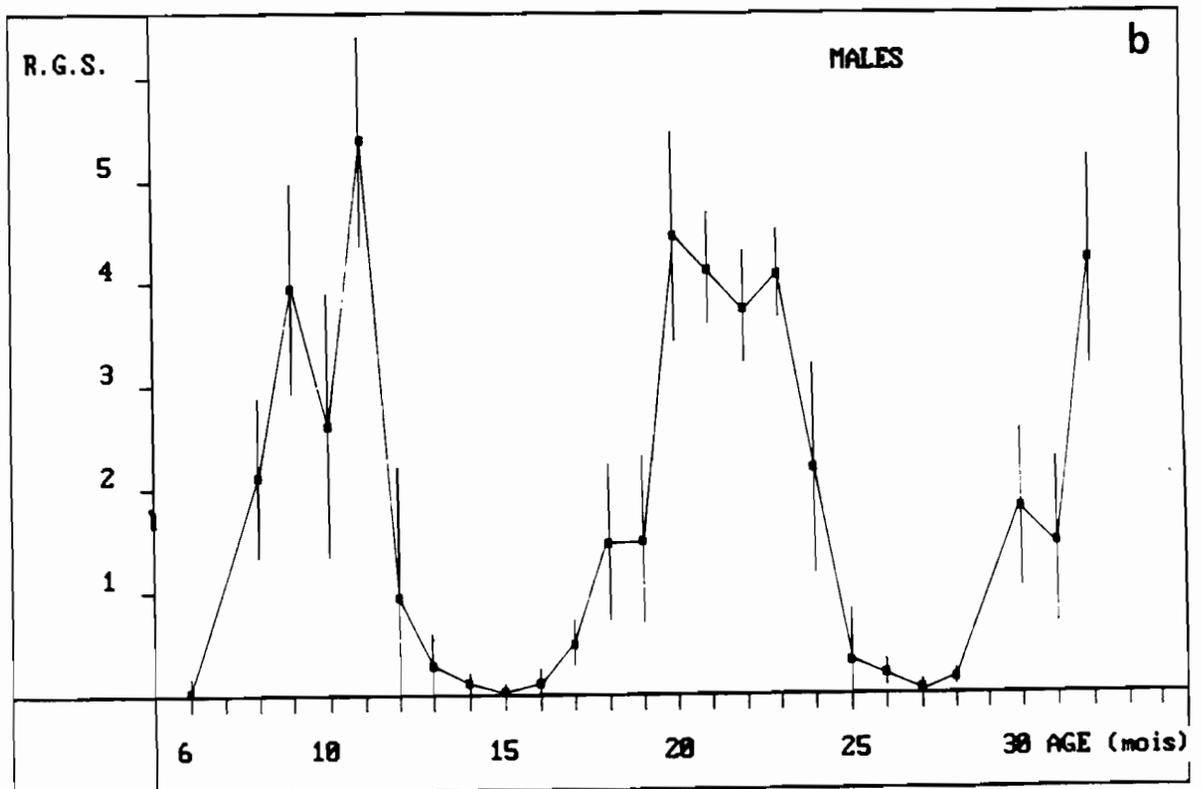
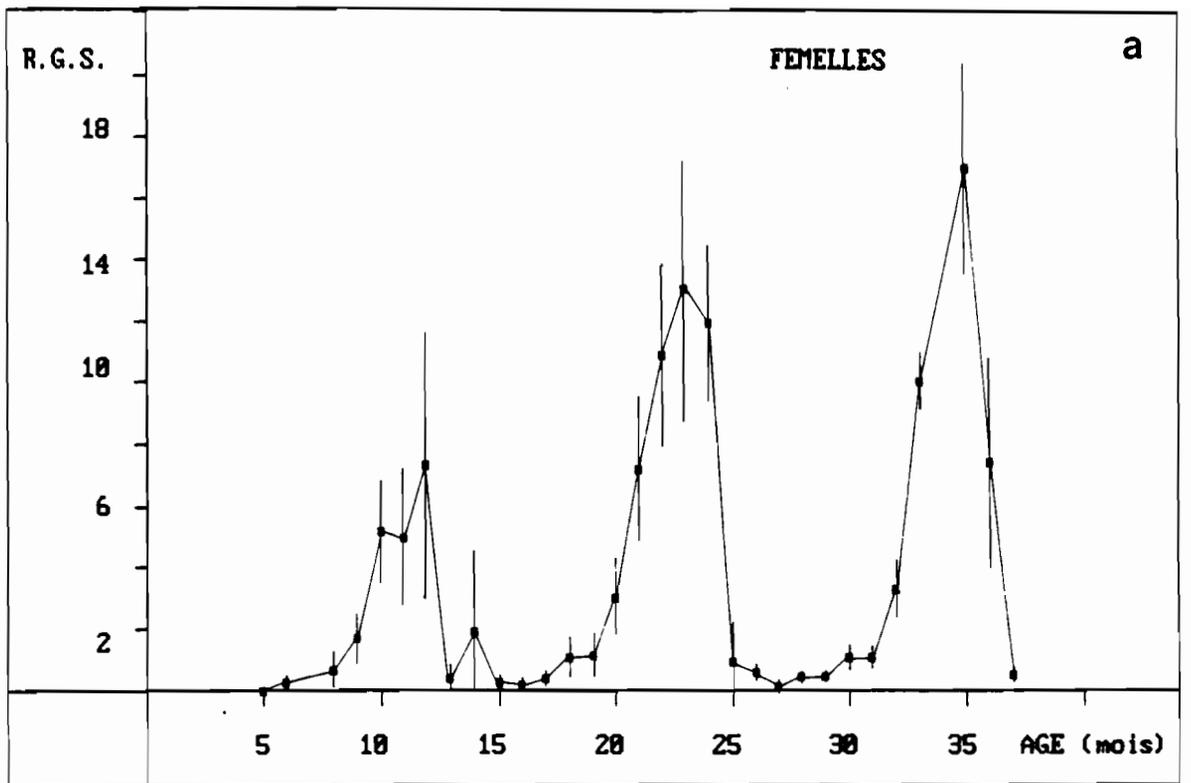
Cette présentation brève et générale de l'évolution des R.G.S. montre toutefois qu'elle permet de cerner le nombre de reproduction annuelle (une) ainsi que la date de cette reproduction (février - mars). Elle met aussi en évidence, le synchronisme des phénomènes de maturation dans les deux sexes.

Les paragraphes suivants vont permettre de mieux analyser les variations du R.G.S., notamment dans le groupe 0 (ou pour être plus précis chez les poissons de moins de un an), afin de définir correctement l'âge (et/ou la longueur) de première maturité sexuelle dont on suppose qu'il se situe à l'intérieur de ce groupe. Enfin, on commentera brièvement l'évolution des R.G.S. dans les autres groupes d'âge.

#### **2.4 - Evolution du R.G.S. du groupe 0**

L'étude plus détaillée de l'évolution temporelle du R.G.S. du groupe 0 (ou, pour plus de rigueur, des individus ayant moins d'un an [âge absolu]) permet la détermination de l'âge et de la taille à première maturité de l'Eperlan de Loire.

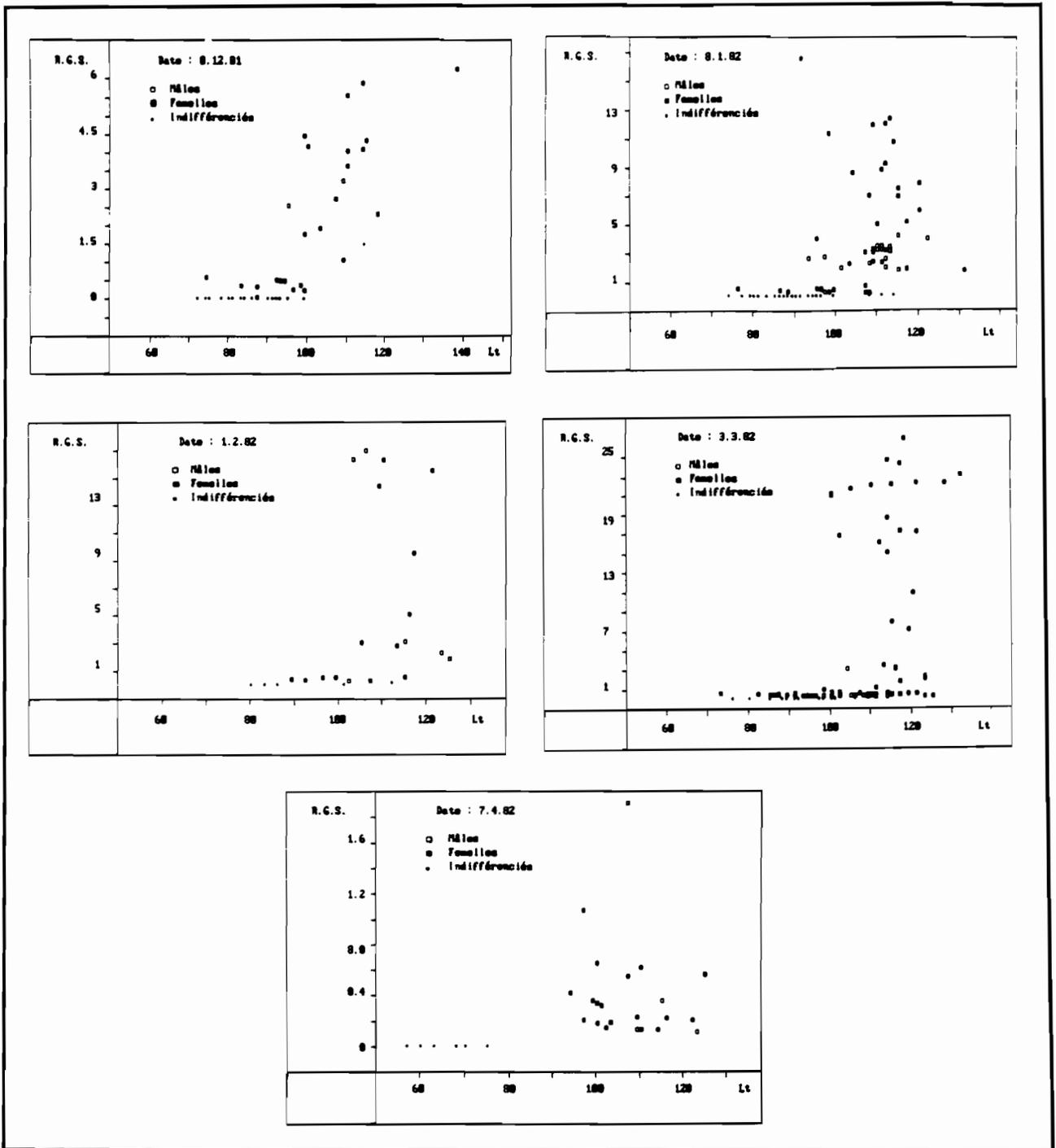
La figure 96 représente la valeur du R.G.S. en fonction de la longueur totale des poissons et donne donc son évolution sur cinq mois consécutifs : de décembre 1981, où les gonades de certains individus commencent à bien se différencier à avril 1982, époque où la reproduction est terminée.



**Figure 95** : Variations du rapport gonado-somatique (R.G.S.) en fonction de l'âge du poisson, pour l'ensemble de la population d'Eperlans.

a : femelles ; b ; mâles.

( ■ moyenne  $\pm$  2 écarts-type )



**Figure 96 :** Evolution du R.G.S. dans le groupe 0, en fonction de la longueur des poissons (en mm), de décembre 1981 à avril 1982.

Sur ces figures, trois catégories de poissons sont représentées : les mâles, les femelles et les indifférenciés, c'est-à-dire, ceux dont les gonades n'ont pas pu être détectées.

Le graphique pour le mois d'avril (reproduction terminée) donne une indication de la valeur du R.G.S. des poissons en période de repos. On constate que globalement, aux erreurs d'échantillonnage près, cette valeur est inférieure à 1 pour les femelles et un peu plus faible pour les mâles (0.5). Ces valeurs vont donc servir de seuils pour distinguer, aux dates antérieures, les gonades en cours de maturation de celles toujours au repos.

En décembre 81, on constate que :

- Les valeurs du R.G.S. restent faibles, inférieures à 6.
- Tous les mâles échantillonnés ont un R.G.S. supérieur à 2 : ils sont donc en période de maturation active. Ils ont tous plus de 95 mm de longueur totale.
- On distingue deux groupes de femelles :
  - . celles dont le R.G.S. est inférieur à 1 (gonades au repos).
  - . celles dont le R.G.S. est supérieur à 1 (gonades en maturation active).

Ces deux groupes se discriminent par leur taille dont la limite est environ 100 mm : si R.G.S. < 1 alors Lt < 100 ; si R.G.S. > 1 alors Lt > 100.

- Les individus indifférenciés ont tous une taille inférieure à 100 mm ; ils représentent 36 % de l'échantillon global ;
- Sans tenir compte de la taille, 50 % des femelles et 43.5 % des poissons (toutes catégories confondues) sont en phase de maturation.

En janvier 82, la plupart des poissons sont en période de maturation active : les R.G.S. atteignent des valeurs plus élevées (de 2 à 16) pour ces poissons.

On constate encore que :

- les poissons indifférenciés sont toujours de petite taille (86 % ont moins de 100 mm de longueur totale).
- les mâles sont quasiment tous en période de maturation (91.7 %). Ceux dont la longueur totale est inférieure à 110 mm soit sont indifférenciés, soit ont un R.G.S. faible (< 3).

- la taille "critique" des femelles semble être 95 - 100 mm : en deçà, elles ne sont pas matures alors qu'elles le sont au delà ;
- globalement, 68 % des femelles sont matures et 67.9 % des poissons sont sexés.

Pour février 1982, le graphique exhibe les mêmes tendances qu'en janvier (l'échantillon étant de faible taille, aucun calcul n'a été effectué. Seul l'aspect descriptif est important).

En mars 1982 (époque de la reproduction), on constate :

- une forte augmentation du R.G.S. chez les femelles (ce coefficient va de 7 à plus de 27 chez la plupart des individus) ;
- le R.G.S. des mâles reste stationnaire par rapport aux valeurs trouvées les mois précédents, Il semble donc que les mâles sont matures plus rapidement que les femelles ;
- la taille de 100 mm semble ici encore délimiter deux groupes d'individus car, les fortes valeurs du R.G.S. (aussi bien pour les mâles que pour les femelles) se situent au-delà de cette limite. Cependant, 43.8 % des non matures ont plus de 100 mm ;
- les individus indifférenciés ont moins de 100 mm de longueur totale (mis à part deux poissons de 102 et 108 mm) ;
- le pourcentage de femelles matures est : 49 % ;
- le pourcentage de mâles matures est de : 54.5 % ;
- le pourcentage d'individus sexés est de : 86.1 % .

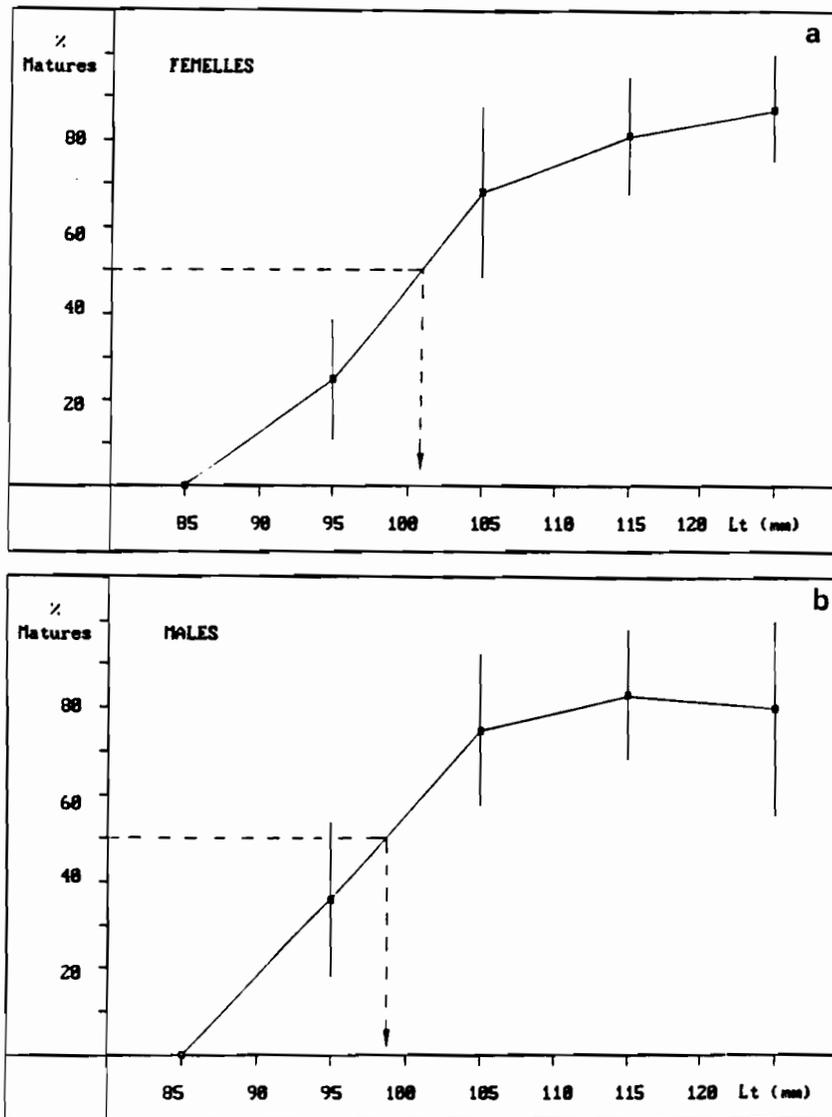
En avril 1982 (repos sexuel), on constate une chute des valeurs du R.G.S. chez les mâles comme chez les femelles. Les poissons de plus de 100 mm ont un sexe déterminé, les individus indifférenciés ayant moins de 80 mm de longueur totale.

Le calcul de la L 50, taille moyenne à laquelle 50 % des individus sont matures est mise en évidence dans le tableau 27 et la figure 97. La L 50 se situe donc vers 100 - 110 mm pour les deux sexes. Cependant, les mâles semblent matures plus rapidement que les femelles.

La taille moyenne à laquelle 50 % des individus du groupe 0 ont une gonade suffisamment active pour être identifiée au moment de la reproduction (= individus sexables) peut être estimée à environ 90 mm (tab. 28 et fig. 98).

Taille (mm)	Sexe	% individus matures	Intervalle confiance (95%)
< 90	M	0	
	F	0	
90 - 99	M	35.7	17.9 - 53.4
	F	25	11 - 44
100 - 109	M	75	57.6 - 92.3
	F	68.2	48.7 - 87.6
110 - 119	M	83.3	68.4 - 98.3
	F	81.3	67.7 - 94.8
120 - 129	M	80	55.3 - 100
	F	87.5	64.5 - 100

**Tableau 27** : Détermination de la L50, taille à laquelle 50 % des individus sont matures.

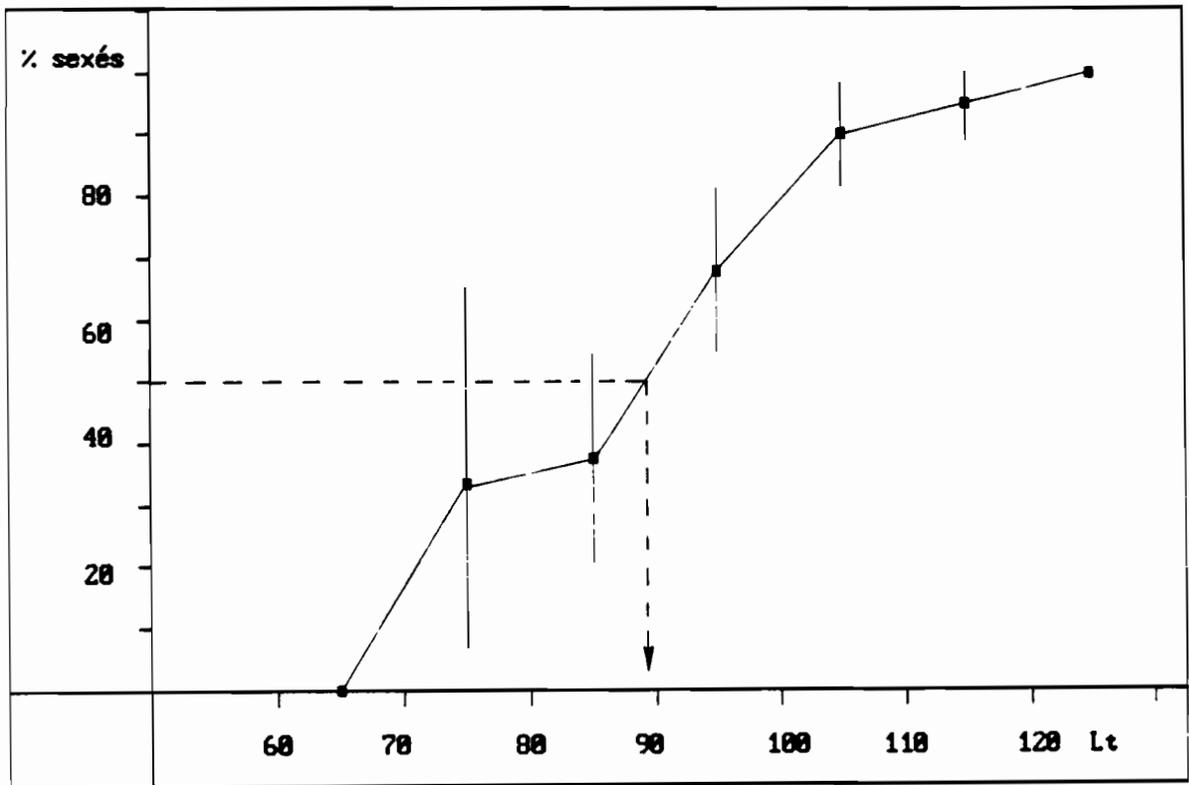


**Figure 97** : Détermination graphique de la taille de première maturité sexuelle (50 % d'individus matures). (pourcentage et son intervalle de confiance à 95 %)

Taille (mm)	% individus sexables	Intervalle confiance (95%)
60 - 69	0	-
70 - 79	33.3	7 - 65
80 - 89	37.5	20.7 - 54.3
90 - 99	68	55 - 81
100 - 109	90	81.7 - 98.3
110 - 119	95.1	89 - 100
120 - 129	100	-

← 50 %

**Tableau 28** : Détermination de la taille moyenne où 50 % des individus sont sexables.



**Figure 98** : Détermination graphique de la taille moyenne où 50 % des individus sont sexables. (pourcentage et son intervalle de confiance à 95 %)

On peut de même, observer la proportion d'individus du groupe 0 qui différencient des gonades, au cours du temps. Ceci est schématisé dans le tableau 29 et la figure 99. Dès le mois de décembre, les gonades se développent chez plus de 50 % des individus. Ceci est en accord avec les résultats trouvés précédemment (taille 50 % d'individus sexables de 90 mm) puisqu'à cette date, les femelles mesurent en moyenne 98 mm, les mâles 105 mm et les indifférenciés 85 mm. Entre le mois de décembre et le mois de mars (reproduction), la différence entre les deux pourcentages observés est statistiquement significative ( $t = 3.483 > t = 1.96$  au seuil 5 %). La différenciation des gonades et leur croissance au cours du temps sont donc des phénomènes bien réels. On peut donc dire qu'au moment de la reproduction, 80 % environ des individus ont développé des gonades (on rappelle que sur ces 80 %, seulement un peu plus de 50 % des mâles et 50 % des femelles sont matures et peuvent participer à la reproduction).

En conclusion, l'évolution des R.G.S. des individus du groupe 0 montre que :

- l'âge de première maturité sexuelle est de 1 an pour les deux sexes ;
- la taille de première maturité sexuelle est de 100-110 mm pour les deux sexes ;
- qu'à 90 mm de longueur, 50 % des individus ont des gonades bien développées.
- La figure 100 (a, b) résume l'évolution temporelle des R.G.S. moyens chez les mâles et les femelles de moins de 1 an. On constate que l'évolution est plus régulière chez les femelles mais que les mâles semblent être matures plus rapidement (dès février).

La valeur maximale des R.G.S. est atteinte en mars et chute brutalement en avril chez les femelles. Chez les mâles, cette chute est moins rapide. Les valeurs des R.G.S. sont, là encore, plus importantes chez les femelles (18 en moyenne en mars) que chez les mâles (7 en moyenne en mars). Certains individus développent leurs gonades mais pas suffisamment pour participer à la reproduction.

#### **2.5 - Evolution du R.G.S. des autres groupes d'âges**

L'évolution du R.G.S. des individus ayant plus de 1 an (âge absolu) au moment de la reproduction est représenté par la figure 101 (a, b) pour les mâles et les femelles.

Mois	Nov.	Dec.	Jan.	Fev.	Mars	Avr.
% sexés	29.9	54.3	67.9	83.3	84.1	70.9
Intervalle de confiance (95%)	25.2 34.6	39.9 68.7	57.7 78.1	68.4 98.2	76.4 91.7	59.6 82.3

Tableau 29 : Evolution du pourcentage d'individus sexables au cours du temps.

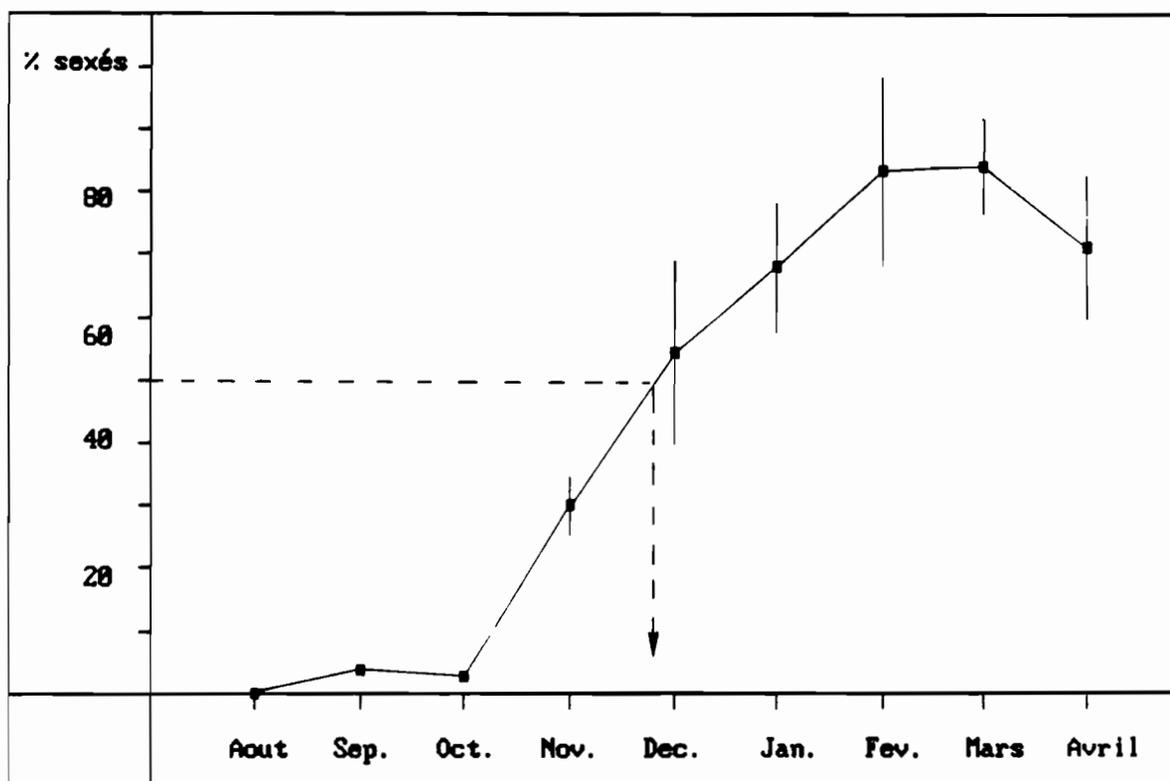
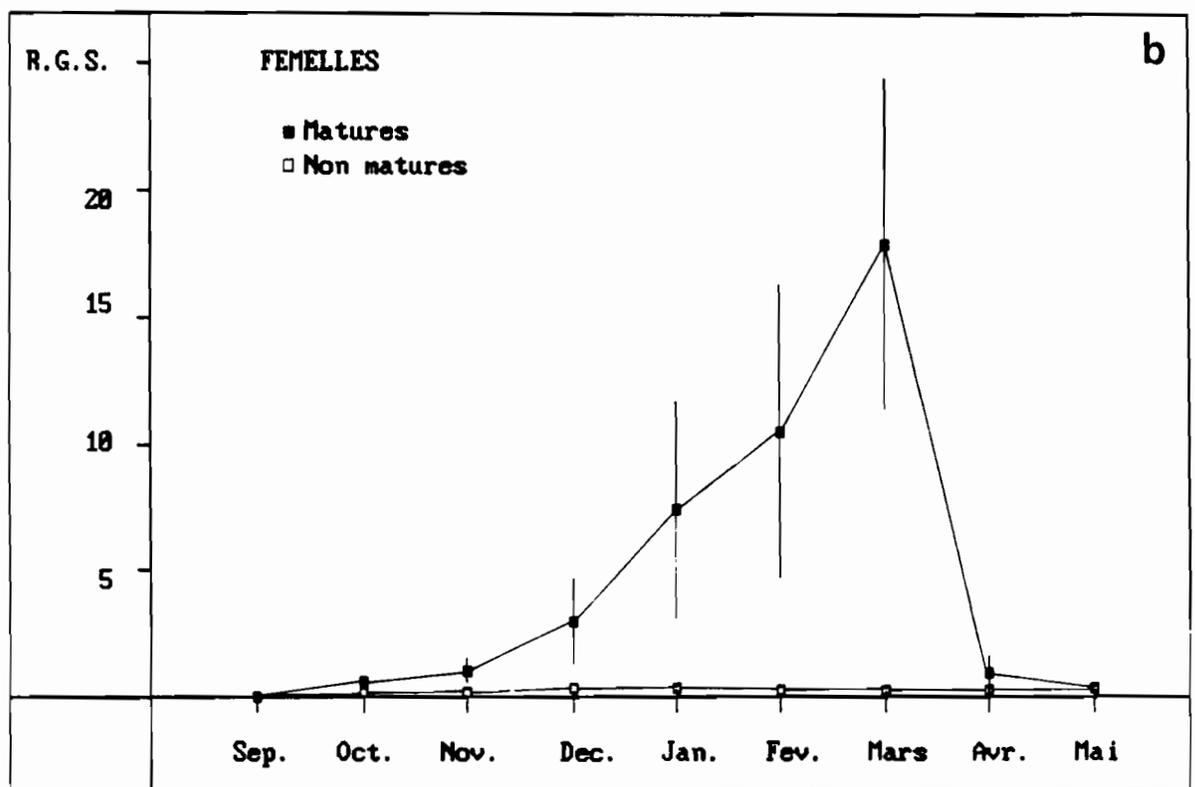
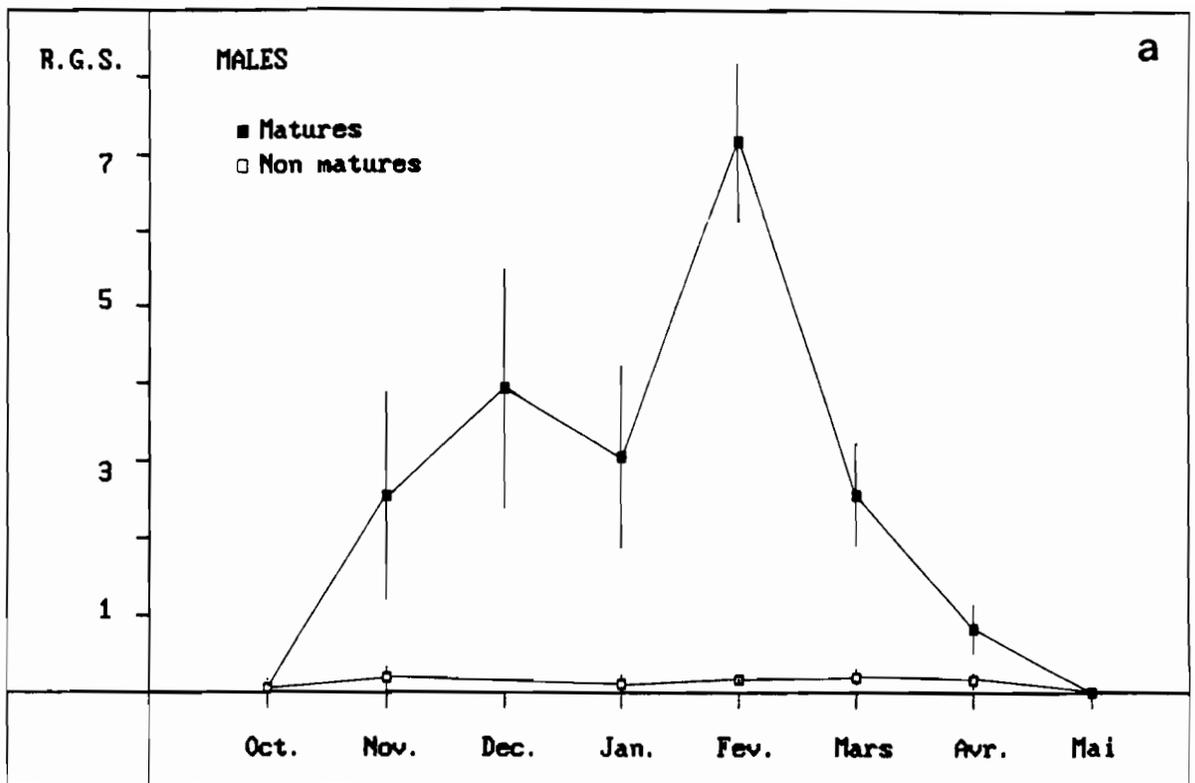
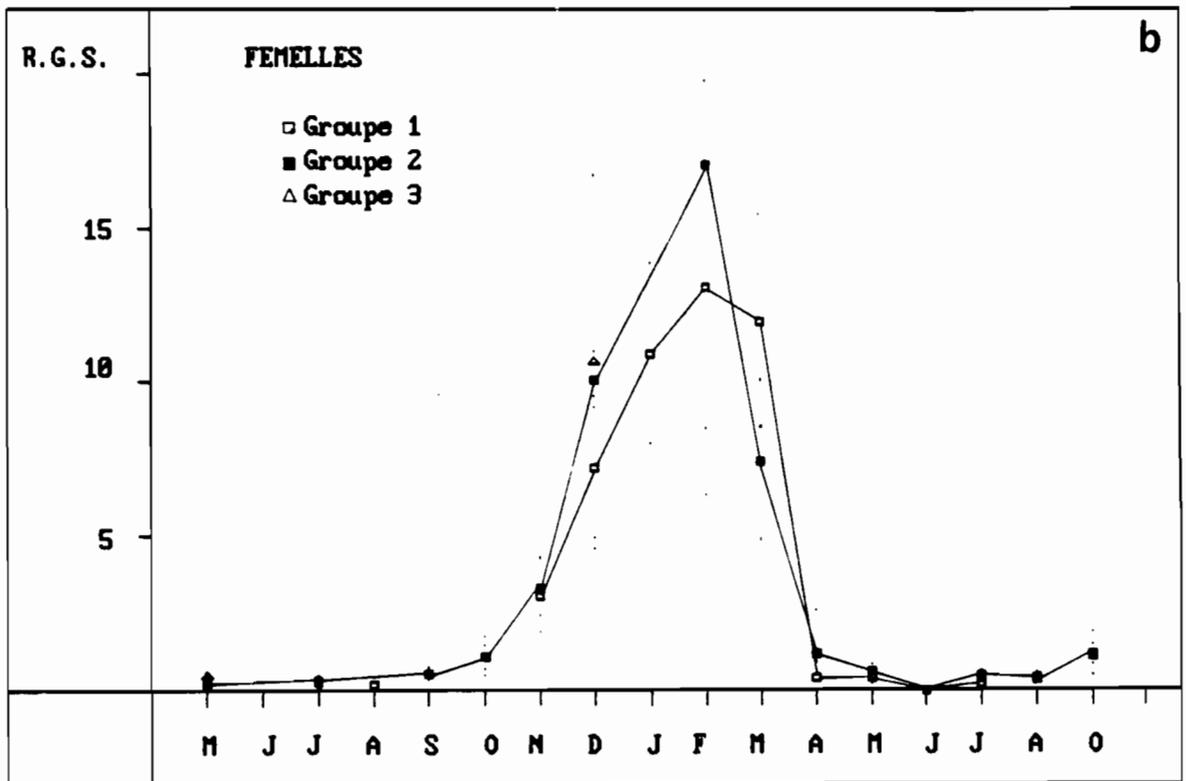
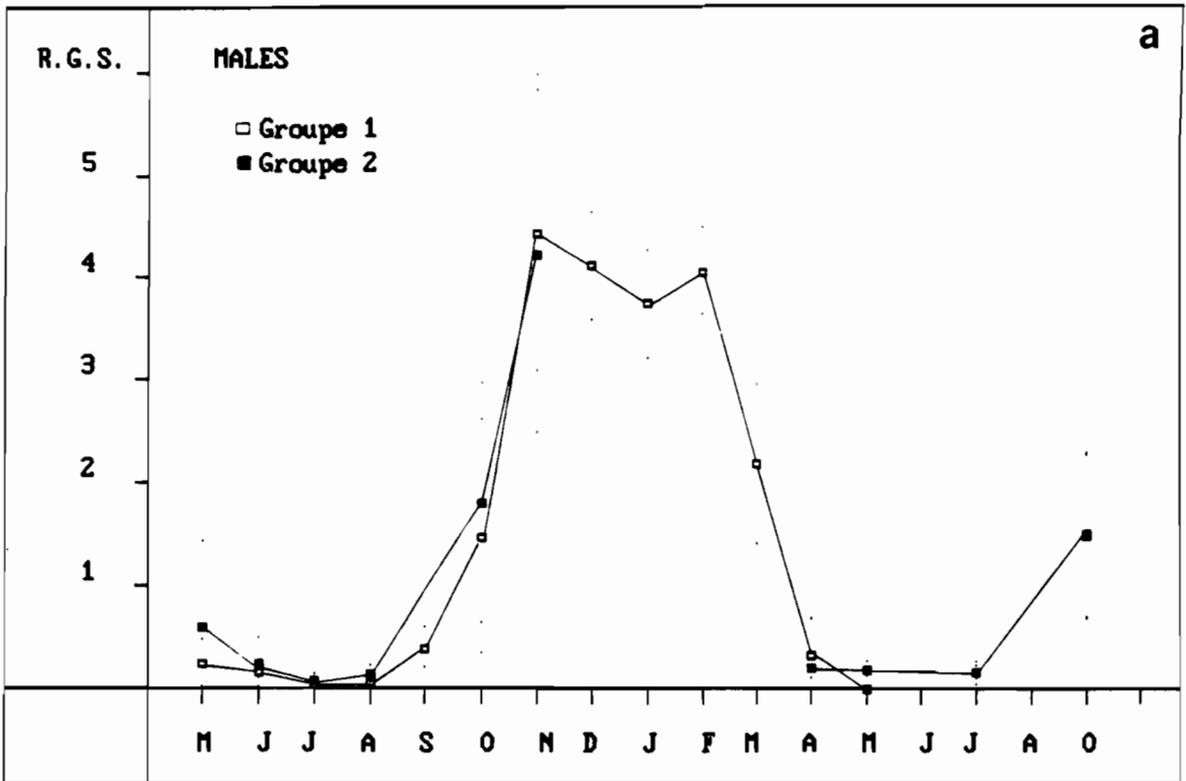


Figure 99 : Différentiation des gonades des individus de moins de 1 an (pourcentage d'individus sexés et son intervalle de confiance à 95 %).



**Figure 100 : Evolution temporelle des R.G.S. moyens des individus de moins de 1 an.**  
 a : mâles ; b : femelles.  
 (■, □ R.G.S. moyen  $\pm$  2 écarts types)



**Figure 101 : Evolution temporelle (en 1981-82) des R.G.S. moyens des individus de plus de 1 an.**  
 a : mâles ; b : femelles.  
 (■, □ point moyen + 2 écarts types, symbolisés par les points .)

On constate que, pour chaque groupe d'âge (ici, le groupe d'âge i correspond aux individus ayant l'âge absolu i), l'évolution du R.G.S. est synchrone : tous les groupes d'âges se reproduisent à la même époque (février - mars) où l'on observe les plus fortes valeurs des R.G.S..

Cette évolution est synchrone chez les mâles et les femelles. Les mâles semblent cependant matures avant les femelles (dès novembre, leur R.G.S. est élevé) mais, l'examen de leurs gonades montre qu'ils ne peuvent pas encore frayer. Leur période de repos est plus courte que pour les femelles (d'avril à août pour les mâles, d'avril à novembre pour les femelles).

### 2.6 - Conclusion sur l'étude des R.G.S.

Ainsi, le suivi de l'évolution de la gamétogénèse par l'examen des R.G.S. montre bien le cycle reproducteur de l'Eperlan avec une ponte annuelle en février - mars à laquelle participent tous les groupes d'âges de la population, mâles et femelles. Le "pic" des valeurs des R.G.S. observés en février semble indiquer que la reproduction est peu étalée dans le temps. Ceci est d'ailleurs confirmé par l'évolution parallèle des développements des ovaires et des testicules : les oeufs étant émis en une seule fois, en peu de temps, il est nécessaire de produire beaucoup de spermatozoïdes pour les féconder (ou alors, les mâles doivent être nombreux, ce qui n'est pas le cas chez l'Eperlan où le sex-ratio est d'environ 1:1).

Comparée au groupe 0, l'évolution des R.G.S. des groupes plus âgés semble être légèrement en avance puisque les valeurs maximales observées datent de février tandis que pour le groupe 0, ces valeurs étaient observées en mars. Un échantillonnage à maille temporelle plus fine aurait permis de dater avec précision l'émission des gamètes chez les divers groupes d'âges. Malgré ce manque de données, on peut dire que les groupes d'âges les plus vieux participent plus tôt à la reproduction. Le laps de temps écoulé entre la reproduction des plus vieux et celle du groupe 0 est toutefois relativement court (moins de un mois) et permet donc d'affirmer que la reproduction, chez l'Eperlan, est relativement ponctuelle dans sa durée (d'autant plus que le groupe 0 participe peu, en nombre d'oeufs émis, à l'effort de reproduction).

## 3 - ACTIVITE METABOLIQUE : STOCKAGE DE L'ENERGIE

### 3.1 - Introduction

Vue l'importance de la croissance des gonades, aussi bien en poids qu'en volume, dans la période qui précède la fraye, on conçoit facilement que l'accumulation des réserves, au cours de la vitellogénèse, mobilise tout l'organisme. Dans les deux sexes, les phénomènes actifs de synthèse cytoplasmique et nucléaire, exigent une consommation d'énergie importante. Généralement, tout le fonctionnement métabolique de l'organisme est mis à contribution : le métabolisme des lipides surtout,

mais aussi celui des protéines, des glucides et des sels minéraux. Ainsi, pendant toute la période précédant la maturation sexuelle, les poissons vont accumuler des réserves, par le biais d'une alimentation importante. Ensuite, les gonades, hypertrophiées, compriment les organes du tractus digestif et, chez l'Eperlan, l'alimentation cesse avant la ponte : sur les 149 poissons disséqués provenant des captures sur les frayères, tous avaient l'estomac et l'intestin entièrement vide, attestant d'un jeûne prononcé.

L'activité métabolique de l'Eperlan a été peu étudiée. BELYANINA (1969) reprend les données de quelques auteurs soviétiques (LEVIYEDA, 1952 ; KLEIMENOV, 1962) et présente la composition chimique de l'Eperlan dans un tableau donnant le pourcentage d'eau, de graisses, de protéines et de cendres situés dans divers organes du poisson.

En ce qui concerne les variations de la teneur en graisses de l'Eperlan, seuls MARCOTTE et TREMBLAY (1948), BELYANINA (1966), BELYANINA et MAKAROVA (1965) et FOLTZ et NORDEN (1977, a) les ont étudiées, parfois de façon sommaire.

Chez l'Eperlan, le métabolisme des lipides subit des variations très importantes dues à l'accumulation et à la mise en réserve de ces corps gras avant la maturation des gonades. A ce propos, l'Eperlan peut être considéré comme un poisson "gras", c'est-à-dire qu'il accumule les lipides surtout au niveau des muscles (à l'encontre des poissons "maigres" qui accumulent les graisses au niveau du foie).

Cette accumulation est surtout sensible chez les femelles, dont la maturation des gonades s'accompagne de changements considérables dans la localisation des lipides. Les graisses de l'intestin et du mésentère sont complètement utilisées pour la croissance des gonades. BELYANINA et MAKARAVA (1965) indiquent que les femelles d'Eperlan utilisent plus de 65 % des lipides pour la reproduction, (53 % pour les oeufs et 12 % pour l'activité liée à la ponte). Les mâles, dont les processus métaboliques sont moins intensifs, n'utiliseraient que 47 % de leurs graisses, 6 à 10 % étant utilisées pour les produits génitaux.

### **3.2 - Variations saisonnières d'accumulation de l'énergie chez l'Eperlan de Loire**

#### **32.1 - Matériel et méthodes**

Les données utilisées pour la présente étude et concernant le métabolisme énergétique de l'Eperlan de Loire ont été fournies par J. MARCHAND (Laboratoire de Biologie Marine. Faculté des Sciences de Nantes).

Les échantillons d'Eperlans proviennent d'une série de chalutages expérimentaux réalisés de Juin 1977 à Octobre 1980 au niveau des vasières de l'estuaire de la Loire, d'une part dans le secteur polyhalin sur le banc de Bilho, d'autre part, dans le secteur méso-oligohalin sur le banc de Pipy. Comme pour les séries de chalutages analysées dans cette thèse, ces

pêches ont été faites à marée haute, en raison de l'exondation des bancs au jusant. L'engin de capture utilisé était un chalut à panneaux de maille étirée 20 mm.

En vue de l'étude calorimétrique, les contenus digestifs (estomac et intestin séparément) et les divers compartiments (carcasse, tube digestif vidé de son contenu et gonades) ont été isolés, lyophilisés, pesés puis broyés. Les échantillons de même nature issus d'organismes ayant les mêmes caractéristiques (âge, taille, sexe...) ont été regroupés, mélangés et sur chacun d'eux, trois combustions ont été réalisées à l'aide d'une microbombe calorimétrique Phillipson. Au total, 468 poissons ont été étudiés.

### 32.2 Variations des teneurs énergétiques de divers compartiments

La figure 102 représente les variations des moyennes des teneurs énergétiques mesurées sur trois compartiments : carcasse, tube digestif et gonades, au cours de la croissance des poissons et exprimées en kcal/g de poids corporel sec.

Les variations observées au niveau de la carcasse sont de faible amplitude et peu significatives. Leurs valeurs oscillent entre 4.4 kcal/g et 5.1 kcal/g.

Le tube digestif a une faible valeur énergétique le premier été (de 4.5 à 4.8 kcal/g). Elle augmente cependant à l'automne de la première année pour chuter en hiver où le minimum est observé en février (époque de première reproduction pour certains poissons du groupe 0). La valeur énergétique augmente ensuite progressivement durant le printemps suivant et s'accroît brutalement en été (août = 8 kcal/g) jusqu'en novembre (7.7 kcal/g). Cette valeur décroît ensuite progressivement pendant l'hiver et jusqu'en mars-avril (fin de la période de reproduction) où elle n'atteint que 4.7 kcal/g.

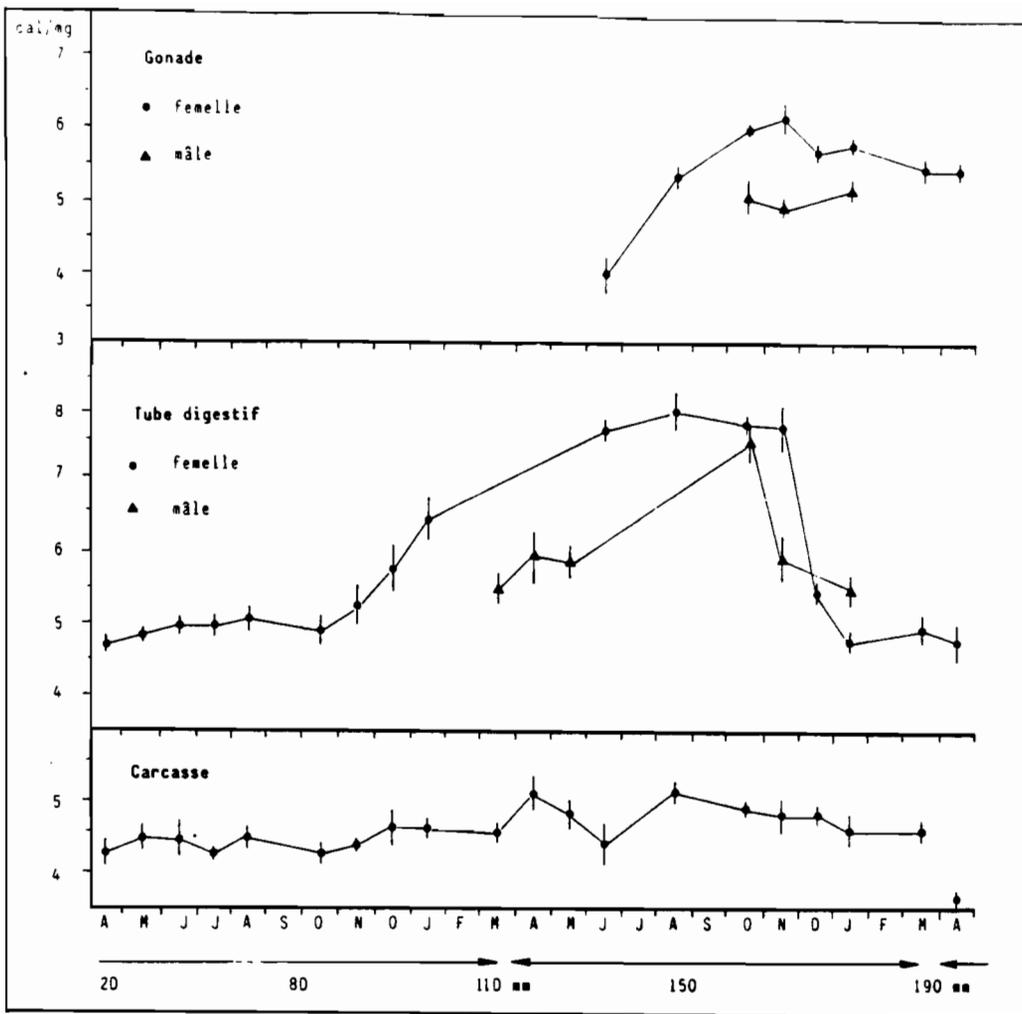
De façon inverse, l'évolution de la valeur énergétique des gonades débute en été et maintient un niveau élevé pendant l'hiver (6.10 à 5.5 kcal/g) jusqu'en mars (reproduction).

On observe donc un stockage énergétique estival au niveau du tube digestif (ce phénomène étant moins marqué au niveau de la carcasse). Puis un transfert progressif des lipides vers les gonades qui monopolisent alors l'essentiel de l'énergie jusqu'à la période de reproduction.

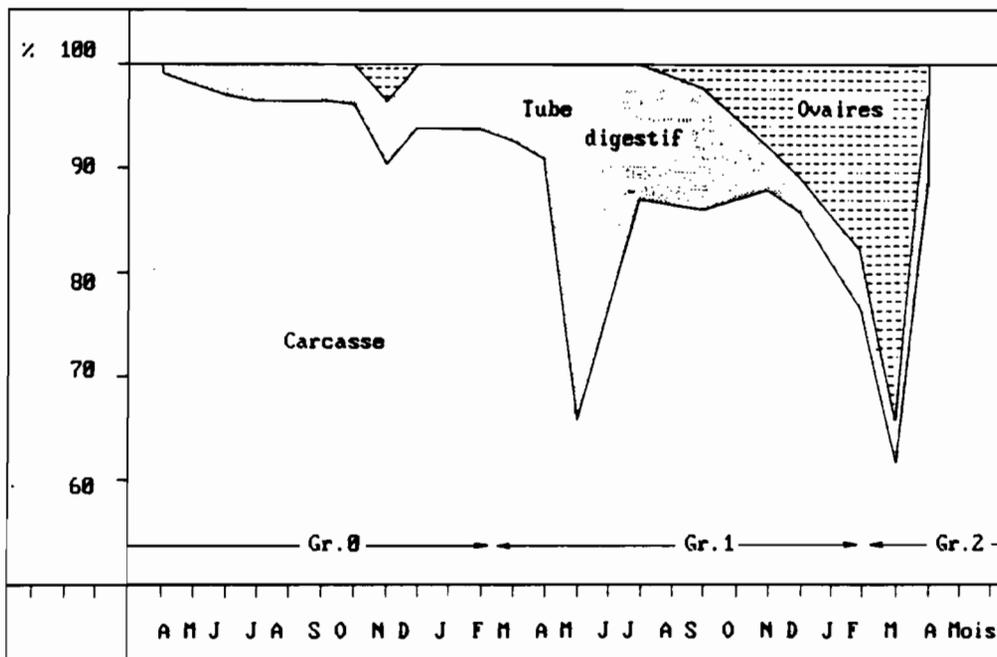
### 32.3 Courbes des pourcentages d'accumulation d'énergie

La figure 103 illustre les variations saisonnières en pourcentage du stockage énergétique dans les trois principaux compartiments : carcasse, tube digestif et gonades chez les femelles d'Eperlans.

On observe les mêmes phénomènes que précédemment : la première année, il apparaît déjà une certaine croissance ovarienne (décembre-janvier) mais, c'est au cours de la deuxième année que les phénomènes deviennent plus caractéristiques avec une mobilisation des graisses au niveau du tube digestif en été (maximum en juin : 30 %) puis une utilisation progressive de ces réserves énergétiques dans



**Figure 102 :** Variations des moyennes (représentées avec un intervalle de confiance à 95 %) des teneurs énergétiques de la carcasse, du tube digestif et des gonades au cours de la croissance (en kcal/g poids corporel sec).



**Figure 103 :** Variations saisonnières, en pourcentage, du stockage énergétique dans la carcasse, le tube digestif et les gonades chez les femelles.

l'élaboration des ovaires (début de maturation en octobre : 2 %) et une certaine maintenance hivernale. Le maximum de développement des ovaires se situe en mars (33 %) pour chuter brutalement en avril (3 %), mois qui suit la période de reproduction.

#### 32.4 Variations en kcal par individu de divers compartiments au cours de la croissance

La figure 104 représente l'évolution par individu, de la valeur énergétique de divers compartiments ainsi que la croissance pondérale totale exprimée en poids sec.

On constate que la carcasse suit une évolution en valeur énergétique parallèle à la croissance pondérale avec une première phase de stockage le premier été. Ce n'est cependant qu'à partir de la deuxième année que le stockage est le plus manifeste : de mars à novembre, la valeur énergétique de la carcasse passe de 10 kcal à 53.23 kcal. Cette valeur chute ensuite progressivement durant l'hiver et jusqu'en avril (maintenance hivernale et transfert énergétique vers les gonades).

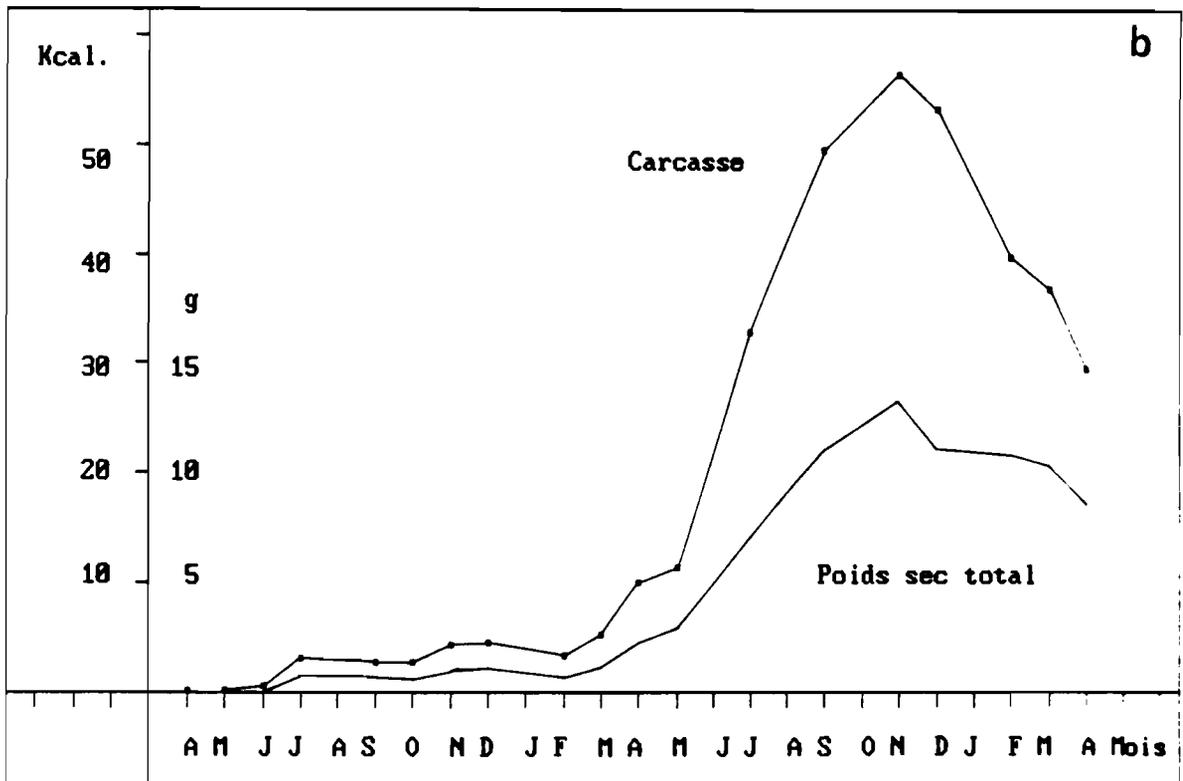
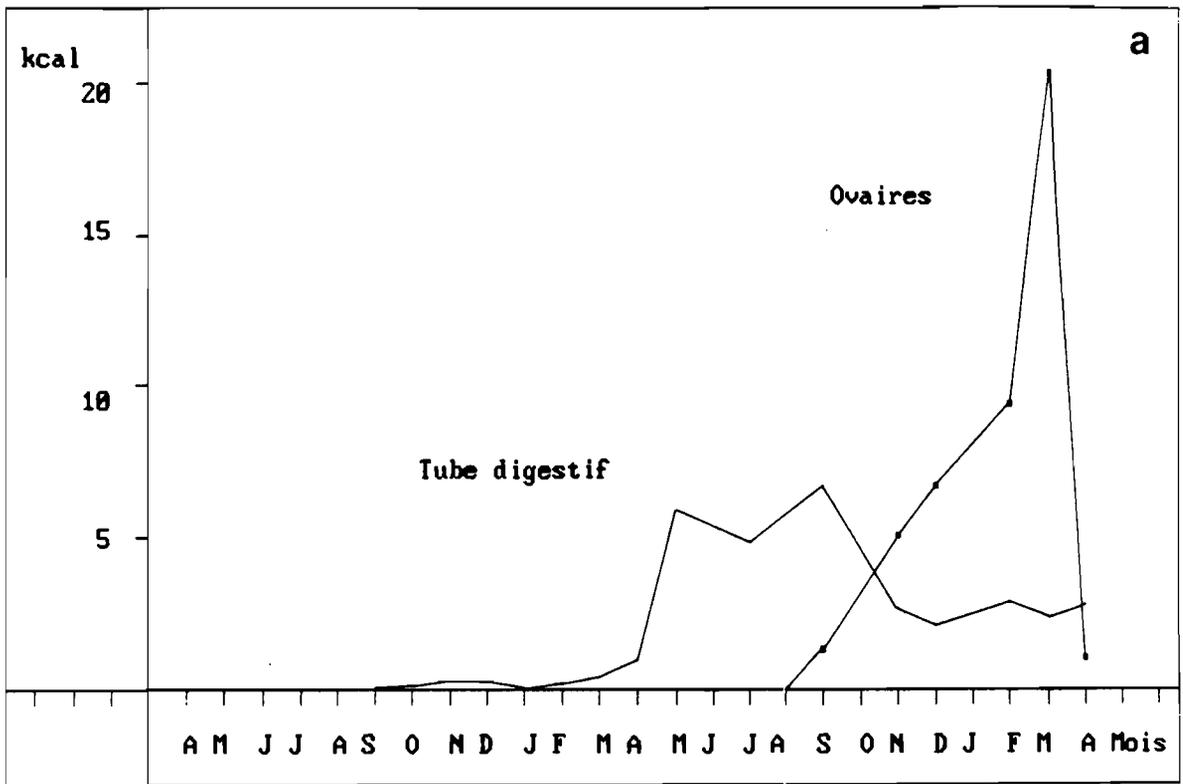
Corrélativement, les ovaires se développent à partir de septembre-octobre et atteignent une valeur maximale en mars (19 kcal) suivie d'une chute brutale, après reproduction (1 kcal en avril).

Le tube digestif possède une valeur énergétique maximale en été (juin à octobre : 5 à 7 kcal). Les graisses accumulées à ce niveau sont ensuite mobilisées, avec celles provenant de la carcasse, pour l'élaboration des gonades.

### 3.3 - Conclusion sur les analyses énergétiques

L'utilisation hivernale de l'énergie stockée pendant l'été au niveau du tube digestif et des mésentères de la carcasse permet la maturation des gonades mais ne permet pas d'assurer la croissance (on constate en effet un arrêt de l'augmentation du poids sec, si ce n'est une faible perte, à partir de décembre (fig.104,b)).

On rejoint donc ce qui a été montré au niveau de la croissance linéaire : un fort ralentissement hivernal. Le régime alimentaire hivernal, bien que réel, reste trop faible pour assurer les besoins de croissance corporelle. La quasi totalité des besoins énergétiques de maintenance et de maturation des gonades proviennent donc de l'énergie stockée durant la phase d'alimentation estivale. On constate d'ailleurs que durant l'été, il n'y a pas d'accumulation d'énergie au niveau des gonades. Celle-ci débute en automne, avec un transfert tout d'abord à partir du tube digestif puis essentiellement à partir de la carcasse.



**Figure 104** : Evolution, par individu, de la valeur énergétique de divers compartiments comparée à la croissance pondérale (poids sec).

#### 4 - REPRODUCTION

##### 4.1 - Lieu et époque de fraye

Aucune donnée n'a été publiée sur le lieu et l'époque de fraye de l'Eperlan de Loire. Seul BELLEC (1981) mentionne, dans son rapport, l'île Dorelle (pK 75) comme lieu de reproduction possible et donne les mois de février - mars comme époque probable, suite à une enquête menée auprès des Gardes-pêches locaux.

Ces indications semblent vraisemblables, pour deux raisons :

- d'une part, les données publiées par d'autres auteurs sur d'autres stocks d'Eperlans concordent avec celles de BELLEC. Ainsi, en Gironde, la reproduction a lieu en Février - Mars dans les zones fluviales mais aussi dans le haut et bas estuaire lorsque les salinités n'excèdent pas 4 ‰. (C.T.G.R.E.F., 1979 in BOI-GONTIER et MOUNIE, 1984). De même, LILLELUND (1961) situe très précisément le lieu de reproduction en amont de Hambourg et l'époque de reproduction : Mars, pour l'Eperlan de l'Elbe (R.F.A.). HUTCHINSON (1983, a) signale que la reproduction de l'Eperlan en Grande Bretagne (rivière Cree) a lieu en Mars et se déroule à la limite d'influence de la marée (forte influence et faible salinité), dans les eaux douces à saumâtres. Pour l'espèce O. mordax, MURAWSKI et al. (1980) donnent le même type d'observations ;

- d'autre part, le suivi mensuel des indices gonadosomatiques et l'observation des stades de maturité sexuelle de l'Eperlan de Loire indiquent la fin de l'hiver (Février - Mars) comme époque de reproduction.

La confirmation des renseignements de BELLEC s'est faite par échantillonnage, en amont de Nantes et jusqu'à Champtoceaux (limite extrême de capture (très rares) d'Eperlans par les pêcheurs professionnels), au pK 80. L'échantillonnage a consisté en un suivi des captures des pêcheurs professionnels, de janvier à avril, qui, à cette époque, et en ces endroits, axent leur pêche sur la lamproie (Petromyzon sp.) en migration de reproduction. Le protocole d'échantillonnage a été exposé en détail précédemment (Chapitre III : Echantillonnages) et ne sera donc pas repris ici. On rappellera cependant que des fortes contraintes (techniques) ont empêché la mise en place d'un protocole à grande échelle permettant d'observer la migration amont de reproduction et de suivre son évolution. Les résultats sont donc fragmentaires et demandent confirmation. Cependant, ils vont dans le sens des observations très détaillées fournies par les auteurs étrangers qui ont étudié très précisément cette écophase de l'Eperlan (MARCOTTE et TREMBLAY, 1948 ; LILLELUND, 1961 ; MCKENZIE, 1964 ; LEGAULT et DELISLE, 1968 ; CLAYTON, 1976 ; MURAWSKI et al., 1980 ; HUTCHINSON, 1983 a, etc...).

Nombres d'articles décrivent d'ailleurs les migrations de reproduction de l'Eperlan ("spawning runs" des Anglo-Saxons), ceci pour plusieurs raisons :

- dans les pays où l'Eperlan est une espèce cible pour la pêche commerciale, les captures se font souvent de façon saisonnière, au moment de la reproduction car les Eperlans se concentrent alors en bancs nombreux et les techniques de pêches sont faciles à mettre en oeuvre... d'où un échantillonnage aisé pour le biologiste.
- bien souvent les frayères sont des endroits accessibles, où la profondeur d'eau est faible donc où les captures et les observations (parfois même de visu) sont possibles. Cela n'est malheureusement pas le cas en Loire.

En 1983, 149 Eperlans matures (stade 4) ont été pêchés au niveau de Mauves/Loire (pK 72) entre le 17 et 21 mars. Aucune capture n'a été faite dans les nasses disposées en aval du pont de Mauves. On peut donc supposer que :

- les Eperlans effectuent leur migration de reproduction en suivant le chenal de navigation puisque les nasses aval (situées en dehors du chenal) n'ont rien pêché contrairement aux nasses.
- que le lieu de reproduction s'est situé précisément au niveau de Mauves/Loire en 1983, dans la Loire, à une profondeur de plusieurs mètres (aucun affluent ou zone peu profonde n'étant disponible à ce niveau).

D'autre part, aucune capture n'a été faite avant la date du 17 mars et aucune après celle du 21 mars. Ceci sous-entendrait que la reproduction de l'Eperlan en Loire est de courte durée (une semaine au maximum), à moins que la reproduction n'ait commencé (ou ne se poursuive) dans des zones non échantillonnées (notamment plus en aval, si ce n'est dans les eaux de Loire plus saumâtres). Ceci est fort vraisemblable puisqu'en 1984 (février), une seule femelle Eperlan a été capturée au niveau de Mauves. Des enquêtes menées auprès des pêcheurs adjudicataires des lots incriminés ont révélé que :

- selon les années, les captures d'Eperlans sont variables, aussi bien en quantité que concernant les dates de captures (de fin février à début avril).
- pour une année donnée, la période de capture est toujours de courte durée (une quinzaine de jours au maximum).

- les années "fastes", les plus grandes concentrations d'Eperlans se situent au niveau des îles Moron et Dorelle (fig. 54). Ce qui confirme par ailleurs les renseignements fournis par le Garde-pêche Principal (MORTIER-DORIAN, comm. pers.) ;
- il existe des années où aucune capture n'est enregistrée. Tel fut le cas pour 1984 et 1985.

Cependant, aucune information n'a pu être donnée concernant de possibles corrélations entre les dates des captures, les quantités pêchées, etc... et l'influence probable des conditions abiotiques (coefficient de marée, débit du fleuve, température, etc...). D'autre part, vu le manque de données satisfaisantes, aucune tentative n'a été menée dans ce sens. De nombreux auteurs, cependant, ont pu mettre en évidence de telles corrélations, notamment entre la température de l'eau et l'arrivée de reproducteurs sur les lieux de fraye : environ 4°C au début de la migration, un pic de densité des reproducteurs ayant lieu vers 6 - 9°C (MARCOTTE, 1946 ; MARCOTTE et TREMBLAY, 1948 ; SCHETININA, 1954 ; LILLELUND, 1961 ; MCKENZIE, 1964 ; BELYANINA, 1969 ; etc...). De même, LILLELUND (1961) a établi une corrélation positive entre le débit du fleuve (l'Elbe) et le niveau maximum de remontée des reproducteurs. BELYANINA (1969) et RUPP et REDMOND (1966) indiquent aussi une corrélation positive entre la surface de la zone de ponte et le niveau bathymétrique, suggérant que l'aire de ponte est plus étendue les années où le niveau d'eau est plus élevé. LILLELUND (1961) signale aussi que la durée de la reproduction est d'autant plus longue que la température de l'eau est la plus basse.

En Loire, l'impossibilité d'avoir pu mettre en oeuvre un plan d'échantillonnage à maille fine sur une grande échelle (de Nantes à l'île Dorelle par exemple), empêche la formulation d'hypothèses valables. On peut cependant constater que les observations de 83 à 84 vont dans le même sens que celles décrites précédemment :

- en 1983 : débit du fleuve normal par rapport à la moyenne saisonnière. Reproduction des Eperlans au niveau de Mauves/Loire. Température de l'eau : 9°4 C au moment des captures des reproducteurs ;
- en 1984 : débit du fleuve très en-dessous de la moyenne saisonnière. Aucun Eperlan capturé à Mauves/Loire ou en amont.

En conclusion de ce paragraphe, on peut dire qu'en dépit de données fragmentaires, l'époque (mois de mars) et le lieu de reproduction (au niveau de la limite moyenne d'influence de la marée dynamique) de l'Eperlan en Loire sont un peu mieux cernés : il y aurait cependant à approfondir les résultats par la mise en place d'un plan d'échantillonnage à maille plus fine, de façon à mieux comprendre les relations existant entre les conditions abiotiques (température de l'eau, débit du fleuve,

coefficient de marée) et les modalités de la reproduction (niveau de remontée des reproducteurs, étendue des frayères, époque exacte et durée exacte de la ponte). Il serait aussi intéressant de prospecter les affluents de la Loire, notamment la Sèvre-Nantaise où des captures d'Eperlans sont aussi signalées durant la période de reproduction (février - mars) dans les prises accessoires des pêcheurs de Civelles (Anguilla anguilla) (GASCUEL, comm. pers.).

#### 4.2 - Structure démographique de la population reproductrice

On n'insistera pas sur les structures démographiques de la population des reproducteurs, vu le peu de données dont on dispose. Quelques observations cependant peuvent être faites :

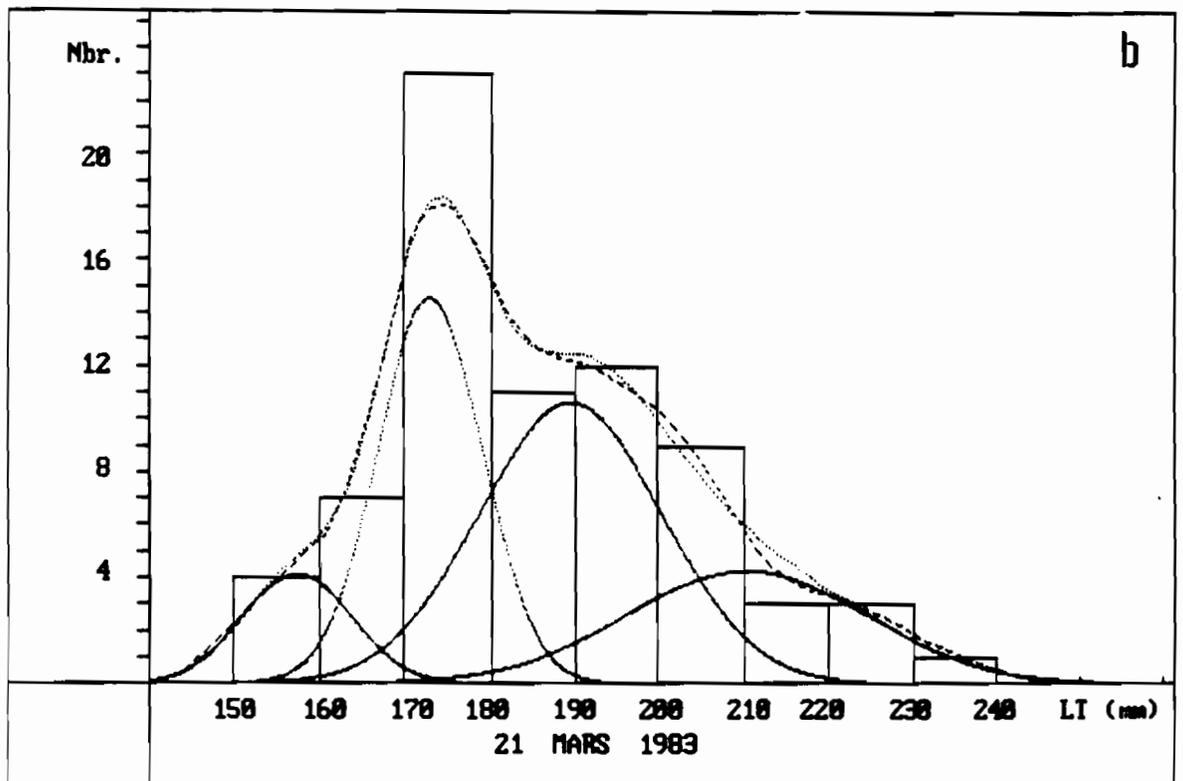
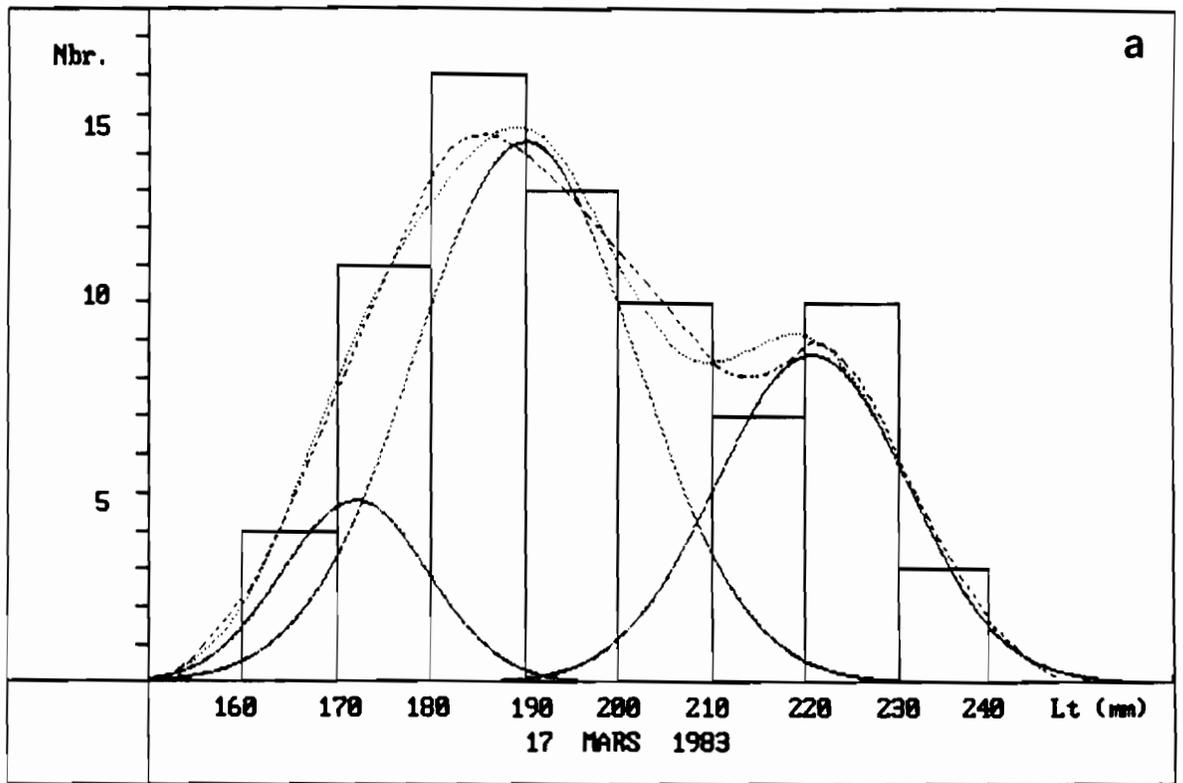
- 1 - Sur les deux échantillons obtenus au niveau des frayères en 1983 (le 17 et le 21 mars respectivement), plus de 95 % des 149 poissons sont des mâles (respectivement 97.3 et 98.6 %).

Nombre d'auteurs ont étudié l'évolution du sex-ratio au cours de la fraye. Ainsi, chez l'Eperlan américain, les mâles sont les plus nombreux en début de fraye (LANGLOIS, 1935 ; HOOVER, 1936 ; VAN OOSTEN, 1940 ; MARCOTTE et TREMBLAY, 1948 ; McKENZIE, 1964 et d'autres). Les femelles arrivent ensuite mais repartent plus rapidement des frayères, ce qui tend à refaire évoluer le sex-ratio dans le sens d'une "masculinisation" de la population. Le phénomène inverse est parfois observé (chez eperlanus comme chez mordax) : les femelles dominent en début de fraye, les mâles en fin de fraye (KENDALL, 1927 ; BALDWIN, 1948 ; LILLELUND, 1961 ; BELYANINA, 1969 ; HUTCHINSON, 1983,a).

En Loire, l'ensemble des poissons échantillonnés n'ayant pas encore frayé (gonades pleines), on suppose donc que la ponte était sur le point de se produire. Il existe donc, pour l'Eperlan de Loire, une dominance numérique des mâles avant le début de la reproduction.

- 2 - L'échantillon du 17 mars (fig. 105 a) est composé d'individus sensiblement plus grands que ceux du deuxième échantillon datant du 21 mars (fig. 105 b). Le 17 mars, trois groupes d'âges sont bien représentés, dont les moyennes des longueurs sont respectivement 171.90 mm, 190.00 mm et 220.65 mm. Ce sont donc les groupes d'âges 2, 3 et 4.

Le groupe d'âge 1 (poissons qui ont tout juste un an et qui apparaissent le 21 mars) est sous-représenté car mal échantillonné. En effet, on n'observe que la queue de distribution en raison du maillage des nasses qui n'échantillonnent pas les poissons de taille inférieure à 150 mm. Le 21 mars, le groupe 4 a tendance à



**Figure 105** : Structures démographique de la population reproductrice. Analyse des histogrammes de taille.  
 a - le 17 mars 1983.  
 b - le 21 mars 1983.

disparaître tandis que le groupe 2 est le mieux représenté avec un pic de fréquence situé dans la classe 170-180 mm.

Ainsi, les poissons les plus grands sont sur les lieux de fraye les premiers. Ceci rejoint les observations de LILLELUND (1961) qui a constaté le même phénomène chez eperlanus dans l'estuaire de l'Elbe. BELYANINA (1969) le souligne également pour d'autres populations. On remarque aussi l'arrivée tardive des poissons de un an qui se reproduisent donc un peu après les autres. On rejoint les résultats obtenus lors de l'étude des R.G.S.

#### 4.3 - Comportement reproducteur

Ce comportement n'a pu être observé pour l'Eperlan de Loire pour deux raisons :

- d'une part, l'espèce est supposée se reproduire sous plusieurs mères d'eau.
- d'autre part, même si la première hypothèse était erronée, les eaux fluviales au niveau des frayères sont très troubles.

Cependant, tous les auteurs s'accordent à dire que l'Eperlan fraye de nuit après avoir fait l'ascension du fleuve avec la marée montante.

Généralement, les individus les plus vieux et les plus grands se reproduisent en premier. C'est d'ailleurs ce qui a été souligné dans le paragraphe précédent au sujet des structures démographiques.

Le comportement reproducteur de l'Eperlan a été observé par LANGLOIS (1935) et HOOVER (1936) notamment qui font une description détaillée de la fraye. On pourra se reporter à ces auteurs ainsi qu'à BELYANINA (1969) pour de plus amples détails.

Ce comportement est d'ailleurs relativement simple puisque les oeufs et le sperme sont simplement émis dans l'eau. Il faut cependant remarquer, comme cela l'a déjà été souligné, que les Eperlans sont alors en "bancs" denses. Cette formation de bancs, associée à la reproduction, est un aspect particulier du comportement reproducteur cyclique où les poissons effectuent une migration pour atteindre les zones de ponte (LAHAYE, 1981). Il est d'ailleurs souvent fait mention de ce facteur "social" comme valeur stimulante pour la fraye.

L'Eperlan ne forme pas de nids et ne garde pas ses oeufs : les oeufs fertilisés adhèrent simplement au substrat. En règle générale, la densité des oeufs est très variable selon les conditions de fraye, l'étendue des frayères, la présence d'un substrat adéquat et le nombre des reproducteurs (ROTHSCHILD, 1961 ; RUPP, 1965). En Loire, il n'a pas été possible d'estimer ces densités. L'étude de l'oeuf d'Eperlan et de ses caractéristiques a cependant pu être entreprise (voir paragraphes suivants).

#### 4.4 - Conclusion sur la reproduction

L'étude de la reproduction a permis de mieux situer l'époque et surtout les lieux de ponte. De même, il a été possible d'avoir une vue (partielle) de la structure démographique de la population reproductrice dans laquelle on a reconnu l'ensemble des groupes d'âge et esquisser leur évolution au cours du temps. Cependant, cette étude n'est que préliminaire et il faudrait pouvoir compléter les résultats acquis par (entre autres choses) :

- le suivi annuel de la migration des reproducteurs et la mise en évidence de corrélation avec les données abiotiques (température de l'eau, débit du fleuve...), notamment :
  - les variations de localisation des frayères ;
  - la durée exacte de la ponte ;
  - l'évolution des caractéristiques démographiques de la population au cours de la ponte (sex-ratio, distribution des longueurs, des âges...) ;
- les variations inter-annuelles des densités de reproducteurs, en liaison notamment avec les activités anthropiques (extractions de sable, etc...) ;
- l'estimation des densités d'oeufs et larves et de leurs mortalités ;
- l'observation des mortalités des reproducteurs après la ponte : en effet, les mâles sont supposés subir une forte mortalité ce qui fait dire à MCKENZIE (1964) qu'elle est responsable de la plus grande proportion de femelles dans les âges les plus vieux. Ceci n'est cependant pas acquis (MARCOTTE et TREMBLAY, 1948 ; BURBRIDGE, 1969).

### 5 - FECONDITE

#### 5.1 - Matériel et méthode

L'étude de la fécondité est basée sur des données obtenues par la capture de 33 femelles juste avant la ponte de 1983. Le diamètre des oeufs d'Eperlan étant petit mais relativement constant (entre 0.80 et 0.95 mm pour l'Eperlan de Loire) et nombreux, leur comptage s'est fait par une méthode volumétrique. Les ovaires ont été prélevés et placés dans du liquide de Gilson. Après individualisation des oeufs (le tissu ovarien est très peu dense), leur volume total est déterminé. Puis, on compte le nombre d'oeufs contenus dans un

sous-échantillon de volume connu et on extrapole le résultat au volume total.

### 5.2 - Résultat

On sait qu'il existe chez les poissons une relation liant le nombre d'oeufs à une variable biométrique. La plus usitée est celle qui relie la fécondité totale à la longueur du poisson. Cette relation est de type linéaire ou plus souvent, curvilinéaire (relation log - log).

On a testé ces relations pour l'Eperlan de Loire. Les coefficients de régression ont été calculés sur la base d'une régression fonctionnelle (droite de Teissier). Le meilleur coefficient de corrélation est obtenu avec la relation double - logarithmique ( $R = 0.84$  contre  $R = 0.76$  pour la relation linéaire stricte). Aussi, c'est cette relation qui a été retenue. On a donc :

$$\text{Fécondité totale} = 4.367.10^{-5} \cdot \text{Lt}^{3.766} \text{ (mm)}$$

La courbe ainsi obtenue est représentée à la figure 106.

Le tableau 30 indique, pour diverses catégories de classes de taille, les valeurs des fécondités totales observées.

Les valeurs moyennes s'étendent d'environ 5500 oeufs pour un poisson de 110-120 mm de longueur, à plus de 37000 oeufs pour un poisson de 230-240 mm. Le minimum observé est de 5500 oeufs tandis que le maximum est de plus de 43000 oeufs (poisson de 238 mm de longueur totale).

On constate donc que la fécondité de l'Eperlan dépend significativement de la longueur du poisson bien qu'il existe de grandes variations pour une taille donnée.

### 5.3 - Comparaison avec d'autres populations

La fécondité de l'Eperlan de Loire est légèrement inférieure à celle observée pour d'autres populations d'eperlanus (LILLELUND 1961 pour l'estuaire de l'Elbe ; TIMOLA, 1978 pour la baie de Bothnie, divers auteurs in BELYANINA, 1969).

Le nombre d'oeufs, pour une taille donnée, reste cependant dans le même ordre de grandeur entre ces diverses populations.

L'Eperlan américain mordax a été étudié notamment par LANGLOIS (1935), BALDWIN (1950) et MCKENZIE (1964) qui donnent des résultats comparables (l'Eperlan de Loire semble moins fécond). Mordax semble cependant plus fécond qu'eperlanus (tous auteurs confondus), notamment dans les classes de taille les plus grandes.

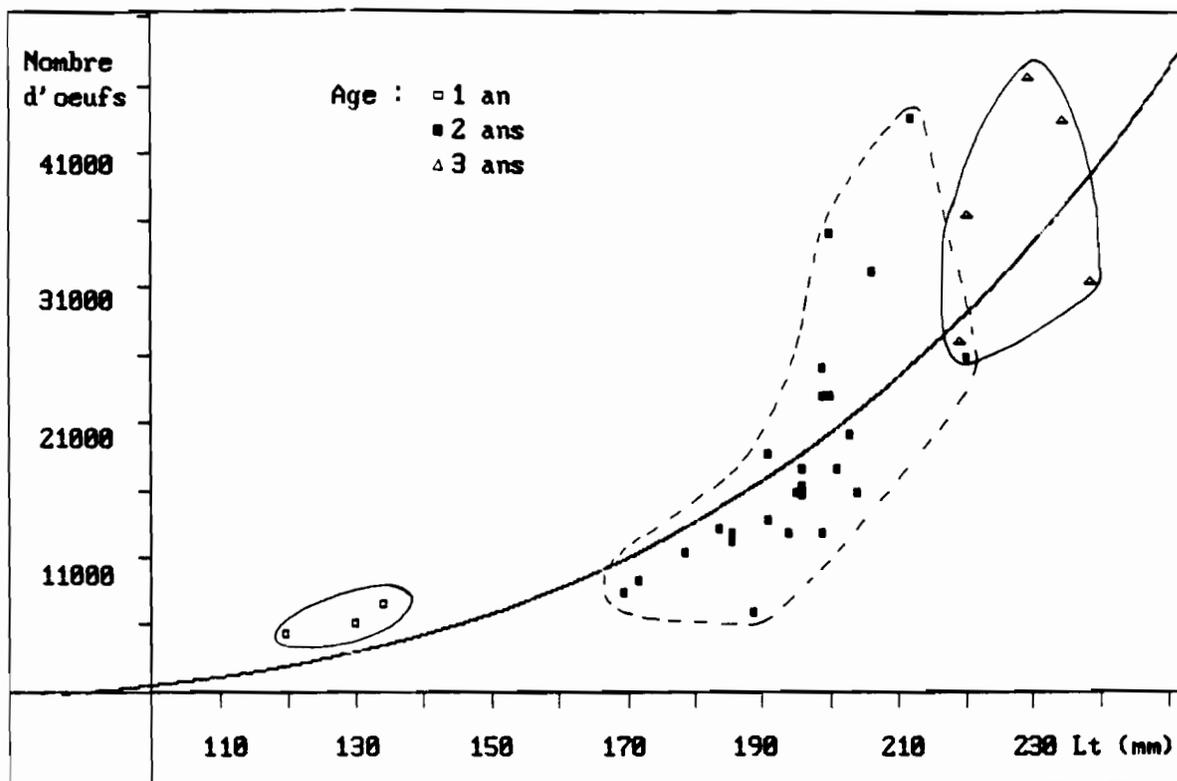


Figure 106 : Fécondité de l'Eperlan de Loire. Relation entre le nombre d'oeufs et la longueur totale des femelles.

Classe de taille (mm)	110 119	130 139	160 169	170 179	180 189	190 199	200 209	210 219	220 229	230 239
n	1	2	1	2	4	10	6	2	3	2
Moyenne	5448	6944	8519	10415.5	11344.5	17269.5	24058.5	35396	36355.6	37422.5
Ecart type		985		1405	2905.1	4112.71	7947.5	11733.7	10322.5	8394.1
Minimum		6248		9422	7022	12906	15951	27099	26016	31487
Maximum		7641		11409	13164	25112	35203	43693	46661	43358

Tableau 30 : Valeurs des fécondités observées pour diverses classes de taille.

## 6 - DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET LARVAIRE

### 6.1 - Introduction

Le développement embryonnaire et larvaire de l'Eperlan est un phénomène qui a été étudié depuis fort longtemps. EHRENBAUM (1894) est le premier à décrire les stades de développement des oeufs et larves. CUNNINGHAM (1886) avait décrit auparavant le mode de fixation des oeufs au substrat. KENDALL (1927) a donné des informations et des illustrations concernant les divers stades de développement de l'Eperlan. MARCOTTE et TREMBLAY (1948) ont ensuite publié les photographies du développement embryonnaire et larvaire de mordax. LILLELUND (1961) s'est intéressé aux stades embryonnaires d'eperlanus de l'Elbe (photographies du développement) tandis que UNANIAN et SOIN (1963) ont décrit avec précision le développement embryonnaire et larvaire d'eperlanus de la Mer Blanche. Récemment, NELSON et COLE (1975) ont présenté quelques caractéristiques du développement de l'Eperlan américain, complétées par l'étude détaillée de COOPER (1978) qui publie en outre, de nombreux dessins.

On ne reviendra donc pas sur les grandes phases du développement embryonnaire et larvaire mais on insistera plus sur l'étude microstructurale que l'on a faite et qui, pour eperlanus, a donné des résultats nouveaux et originaux.

### 6.2 - Développement embryonnaire

#### 62.1 - Microstructures de l'oeuf

Des oeufs d'Eperlans ont été obtenus par pression abdominale de femelles sur le point de frayer. Ces oeufs, non fertilisés, sont expulsés par agrégats et adhèrent immédiatement au substrat. Ils sont demersaux et l'on peut observer un pôle végétatif volumineux contenant de nombreuses gouttelettes d'huile. Le chorion est lisse et épais. La membrane externe du chorion se fendille et se retourne sur elle-même pour servir de membrane d'attache. La fertilisation de l'oeuf n'est pas nécessaire au déclenchement de ce phénomène. Ce phénomène a d'ailleurs été analysé par CUNNINGHAM (1886) et EHRENBAUM (1894). A l'opposé de ce point d'attache se trouve le micropile. Cette membrane externe est très élastique et adhésive. Elle le reste après conservation des oeufs dans du formol à 4 %.

L'observation des oeufs au microscope électronique à balayage (JEOL 35-SM sous 15 kV) a permis de mettre en évidence, avec précision, les différentes microstructures de l'oeuf. Ceci complète donc les études antérieures qui ne faisait appel qu'à la microscopie optique (LILLELUND, 1961 ; MARCOTTE et TREMBLAY, 1948).

Les échantillons ont été préparés par dessiccation par le point critique (CO<sub>2</sub>) selon la méthode décrite par ANDRE et GUILLAUNIN (1979).

La terminologie utilisée pour décrire les diverses enveloppes de l'oeuf n'étant pas fixe, on appellera Ln l'enveloppe de rang n. Le rang 1 est attribué à la couche la plus externe.

Les résultats sont exposés aux planches 9 et 10:

Planche 9, figure 1 : on met en évidence la membrane externe (L1) du chorion qui s'est retournée sur elle-même pour former une structure circulaire servant de point d'ancrage sur le substrat.

Planche 9, figure 2 : c'est une vue à l'opposé du système d'attache de l'oeuf. On distingue nettement le micropile unique. L'oeuf, non fécondé, a un diamètre d'environ 0.87 mm.

Planche 9, figure 3 et 4 : elles montrent la microstructure du micropile, unique chez l'Eperlan. Il forme un entonnoir relativement évasé. On peut remarquer la structure en fibrilles de la membrane aux abords du micropile. Le diamètre de celui-ci est d'environ 130  $\mu\text{m}$  vers le sommet de l'oeuf et de 20-25  $\mu\text{m}$  vers l'intérieur.

Planche 10, figure 1 : on distingue les différentes couches entourant l'oeuf. Mise à part la membrane externe (L1) qui n'apparaît pas sur la figure, on distingue une seconde membrane (L2), perforée de petits trous circulaires régulièrement espacés puis, sous cette membrane, une troisième (L3), formée d'excroissances qui s'emboîtent dans les pores de la couche L2.

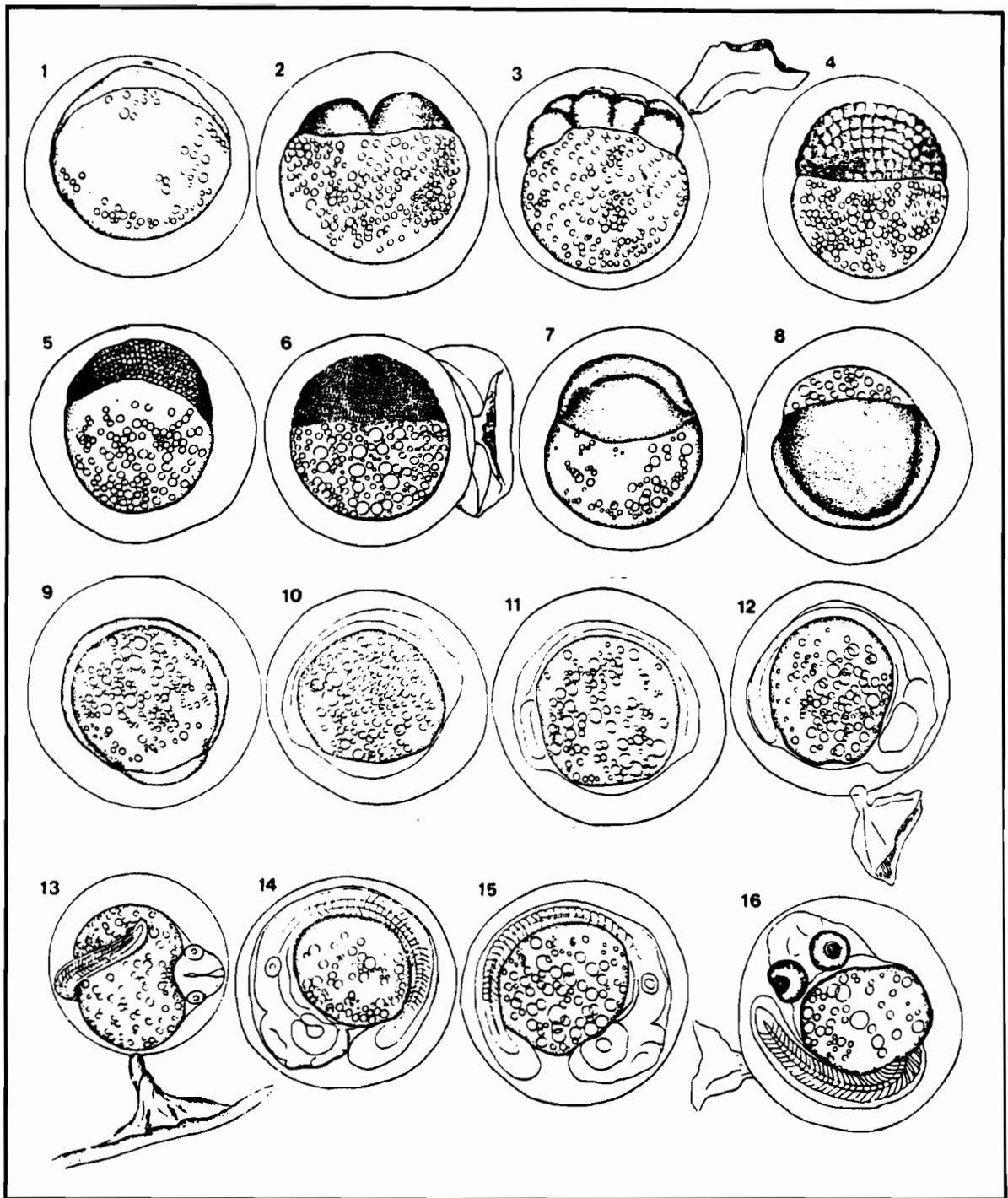
Planche 10, figure 2 et 3 : ces figures donnent les détails des structures des couches L2 et L3 respectivement.

Planche 10, figure 4 : cette figure représente la couche L2 dont l'épaisseur est d'environ 4.5  $\mu\text{m}$ . On remarque les pores qui traversent cette couche de part en part.

Cette brève description des microstructures de l'oeuf d'Eperlan apporte toutefois des compléments d'informations qui n'avaient pas pu être observés au microscope optique. En ce sens, elle complète efficacement les études antérieures.

## 62.2 - Stades embryonnaires

On pourra consulter UNANIAN et SOIN (1963) ou COOPER (1978) pour une description détaillée de l'embryogénèse. La figure 107 retrace les principales étapes du développement de l'oeuf d'Eperlan (d'après UNANIAN et SOIN (op. cit)).



**Figure 107 : Principales étapes du développement de l'oeuf d'Eperlan (d'après UNANIAN et SOIN, 1963).**

62.3: - Influence des conditions abiotiques sur le développement embryonnaire

LILLELUND (1961) a étudié les conditions de succès de la reproduction (fertilisation, développement embryonnaire et larvaire) sous différentes températures et salinités. Ces deux facteurs sont, en effet, les plus influents. Dans le cas de l'Eperlan de Loire, où la reproduction a lieu en eau douce, seule l'influence de la température a été envisagée. Les données publiées par LILLELUND (1961) ont servi à bâtir une courbe d'incubation des oeufs d'Eperlan en fonction de la température (fig. 108). La meilleure relation trouvée est du type :

$$\text{Durée incubation (jours)} = 626.T^{(-1.60)} \quad (T \text{ en } ^\circ\text{C})$$

La courbe ainsi calculée fournit des résultats comparables aux durées d'incubation observées par HOOVER (1936), MCKENZIE (1964), RUPP (1965) et COOPER (1978).

En Loire, où la température de l'eau est d'environ 9°C au moment de la reproduction, la durée d'incubation peut donc être estimée à 18-19 jours.

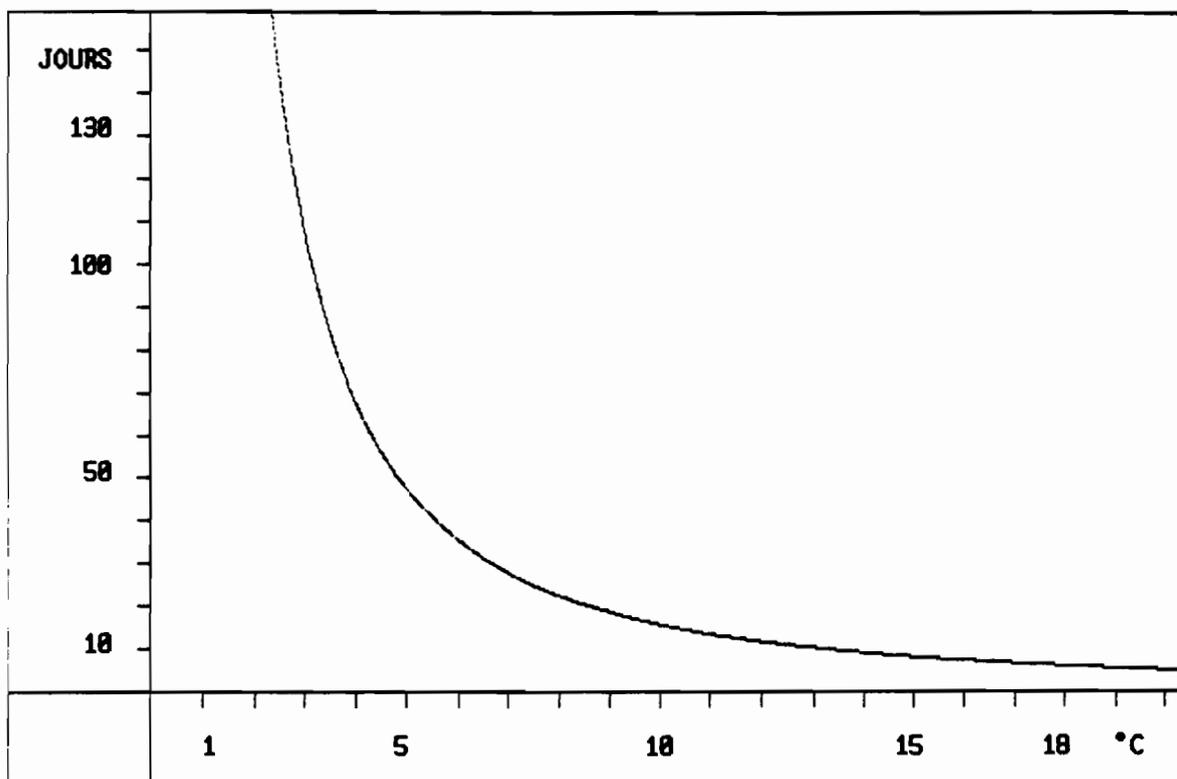
6.3 - Développement larvaire

On trouvera chez UNANIAN et SOIN (1963) et COOPER (1978) une description détaillée du développement larvaire de l'Eperlan. La figure 109 montre les étapes caractéristiques de ce développement, d'après ces auteurs.

6.4 - Causes de mortalités

Généralement, le taux de survie des oeufs embryonnés est très important chez l'Eperlan. Ce n'est qu'à la fin de l'incubation que l'on constate un accroissement du taux de mortalité (LILLELUND, 1961). Le pourcentage de mortalité peut alors être élevé, de 85 % (LILLELUND, op. cit.) à 99.5 % (ROTHSCHILD, 1961). Les causes d'échec de la reproduction sont multiples et, mise à part la mortalité naturelle, qui peut être très forte, l'insuccès peut être aggravé par les conditions environnementales.

- Tout d'abord, le substrat peut ne pas être adapté à l'accrochage des oeufs. De plus, les oeufs peuvent être délogés par l'action d'agents erosifs (sable) qui peut être charrié par la rivière (RUPP, 1965). Ceci peut être important pour l'Eperlan de Loire.
- L'influence de facteurs, comme la température ou la salinité (qui doivent être inférieures à 18-21°C et 16 % , respectivement), a été étudiée par LILLELUND (op. cit.).



**Figure 108** : Durée d'incubation de l'oeuf d'Eperlan en fonction de la température de l'eau.

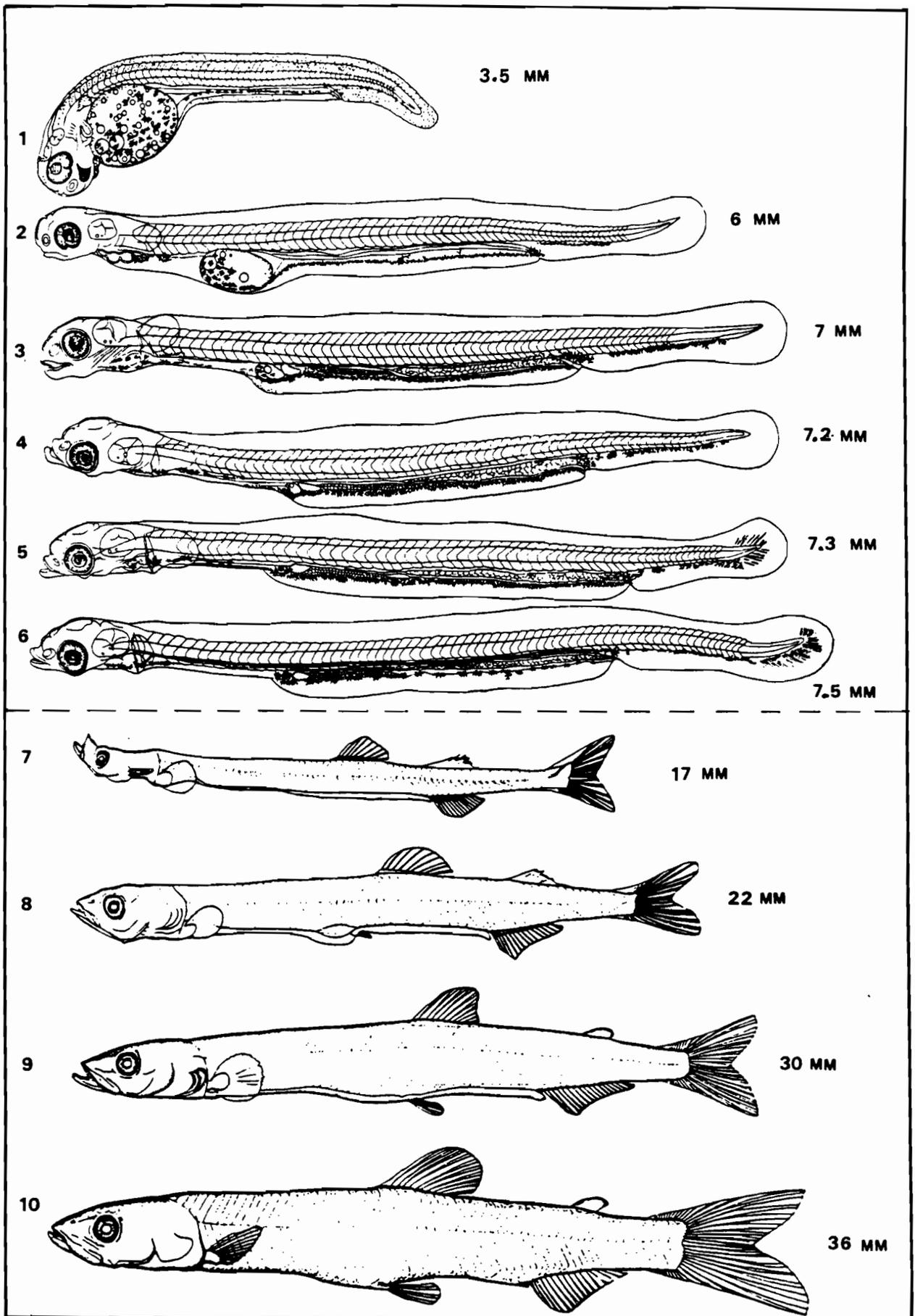


Figure 109 : Principales étapes du développement larvaire de l'Eperlan (d'après UNANIAN et SOIN, 1963 et COOPER, 1978).

1-6 : Protolarves ; 7-8 : Mésolarves  
 9 : Métalarve ; 10 : Juvénile.

- De plus, les oeufs peuvent être l'objet de prédateurs (poissons, insectes, ...) ou atteints de mycoses ou envahis par les algues...
- En Loire, l'action anthropique peut être importante, notamment l'extraction industrielle de sable sur les frayères au moment de la reproduction peut réduire considérablement les chances de succès du recrutement.
- Enfin, le développement larvaire peut être compromis par un manque de nourriture adéquate, bien que les larves puissent survivre de 10 à 14 jours (à 10-12°C) après l'éclosion, grâce à leurs réserves vitellines (LILLELUND, 1961). Ensuite, les alevins doivent se nourrir de Copépodes, voire de Diatomées ou d'algues, comme on a pu le constater en estuaire de la Loire. Si cette nourriture n'est pas trouvée en quantité suffisante, le taux de mortalité des alevins peut augmenter.

### CONCLUSION

L'étude de la reproduction de l'Eperlan de Loire a permis de mettre en évidence quelques manifestations cycliques liées à ce phénomène. Ainsi, l'évolution du rapport gonado-somatique et l'analyse du cycle de stockage métabolique de l'énergie ont permis de décrire les modalités de la reproduction :

- Une seule ponte annuelle.
- En février-mars.
- L'âge de première maturité est de 1 an.
- La taille de première maturité sexuelle est de 100-110 mm pour les deux sexes.
- Les mâles sont généralement matures avant les femelles.
- Les individus les plus vieux se reproduisent en premier.

Le cycle du stockage de l'énergie montre une utilisation hivernale des graisses accumulées durant l'été pour la maturation des gonades et les besoins énergétiques de maintenance. Les gonades commencent à se développer au début de l'automne en utilisant d'abord les réserves lipidiques du tube digestif puis celles des méésentères de la carcasse.

La fraye a lieu vers le milieu du mois de mars et se déroule en amont de Nantes, généralement au niveau de Mauves sur Loire (PK 70-75). La durée de la phase de reproduction est courte (moins de un mois) et on constate, sur les frayères, une évolution de la structure démographique de reproducteurs : les individus les plus âgés arrivent les premiers. Ce sont en majorité des mâles.

La fécondité de l'Eperlan de Loire est moyenne. Elle est corrélée à la longueur du poisson et varie de 5500 oeufs pour une longueur de 110-120 mm à plus de 40000 oeufs pour une femelle de 230-240 mm.

L'étude de l'oeuf au microscope électronique à balayage a mis en évidence des résultats nouveaux pour l'espèce : structures particulières des diverses membranes (au nombre de trois) et du micropile.

En Loire, la durée d'incubation peut être fixée à environ 18-19 jours.

Ainsi, les caractéristiques générales de la reproduction de l'Eperlan en Loire ont été cernées. Cependant, il reste à préciser certains points dans les modalités de la reproduction, notamment mieux délimiter les frayères dans l'espace et le temps. Le suivi précis de la migration de reproduction devrait être, si possible, entrepris. Ceci pourrait permettre une évaluation du nombre des reproducteurs et éventuellement une estimation du nombre total d'oeufs émis. Ces paramètres, s'ils peuvent être observés durant quelques années et mis en relation avec les conditions abiotiques, pourront vraisemblablement servir d'indice de recrutement et prévoir l'état futur du stock. Un tel modèle prédictif, basé sur l'étude de séries temporelles et l'analyse de corrélations (de type regression multiple par exemple), est loin d'être opérationnel pour l'Eperlan de Loire. En effet, de nombreux autres paramètres entrent en jeu dans la définition de la relation [nombre d'oeufs-nombre d'adultes], notamment les conditions biotiques qui peuvent parfois influencer fortement sur les résultats.

Parmi celles-ci, les conditions d'alimentation peuvent jouer un rôle, notamment durant la phase juvénile de l'Eperlan. L'étude des réseaux trophiques est donc une étape nécessaire à la compréhension de la dynamique de la population. C'est pourquoi, ceux-ci sont étudiés en détail dans le chapitre suivant.

CHAPITRE VI  
RESEAUX TROPHIQUES

**INTRODUCTION**

1 - ALIMENTATION

2 - COMPETITIONS - PREDATION - PARASITISME

3 - RESEAUX TROPHIQUES

**CONCLUSION**



---

# RESEAUX TROPHIQUES

## INTRODUCTION

L'étude des réseaux trophiques est une phase fondamentale dans la compréhension d'un écosystème.

En effet, puisque tous les consommateurs transforment la matière et utilisent l'énergie disponible à leur profit, on peut dire, avec BARBAULT (1981) que "manger et se garder d'être mangé sont, dans la nature, deux exigences fondamentales, sources de pressions sélectives particulièrement contraignantes". C'est dire l'importance des interactions qui existent à l'intérieur des réseaux trophiques dans la dynamique des populations naturelles. Ceci est d'autant plus vrai si l'on considère que le partage des ressources alimentaires est, dans beaucoup de cas, le déterminisme ultime de l'organisation des guildes (ensembles d'espèces exploitant localement un même type de ressources). L'étude des réseaux trophiques peut aussi être un premier pas vers l'analyse des stratégies démographiques d'un point de vue bioénergétique (partage optimal des ressources entre les divers besoins de l'organisme) en quantifiant l'énergie disponible (énergie assimilée à la suite des processus de nutrition) : on peut ainsi déboucher sur le concept d'effort de reproduction (WILLIAMS, 1966), rapport entre l'énergie mise en jeu pour la reproduction et l'énergie disponible.

L'étude du réseau trophique dans lequel est impliquée une espèce passe tout d'abord par l'analyse des interactions entre cette espèce, considérée comme prédateur, et les diverses proies dont elle se nourrit. Ceci a été fait pour l'Eperlan de Loire par l'étude de son alimentation. On peut ensuite envisager l'espèce choisie, comme la proie d'autres prédateurs ainsi que comme hôte de certains parasites. Si de plus, on intègre les phénomènes de compétitions inter et intra-spécifiques, on peut se faire une idée générale des relations de type "proie-prédateur" (au sens large) liées à l'espèce étudiée et du réseau trophique organisé autour d'elle.

Dans ce chapitre, c'est cette démarche qui a été adoptée pour l'Eperlan de Loire : étude de l'alimentation, des compétitions, de la prédation et du parasitisme. Ceci permet une première description des réseaux trophiques centrés sur cette espèce.

## 1 - ALIMENTATION

### 1.1 - Introduction

Parmi les facteurs biotiques, les conditions trophiques sont fondamentales, car tout organisme animal doit compenser l'énergie qu'il dépense pour ses diverses activités, sa croissance ou sa maintenance, par une ingestion d'aliments au moment opportun. Cette nourriture doit, de plus, être qualitativement et quantitativement adéquate afin d'optimiser les flux énergétiques ainsi que l'exploitation du biotope par le prédateur.

L'étude de l'alimentation des poissons par l'examen des contenus digestifs est devenue une pratique courante en biologie halieutique. Deux voies principales d'approche sont souvent envisagées :

- la première concerne l'étude du régime alimentaire d'une population de poissons en vue d'estimer la façon dont l'espèce se comporte, du point de vue nutritionnel, au sein de son écosystème. Ce type d'étude comprend généralement l'examen des variations saisonnières, voire celui des rythmes journaliers d'alimentation. Lorsque certaines fonctions, plus difficiles à obtenir (taux de consommation, taux de digestion, fonction de préférence alimentaire, etc...) sont estimables, il est possible d'interpréter les contenus stomacaux des poissons à l'aide de modèles mathématiques, comme celui d'Andersen et Ursin (ANDERSEN et URSIN, 1977 ; ANDERSEN, 1982) ;
- la seconde s'attache à estimer la quantité totale de nourriture consommée par une population de poissons et de nombreux modèles ont été proposés : MAJKOWSKI et WAIWOOD (1981), PENNINGTON (1985) pour ne citer que les plus récents.

Pour l'Eperlan de Loire, seule la première voie d'approche a été envisagée : étude qualitative et quantitative des contenus digestifs et analyse dynamique (variations spatio-temporelles, étude des rythmes d'activités).

Il n'a pas été envisagé d'ajustement de modèle mathématique. De même, il n'a pas été tenté d'estimation de la quantité totale de nourriture consommée par la population. Ces approches seraient certes intéressantes et l'on devrait les envisager dans des études futures car elles permettent une meilleure compréhension des interrelations dynamiques qui existent entre le prédateur et ses proies.

L'analyse des contenus stomacaux met en évidence le choix du poisson et l'intensité de sa consommation. Pour avoir une idée de la sélection du poisson sur l'ensemble des proies disponibles, il faut comparer la composition du contenu stomacal à celle de l'aire de chasse. Divers indices sont

employés dont ceux d'IVLEV (1961), FRAME (1974), JACOBS (1974), CHESSON (1978), COOK (1978), PALOHEIMO (1979), VANDERPLOEG et SCAVIA (1979), DONAGHAY (1980) et STRAUSS (1979, 1982) pour ne citer que les principaux. Cependant, ces indices font tous appel à l'estimation de l'abondance relative des proies dans le milieu. Ce paramètre n'ayant pas été estimé pour les diverses proies de l'Eperlan dans l'estuaire de la Loire, cette voie d'approche n'a pas été utilisée.

L'approche, descriptive, qui a été utilisée apporte toutefois les éléments de base nécessaires à toute étude future plus complexe en mettant en évidence les principales sources de variation dans le régime alimentaire de l'Eperlan ainsi que ses modalités de rythmicité.

## 1.2 - Méthodes d'étude des régimes alimentaires

### 12.1 Etude des contenus digestifs

#### a - Obtention des contenus digestifs

On a vu que deux types de prélèvements de poissons ont été effectués. On a donc étudié :

- d'une part, ceux issus des campagnes mensuelles effectuées d'avril 1981 à octobre 1982 ;
- d'autre part, ceux issus des cycles de 12 heures et 24 heures.

Pour les premiers, les poissons ont été congelés le plus rapidement possible après les pêches. La congélation est un moyen d'arrêt des processus de digestion (SARKER, 1977) mais les délais écoulés entre la capture et la congélation ont parfois été de quelques heures pour l'Eperlan. Aussi, certaines proies facilement digérables (polychètes ou les petites proies notamment, comme les copépodes) risquent parfois d'être dégradées. C'est pourquoi, pour ces pêches, il ne sera pas tenu compte de l'état de digestion des proies.

Pour les seconds types de prélèvements, les poissons ont été formolés immédiatement après capture, ce qui bloque les processus de digestion. L'interprétation du stade de digestion des proies au cours des cycles journaliers est alors possible. La proportion de nourriture non digérée peut alors être utilisée comme indicatrice de l'activité rythmique de nutrition (MATHUR et ROBBINS, 1971).

L'Eperlan ayant, d'une part, un intestin court ne servant pas d'organe de stockage comme dans le cas des Pleuronectiformes et d'autre part, un estomac bien individualisé, seul celui-ci a fait l'objet d'une étude approfondie. En effet, les intestins, qui ont cependant été examinés, n'ont révélé souvent que quelques proies et des débris non identifiables. L'examen du contenu intestinal permet cependant de distinguer, pour un poisson dont l'estomac est vide, celui qui est en phase de jeûne vrai (estomac et intestin vides) de celui dont la digestion est en cours d'achèvement, avec un intestin présentant des restes de bol alimentaire.

Les estomacs ont été prélevés par section antérieure au niveau de l'oesophage et par section postérieure juste en avant des caeca pyloriques. Ils ont été ouverts par une incision longitudinale et chacun a été débarassé de son contenu par un léger curetage. La diagnose des proies a ensuite été effectuée sous loupe binoculaire.

b - Analyse qualitative des contenus stomacaux

L'analyse qualitative consiste à déterminer les proies rencontrées dans les estomacs. La détermination s'est faite au niveau taxonomique le plus fin possible, dans la mesure où l'état de digestion des proies le permettait.

c - Analyse quantitative

Elle complète l'analyse qualitative en donnant des indications numériques, pondérales et/ou volumétriques sur les proies rencontrées. Pour l'Eperlan de Loire, on a :

- dénombré chaque type de proie par estomac ;
- mesuré le poids global du contenu stomacal ;
- estimé le coefficient de réplétion de chaque estomac à l'aide d'une échelle allant de 0 (estomac vide) à 4 (estomac totalement plein) ;
- certaines proies ont été mesurées dans leur plus grande longueur (notamment les crustacés et les poissons) afin de comparer leur taille aux caractéristiques morphologiques fonctionnelles de l'Eperlan (taille de la bouche...).

12.2 Sources d'erreurs et de biais dans l'analyse des contenus stomacaux

Avant de discuter de l'expression des résultats d'analyse et du traitement des données, il est nécessaire de cerner les sources d'erreurs et de biais possibles afin d'éviter de fausser les interprétations des résultats.

Deux sources d'erreurs sont possibles :

- d'une part, celle liée aux problèmes d'échantillonnage dans la récolte des données ;
- d'autre part, celle liée au matériel biologique lui-même.

a - Erreurs et biais d'échantillonnage

Il s'agit d'erreurs et de biais liés au protocole d'échantillonnage et dont on a déjà parlé dans le chapitre III : définition de la population cible en relation avec les variations relatives spatio-temporelles des proies et du prédateur, type d'échantillonnage (nombre et taille des échantillons), etc...

A cela, s'ajoutent les biais possibles liés à l'échantillonneur qui ne peut sonder qu'une partie de la population (dans le cas de l'Eperlan, celle bentho-démersale). Cependant, pour l'Eperlan, on a toujours utilisé le même engin (chalut) ; aussi, les comparaisons entre traits de chalut sont possibles. Il peut arriver que certaines proies rares soient trouvées dans la bouche des Eperlans recueillis dans le chalut, en raison des manipulations du filet. Ces proies ne doivent pas être considérées sous peine d'introduire des erreurs (qualitatives et, dans une moindre mesure quantitatives) dans l'interprétation des régimes alimentaires. Ces proies sont d'ailleurs facilement reconnaissables au fait qu'elles n'ont subi aucune détérioration due à la digestion.

En ce qui concerne les rythmes d'activité trophique, les principales sources de biais viennent de ce que l'échantillonnage a eu lieu en un point fixe (trait de chalut effectué au même endroit). L'Eperlan, qui suit les masses d'eau, risque donc d'être par moment mal échantillonné (le nombre des captures risque d'être dans certains traits, trop faible pour pouvoir effectuer des numérations sur les contenus digestifs).

b - Erreurs et biais inhérents au matériel biologique

Les causes d'erreurs et de biais sont multiples. On ne retiendra que les principales dont :

- la régurgitation des proies au moment de la pêche ou au moment de la formulation des poissons (NEVEU, 1979). Ce phénomène est cependant facilement détectable par simple observation. Pour l'Eperlan, aucune régurgitation du contenu stomacal n'a été constatée ;
- les proies facilement digérables peuvent être sous-estimées lors des comptages. En effet, le taux de digestion peut être un facteur déterminant dans les sources d'erreurs pour la détermination de l'importance de certaines proies. Il entraîne des erreurs de calcul de certains indices simples ou plus complexes comme celui d'IVLEV (1961) qui compare la composition du contenu stomacal à celle de l'aire de chasse afin d'indiquer le degré de sélection du prédateur. L'erreur introduite dans l'estimation de l'importance relative de la prise alimentaire par l'effet d'un taux différentiel de digestion peut être minimisée par un échantillonnage au moment de la prise maximale de

nourriture. Celle-ci peut être déterminée par l'étude du rythme d'activité journalier : pêches sur 12 et 24 heures avec un temps réduit entre deux prélèvements successifs afin de minimiser les erreurs d'interprétation dues à la digestion (ELLIOT et PEARSON, 1978) ;

- les problèmes inhérents à la détermination et au comptage des fragments ou des matériaux amorphes (mucus, détritits, chitine). Dans le cas de fragments ou d'animaux très digérés, le décompte a été fait sur des parties d'individus, en retenant le nombre minimum ;
- enfin, et ceci concerne plus particulièrement l'étude de rythmes d'activité, il ne faut pas négliger l'influence potentielle de rythmes alimentaires discontinus.

### 12.3 Traitement des données, expression des résultats

#### a - Validité des traitements classiques des données d'alimentation

Généralement, le but des études d'alimentation est de déterminer les proies principales et importantes dans le régime alimentaire du prédateur. De nombreuses méthodes d'analyse des contenus stomacaux ont été proposées pour résoudre ce problème.

Habituellement, une étude qualitative est faite et est suivie par une ou plusieurs méthodes quantitatives (méthodes d'occurrence, numériques, gravimétriques, volumétriques ou subjectives), permettant d'obtenir, dans un premier temps, des indices simples de description des données. On pourra consulter HYSLOP (1980) pour une revue détaillée des méthodes les plus employées.

Chacune a ses propres particularités et a été développée dans un but précis. Ainsi, les abondances numériques reflètent les processus densité-dépendents de consommation des proies et donnent une vue du comportement alimentaire du prédateur. Les pourcentages d'occurrence d'une proie donnent une indication de la variabilité des espèces proies dans le régime du prédateur. Les méthodes pondérales ou volumétriques sont utilisées pour déterminer la valeur énergétique des proies ou lorsque les proies sont trop nombreuses pour être dénombrées.

Ces méthodes sont criticables, d'une part de façon intrinsèque (aucune méthode n'est optimale) et d'autre part dans l'utilisation des indices et formules qui leur sont attachés.

Ainsi, les méthodes d'occurrence (on calcule le nombre d'estomacs contenant un type de proie donnée) sont certes rapides et faciles à mettre en oeuvre à condition que les proies soient facilement identifiables, mais ne donnent pas d'indications sur les quantités relatives d'un type de proie présent dans les estomacs. Elles donnent cependant une idée grossière du spectre alimentaire du prédateur étudié.

Les méthodes numériques, basées sur les comptages des proies, sont, elles aussi, relativement rapides et faciles à utiliser si les proies sont identifiables. Elles sont bien adaptées lorsque les proies consommées sont de la même taille : en effet, les indices numériques (comme le pourcentage en nombre d'une proie) donneront une importance exagérée aux petites proies consommées en grande quantité. C'est le cas par exemple, lorsqu'un poisson peut consommer de temps en temps beaucoup de Copépodes alors que l'ensemble des autres proies se situent dans une même gamme de taille (Gammare, Crevettes, Mysidacés, etc...) et gardent une même importance numérique.

Les méthodes volumétriques et gravimétriques sont celles qui donnent la meilleure image de la quantité de nourriture ingérée mais elles sont longues et délicates à mettre en oeuvre, surtout lorsque les proies sont relativement petites et/ou ingérées en faible quantité (chaque type de proie doit faire l'objet de mesures). Pour ces raisons, elles n'ont pas été utilisées pour l'Eperlan de Loire. En effet, le choix des unités de mesure (nombres, volume, poids frais ou secs, poids individuels ou équivalents énergétiques) dépend essentiellement des relations entre le but de l'étude et les coûts. Aussi, pour l'Eperlan de Loire où, dans un premier temps, seule une étude essentiellement descriptive du spectre alimentaire est envisagée, les méthodes volumétriques et gravimétriques ont été écartées.

Il faut aussi souligner que différents types de mesures peuvent donner des résultats tout-à-fait différents (HOLDEN et RAITT, 1974). De même, lorsque les échantillons sont petits et que les variations dans le spectre alimentaire sont grandes, différentes méthodes donnent parfois des résultats contradictoires (cf. par exemple l'étude de RADFORTH, 1940). On rejoint ici les problèmes d'échantillonnage et en particulier celui de la taille de l'échantillon, qui peut lorsque l'on désire stratifier (selon la taille du poisson, le sexe, la saison ou les lieux géographiques), devenir insuffisante pour le calcul d'indices "significatifs". En effet, bien souvent les tailles des échantillons analysés sont insuffisantes pour pouvoir conclure avec une quasi certitude à une variation des indices calculés. D'autre part, aucune étude ne mentionne de calculs d'intervalles de confiance sur ces indices, ce qui peut faire douter de la validité de résultats parfois séduisants lorsqu'ils sont exprimés sous formes de graphiques sectoriels ou d'histogrammes.

Afin d'avoir une vue plus synthétique des résultats obtenus par l'utilisation de divers indices issus des différentes méthodes, certains auteurs ont proposé des indices composés : HYNES (1950), HUREAU (1966), PINKAS et al. (1971) ou PRINCE (1975) pour ne citer que les plus usités. Cependant, ces indices se sont révélés peu performants dans leur utilisation par rapport à l'emploi d'indices simples (Mac DONALD et GREEN, 1983).

Il est évident qu'aucune méthode d'analyse des contenus stomacaux ne donne une image complète de l'importance du spectre alimentaire d'une espèce de poisson. C'est pourquoi, plusieurs méthodes sont souvent mises en oeuvre simultanément sur un même jeu de données. Mises à part les méthodes strictement qualitatives ou, éventuellement, les méthodes descriptives de l'état de réplétion ou de vacuité des estomacs,

celles faisant appel à des calculs d'indices souffrent parfois d'un manque numérique de données. En effet, puisque la composition qualitative de la nourriture est fréquemment en liaison avec la taille du prédateur, il est d'usage de stratifier les échantillons de poissons selon un certain nombre de classes de taille. Cette première subdivision de l'échantillon initial diminue donc, pour chaque catégorie ainsi créée, le nombre de poissons disponibles. De même, si dans chaque catégorie, on doit tenir compte de secteurs géographiques de capture et/ou de la saison et/ou du sexe du prédateur, on obtient une multitude de sous-échantillons, qu'il devient difficile d'analyser, de comparer et de synthétiser. Si, de plus, pour chaque catégorie, l'effectif des poissons analysés est faible, les calculs des divers indices et le suivi de leurs variations entre chaque catégorie risquent donc d'être passablement biaisés, pour ne pas dire erronés. Pour ces diverses raisons, il a été envisagé pour l'Eperlan de Loire, une étude descriptive du régime alimentaire ne faisant pas appel (dans un premier temps), à des calculs d'indices numériques. La méthode choisie fait partie de la famille des statistiques descriptives et fait appel à un type particulier d'analyse d'inertie : l'Analyse Factorielle des Correspondances.

#### b - Analyses Factorielles des Correspondances

##### - Choix de la méthode

Le but écologique défini est limité : description du régime alimentaire de l'Eperlan de l'estuaire de la Loire.

On veut donc chercher à mettre en évidence une typologie des espèces proies rendant compte des variations intervenant dans une telle description (ici, on s'est surtout attaché aux variations liées à la longueur du poisson, à son lieu géographique de capture dans l'estuaire et à la saison de capture). Comme il ne s'agit que de définir le régime alimentaire de l'Eperlan, soumis à l'influence simultanée de plusieurs paramètres, il semble que l'analyse des données multidimensionnelles soit une des meilleures méthodes d'étude. On se trouve en effet devant un tableau rectangulaire de données, dont les lignes sont les Eperlans capturés et les colonnes les proies recensées dans les estomacs, ainsi que certaines variables descriptives : longueur du poisson, lieu de capture, date de capture (heure de capture dans le cas des rythmes d'activités), etc...

Les méthodes d'analyse des données multidimensionnelles sont relativement anciennes (BENZECRI et al., 1973) et sont désormais d'un usage courant en écologie marine (LAUREC, 1979). Parmi les diverses méthodes, il s'agit de choisir la plus appropriée à l'analyse du tableau des données dont on dispose.

La technique choisie rentre dans le cadre des analyses d'inertie, dont les variantes les plus classiques sont les Analyses en Composantes Principales et l'Analyse des Correspondances. Les analyses d'inertie sont en effet un outil précieux de description de grands tableaux de données : elles ne requièrent aucune hypothèse de multilinéarité et il n'est pas non plus nécessaire d'admettre un modèle stochastique où

les observations constituent autant de réalisations indépendantes d'une même loi. On dégage, par ces analyses des axes dits factoriels, dont l'importance est mesurée par le pourcentage d'inertie (ou de variance) qu'il est dit expliquer. Ces axes définissant deux à deux des plans sur lesquels on projette les observations et/ou les variables. Ces plans synthétisent donc l'information contenue dans le tableau des données et permettent de dégager les structures sous-jacentes. Un avantage de ces méthodes est qu'elles permettent la représentation de variables (ou d'observations) dites supplémentaires (ou illustratives) qui ne participent pas à la définition des axes mais peuvent aider à leur interprétation.

Parmi les nombreuses variantes des analyses d'inertie, le choix de l'Analyse Factorielle des Correspondances s'est fait en raison du grand nombre de 0 présents dans le tableau [poissons (individus) x proies (variables)] et de son adéquation particulière aux tableaux de présence-absence (description qualitative). On pourra consulter BLANC et al. (1976) ou CHARDY et al. (1976) pour l'analyse des critères de choix d'une analyse factorielle particulière.

- Technique d'interprétation des résultats

Pour interpréter les axes déterminés lors de chaque Analyse des Correspondances, on s'est servi des deux séries de coefficients calculés pour chaque élément des deux ensembles (individus et variables). Il s'agit :

- des contributions absolues, qui expriment la part prise par un élément (variable ou individu) dans l'inertie "expliquée" par un axe ;
- des contributions relatives, qui expriment la part prise par un axe dans "l'explication" de la dispersion d'un élément.

Ainsi, les contributions absolues permettent de savoir quelles variables sont responsables de la construction d'un axe alors que les contributions relatives exhibent celles qui sont les caractéristiques exclusives de cet axe.

Comme le souligne BENZECRI et al. (1984), les points recevant d'un facteur une forte contribution relative ont l'intérêt de représenter à l'état pur la qualité associée à l'axe et éclairent grandement l'interprétation.

De plus, pour chaque analyse, la présence de variables supplémentaires (illustratives) comme la longueur des poissons, la date des prélèvements, le lieu de prélèvement... ont grandement contribué à clarifier les structures et à mettre en évidence les facteurs primordiaux d'influence sur les caractéristiques des contenus stomacaux (ces variables illustratives seront présentées en détail au cours de l'exposé des résultats).

- Stabilité des résultats

Comme le remarque BENZECRI et al. (1984), les qualités d'un tableau de données doivent être tout d'abord l'homogénéité et l'exhaustivité.

Il n'est cependant pas toujours possible de se borner à des données homogènes. Dans le cas de l'analyse des contenus stomacaux, l'homogénéité des données est assurée :

- par la similarité des variables actives qui ont en commun le fait d'être toutes des proies de l'Eperlan ;
- par les individus qui sont tous des Eperlans.

L'exhaustivité n'est qu'approchée par un échantillonnage dont le déséquilibre peut perturber les résultats. On hésite parfois entre plusieurs codages des données, sans voir d'emblée quelles seront les conséquences... C'est en multipliant les analyses qu'on s'assure de la stabilité des résultats et donc de leur validité. La stabilité des formes observées dans les plans factoriels peut se tester par des techniques de "perturbation" du tableau de données (LEBART et al., 1979). Celles que l'on a utilisées sont : des prélèvements aléatoires d'individus, des changements de variables monotones transformants (comme  $\text{Log}(x + 1)$ ...) et la mise à l'écart de certaines données. Ceci a permis d'observer les réseaux d'associations stables et de déterminer les formes sur lesquelles doit se focaliser l'interprétation.

c - Analyses quantitatives usuelles

On a fait suivre les analyses factorielles des correspondances par quelques analyses quantitatives basées sur les indices simples précédemment décrits (fréquences d'occurrence ...), afin d'illustrer (et quantifier) les facteurs de variation mis en évidence par les plans factoriels.

**1.3 - Les entités en présence : les proies - le prédateur**

**13.1 Sources de nourriture : les proies**

Le rôle fonctionnel des différents groupes de proies est souvent mis en évidence par le calcul d'un "indice de sélection de la nourriture", dont on a déjà parlé. Pour le poisson, le terme de sélection implique, d'une part, un choix subjectif ou volontaire et d'autre part divers critères d'exploitation des proies. En effet, il faut distinguer tout d'abord le stock de nourriture disponible, représenté par l'ensemble de ce qui peut être consommé (benthos, supra-benthos, plancton...) du stock de nourriture exploité, généralement plus restreint. Ainsi, l'Eperlan de Loire ne consomme qu'une partie de l'ensemble des proies potentielles : en anticipant sur les résultats de l'étude, on peut illustrer ce phénomène par le fait qu'il ne consomme pas la macrofaune benthique de l'estuaire (mis à part

Nereis diversicolor) et ne s'attaque guère qu'à une partie du supra-benthos (Corophium volutator, Crangon crangon, Mysidacés, Gammars) et éventuellement au plancton dont il ne consomme que les Copépodes. Le stock des proies exploitées n'est utilisé que selon certains critères dont le plus important est la capturabilité.

Dans le système proie-prédateur, cette capturabilité peut se décomposer, selon LAUREC et LE GUEN (1981) en :

- l'accessibilité, qui correspond au taux de présence (fonction de l'abondance et de la densité) de la proie dans l'aire prospectée par le prédateur ;
- la vulnérabilité, qui correspond à la probabilité que possède une proie accessible d'être consommée. Celle-ci est liée au mode de vie de la proie et à leur comportement vis à vis du prédateur.

La figure 110 schématise les processus aboutissant à la consommation des proies, montrant qu'une faible partie de la nourriture disponible est utilisée par le prédateur.

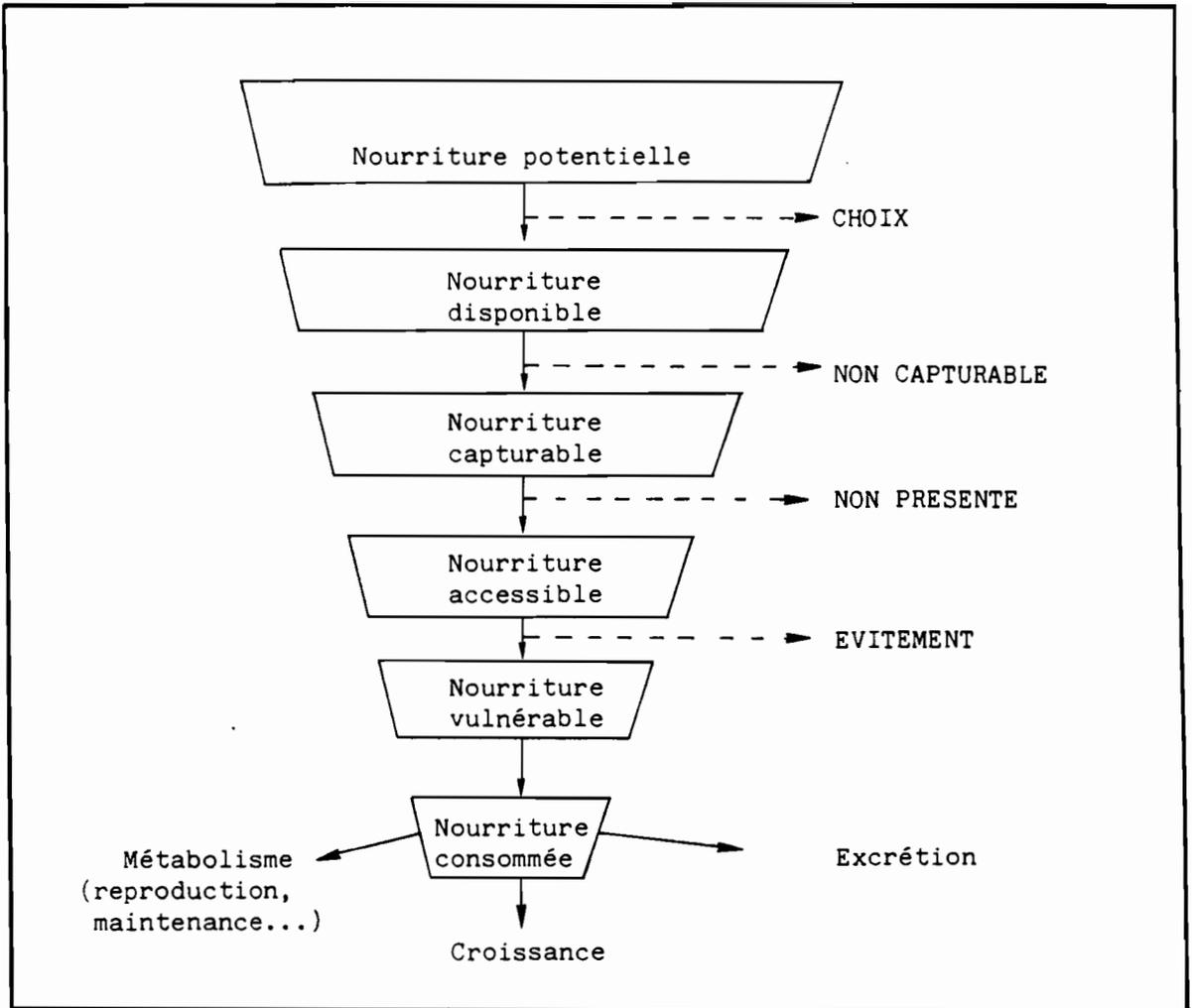
De plus, les interrelations proies-prédateurs sont susceptibles, pour l'Eperlan, de varier dans le temps (rythmes saisonniers) et dans l'espace, du fait de la dynamique des peuplements des proies et de la stratégie de recherche de nourriture par le poisson.

Tout ceci met en évidence les structures relationnelles complexes qui existent dans la dynamique proie-prédateur. Il est certainement plus judicieux d'aborder ces structures par des analyses globales et multidimensionnelles (telles les analyses d'inertie), tant les interrelations sont étroitement imbriquées. C'est ce qui est fait dans ce chapitre.

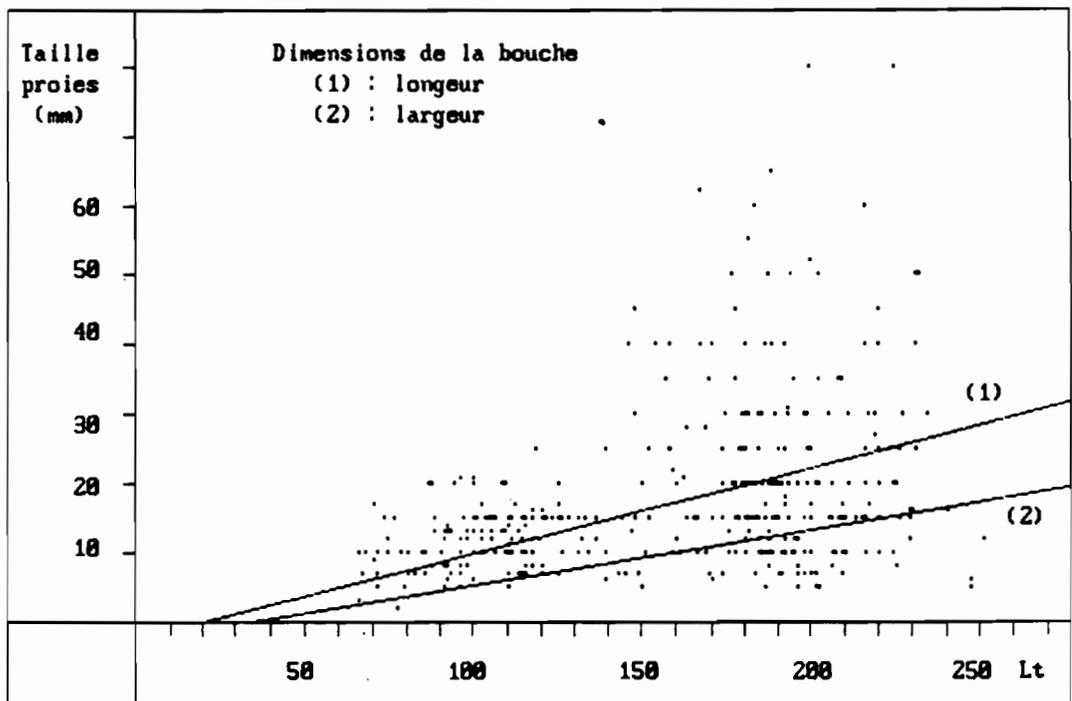
### 13.2 Morphologie fonctionnelle du prédateur

Le point de départ de l'étude du comportement alimentaire d'un prédateur peut être l'examen critique de sa morphologie fonctionnelle. En effet, la morphologie d'un prédateur, sa taille, son allure, l'orientation et la taille de ses yeux, la structure et la taille de ses dents, mâchoires et branchies influencent fortement le type de proies qu'il peut consommer (GOSLINE, 1971).

Ainsi, comme le soulignent EBELING et CAILLIET (1974), le potentiel morphologique de capture des petites proies (comme les Copépodes), dépend en grande partie du nombre de branchies et de la présence de petites dents qui peuvent retenir les proies de faible diamètre. Chez l'Eperlan, ces conditions sont remplies puisque la bouche est dotée de nombreuses dents et que les branchies sont nombreuses et bien développées. Le volume de la bouche (indirectement mesurée par la longueur de la mâchoire et sa largeur (YASUDA, 1960)) détermine la taille maximale des proies qu'un poisson peut ingurgiter. On a mesuré, pour l'Eperlan de Loire, le volume buccal (longueur et largeur de la mâchoire) ainsi que la longueur totale des proies



**Figure 110 :** Processus aboutissant à la consommation des proies.



**Figure 111 :** Relations entre le volume buccal de l'Eperlan (longueur et largeur de la mâchoire), la longueur du poisson et la taille des proies ingurgitées.

entières, trouvées dans les estomacs. Les résultats sont exposés à la figure 111 où sont représentées :

- les deux droites de régression donnant la longueur de la mâchoire (1) et sa largeur (2) en fonction de la longueur totale du poisson en mm (coefficient de corrélation R de 0.987 et 0.973 respectivement, pour 242 valeurs) ;
- les longueurs des proies ingurgitées pour chaque poisson analysé.

(La taille des Copépodes, qui sont les proies les plus petites du régime alimentaire de l'Eperlan n'ont pas été représentées sur cette figure. Ces proies sont consommées en quantité par les poissons de moins de 100 mm).

On remarque que globalement, l'Eperlan a tendance à s'attaquer à des proies correspondant à la taille maximale de sa bouche (points situés autour des deux droites) et même à dépasser, parfois fortement, ces dimensions. Ce dernier phénomène s'accroît chez les poissons les plus grands (plus de 150 mm) qui peuvent consommer des proies atteignant 8 cm de longueur (correspondant, par exemple, à des poissons). La taille maximale de la proie peut alors être égale, en moyenne à 25 % de la taille de l'Eperlan !

Quelques observations effectuées sur des Eperlans du groupe 0 en aquarium ont montré que ces poissons ont un comportement actif de recherche de nourriture et montrent une attitude agressive (attaque des proies). Ils ont tendance à ignorer les proies inertes.

### 13.3 Stratégie optimale de recherche de nourriture -hypothèses

Il est généralement admis que les pressions sélectives qui s'exercent sur les populations naturelles tendent à imposer une stratégie optimale d'exploitation des ressources alimentaires (KREBS, 1978).

Ainsi, un prédateur choisit les proies qui, à valeur nutritive égale, lui sont les plus profitables ; c'est-à-dire celles qui lui procurent le plus d'énergie, déduction faite du coût de capture et d'ingestion. De même, un prédateur tend à concentrer son effort de chasse là où les proies sont les plus abondantes.

Cette théorie, confirmée par de nombreux travaux, permet, pour le régime alimentaire de l'Eperlan, de le justifier :

- quantitativement (l'Eperlan s'attaque aux proies les plus abondantes dans l'estuaire),
- qualitativement (les proies consommées sont parmi les plus énergétiques, d'après des valeurs caloriques publiées par TYLER (1973))

- et la localisation de ses zones de chasse (les vasières, lieux de concentration de ces proies).

#### 1.4 - Le régime alimentaire de l'Eperlan

##### 14.1 Analyse générale

Les estomacs de 2243 Eperlans, capturés entre Avril 1981 et octobre 1982, ont été examinés. 1253 ont présenté un contenu stomacal non vide. Le taux général de vacuité est donc de 44 %.

Seulement neuf taxons ont été identifiés dans l'ensemble des estomacs, ce qui fait de l'Eperlan un prédateur sélectif par rapport à des espèces comme le Flet (Platichthys flesus) vivant dans le même biotope, et chez lequel près de 80 taxons ont été identifiés (MASSON, 1986).

Ces taxons sont représentés par des espèces supra-benthiques ou pélagiques. Ce sont :

- des Mysidacés (Crustacé, Malacostracé, Peracaride) chez lesquels les deux espèces de l'estuaire ont été identifiées : Neomysis integer et Mesopodopsis slabberi. Lors des comptages, ces deux espèces ont été confondues en raison des difficultés d'identification liées aux dommages dus à la digestion ;
- des Gammarés (Crustacé, Malacostracé, Peracaride, Amphipode) : aucune espèce n'a été distinguée ;
- Corophium volutator (Crustacé, Malacostracé, Peracaride, Amphipode) ;
- Crangon crangon (Crustacé, Malacostracé, Eucaride, Décapode) ;
- des Copépodes (Crustacé, Malacostracé). Essentiellement Eurytemora hirundoïdes ;
- Nereis diversicolor (Annelide, Polychète, Nereïde)
- des poissons téléostéens, dont on a identifié seulement trois espèces : le Sprat (Sprattus sprattus), le Gobie (espèces non déterminées mais en très forte proportion Pomatoschistus minutus) et l'Eperlan. Il existe donc un certain degré de cannibalisme chez l'Eperlan (en général les adultes consomment les juvéniles de l'année dont la longueur n'excède pas 5 à 6 cm).

Au total, 113 452 proies ont été dénombrées, dont 111 672 Copépo- des. Sans les Copépodes, 1780 proies ont donc été identifiées (dans 831 estomacs car 422 poissons n'ont ingéré que des Copépodes).

Proie	Nombre de poissons l'ayant consommés	Minimum	Maximum	Moyenne	écart-type	Nombre d'estomacs ne contenant que cette proie
<i>Gammarus</i>	116	0	18	2.42	3.15	46
<i>Crangon c.</i>	174	0	28	1.43	2.11	98
<i>Corophium v.</i>	165	0	12	1.36	1.27	108
Mysidacés	448	0	14	1.86	1.71	295
Copépodes	500	0	5000	223.34	439.66	422
Eperlans	12	0	3	1.50	0.79	6
Gobies	39	0	3	1.17	0.50	17
Sprats	13	0	2	1.23	0.44	7
Téléostéens non déterminés	37	0	1	1	0	16
<i>Nereis d.</i>	8	0	1	1	0	4
<b>Nombre total de proies :</b> 113 425	1253	0	5000	---	---	---
<b>Nombre total sans les Copépodes :</b> 1780	831	0	28	2.41	1.27	

Tableau 31 : Analyse générale du régime alimentaire de l'Eperlan.

Le tableau 31 résume les résultats globaux observés.

On constate que les Copépodes arrivent au premier rang des fréquences d'observation (500), suivis des Mysidacés (448). Crangon crangon, Corophium volutator et les Gammares ont été dénombrés dans 174, 165 et 116 estomacs respectivement, les poissons téléostéens dans 101. Nereis diversicolor a rarement été observée (8 fois).

Par ailleurs, le nombre moyen de proies ingérées par catégorie est très faible, entre 1 et 2.5 sauf, évidemment pour les Copépodes. Les écarts types associés à ces moyennes sont dans l'ensemble faibles, indiquant que ce nombre moyen est relativement stable. Ceci, joint à l'observation du nombre maximum (faible) de proies ingérées et au calcul du nombre moyen global de proies par estomac ( $= 2.14$ , sans les Copépodes), implique donc une faible consommation (en nombre) des proies à un instant donné. Ceci n'est évidemment pas observé pour les Copépodes dont les quantités ingérées peuvent non seulement être importantes mais de plus, fluctuer énormément autour de la valeur moyenne calculée.

On peut donc dire que l'Eperlan est un prédateur sélectif qui ne consomme qu'une faible quantité (qualitative et quantitative) de proies.

#### 14.2 Les Analyses Factorielles des Correspondances

##### a - Le tableau des données

Le tableau initial est constitué par les 2243 Eperlans sur lesquels ont été dénombrés les 10 taxons-proies suivants : Gammares (sp.), Crangon crangon, Mysidacés (sp.), Corophium volutator, Copépodes (Eurytemora h.), Nereis diversicolor, Sprattus sprattus, Gobies (sp.), Osmerus eperlanus, Téléostéens non déterminés.

On obtient donc un grand tableau rectangulaire de 2243 lignes et 10 colonnes. L'intersection d'une ligne  $i$  et d'une colonne  $j$  représente donc le nombre de proies  $j$  dénombrées dans l'estomac de l'Eperlan  $i$ .

Ce tableau initial n'a pas été utilisé tel quel. On a tout d'abord éliminé tous les poissons n'ayant aucune proie dans l'estomac. Ceci afin de pouvoir mener à bien les calculs intervenant dans l'Analyse Factorielle des Correspondances pour laquelle on ne peut pas faire intervenir d'éléments "nuls" (en raison du calcul de la distance du Chi-deux).

Une série de premières analyses a été effectuée sur ce tableau ne contenant plus que 1253 lignes. Elles ont permis d'éliminer un certain nombre d'éléments du tableau : individus aberrants, suppression du taxon Nereis diversicolor qui est très mal représenté et déséquilibre donc le tableau, regroupement de l'ensemble des 4 taxons "poissons".

Le tableau de base final, sur lequel ont donc porté les analyses définitives n'est donc plus constitué que de 6 colonnes-proies : Gammares (sp.), Crangon crangon, Mysidacés (sp.), Corophium volutator, Copépodes, poissons (= Sprat + Gobie + Eperlan + indéterminés).

Ces 6 taxons constituent les colonnes actives du tableau des données ; ce tableau ne contenant d'ailleurs plus que 1184 individus.

b - Codage des données

Le tableau de base a été soumis à trois analyses différentes dans la façon dont les données ont été codées :

1-tableau des données brutes : le tableau a été analysé tel quel. C'est l'approche quantitative de l'analyse.

2-transformation écrasante en  $\log(x+1)$  : les données  $x$  ont été transformées en  $\log(x+1)$ . Cette transformation répond à un double objectif : définition d'une échelle de variation qui soit écologiquement plus significative, et satisfaction d'impératifs statistiques (stabilisation des variances). Lorsque l'on désire accorder plus de signification à un écart absolu dans les niveaux d'abondance les plus faibles, on utilise une transformation écrasant les variations dans les forts effectifs, telle celle qui a été utilisée. Dans le tableau analysé, cette transformation a donc diminué l'importance des effectifs les plus forts, c'est-à-dire ceux des Copépodes (passer de 100 à 1000 Copépodes est une information moins importante que de passer de 1 à 10 Gammars par exemple). Une telle approche est donc semi-quantitative. Cependant, si cette approche ne traduit qu'imparfaitement les variations d'abondance, l'approche quantitative respecte mal l'importance du saut de l'absence à la présence. Même en utilisant des transformations écrasantes, on ne garde pas à ce type d'évènement l'importance qu'il mérite (DESSIER et LAUREC, 1978). C'est pourquoi, un troisième type d'approche a été entrepris :

3-Analyse qualitative : les données ont été transformées en 0 (absence) ou 1 (présence) du taxon considéré dans l'estomac analysé. Ce codage logique respecte donc la singularité de l'information apportée par une présence ou une absence, sans renoncer totalement à celle liée aux variations d'abondance. Cependant, cette approche peut comporter des inconvénients, le plus évident étant une certaine perte d'information. Ceci justifie le recours parallèle à une approche quantitative.

Comme le soulignent DESSIER et LAUREC (1978) : "Il est vain de chercher l'approche uniformément optimale. La combinaison d'études passant par un codage logique, avec d'autres utilisant des variables quantitatives constitue en fait la meilleure démarche".

c - Variables actives et variables supplémentaires

Les variables actives (ici les 6 taxons-proies) servent à calculer un système de distances entre les individus, qui permettra de calculer les axes factoriels. Les variables illustratives interviendront une par une après la détermination de ces axes.

Comme les variables actives interviennent simultanément, une certaine homogénéité est fondamentale pour que soient licites les calculs de distance. C'est le cas pour le tableau des données étudié puisque les variables actives sont les proies consommées par les Eperlans. Il est utile de rappeler que le graphique issu de l'analyse des variables actives peut ne pas être intéressant en soi et ne servir que de trame prête à accueillir différents tissages illustratifs. C'est cette optique qui a été adoptée ici puisque l'intérêt a porté sur l'organisation des variables illustratives dans les plans factoriels issus des variables actives. La division entre variables actives et illustratives est définie par les hypothèses sous-jacentes à ce choix. Dans le cas qui nous intéresse, les hypothèses étaient les suivantes :

- variations du régime alimentaire avec la longueur du poisson ;
- variations du régime alimentaire avec la saison ;
- variations du régime alimentaire selon le lieu de capture des Eperlans.

Trois variables illustratives ont donc été introduites dans le tableau : la longueur du poisson, sa date (mois) de capture, son lieu de capture.

Ces trois variables ont été codées selon un codage disjonctif complet, de la façon suivante :

- longueur du poisson : 10 modalités selon la classe de taille :

Numéro	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Classe	0-50	-60	-70	-80	-90	-100	-110	-120	-150	150
Nombre	27	86	180	240	156	100	69	65	332	27

ainsi un poisson de la modalité 4 sera codé, pour sa longueur, 0 - 0 - 0 - 1 - 0 - 0 - 0 - 0 - 0 - 0.

Le choix des intervalles de classe repose sur l'hypothèse que, pour l'Eperlan, le régime alimentaire varie qualitativement plus dans les petites tailles que dans les grandes où l'on peut considérer qu'à partir de 110 mm, le régime alimentaire est qualitativement stable.

Ceci a été constaté lors des dissections. De plus, il était difficile, sur l'échantillon analysé de créer davantage de classes dans les grandes tailles, où les effectifs sont plus réduits.

- Mois de capture : 16 modalités (les chiffres entre parenthèses indiquent l'effectif des poissons analysés) :

1981 : avril (39), mai (21), juin (87), juillet (61), août (154), septembre (135), octobre (320), novembre (44), décembre (79).

1982 : janvier (38), février (99), mars (27), avril (13), juin (13), juillet (6), octobre (48).

- Lieu de capture : 3 modalités selon les trois principaux secteurs halins : mésohalin, polyhalin, euhalin dont les effectifs sont respectivement de 320, 682 et 182 poissons.

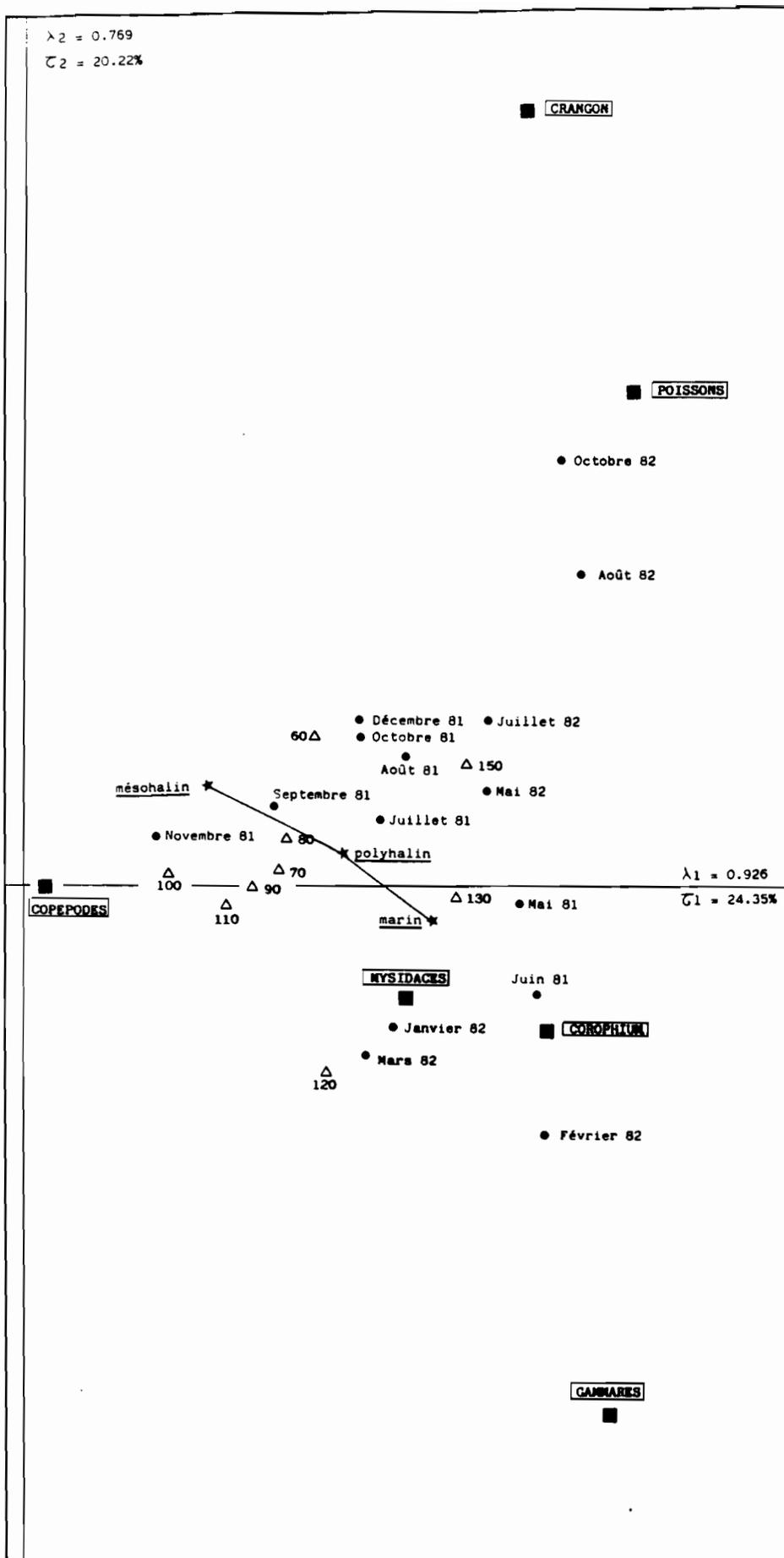
Au total, les 3 variables supplémentaires (longueur, date, lieu) représentent 29 modalités.

#### d - Résultats

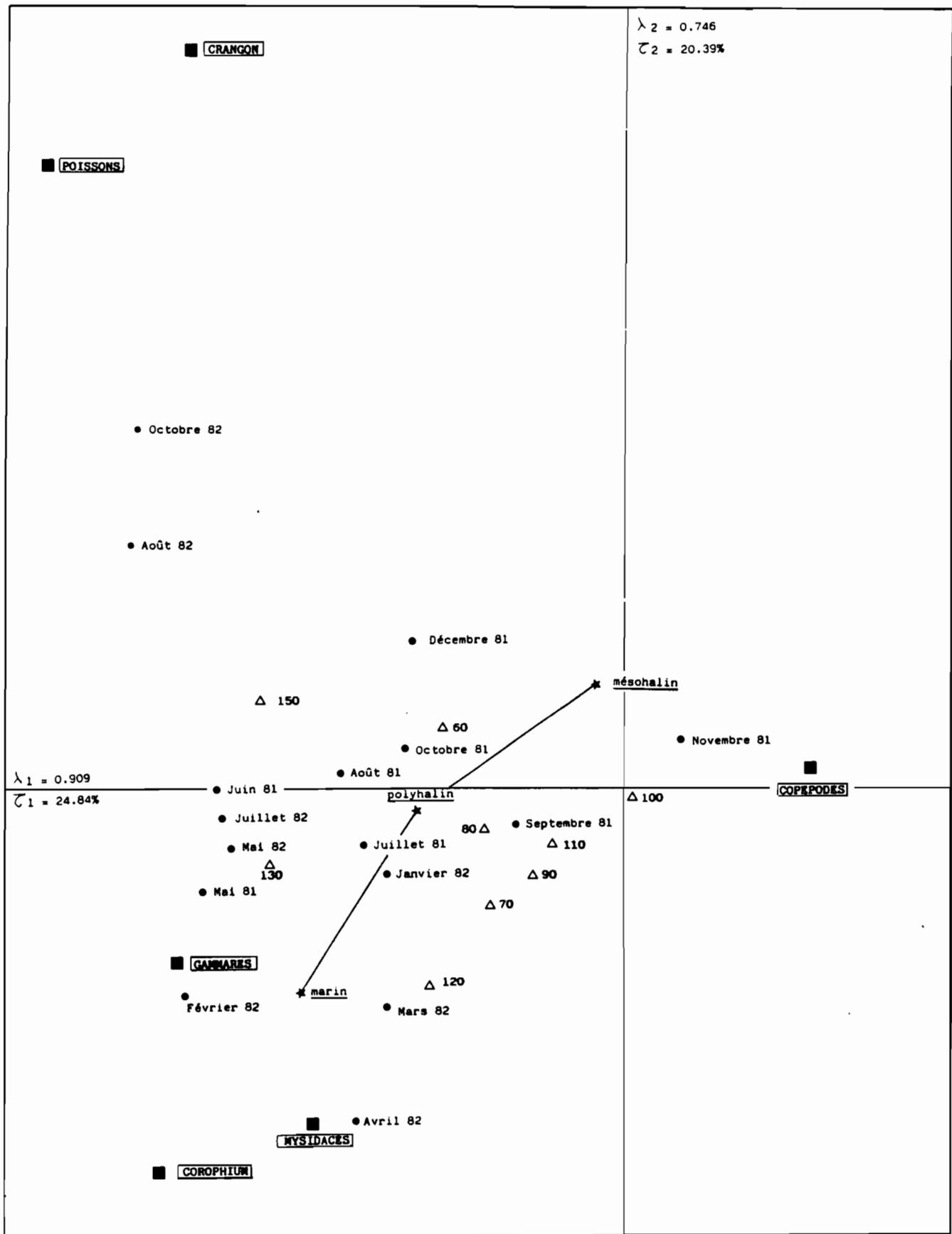
- Comparaison des trois analyses quantitative, semi-quantitative et qualitative

Afin d'alléger les représentations graphiques, seules les variables (actives et supplémentaires) ont été portées sur les dessins. Comme les trois types d'analyses ne comportent que six variables actives, l'ensemble des axes factoriels a été, à chaque fois, examiné. Cependant, pour plus de clarté dans l'exposé, seuls les plans des deux premiers facteurs sont présentés dans la comparaison entre les trois analyses, les plans suivants n'apportant pas d'information supplémentaire sur la nature des conclusions.

Les plans des axes 1-2 des analyses quantitatives (données non transformées), semi-quantitative (données transformées en  $\text{Log}(x + 1)$ ) et qualitative (présence-absence) sont représentés aux figures 112, 113 et 114. Les contributions absolues et relatives des principales variables sont données dans le tableau 32. Ce tableau montre que les variables "constructrices" des axes (cf. Les contributions absolues) sont les mêmes pour l'analyse semi-quantitative et qualitative. Entre l'analyse quantitative et les deux autres types d'analyses, on ne constate pas de différence au niveau de l'axe 2. L'axe 1 est par contre différent. Cependant, si l'on ne s'attache pas à donner une interprétation aux axes, ceci n'a



**Figure 112 : Analyse Factorielle des Correspondances : Régime alimentaire de l'Eperlan. Données non transformées.**



**Figure 113 : Analyse Factorielle des Correspondances :**  
**Régime alimentaire de l'Eperlan.**  
**Données transformées en  $\text{Log}(x + 1)$**

AXE	TYPE D'ANALYSE	CONTRIBUTIONS ABSOLUES			
1	Quantitative	Mysidacés (31.3)	Gammarés (25.9)	Crangon (18.1)	Poissons (12.7)
	Semi-quantitative	Copépodes (28.4)	Mysidacés (22.9)	Crangon (14.2)	Poissons (12.9)
	Qualitative	Copépodes (62.6)	Poissons (10.4)	Crangon (9.4)	Mysidacés (7.3)
2	Quantitative	Crangon (54.5)	Gammarés (29.1)	Poissons (10.6)	Mysidacés (4.7)
	Semi-quantitative	Crangon (46.6)	Mysidacés (26.8)	Poissons (17.5)	Corophium (6.8)
	Qualitative	Crangon (41.3)	Mysidacés (32.2)	Poissons (17.8)	Corophium (6.3)
		CONTRIBUTIONS RELATIVES			
1	Quantitative	Copépodes (0.9)	Poissons (0.6)	Mysidacés (0.30)	
	Semi-quantitative	Copépodes (0.98)	Gammarés (0.87)	Mysidacés (0.36)	
	Qualitative	Copépodes (0.97)	Gammarés (0.26)	Mysidacés (0.13)	
2	Quantitative	Crangon (0.67)	Poissons (0.40)	Gammarés (0.28)	
	Semi-quantitative	Crangon (0.73)	Poissons (0.52)	Mysidacés (0.34)	
	Qualitative	Crangon (0.50)	Mysidacés (0.50)	Poissons (0.26)	

**Tableau 32 : Contributions absolues et relatives sur les deux premiers axes des principales variables intervenant dans la construction des plans factoriels des 3 types d'A.F.C. utilisés pour la description du régime alimentaire de l'Eperlan.**

pas d'importance. En effet, on cherche plutôt à mettre en évidence des groupements (ou des évolutions), aussi, l'"allure" des graphiques est ici prépondérante.

Avant d'aborder ce problème, on peut remarquer que les caractéristiques des axes (mises en évidence par les contributions relatives) sont les mêmes pour les trois types d'analyses : axe 1, Copépodes et dans une moindre mesure Gammarets et Mysidacés ; axe 2, Crangon crangon et Poissons.

L'allure du nuage de points est la même sur les trois types d'analyses (sur l'analyse quantitative, le sens du nuage est inversé sur l'axe 1 mais ceci n'a aucune incidence en Analyse Factorielle des Correspondances). De plus, les variables paraissent conserver entre elles des distances mutuelles analogues. Ainsi, quelque soit le type d'analyse effectué, la structure du nuage de points reste la même. Il semble donc que pour une telle étude, on puisse simplifier les techniques de comptage en ne tenant compte que du phénomène présence-absence sur le type de proie dans les contenus digestifs. On rejoint ici les conclusions de FROST (1977) indiquant que lorsque les poissons concentrent leur effort nutritionnel sur un nombre restreint de catégories de proies, les méthodes traditionnelles numériques et de pourcentage d'occurrence sont redondantes.

#### - Analyse des sources de variation du régime alimentaire

Seule, donc, l'analyse en présence-absence sera considérée (puisque, de plus, elle présente un plus grand étalement des points sur les graphiques, donc une meilleure lisibilité de ceux-ci).

#### Analyse du plan 1-2 (fig 114) :

Sur l'axe 1, les Copépodes sont opposés au reste de la faune des contenus stomacaux, indiquant que cette proie est particulière. En effet, lorsqu'elle est présente dans l'estuaire, presque tous les poissons en consomment. Les jeunes en particulier (donc de faible taille) les consomment alors en quasi exclusivité. Ceci apparaît sur le graphique où les Copépodes sont associés aux poissons de petite taille. De plus, on remarque que cette proie est particulièrement abondante en novembre 1981 (époque effectivement d'un "bloom" de Copépodes cette année-là) et est présente surtout dans les estomacs des poissons du secteur mésohalin.

L'axe 2 oppose les proies de petite taille (Gammarets, Mysidacés, Corophium volutator, Copépodes) aux Poissons et Crangon crangon qui sont de taille plus grande. Cependant, l'évolution de la taille du prédateur par rapport à cette différence de taille chez les proies est peu marquée. On constate toutefois une évolution des tailles depuis les Copépodes (proie consommée par des petits poissons), jusqu'aux autres types de proies, indiquant vraisemblablement que les Copépodes forment la base quasi exclusive de la nourriture des jeunes Eperlans. Le régime alimentaire se diversifierait donc ensuite mais serait rapidement homogène pour l'ensemble des classes de taille du prédateur. Puisque, de façon générale, la

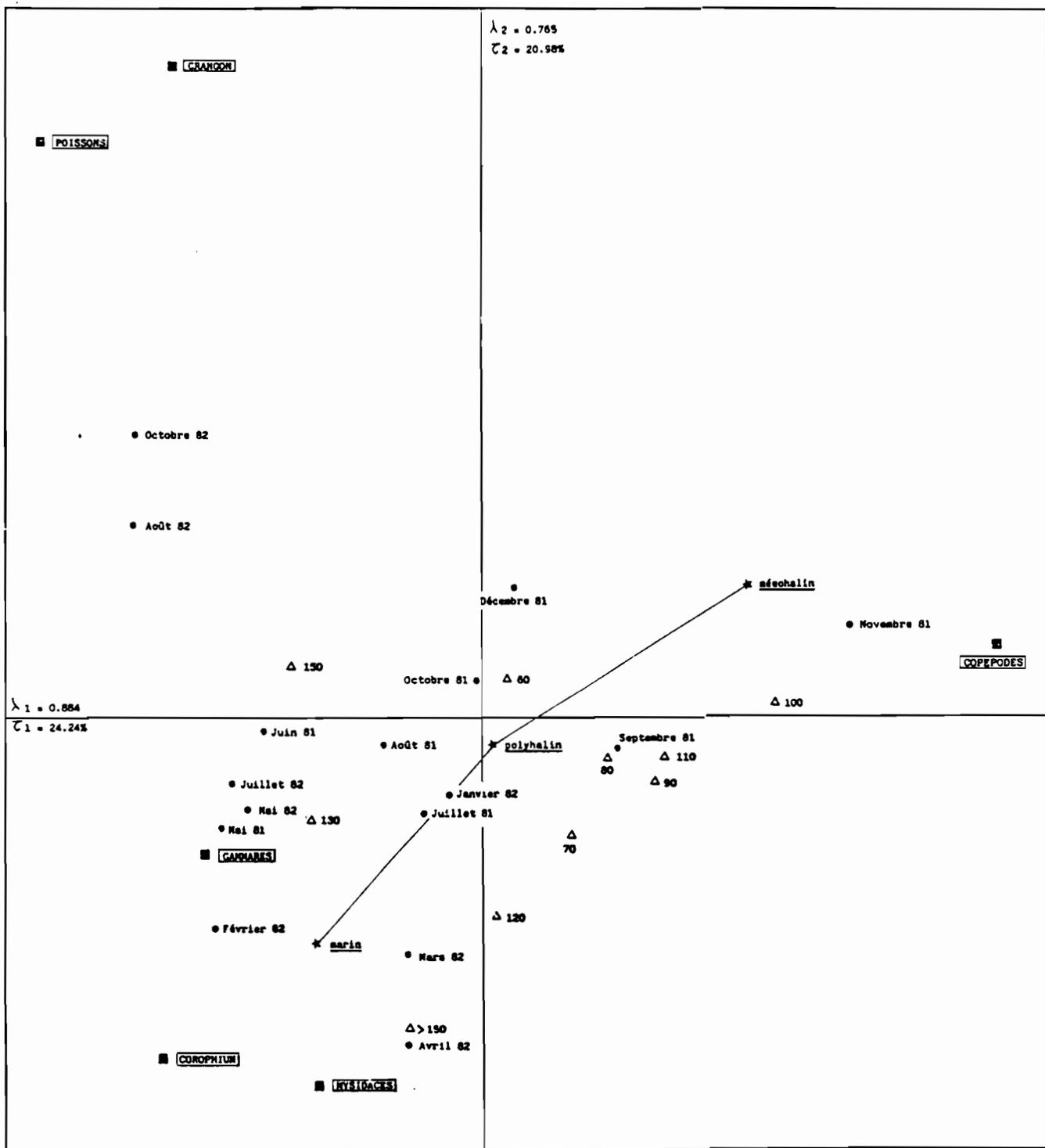


Figure 114 : Analyse Factorielle des Correspondances :  
 Régime alimentaire de l'Eperlan.  
 Données en présence-absence.

taille des proies est fonction de celle du prédateur, on peut conclure que les jeunes Eperlans s'attaquent aux mêmes proies que les adultes mais à des stades d'évolution différents (les petits Eperlans consomment, par exemple, les jeunes stades de Crangon alors que les Eperlans adultes consomment les Crangon de grande taille).

Ainsi, qualitativement, le régime alimentaire de l'Eperlan, qui est peu diversifié, varie peu au cours de sa croissance : seuls les poissons les moins grands ont un régime basé sur la consommation des Copépodes. Ensuite toutes les proies sont consommées de la même façon. La taille limite, au delà de laquelle le régime alimentaire de l'Eperlan s'homogénéise, peut être délimitée par l'axe 2 (qui sépare les Copépodes des autres proies) et est donc d'environ 120 mm.

De même, les variations saisonnières du régime alimentaire de l'Eperlan n'apparaissent pas de façon tranchée, dans le sens où aucun cycle annuel ne peut être mis en évidence. L'abondance saisonnière des Copépodes en novembre 1981 est cependant bien marquée. On peut toutefois associer les Mysidacés et les Corophium volutator à un régime printanier (février, mars, avril), les Gammarés à un régime estival (mai à août) et hivernal (février), les Crangon crangon à un régime de fin d'été et d'automne. Ces associations ne représentent en fait que les espèces dominantes dans le régime, à une saison donnée. En effet, l'analyse ne permet pas d'identifier avec netteté des régimes alimentaires spécifiques : toutes les espèces proies identifiées sont donc consommées toute l'année, avec certaines préférences à des saisons données, dues vraisemblablement à une dominance de la proie en question sur les autres proies, à ce moment là. On rejoint ici les observations de NEVEU (1979) qui indique que l'augmentation numérique d'un élément augmente sa consommation.

Les variations spatiales sont aussi plus nettes. On observe une bonne séparation des trois points correspondants au secteur marin, mésohalin et oligohalin. On constate que le secteur oligohalin est caractérisé par la présence des Copépodes, les autres espèces proies étant plus euhalines. Le secteur polyhalin est intermédiaire entre les secteurs marin et mésohalin, ce qui semble tout à fait évident. Le lieu géographique de capture n'a cependant pas une influence prépondérante sur la qualité du régime alimentaire : en effet, les espèces proies recensées sont toutes susceptibles de coloniser l'estuaire, au moins les secteurs marin et polyhalin. Il est donc difficile d'isoler certains groupements. Seul le secteur mésohalin semble se caractériser par la présence des Copépodes, dont l'abondance saisonnière (novembre 1981) a déjà été soulignée.

#### - Conclusion

Les sources de variations mises en évidence par les A.F.C., ont des interactions : les Copépodes par exemple, sont consommés à des saisons données, lorsqu'ils sont les plus abondants dans un secteur donné, et sont surtout la proie préférentielle des jeunes poissons, qui ont donc, à cette date, une taille bien

déterminée.... La mise en évidence de ces variations est donc délicate et il semble difficile de pouvoir les analyser séparément. En ce sens, les analyses factorielles sont apparues comme les outils privilégiés d'observation de ces phénomènes et de leur visualisation graphique.

#### 14.3 Analyses complémentaires des A.F.C.

Afin de préciser les sources de variations mises en évidence par les A.F.C., on présente quelques résultats basés sur le calcul des fréquences d'occurrence des proies (pourcentage de présence), puisque cet indice suffit, à lui seul, à donner une bonne image du régime alimentaire de l'Eperlan (l'analyse en présence-absence donne autant de renseignements que les autres analyses numériques plus complexes).

##### a - Variations saisonnières

La figure 115 donne la fréquence d'occurrence (en pourcentage) des principales proies de l'Eperlan selon les mois de prélèvement.

A ces pourcentages sont associés des intervalles de confiance à 95 %, ce qui permet de mieux appréhender, d'un point de vue statistique, la réalité des fluctuations observées d'un mois à l'autre (ces intervalles ne sont pas souvent calculés dans les diverses études concernant les régimes alimentaires). SMITH (1976) suppose que la fréquence de présence ou d'absence d'une proie dans les estomacs suit une loi binomiale ce qui aboutit à des calculs d'intervalle de confiance plus complexes. Dans le cas présent, la méthode décrite par SCHWARTZ (1963) a été utilisée.

On rappelle cependant que ces résultats ne sont donnés qu'à titre indicatif puisqu'une seule source de variation est analysée à la fois, les autres étant supposées constantes par ailleurs.

On constate toutefois la constance de certaines espèces, comme Crangon crangon ou Corophium volutator, dont les fluctuations sont peu marquées et/ou statistiquement inexistantes. Crangon est toutefois plus abondant en été - automne 1982.

D'autres espèces exhibent un cycle saisonnier plus évident : c'est le cas des Gammare, présents de janvier à juin et pratiquement absents le reste de l'année, ou des Copépodes dont l'abondance est marquée en 1981 (surtout en novembre). Les Mysidacés, espèces présentes toute l'année, montrent un cycle saisonnier assez net avec une dominance de la fin du printemps au début de l'automne et une baisse marquée de présence en hiver.

Ces constatations rejoignent globalement les résultats des analyses factorielles.

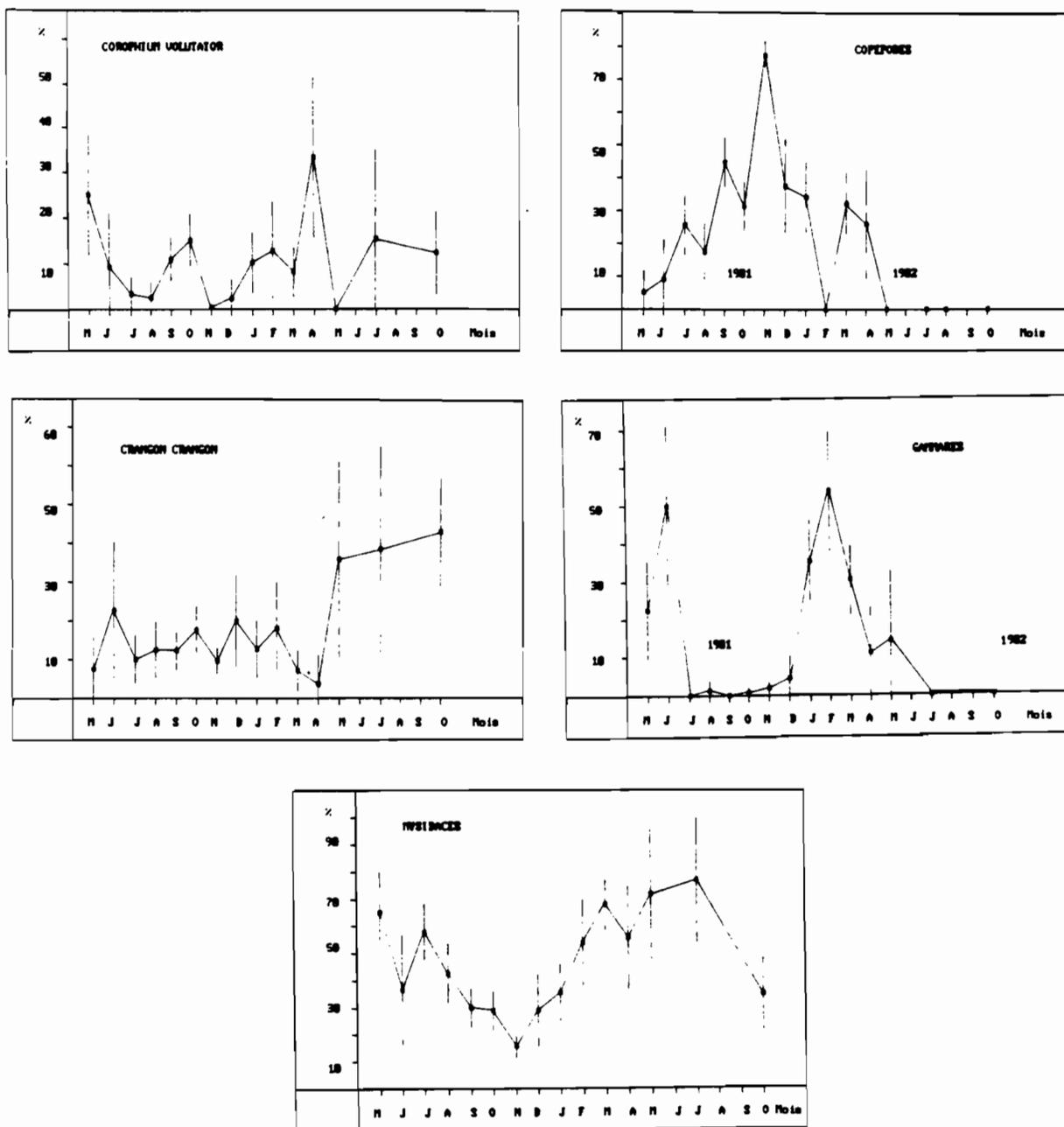


Figure 115 : Evolution saisonnière des fréquences d'occurrence (en pourcentage) des principales proies de l'Eperlan (avec intervalle de confiance à 95 %).

b - Variations liées à la longueur du poisson

La figure 116 donne, selon le même principe de calcul que précédemment, la fréquence d'occurrence des principales proies en fonction des classes de taille de l'Eperlan, dont les limites et les effectifs correspondants sont :

Classe	0-60	-70	-80	-90	-100	-110	-120	-130	-150
Nombre d'Eperlans	29	80	196	262	169	99	78	32	33

Classe	-170	-190	-210	210
Nombre d'Eperlans	46	88	78	57

Certaines espèces sont consommées par l'ensemble des Eperlans, sans que l'on constate de variations liées à la taille du prédateur : ce sont essentiellement Corophium volutator et les Mysidacés.

D'autres sont surtout les proies des Eperlans les plus grands : Gammarus, Crangon crangon et les poissons téléostéens. Pour ces proies, la taille limite au delà de laquelle leur consommation devient plus importante se situe autour de 110-120 mm.

Enfin, les Copépodes sont essentiellement la proie des jeunes Eperlans (jusqu'à une taille de 110-120 mm). Le plus fort pourcentage, observé pour les tailles de 100-110 mm correspond en fait à l'abondance des Copépodes dans l'estuaire de la Loire en novembre 81, date à laquelle les Eperlans avaient effectivement la taille indiquée. On constate donc, là encore, les interactions entre les sources possibles de variation du régime alimentaire.

De façon générale, on retrouve donc les tendances mises en évidence par les analyses factorielles.

c - Variations liées au secteur géographique

La figure 117 donne, selon le même principe de calcul que précédemment, la fréquence d'occurrence des principales proies en fonction du domaine halin de capture de l'Eperlan.

Mis à part les problèmes liés au comportement du poisson (par exemple, prise de nourriture par l'Eperlan dans un secteur et pêche du poisson dans un autre), il ressort trois catégories de proies, qui reflètent leur comportement vis-à-vis de la salinité. On distingue :

- les espèces plutôt euhalines : les Mysidacés et Corophium volutator ;

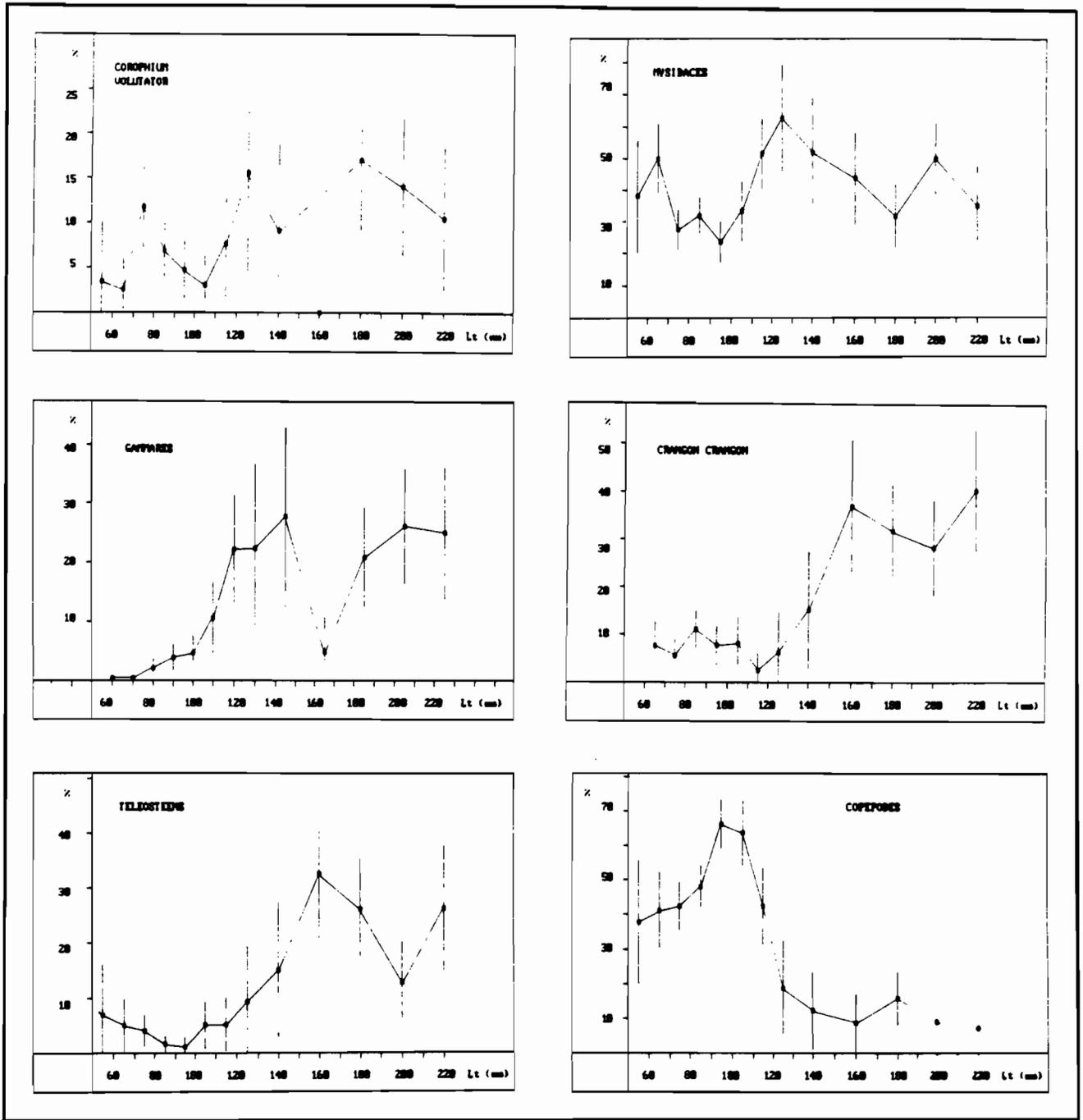


Figure 116 : Evolution, selon la taille de l'Eperlan, des fréquences d'occurrence (en pourcentage) des ses principales proies (avec intervalle de confiance à 95 %).

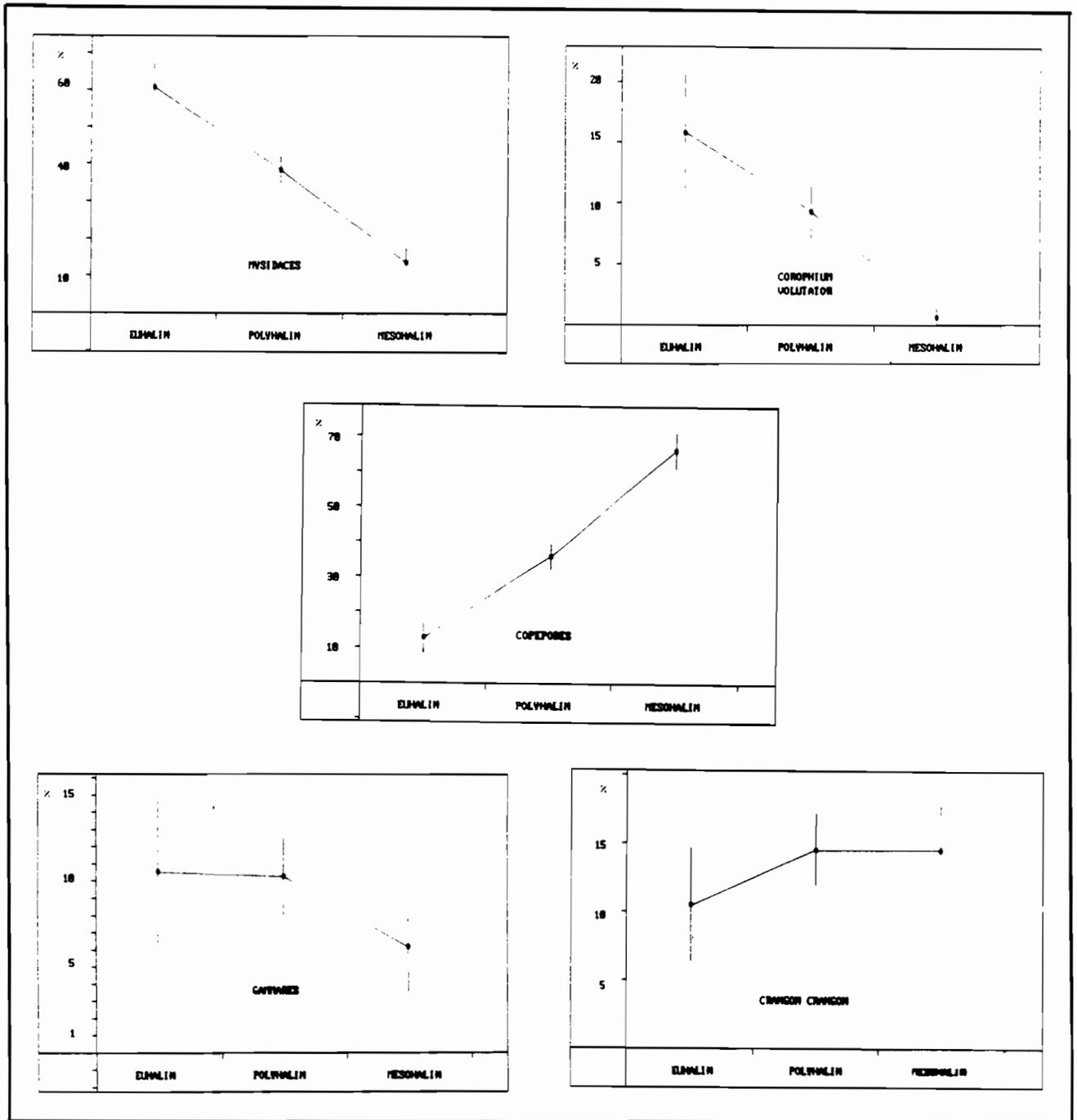


Figure 117 : Evolution, selon le domaine halin, des fréquences d'occurrence (en pourcentage) des principales proies de l'Eperlan (avec intervalle de confiance à 95 %).

- les espèces plutôt mésohalines : les Copépodes.

Dans ces deux cas, le secteur polyhalin apparaît en position intermédiaire :

- les espèces présentes de façon constante dans les estomacs des poissons pêchés dans les différents secteurs : les Gammars et Crangon crangon.

Ces résultats sont à prendre avec circonspection en raison de l'analyse univariée qui a été faite. Toutefois, on peut émettre l'hypothèse que, sur l'ensemble des espèces cibles choisies par l'Eperlan, celui-ci consomme en priorité les espèces les plus abondantes dans un secteur donné. On rejoint, là encore, les conclusions des analyses factorielles.

#### 14.4 Quelques comparaisons

Nombre d'auteurs ont publié des résultats concernant les régimes alimentaires des diverses populations d'Eperlan : KENDALL (1926), BALDWIN (1948), GORDON (1961), BELYANINA (1969), KÜHL (1970), SIEFFERT (1972), FOLTZ et NORDEN (1977), CROWDER et al. (1981), GARNAS (1983) pour n'en citer que quelques-uns.

De façon générale, les Eperlans sont tous carnivores. Le spectre alimentaire varie selon les populations considérées mais reste dans le domaine supra-benthique et démersal (parfois pélagique cependant). Les groupes les plus souvent représentés sont les Mysidacés, les Amphipodes, les poissons et quelques polychètes. Dans toutes les populations, les jeunes se nourrissent de zooplancton (essentiellement des Copépodes et des Cladocères).

KÜHL (1970) qui a étudié le régime alimentaire des Eperlans de l'estuaire de l'Elbe (population très comparable dans son écologie à celle de l'estuaire de la Loire) a recensé essentiellement des Amphipodes (Gammars sp., Corophium volutator) des Mysidacés (Neomysis integer, Mesopodopsis slabberi, Praunus sp.), Crangon crangon, des poissons (Sprats, Gobies et Eperlans), quelques Polychètes (Nereis sp. et dans une moindre mesure Arenicola marina) et enfin des proies plus rares comme les Copépodes (surtout présents chez les jeunes Eperlans) et Carcinus maenas.

Qualitativement, le régime alimentaire des Eperlans de l'Elbe est donc le même que celui de l'Eperlan de Loire. De plus, les observations faites par KÜHL (variations du régime alimentaire selon les saisons, les secteurs hydrologiques et la longueur des poissons) sont en tous points identiques à celles faites sur l'Eperlan de Loire.

Chez toutes les populations étudiées la règle générale est la cessation de toute activité nutritionnelle durant la période de préonte et de ponte. La population ligérienne ne fait pas exception à la règle puisque les 149 poissons capturés sur les aires de reproduction ont tous présenté un estomac et un intestin totalement vides.

#### 14.5 Variations temporelles de la valeur énergétique de la nourriture

La figure 118 représente la valeur énergétique moyenne des contenus stomacaux (en calories) par unité de poids corporel sec (en g.) d'Eperlans capturés dans l'estuaire interne de la Loire, entre juin 1977 et avril 1979 (données fournies par J. MARCHAND, Laboratoire de Biologie marine, Université de Nantes).

On constate, qu'il existe un cycle annuel marqué de la teneur énergétique de la nourriture, avec une valeur maximum en été (juin-juillet pour le groupe 0, août pour le groupe 1) et un minimum hivernal (novembre).

La première année, la nourriture très énergétique favorise une forte croissance. Le minimum hivernal coïncide avec la période d'arrêt (ou de ralentissement) de croissance.

Ensuite, le bon niveau énergétique de la nourriture estivale induit une bonne croissance et favorise le stockage énergétique avant la période hivernale et l'époque de la reproduction. Les Eperlans utilisent cette énergie pour la maturation des gonades (voir chapitre "REPRODUCTION", paragraphe 3) et pour pallier à l'apport alimentaire hivernal réduit que l'on remarque sur la figure 119 représentant l'évolution saisonnière du poids moyen du contenu stomacal (en mg) des poissons.

Ainsi, qualitativement, la figure 118 montre que la valeur énergétique de la nourriture a un fort déficit automnal et hivernal, tandis que la figure 119 montre que quantitativement, la prise de nourriture suit une évolution parallèle, avec une réduction en automne et en hiver.

### 1.5 - Cycles et rythmes alimentaires

#### 15.1 Cycle saisonnier

L'analyse précédente des sources de variation du régime alimentaire n'a mis en évidence qu'un faible effet "saison" du point de vue du type d'espèces consommées. Cet effet est "saisonnier" dans le sens où certaines proies sont plus facilement consommées à certains moments de l'année qu'à d'autres (paragraphe précédent 14.2 d et 14.3 b). Les quantités ingérées semblent être plus sujettes à variations et suivent une évolution parallèle à celle de la qualité nutritionnelle énergétique (paragraphe précédent 14.5) que l'on peut mettre en relation avec la forte croissance estivale de l'Eperlan, le ralentissement hivernal et la cessation de nourriture durant la phase de reproduction.

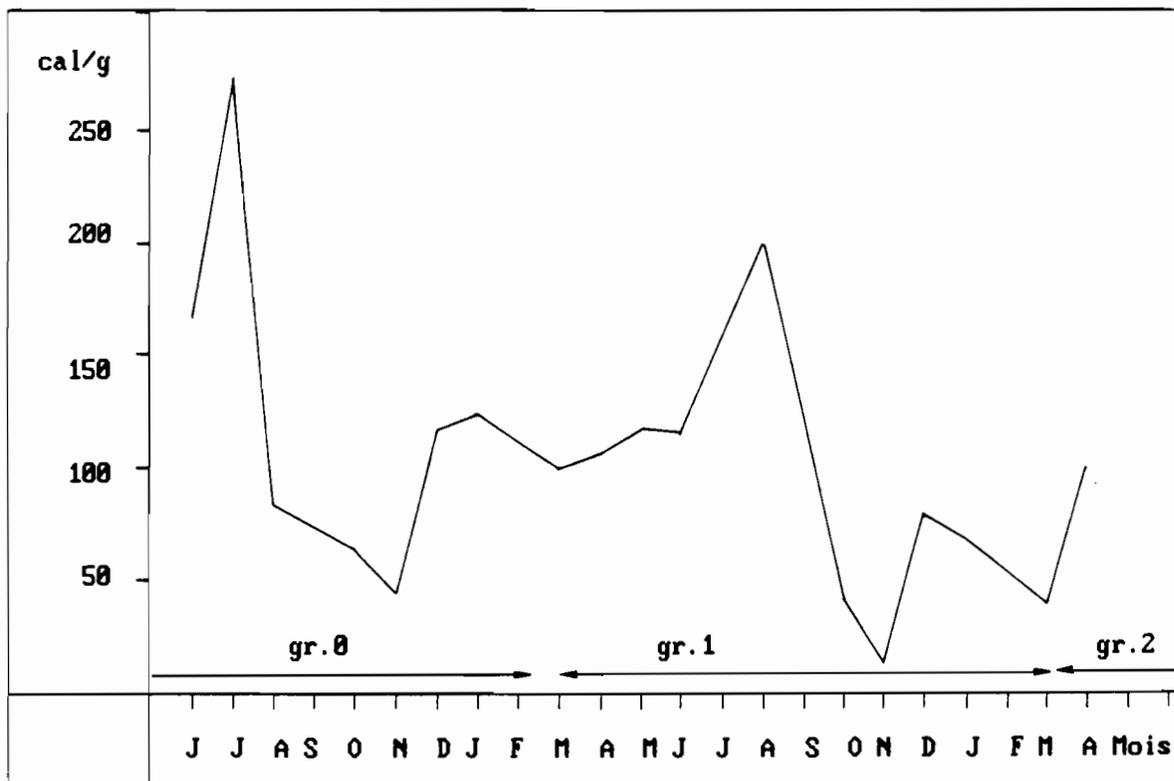


Figure 118 : Variations temporelles, sur deux années, de la valeur énergétique moyenne des contenus stomacaux (en calories), par unité de poids corporel sec (en g).

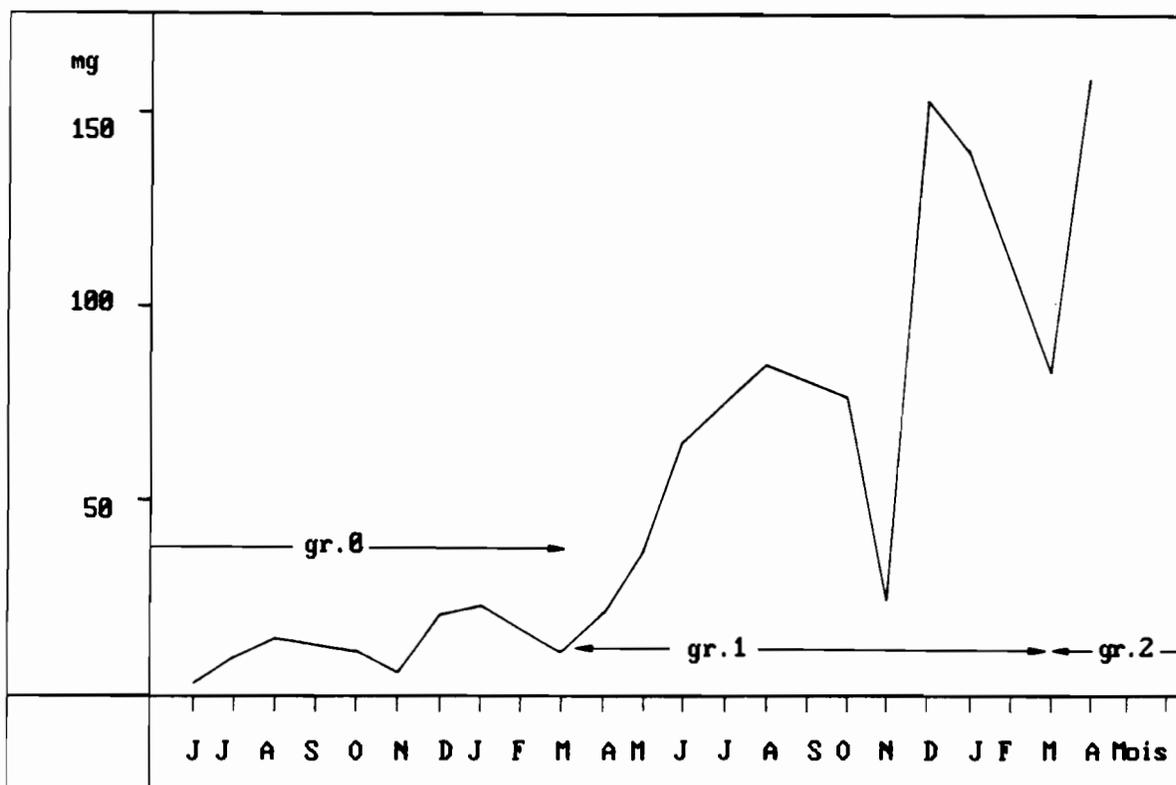


Figure 119 : Evolution temporelle, sur deux années, du poids moyen du contenu stomacal des poissons.

15.2 Cycle journalier

Deux cycles de marée ont été effectués (en juin 1983) pour l'étude de l'activité trophique de l'Eperlan : un cycle de 12 heures en domaine polyhalin, centré sur la pleine mer et un cycle de 24 heures en domaine euhalin. On rappelle, comme cela l'a déjà été souligné dans la présentation du protocole expérimental (cf chapitre "ECHANTILLONNAGE", paragraphe 9) que les pêches ont eu lieu toutes les heures.

a - Analyse générale

La figure 53 (présentée précédemment au chapitre III : ECHANTILLONNAGES) indique les quantités d'Eperlans capturés à chaque coup de chalut au cours des deux cycles.

On constate que les quantités pêchées au cours du cycle de 12 heures sont suffisantes pour permettre une première analyse de l'activité trophique.

Par contre, le cycle de 24 heures n'a fourni des quantités importantes qu'au moment des deux basses mer. Pour ce cycle, on ne s'intéressera donc qu'à la comparaison des deux échantillons "basse-mer", l'un se situant le jour (traits de 16 h à 19 h), l'autre de nuit (traits de 3 h à 5 h).

Les méthodes d'étude des contenus digestifs ont été les mêmes que pour l'analyse du régime alimentaire. L'attention a cependant plus été portée sur la réplétion des estomacs et l'état de digestion des proies. Ces deux paramètres permettent en effet le suivi qualitatif de l'activité trophique des poissons.

La réplétion des estomacs a été estimée à l'aide d'une échelle subjective de 5 états, notés de 0 à 4 (0 = estomac vide, 4 = estomac plein, 1 à 3 = états intermédiaires). L'état de digestion des proies a été estimé de la même façon, à partir d'une échelle de 4 valeurs (1 = proie fraîche, 2 = proie en début de digestion, 3 = fin de digestion, 4 = proie totalement digérée).

Les estomacs de 267 et 82 Eperlans ont été respectivement analysés pendant les cycles de 12 et 24 heures. Six taxons seulement ont été identifiés dans l'ensemble des estomacs. Ce sont :

- les Mysidacés (Neomysis integer et Mesopodopsis slabberi) ;
- les Gammarés (sp.) ;
- Corophium volutator
- Nereis sp. (essentiellement diversicolor) ;
- Osmerus eperlanus ;
- Crangon crangon.

Les proies consommées appartiennent donc aux mêmes espèces que celles constituant le menu habituel de l'Eperlan, en Loire.

Le tableau 33 résume les résultats globaux observés.

Cycle	Nb. d'estomacs		Fréquence d'occurrence des proies, en % (interv. confiance à 95%)					
	vides	non vides	Gammarés	<i>Crangon</i>	<i>Corophium</i>	Mysidacés	Eperlans	<i>Nereis</i>
12 heures	65	202	5.9 (2.7-92)	23.7 (17.9 - 29.6)	3.5 (0.94-6)	54.9 (48-61.8)	31.7 (25.3 - 38.1)	35.1 (28.5 - 41.7)
24 heures	24	58	13.2 (4.9 - 22.7)	5.2 (0-10.8)	—	70.7 (58.9 - 82.4)	46.5 (33.7 - 59.4)	10.3 (2.5 - 18.2)

**Tableau 33 : Analyse générale quantitative des contenus stomacaux des Eperlans capturés au cours des cycles de 12 et 24 heures.**

On constate une forte présence des Mysidacés, particulièrement abondantes dans le milieu à cette époque, ainsi qu'une forte consommation de Nereis sp. De même, beaucoup d'Eperlans ont été consommés. Il s'agit en fait de juvéniles qui, à cette époque (juin), sont particulièrement abondant dans l'estuaire interne comme externe et forment, pour les adultes, une proie facilement accessible. On rejoint ici les conclusions de NEVEU (1979) qui indique que l'augmentation numérique d'un élément dans le biotope accentue sa consommation. C'est vraisemblablement le cas de Nereis diversicolor dont la fréquence d'occurrence est ici très élevée par rapport à ce qui a pu être observé lors des chalutages annuels.

b - Analyse des pourcentages de vacuité des estomacs

Pour chaque cycle, les pourcentages de vacuité des estomacs ont été calculés à chaque trait de chalut. Il n'a pas été mis en évidence de variations statistiquement significatives de la vacuité ni durant le cycle de 12 heures, ni durant le cycle de 24 heures entre les poissons capturés le jour (7/29 = 24.1 % de vacuité) et la nuit (17/53 = 32.1 % de vacuité).

Le pourcentage de vacuité, au cours du cycle de 12 heures, oscille constamment entre 20 et 30 % indiquant qu'aucun rythme marqué de nutrition existe chez l'Eperlan.

c - Analyses Factorielles des Correspondances

- Le tableau des données

On ne présente ici que les résultats relatifs au cycle de 12 heures, le cycle de 24 heures, analysé de la même façon, n'ayant fait ressortir aucune information supplémentaire, si ce n'est que l'on ne peut mettre en évidence de différence d'intensité de nutrition entre les poissons pêchés le jour et ceux capturés la nuit.

Le tableau de base est constitué des 202 Eperlans ayant un contenu digestif non vide (les poissons présentant une vacuité totale ne peuvent pas être pris en compte par la méthode A.F.C. qui ne peut pas intégrer les éléments nuls, d'où le paragraphe précédent (b) consacré à l'étude spécifique des vacuités).

Sur chaque poisson, on a considéré 4 types de variables :

- l'indice de réplétion de l'estomac (noté selon une échelle de 4 valeurs)
- l'indice de l'état de digestion des proies
- l'heure de capture du poisson
- les proies ingérées.

Puisque l'on s'intéresse à l'activité trophique des Eperlans (intensité de la nutrition au cours du temps), les variables actives seront les deux indices : réplétion et état de digestion. Chacun étant constitué par 4 modalités, on obtient un tableau disjonctif complet constitué de 8 variables actives. Par exemple, un poisson venant d'ingurgiter des proies (proies fraîches) en grande quantité (estomac plein) sera codé 1 0 0 0 (pour l'état de digestion) plus 0 0 0 1 (pour l'état de réplétion).

Ces 8 modalités vont constituer la trame dans laquelle on projetera les variables supplémentaires : l'heure de capture (codée en 12 modalités puisque le cycle est de 12 heures) et les proies ingérées qui sont ici au nombre de 6.

#### - Analyse de plan 1-2 de l'A.F.C.

La figure 120 représente le plan 1-2 de l'A.F.C. effectuée sur le tableau ainsi constitué. Afin d'alléger le graphique, seules les variables sont représentées. Les variables actives sont encadrées.

On constate que les variables actives se répartissent dans le plan 1-2 selon un croissant parabolique globalement symétrique par rapport à l'axe 2. Cette forme de parabole est caractéristique de l'effet Guttman, indiquant que les données se rangent suivant une série qui s'impose non seulement sur l'axe 1 mais encore dans le plan 1-2.

Si l'on suit l'ordre des variables le long de cette parabole, on remarque que l'on passe du caractère "estomac plein" à "estomac demi vide" puis "estomac trois-quart vide" et enfin à "estomac vide". Cette parabole est donc l'indice du transit stomacal. De même, on peut suivre l'évolution de l'état de digestion des proies depuis le caractère "proie fraîche" jusqu'au caractère "proie totalement digérée". La parabole est donc aussi l'indice de la digestion des proies.

Ainsi, le plan 1-2 apparaît comme caractéristique de l'activité trophique des Eperlans.

De plus, les modalités de ces deux indices sont groupées deux par deux respectivement. Ainsi, le caractère "proie fraîche" est associé à "estomac plein" et à l'autre extrémité de l'axe 1, "estomac vide" se regroupe avec "proie totalement digérée". Les situations intermédiaires sont elles aussi correctement associées. On peut donc interpréter ce phénomène comme étant la caractérisation du mode de nutrition du poisson : l'Eperlan, lorsqu'il prend de la nourriture semble le faire en une seule fois et remplit donc son estomac (toutes les proies sont alors à l'état "fraîche"). Le repas, pris en une fois, n'est renouvelé que lorsque l'estomac est vide (toutes les proies sont alors à l'état "totalement digéré"). On peut donc dire qu'il n'y a pas d'alimentation en continu.

Reste à savoir si la prise de nourriture se fait à un moment précis du cycle pour l'ensemble des poissons. Ceci peut être appréhendé par l'observation des variables supplémentaires "heures de capture" (notée h. sur le graphique). Ces variables, par contre, ne s'organisent pas de façon cohérente

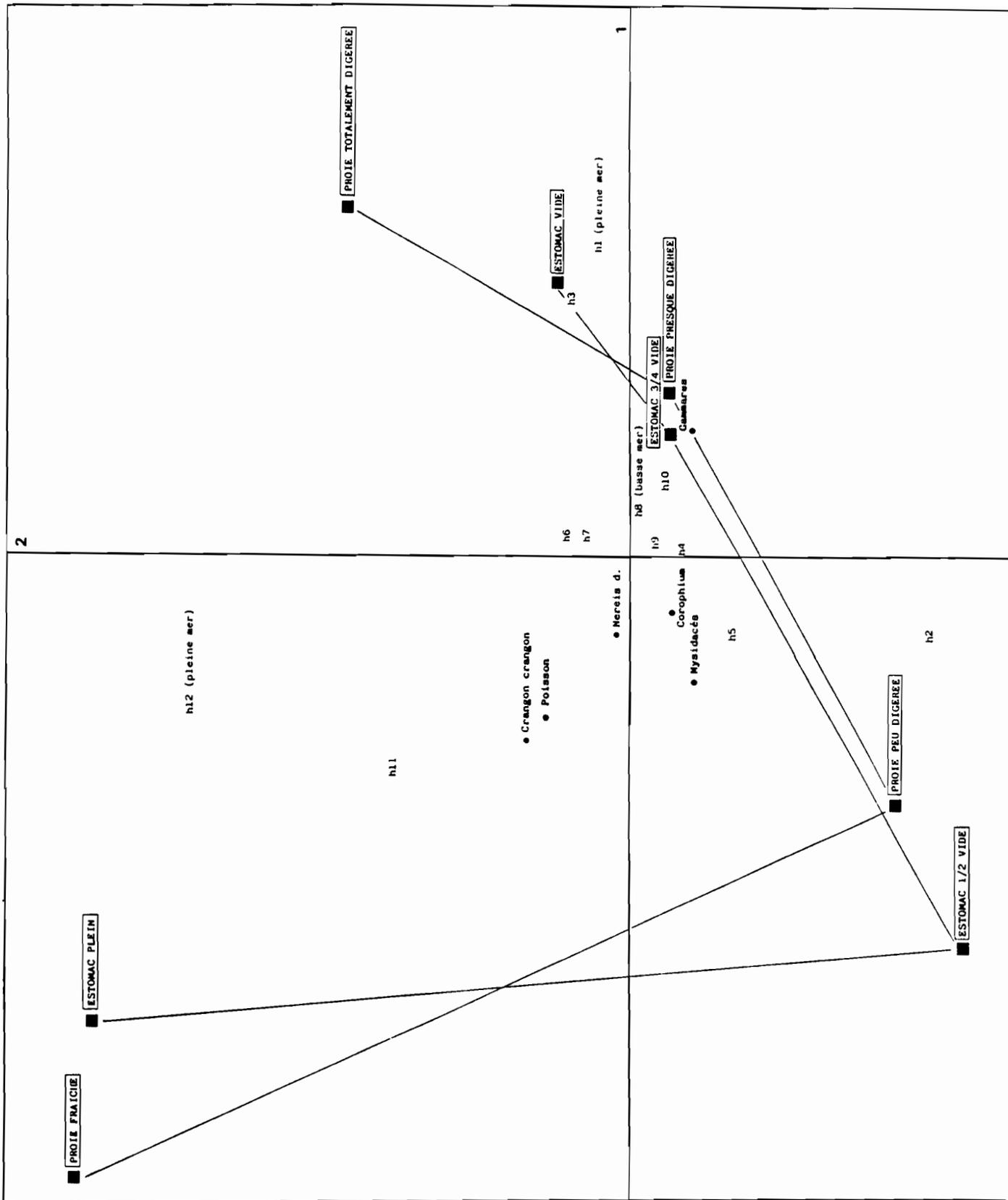


Figure 120 : Analyse Factorielle des Correspondances :  
 Plan 1-2.  
 Rythmes d'activité trophique (cycle de 12 heures).

(cycle horaire ou cycle tidal) dans le plan 1-2. Il semble donc que chaque poisson ait un rythme alimentaire propre, indépendant de l'heure de la journée et des conditions abiotiques (rythme tidal par exemple) : aucune tendance commune d'activité trophique ne peut être mise en évidence pour l'ensemble des poissons analysés. On recoupe donc le résultat déjà émis à propos de l'évolution des pourcentages de vacuité. Cette absence de synchronisation du rythme alimentaire pour l'ensemble des Eperlans explique aussi la non organisation des variables "proies" et leur position plutôt centrale dans le plan étudié.

#### - Quelques comparaisons

Aucun auteur n'a jusqu'à présent publié de données concernant les rythmes journaliers de nutrition d'Eperlans anadromes. Par contre, des populations fixées américaines ont été étudiées par EMERY (1973) et FOLTZ et NORDEN (1977, b) qui ont respectivement mis en évidence un rythme nocturne et un rythme crépusculaire. AMSTISLAVSKY et BRUSSYNINA (1963) ont montré que dans l'Ob, les Eperlans se nourrissent de jour comme de nuit mais avec une intensité différente, les poissons ayant un maximum d'activité le jour, en relation avec la migration verticale diurne du zooplancton. Ces quelques points de comparaison montrent que les populations d'Eperlans n'ont pas de cycle nutritionnel caractéristique de l'espèce mais que chaque population s'adapte parfaitement aux conditions environnementales et adopte la stratégie optimale d'utilisation des ressources disponibles.

#### 1.6 - Conclusion sur l'alimentation

L'étude du régime alimentaire de l'Eperlan a permis de mettre en évidence son caractère "carnassier sélectif". En effet, ce prédateur ne s'attaque qu'à des proies animales précises, qu'il choisit dans le menu potentiel vaste qu'offre les communautés zoologiques de l'estuaire.

L'Eperlan adopte, en Loire, une stratégie alimentaire recherchant l'optimal. En effet, ce poisson s'attaque, selon les lieux ou les saisons, aux proies ponctuellement les plus abondantes. Il adapte sa nourriture à sa croissance en consommant les tailles de proie les plus rentables. De plus, les proies les plus énergétiques sont consommées en été, au moment du maximum de croissance et du stockage de l'énergie pour la maturation des gonades. En hiver, les besoins énergétiques de maintenance sont moindres et la valeur calorifique de proies ainsi que leur consommation est réduite.

D'un point de vue dynamique, l'Eperlan n'a pas à proprement parler de cycle alimentaire journalier : la prise de nourriture est assurée en une fois, lorsque l'estomac est vidé. Ceci peut arriver à n'importe quel moment et si l'on considère un groupe de poissons, on ne peut pas remarquer de rythme alimentaire particulier. Chaque poisson suit son propre rythme, indépendamment des autres.

Ceci met l'accent sur la nécessité d'une étude dynamique des régimes alimentaires que seul permet l'examen de cycles journaliers.

Une question serait toutefois à élucider dans l'avenir : quel est le rôle (et l'impact) de la prédation de l'Eperlan sur la communauté de ses proies ? En un mot, l'Eperlan constitue-t-il un maillon essentiel dans la dynamique des espèces qu'il consomme ? La voie d'étude est donc ouverte.

## 2 - COMPETITIONS - PREDATION - PARASITISME

### 2.1 - Introduction

Les compétitions inter et intra-spécifiques ainsi que la prédation exercée sur l'Eperlan sont les trois principaux facteurs qui entrent, avec l'étude du régime alimentaire, dans la description du réseau trophique qui s'organise autour ce poisson.

Cependant, compétitions et prédation n'ont pas fait l'objet, pour l'Eperlan de Loire, d'une étude aussi approfondie que son alimentation. Aussi, les résultats que l'on donne ne sont que qualitatifs et descriptifs. Aucune analyse poussée n'a été entreprise pour caractériser les niches écologiques des différentes populations incriminées, ni pour évaluer l'action de ces facteurs sur l'écologie de l'Eperlan.

Dans ce paragraphe, on examine donc les formes de compétition alimentaire dans lesquelles peut être impliqué l'Eperlan. La prédation sur ce poisson est ensuite abordée succinctement. Enfin, on donne quelques résultats concernant le parasitisme, forme étendue de relation entrant dans la constitution des réseaux trophiques.

### 2.2 - Compétition inter et intra-spécifique

#### 22.1 - Données préliminaires

Selon BIRCH (1957), "il y a compétition quand plusieurs organismes (de même espèce ou d'espèces différentes) utilisent des ressources communes présentes en quantité limitée ou, si ces ressources ne sont pas limitantes, quand, en les recherchant, les organismes en concurrence se nuisent".

Dans l'estuaire de la Loire, faute de données suffisantes sur ce phénomène, on ne connaît pas l'action des divers prédateurs sur la densité des proies principales de l'Eperlan : la question est bien de savoir si les prédateurs peuvent limiter la densité des proies, puisque le fait de prélever, pour se nourrir, un certain nombre d'individus parmi une population, n'implique pas nécessairement que cette action soit limitante. En fait, pour l'estuaire de la Loire, il n'a jamais été constaté de phénomène indiquant un tel état de fait.

En réalité, et malgré le faible nombre d'espèces consommées par l'Eperlan, il semble que celui-ci ait adopté une stratégie optimale de recherche de nourriture puisqu'il a tendance à choisir les espèces-proies les plus abondantes.

Il est donc difficile de savoir s'il existe réellement des phénomènes de compétition (inter ou intra-spécifique) dans l'estuaire de la Loire.

Il est cependant possible de dresser une liste de compétiteurs potentiels, à savoir les poissons se nourrissant de préférence des même proies que l'Eperlan. MARCHAND (1978, 1981), MARCHAND et al. (1983) apportent les éléments de réponse en présentant quelques chaînes alimentaires observées dans l'estuaire de la Loire. On a complété ces données par la comparaison du régime alimentaire moyen des principales espèces de poissons rencontrées en estuaire externe. Les données utilisées sont les contenus stomacaux des poissons pêchés dans l'estuaire externe d'avril à août 1982, au cours des campagnes mensuelles de chalutage. Ces données ont été analysées pour chaque espèce de poisson prise séparément par ROBIN (1983). L'intérêt des résultats que l'on fournit ici tient dans le fait que l'analyse des contenus stomacaux a été menée de façon globale en comparant simultanément le régime des divers poissons à l'aide d'une Analyse Factorielle des Correspondances. On peut ainsi facilement comparer le régime alimentaire des diverses espèces de poissons (donc de l'Eperlan en particulier) par rapport aux autres prédateurs et définir les compétitions alimentaires possibles.

## 22.2 - Analyse Factorielle des Correspondances

### a - Le tableau des données

Le tableau des données est constitué par les neuf espèces de poissons les plus fréquemment rencontrées en estuaire externe durant l'été 82 (Flet, Sole, Gobie, Eperlan, Sprat, Tacaud, Merlan, Anchois, Motelle) et des 10 taxons formant le régime alimentaire de ces diverses espèces. Ces 10 taxons sont en fait le résultat de groupements permettant d'alléger la structure du tableau des proies sans nuire à la question que l'on désire résoudre : quels sont les compétiteurs potentiels de l'Eperlan ?

C'est pourquoi les proies de l'Eperlan ont été déterminées avec le plus de précisions possible. Ce sont Crangon crangon, les Mysidacés, Corophium volutator, les Gammares, Nereis diversicolor et les poissons (Sprats et Gobies essentiellement, souvent difficiles à distinguer). Les autres taxons, au nombre de quatre, sont : divers Crustacés (autres que ceux consommés par l'Eperlan et déjà répertoriés), les larves de Gastéropodes, les Bivalves qui regroupent Macoma balthica, Scrobicularia plana, Mya arenaria, Cerastoderma edule, etc... et les Annelides (autre que N. diversicolor) essentiellement représentés par les Spionidés et Pectinaria koreni.

Chaque espèce de poisson est donc représentée par son régime alimentaire moyen, obtenu en synthétisant les données des dissections de l'ensemble des poissons (au total, 672 poissons des 10 espèces ont été disséqués). Etant donnée la dispersion des valeurs (les Spionidés ou les crustacés divers

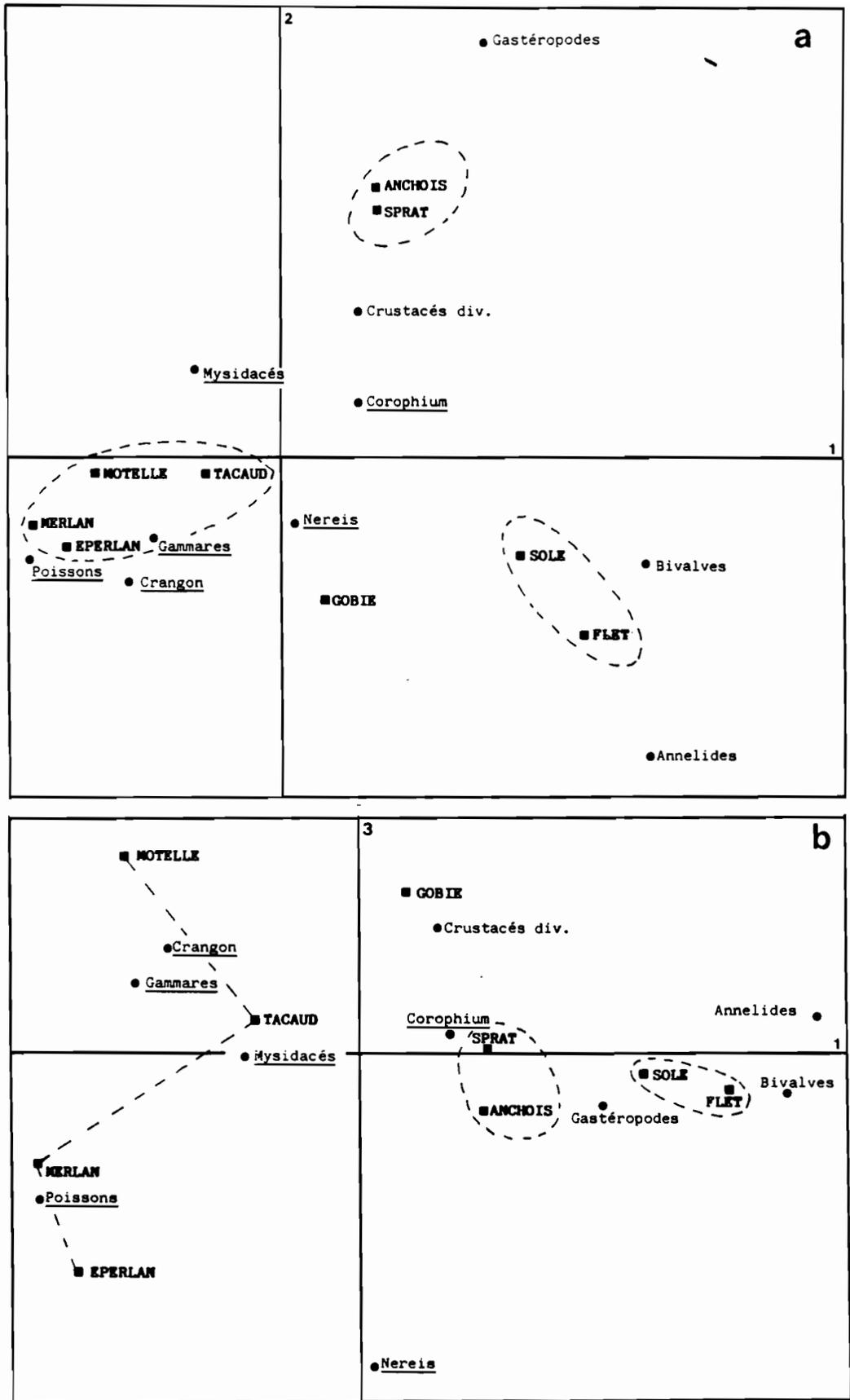


Figure 121 : Analyse Factorielle des Correspondances : Plan 1-2 (a) et 1-3 (b) de l'analyse des relations trophiques dans l'estuaire externe durant l'été 1982.

(larves, Copépodes...)) étant consommés parfois en grande quantité, les valeurs ont été transformées par une relation logarithmique écrasant les forts effectifs.

b - Résultats de l'A.F.C.

Les trois premiers axes extraient respectivement 46.46 %, 32.42 % et 10.73 % de l'inertie totale. Les axes suivants ont 5.45 %, 2.73 %, 1.99 % et 0.10 % de la variance totale.

On considère donc les trois premiers axes que l'on analyse à l'aide des plans factoriels 1-2 et 1-3 (fig. 121).

Sur les trois premiers axes, les contributions absolues des Proies et des espèces de poissons sont équilibrées. Il n'y a donc pas lieu de mettre certains éléments en éléments supplémentaires. Comme pour l'analyse du régime alimentaire de l'Eperlan, les axes factoriels sont interprétés à l'aide des contributions absolues et relatives des éléments du tableau des données.

La représentation simultanée des points "Poissons" et des points "Proies" permet l'interprétation des proximités relatives de chaque point par rapport à l'ensemble des points de l'autre catégorie. On peut ainsi caractériser chaque point "Poissons" par l'ensemble des points "Proies" et vice-versa.

Sur les représentations graphiques des plans factoriels, les proies de l'Eperlan ont été soulignées.

\* Le plan 1-2 (fig. 121 a)

L'axe 1 (horizontal) oppose les proies vagiles à gauche (poissons...) aux proies fixes à droite (Bivalves, Spionidés), en passant par les proies planctoniques (larves de Crustacés et Gastéropodes) qui évoluent au gré des courants. Les poissons se répartissent de la même manière, opposant les chasseurs actifs à gauche (Eperlan...) aux benthophages à droite (Sole, Flet) en passant par les planctonophages (Anchois, Sprat). L'axe 1 peut donc être considéré comme l'axe caractérisant le type d'activité trophique (proies actives - poissons chasseurs ; plancton - planctonophages ; benthos - benthophages).

L'axe 2 oppose, quant à lui, les proies benthiques (Annélides [essentiellement Spionidés], Bivalves), aux proies planctoniques (larves de Gastéropodes) en passant par les proies supra-benthiques. De même, les poissons s'opposent : d'un côté les poissons benthiques (Flet, Sole, Gobie) et de l'autre les pélagiques (Sprat, Anchois) avec, entre les deux, le groupe des poissons supra-benthiques. L'axe 2 représente donc la colonne d'eau en opposant les animaux de fond à ceux de pleine eau.

Le plan 1-2 est donc la synthèse de deux directions : d'une part le type d'activité trophique (axe 1) et d'autre part la colonne d'eau (axe 2). Ce plan est donc représentatif de l'écologie alimentaire des poissons (mode de chasse, type de proie (fixe, mobile...), lieu de nourrissage (fond, pleine eau...)).

D'un point de vue compétition trophique, l'Eperlan est associé au groupe des poissons se nourrissant surtout du supra-benthos. Ce groupe est constitué, en plus de l'Eperlan, du Merlan, dont le régime alimentaire est le plus proche de celui de l'Eperlan, du Tacaud et de la Motelle.

Ces poissons sont donc compétiteurs, surtout au niveau des Gammars, Crangon crangon, des poissons (Gobies et Sprats) et dans une moindre mesure, des Mysidacés.

\* Le plan 1-3 (fig. 121 b)

L'étude de ce plan factoriel permet d'affiner les résultats concernant le groupe trophique dont fait partie l'Eperlan. En effet, on retrouve l'axe 1 et l'interprétation qui lui a été donnée. Par contre, l'axe 3 disperse le groupe des "chasseurs actifs" et permet de caractériser le Merlan comme étant le poisson le plus proche de l'Eperlan d'un point de vue alimentaire. Ce poisson ayant le même type de régime que l'Eperlan (mêmes proies consommées, dans des proportions relatives pratiquement identiques) peut donc être considéré comme le compétiteur potentiel le plus probable de l'Eperlan.

Le Tacaud sera un compétiteur surtout au niveau des Mysidacés, dont il fait grande consommation ; quant à la Motelle, elle peut concurrencer l'Eperlan au niveau des Gammars et de Crangon crangon dont elle fait l'essentiel de son régime.

c - Discussion

L'étude des régimes alimentaires moyens des principales espèces de poissons fréquentant l'estuaire externe a permis, par l'Analyse Factorielle des Correspondances, d'isoler un groupe de compétiteurs trophiques potentiels de l'Eperlan : Merlan, Tacaud, Motelle.

Les poissons plats (Flet, Sole) ont, dans cette partie de l'estuaire et pour la période d'étude (avril à août 1982) l'éthologie alimentaire la plus éloignée de l'Eperlan.

L'Anchois et le Sprat sont, à cette époque, consommateurs de plancton et ne sont pas compétiteurs de l'Eperlan sauf peut-être le Sprat qui consomme aussi Corophium v. (cf. les positions relatives de ces deux points dans le plan 1-3).

Les conclusions de cette étude sont cependant limitées, ceci pour plusieurs raisons : l'échantillonnage est ponctuel, dans le temps (la saison étudiée est l'été) et l'espace (estuaire externe de la Loire). Les résultats seraient donc à moduler en fonction des saisons et du lieu géographique de l'étude (secteur halin) où les régimes alimentaires peuvent varier et où d'autres espèces peuvent intervenir. On trouvera, chez MARCHAND et al. (1983), quelques éléments de réponse à ce problème. Ensuite, les poissons sont étudiés globalement (régime alimentaire moyen). On n'a donc pas tenu compte, par exemple, de l'influence de l'âge : les Flets et les Eperlans du groupe 0 consomment en effet les mêmes proies : les Copépodes... Ce qui n'apparaît pas ici. Enfin, les résultats sont à pondérer par l'abondance relative des poissons dans le milieu. En effet, il ne suffit pas que deux espèces aient le

même "profil alimentaire", comme le fait ressortir l'A.F.C., encore faut-il que les deux espèces soient en abondance suffisante pour éventuellement provoquer des phénomènes de compétition inter-spécifique. Des éléments de réponse peuvent être apportés par des études quantitatives. C'est ce qui a été abordé dans le paragraphe suivant.

### 22.3 Quelques données quantitatives

Il existe plusieurs voies d'approche strictement quantitatives. Parmi celles-ci, le calcul du coefficient d'indépendance de compétition, défini par RICHARDS (1963), a déjà été utilisé par MARCHAND (1981) pour l'étude de compétitions trophiques interspécifiques au niveau des vasières de la Basse-Loire (estuaire interne). On reprend donc le calcul de cet indice, afin de compléter les données déjà publiées.

Cet indice, noté CI, se définit par :

$$CI = [P_i^2 / (\sum P_i \cdot \sum R_i)] \times 1000$$

où :

- P<sub>i</sub> : nombre d'individus d'une proie donnée, trouvé dans les contenus stomacaux d'une espèce de prédateur considéré.
- $\sum P_i$  : nombre d'individus de la même espèce de proie trouvée chez tous les prédateurs.
- $\sum R_i$  : nombre total d'individus de toutes les proies prises par le prédateur.

L'indice ainsi obtenu varie de 0 à 1000. Une valeur égale à 0 indique que la proie considérée n'est pas consommée par le prédateur étudié. Une valeur égale à 1000 indique que seul le prédateur en question utilise cette proie.

Selon GODFRIAUX (1970), cité par QUINIOU (1978), il existe une corrélation entre la valeur de cet indice et le pourcentage de composition en nombre, des proies : lorsque, pour un aliment donné, deux ou plusieurs prédateurs ont des coefficients supérieurs à 100, on peut parler d'une compétition trophique importante entre ces espèces.

On a calculé cet indice sur le jeu des données précédemment présenté. Les résultats sont consignés dans le tableau 34.

Dans ce tableau, il n'apparaît pas de compétition interspécifique importante selon les critères numériques de GODFRIAUX.

Toutefois, si l'on considère les forts coefficients liés à l'Eperlan il apparaît que pour les proies "poissons", le Merlan, avec un coefficient de 136.30 et l'Eperlan (CI = 46.85), sont deux espèces potentiellement compétitrices. Les Mysidacés sont les proies de nombreux prédateurs, tous compétiteurs possibles pour cette espèce : l'Anchois (CI = 235.47), le Sprat (CI = 60.63), le Tcaud (CI = 59.44), le Merlan (CI = 52.53) et l'Eperlan (CI = 11.79).

Prédateur Proie	Flet	Gobie	Sole	Sprat	Eperlan	Tacaud	Merlan	Anchois	Motelle
<i>C. crangon</i>	0.01	3.43	0.28	0.01	7.88	<u>87.00</u>	2.24	0.00	<u>398.27</u>
Mysidacés	0.00	7.39	0.01	<u>60.63</u>	11.79	<u>59.44</u>	<u>52.53</u>	<u>235.47</u>	3.04
<i>Corophium</i>	0.53	12.73	<u>78.93</u>	<u>216.04</u>	0.51	6.85	0.09	<u>19.80</u>	0.23
Gammarés	0.05	5.25	0.01	0.00	3.02	8.50	<u>25.02</u>	0.11	<u>77.89</u>
<i>Nereis</i>	0.65	0.00	<u>5.26</u>	0.00	73.48	0.36	0.99	1.47	0.00
Poissons	0.01	0.00	0.01	0.04	46.85	<u>19.51</u>	<u>136.30</u>	0.00	0.86
Bivalves	329.41	0.05	48.00	0.10	0.00	0.02	0.00	0.04	0.00
Gastéropodes	0.01	0.00	0.01	17.85	0.00	0.01	0.00	205.19	0.00
Annélides	513.58	2.40	11.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00
Crustacés	0.11	0.00	1.79	1.75	0.00	11.86	0.00	47.75	22.20

**Tableau 34** : Coefficient d'indépendance de compétition de RICHARDS (1963) pour quelques espèces de l'estuaire externe de la Loire en juin 1983 (les chiffres soulignés correspondent aux espèces compétitrices potentielles de l'Eperlan pour une proie donnée).

Par contre, l'Eperlan est pratiquement le seul consommateur de Nereis (CI = 73.48). Au niveau de Crangon crangon, la Motelle (CI = 398.27), le Tacaud (CI = 87) et l'Eperlan (CI = 7.88) peuvent entrer en compétition.

MARCHAND (1981), en utilisant le coefficient d'indépendance le compétition du RICHARDS, a mis en évidence, pour l'Eperlan, les compétiteurs trophiques suivants :

En domaine polyhalin :

- le Bar pour Neomysis integer
- le Sprat pour le Copepode E. hirundoïdes

En domaine mésohalin :

- l'Épinoche pour E. hirundoïdes (en période de crues)
- le Sprat pour E. hirundoïdes (en période d'étiage)
- le Bar pour Neomysis integer

Ainsi, l'analyse que l'on a fait pour les prédateurs de l'estuaire externe complète les données de MARCHAND. L'indice de RICHARDS donne des résultats globalement identiques à ceux obtenus par Analyse Factorielle et précise, en les quantifiant, les liens de compétition alimentaire probable au sein de l'ichtyofaune de ce secteur à tendance marine prononcée.

Les axes de recherches restent toutefois ouverts pour compléter efficacement cette étude, aussi bien dans le temps que dans l'espace.

### 2.3 - Prédation

Peu de données existent concernant la prédation par d'autres animaux sur l'Eperlan.

Au niveau des poissons, on a vu que l'Eperlan était un prédateur pour son espèce (les adultes consomment des juvéniles du groupe 0). On suppose que l'Eperlan est la proie d'autres espèces ichtyophages comme l'Anguille ou le Bar mais on n'a encore pu confirmer cette hypothèse. Le Merlan consomme aussi vraisemblablement des jeunes Eperlans du groupe 0. Aucune donnée n'a pu être trouvée sur la prédation par les oiseaux.

### 2.4 - Parasitisme

#### 24.1 - Les espèces parasites

L'étude du parasitisme n'a porté que sur les espèces facilement détectables au cours des dissections des poissons : parasites externes, parasites de la cavité générale et du tractus digestif.

Quatre taxons parasites ont été identifiés chez l'Eperlan de Loire :

- une larve d'Ascaris : Histerothylacium aduncum (Ascaridida - famille Anisakidae), Nématode parasite au stade larvaire et au stade adulte.

Ces parasites ont été trouvés dans l'intestin et la cavité générale des Eperlans.

21 cas de parasitisme par H. aduncum ont été recensés (soit moins de 1 % de l'échantillon total). L'infestation par Eperlan est aussi très faible : de 1 à 4 parasites.

Ces parasites ont été trouvés aussi bien en estuaire externe qu'interne, surtout en hiver et printemps, et atteignent toutes les classes d'âge de la population d'Eperlans ;

- un Cestode, vraisemblablement Proteocephalus longicollis localisé dans l'intestin. 39 cas de parasitisme par ce Cestode ont été recensés (soit 1.70 % de l'échantillon total). Ce parasite est présent toute l'année, dans tout l'estuaire et atteint toutes les classes d'âge de la population d'Eperlan ;
- un Acanthocephale : Echinorhynchus laevis (= Pomphorhynchus laevis). Ces parasites ont été trouvés dans la partie inférieure de l'intestin. 21 cas d'infestation (soit moins de 1 % de l'échantillon total d'Eperlans) ont été recensés. L'infestation par poisson est faible : de 1 à 5 parasites. Ce parasite semble plus inféodé aux secteurs saumâtres de l'estuaire : il n'a jamais été identifié dans l'estuaire externe ;
- un Isopode Cymothoidae (non déterminé). 2 cas de parasitisme ont été relevés, l'Isopode étant accroché sur la face ventrale de l'Eperlan, en arrière de la bouche.

#### 24.2 - Comparaison avec d'autres populations

La population d'Eperlans de Loire semble peu atteinte par les parasites précédents par rapport à d'autres populations, comme celle de l'Elbe (JARLING, 1982). Par ailleurs, on n'a pas observé d'infestations pouvant entraîner une augmentation des mortalités, comme c'est parfois le cas chez certaines populations américaine (NEPSKY et DECHTIAR, 1972 ; MEYER, 1972 ; NEPSKY et al., 1978), atteintes, il est vrai par d'autres espèces de parasites.

Les parasites des poissons sont parfois utilisés comme marqueurs biologiques pour l'identification et la délimitation géographique des stocks (LARDEUX, 1981 ; SINDERMAN, 1983) et ont donné de bons résultats dans l'étude des populations d'Eperlans anadromes du Québec (FRECHET et al., 1983, b). Cependant, vu le faible taux de parasitisme de l'Eperlan de l'estuaire de la Loire, une telle prospection ne peut pas être envisagée. De plus, l'isolement géographique de l'Eperlan de Loire permet de supposer qu'il n'existe pas de mélanges de populations (on ne connaît pas de populations importantes indépendantes à proximité de l'estuaire) et que le stock ligérien est bien isolé.

### 3 - RESEAUX TROPHIQUES

La synthèse de l'ensemble des données analysées dans ce chapitre consiste à établir le réseau trophique organisé autour de l'Eperlan. Le tableau 35 présente un tel réseau en faisant le bilan des relations trophiques entre les diverses espèces concernées. Ici, l'Eperlan est choisi comme "espèce centrale" autour de laquelle on décrit un réseau trophique. Aussi, seules les proies consommées par l'Eperlan sont représentées dans le tableau. Les possibilités de compétitions intra-spécifique sont symbolisées par la colonne "Eperlan" dans le registre des prédateurs. Les compétitions inter-spécifiques probables sont données par les autres prédateurs. La taille des points est grossièrement proportionnelle à l'intensité de consommation. Les proies sont classées selon leur appartenance à un domaine bathymétrique précis (Pelagos : le Copépode E. hirundoides, le Sprat et les Mysidacées ; Suprabenthos : l'Eperlan, C. crangon, C. volutator, les Gammars et les Gobies ; le benthos : N. diversicolor), tandis que les prédateurs sont classés selon leur préférendum halin (mésohalin, polyhalin et euhalin).

Ce tableau est certes simplificateur car il ne fait pas apparaître les possibles variations temporelles et spatiales qui peuvent intervenir dans l'élaboration du réseau trophique. Par ailleurs, n'apparaissent pas ici les prédateurs de l'Eperlan.

On pourra consulter MARCHAND (1978, 1981) ou MARCHAND et al. (1983) qui apportent des nuances à ce schéma de base.

Quoiqu'il en soit, la description de ce réseau trophique devrait être complétée par des données quantitatives sur les flux énergétiques mis en jeu. Des études ultérieures devront donc être entreprises afin d'analyser ce problème et éventuellement aussi, d'approfondir celui de la prédation exercée sur l'Eperlan.

### CONCLUSION

L'étude de l'alimentation de l'Eperlan a permis de mettre en évidence son caractère "carnassier sélectif". En effet, ce prédateur, chasseur actif, ne s'attaque guère qu'à une dizaine de proies précises : Gammarus sp, C. crangon, C. volutator, Neomysis integer, Mesopodopsis slabberi, des Copépodes (E. hirundoides), N. diversicolor, et quelques téléostéens (Gobies sp, Sprattus sprattus, Eperlan).

L'Eperlan n'a pas de rythme alimentaire précis : il ne se nourrit que lorsque son estomac est presque vide et ingurgite alors, en une fois, la totalité de son bol alimentaire. Le nombre moyen de proies ingérées par repas est faible (2.41 en moyenne ; écart-type : 1.27), sauf lorsque ce poisson se nourrit de Copépodes.

Prédateur \ Proie	Bar		Epinoche	Eperlan		Gobie	Flet		Sole		Sprat	Anchois	Motelle	Tacaud	Merlan
	0	1+		0	1+		0	1+	0	1+					
<i>E. hirundoides</i>	■		■	■	■		■	■			■	■			
Sprat					■									■	■
Mysidacés		■		■	■	■	■			■	■	■	■	■	■
Eperlan		■			■									■	■
<i>C. crangon</i>	■	■		■	■	■			■	■			■	■	■
<i>C. volutator</i>	■	■		■	■	■	■	■	■	■	■	■		■	
Gammarés		■			■	■		■					■	■	■
Gobies		■			■									■	■
<i>N. diversicolor</i>					■		■	■	■						

**Tableau 35** : Réseau trophique organisé autour de l'Eperlan (la taille des points est proportionnelle à l'intensité de la consommation).

Les variations du régime alimentaire ont des sources étroitement imbriquées (âge du poisson, saison, lieu géographique ...). On peut toutefois mettre en évidence une différence qualitative entre le régime des poissons de moins de 100-110 mm qui se nourrissent le plus souvent de Copépodes et de Mysidacés, et les poissons plus grands. Ces derniers ont tous le même profil alimentaire qui varie peu selon les saisons ou le secteur géographique. Quelques différences apparaissent toutefois.

Ce régime, peu diversifié qualitativement et quantitativement peut être étudié sur la seule base d'observations en "présence-absence" des proies. La perte d'information due à cette simplification est négligeable dans l'analyse du régime alimentaire.

Au cours de sa croissance, l'Eperlan s'attaque à des proies de plus en plus grandes. On observe donc une relation [taille de la proie-taille du poisson].

D'un point de vue stratégique, l'Eperlan se nourrit des proies les plus nombreuses en un point donné de l'estuaire et à une saison donnée. Ces proies ont une valeur énergétique plus élevée l'été que l'hiver. Corrélativement, l'Eperlan se nourrit plus l'été que l'hiver. Ces deux phénomènes sont à mettre en relation avec la croissance (arrêt hivernal) et la maturation des gonades (stockage estivale des graisses).

Les compétitions inter et intra-spécifiques sont difficiles à mettre en évidence. Cependant, certaines espèces sont susceptibles d'être des compétiteurs de l'Eperlan : Le Merlan, le Tacaud, la Motelle entre autres, le sont par exemple dans l'estuaire externe, en été. L'Eperlan peut subir une certaine compétition intra-spécifique.

En Loire, l'Eperlan est peu parasité : 4 espèces ont été identifiées (macro-parasites), en faible proportion.

L'analyse du réseau trophique organisé autour de l'Eperlan montre que celui-ci est en relation avec une dizaine d'autres poissons de l'estuaire, tout au moins en ce qui concerne le partage des proies.

L'approche descriptive qui a été faite est une étape nécessaire dans la compréhension des mécanismes qui régissent le fonctionnement des réseaux trophiques dans lesquels l'Eperlan est impliqué. La suite logique d'une telle étude serait de mettre en évidence et de quantifier les transferts d'énergie qui interviennent au sein des diverses chaînes alimentaires et, à l'aide d'études comparables sur les autres espèces de l'estuaire, de tenter l'analyse du bilan énergétique de l'écosystème.

La biologie de l'Eperlan a été analysée au cours des chapitres précédents (croissance, reproduction, alimentation). Le chapitre suivant est donc la suite logique de ceux-ci puisqu'il présente une approche de la biologie des pêches de l'Eperlan par le biais de l'étude des mortalités et des problèmes de rendement.



CHAPITRE VII  
MORTALITES ET PRODUCTION

INTRODUCTION

- 1 - GENERALITES
- 2 - ESTIMATION DE LA MORTALITE TOTALE Z
- 3 - ESTIMATION DES MORTALITES NATURELLE ET PAR PECHE
- 4 - APPROCHE GROSSIERE DE L'EXPLOITATION DU STOCK  
D'EPERLANS DE LOIRE

CONCLUSION



# MORTALITES ET PRODUCTION

## INTRODUCTION

L'estimation de la mortalité est fondamentale dans la modélisation de la dynamique d'une population de poissons. En effet, le jeu combiné des mécanismes d'accroissement de la biomasse d'un stock (reproduction, croissance...) et des phénomènes qui ont une action négative sur cette biomasse (émigration, mortalités...) font évoluer le stock dans un sens ou dans l'autre. Ainsi, l'avenir d'un stock est essentiellement fonction de la variabilité du recrutement et des diverses causes de mortalité qui lui sont associées. De plus, si la population étudiée est exploitée commercialement, les calculs de mortalités deviennent cruciaux pour l'estimation de la production du stock, des calculs de rendements ou tout autre objectif souhaité en aménagement des pêches.

Dans ce chapitre, on discute pour l'Eperlan de Loire, les résultats de quelques méthodes d'estimation des mortalités parmi les plus utilisées en biologie des pêches et on introduit les résultats trouvés dans des modèles simples de dynamique des populations.

## 1 - GENERALITES

La mortalité totale peut se définir comme le nombre total d'individus disparaissant durant un laps de temps donné.

Elle peut être exprimée sous différentes formes (POSTEL, 1973) :

- l'espérance annuelle de mortalité, qui est l'espérance de mort d'un poisson pris individuellement au cours d'une année donnée (c'est aussi la fraction du stock qui mourra effectivement en cours d'année) ;
- le taux annuel de mortalité, qui est la fraction du stock présent en début d'année qui mourrait pour une cause donnée, si cette cause était seule en jeu ;
- le coefficient instantané de mortalité, que l'on exprime comme un taux instantané de variation. En effet, on admet très généralement que le nombre d'individus disparaissant durant un laps de temps donné est proportionnel au nombre de survivants. C'est-à-dire que la rapidité à laquelle l'effectif de la population décroît peut se mettre sous la forme :

$$dN/dt = - Z.N$$

où N est l'effectif de la population.  
 Z est une constante que l'on définit comme coefficient instantané de mortalité totale.

En biologie des pêches, ce modèle qui postule que le taux de mortalité Z est constant, est généralement admis en raison de sa bonne adéquation aux données et de sa simplicité, pour une première description du phénomène (à moins, bien évidemment, que la mortalité totale ne soit connue comme variant au cours du temps). Il s'applique chez les animaux d'un certain âge (en général ceux ayant franchi les stades larvaires, pour lesquels l'évolution des effectifs ne suit alors généralement pas ce type de loi).

En pratique, on s'intéresse essentiellement à cette forme d'expression de la mortalité, d'où on déduit différentes méthodes d'estimation selon les hypothèses qui leur sont sous-jacentes.

De l'égalité précédente, on tire :

$$N_t = N_0 \cdot \exp(-Z \cdot t)$$

$N_t$  = nombre de poissons survivants après t unités de temps  
 $N_0$  = nombre originel de poissons, au temps  $t = 0$   
 Z = taux instantané de mortalité (unité : temps).

Ainsi formulée, la mortalité doit être calculée par le suivi de toute une population de poissons (et non en considérant des individus séparément).

Le taux instantané de mortalité totale est donc un taux exponentiel de décroissance.

En réalité, Z est un taux instantané de mortalité totale apparente. "Totale" parce qu'il englobe toutes les causes de mortalités, "apparente" parce que les variations d'effectifs observées peuvent correspondre à des déplacements d'individus (émigrations ou immigrations) qui ne meurent pas mais entraînent (respectivement) des sur-estimations ou des sous-estimations des mortalités.

Un avantage des taux exponentiels est qu'ils peuvent être additionnés ou soustraits. Le biologiste des pêches a donc pris l'habitude de définir Z par deux composantes principales :

- F = taux instantané de mortalité par pêche ;
- M = taux instantané de mortalité naturelle (cause autres que la pêche : maladies, prédation, etc...)

et de poser :  $Z = M + F$

Bien entendu, si  $F = 0$ , on a  $Z = M$ , ce qui signifie que la mortalité totale et la mortalité naturelle ont même valeur (cas d'un stock inexploité).

Ainsi, en ce qui concerne les mortalités, le but poursuivi est double :

- estimer la valeur de  $Z$  ;
- décomposer, au besoin, la valeur estimée de  $Z$  en ses deux composantes  $M$  et  $F$ .

En première approximation,  $Z$  est supposé constant, tout au moins à partir d'un certain âge. Par exemple, la mortalité des jeunes poissons après la naissance est souvent très élevée, surtout chez les espèces à forte fécondité comme l'Eperlan. De même,  $M$  peut aussi varier chez les jeunes en fonction de leur plus grande vulnérabilité aux prédateurs, etc... Dans ces cas, on ne tient pas compte de ces âges dans l'estimation globale de  $Z$ . Malgré ces précautions,  $Z$  peut varier au cours du temps. Par exemple, la vulnérabilité aux engins de pêche n'est pas nécessairement identique d'un bout à l'autre de la phase exploitée. Dans ce cas,  $Z$  ne peut plus être estimé de façon globale, mais pour chaque période  $t-1$ ,  $t$  où il est supposé constant. A chacune de ces deux situations ( $Z$  constant ou non), correspondent des méthodes d'estimation que l'on peut ranger en deux catégories :

- les méthodes donnant une valeur globale de  $Z$ , calculée sur l'ensemble des groupes d'âge de la population étudiée ;
- les méthodes donnant des taux de mortalité courant pour une ou plusieurs classe d'âges sur une période  $t-1$ ,  $t$ .

Cette deuxième catégorie de méthodes englobe par exemple l'Analyse des Cohortes (POPE, 1972), outil de gestion puissant mais qui nécessite la connaissance du niveau des captures totales pour chaque période analysée. Dans le cas de l'Eperlan de Loire, en l'absence de telles données, on s'est limité à l'estimation globale de coefficients de mortalité  $M$  et  $F$ . Bien évidemment, les valeurs calculées sont plus grossières et ne sont pas modulées par périodes temporelles. On suppose donc  $Z$  constant, au moins sur une période donnée de la vie de l'Eperlan.

Les méthodes donnant une valeur moyenne globale de  $Z$  supposent l'adoption d'hypothèses parfois restrictives. La précision des calculs peut en être affectée : ce que l'on gagne en simplicité, on le perd en précision ! Une ébauche de calculs annuels de  $Z$  (entre les âges  $t$  et  $t+1$ ) a toutefois été entreprise à l'aide du suivi des abondances des classes d'âge observées sur les histogrammes des longueurs

## 2 - ESTIMATION DE LA MORTALITE TOTALE $Z$

Nombre de méthodes ont été proposées pour le calcul d'un  $Z$  global. On pourra consulter GULLAND (1969), RICKER (1975), PAULY (1982 a, 1984) ou JONES (1984) qui analysent les plus couramment utilisées en biologie des pêches.

D'un point de vue écologique, Z calculé de façon globale est équivalent à l'inverse de l'âge moyen des poissons dans la population (calculé à partir de l'âge pour lequel Z peut être considéré comme plus ou moins constant) et donc, comme le montre ALLEN (1971) égal à leur taux de renouvellement ("turnover rate"), c'est-à-dire au rapport production-biomasse (rapport P/B) qu'il est parfois difficile d'estimer correctement par les diverses méthodes qui ont été proposées à cette fin.

Pour l'Eperlan de Loire, en raison de l'absence de données de capture et d'effort pour estimer Z (par des techniques comme l'analyse des cohortes) et de l'impossibilité d'effectuer des marquages, seule l'étude (directe ou indirecte) des structures d'âge (ou de taille) peut être utilisée. On a d'ailleurs appliqué la méthode décrite par PAULY (1982, b), que l'on présente dans le paragraphe 1.2 et on a comparé les résultats à des méthodes plus simples d'estimation, que l'on présente dans le paragraphe 1.1.

### 2.1 - Quelques méthodes simples d'estimation de Z

La méthode la plus simple consiste à calculer Z en faisant le rapport des abondances moyennes entre deux périodes (t, t+1)

$$Z(t, t+1) = \text{Log}(N_t/N_{t+1}).$$

On peut ainsi calculer les coefficients instantanés de mortalité totale pour différentes paires d'années et de groupes d'âge. Puis, s'il n'y a pas de différences systématiques appréciables entre les années ou les âges, on peut estimer une mortalité totale moyenne. De tels calculs supposent par exemple, d'avoir des histogrammes de longueurs représentatifs des effectifs réels des groupes d'âges dans la population. Compte tenu de cette contrainte d'échantillonnage, les calculs menés de cette façon pour l'Eperlan de Loire seront donc à considérer avec précautions.

D'autres méthodes d'estimation font appel à des formules synthétiques ou empiriques.

Des formules simples d'estimation de Z ont ainsi été proposées par de nombreux auteurs. A condition de satisfaire aux hypothèses de départ des calculs, il peut être intéressant de comparer les résultats qu'elles fournissent. Dans le cas de l'Eperlan de Loire, on a utilisé certaines de ces formules pour comparer leurs résultats numériques à celui fournit par la méthode de PAULY (1982, b) qui a été utilisée.

Les formules simples font souvent appel à des calculs de longueur (ou d'âge) de plein recrutement ( $L_c$ ) à partir de laquelle on détermine la longueur (ou l'âge) moyen ( $\bar{L}$ ) de la population. Parmi celles-ci, on peut citer la formule de BEVERTON et HOLT (1956) :  $Z = K(L_\infty - \bar{L}) / (\bar{L} - L_c)$  (K et  $L_\infty$  sont les coefficients de l'équation de von Bertalanffy) qui semble être la plus robuste vis-à-vis des facteurs de variabilité entrant dans l'expression des calculs (variabilité liée essentiellement à la croissance). On pourra d'ailleurs consulter LAUREC et MESNIL (1985) qui analysent l'effet des diverses sources de variabilité pouvant entrer dans le calcul

de Z par cette formule ainsi que les hypothèses sous-jacentes à son utilisation.

D'autres formules du même type ont été proposées (SSENTONGO et LARKIN, 1973 ; POWEL, 1979) mais ont été critiquées par HOENIG et al. (1983) qui ont d'ailleurs donné un nouvel estimateur de Z (basé sur le calcul de la longueur médiane).

Certaines des formules précédentes peuvent être exprimées non plus sur la base des longueurs mais des poids (BEVERTON et HOLT, 1957 ; GULLAND, 1969 ; PAULY, 1984...).

Des formules existent, faisant appel aux données de longévité (formule empirique de HOENIG, 1984) ou d'âges maximum observés dans un échantillon (HOENIG et LAWING, 1982, 1983).

D'autres méthodes sont basées sur l'estimation simultanée de Z et K (méthode de SAILA et LOUGH, 1981 par exemple) ou du rapport Z/K (BEVERTON et HOLT, 1956 ; POWEL, 1979).

Toutes les méthodes font souvent appel à des hypothèses de départ assez restrictives. Dans le cas de l'Eperlan de Loire, certaines de ces méthodes (pour lesquelles les hypothèses étaient remplies) ont été utilisées et leurs résultats comparés à la méthode suivante, plus fine, décrite par PAULY (1982).

## 2.2 - Une méthode basée sur les techniques de régression linéaire appliquée aux données d'histogramme de longueur : celle de PAULY (1982)

### 22.1 - Théorie

La méthode de PAULY dérive des méthodes classiques d'estimation de Z par construction de "courbes de capture" ("catch curves" des Anglo-saxons). Il s'agit alors d'établir la liaison entre le logarithme du nombre de poissons d'un âge donné (Nt) avec leur âge (t), selon la relation  $\text{Log}(Nt) = a - Z.t$  (Nt = nombre de poissons d'âge t totalement recrutés et vulnérables). Z peut alors se calculer par des méthodes de régression linéaire.

CHAPMAN et ROBSON (1960), ROBSON et CHAPMAN (1961) ainsi que RICKER (1975) ont montré comment obtenir de telles relations.

Les hypothèses de départ pour de tels calculs sont :

- que Z soit le même pour tous les groupes d'âges incriminés ;
- que tous les groupes d'âges utilisés aient été recrutés avec la même abondance (ou que les fluctuations du recrutement aient été faibles et aléatoires) ;
- que tous les groupes d'âge soient vulnérables de la même façon à l'engin d'échantillonnage ;
- que l'échantillon soit suffisamment grand et englobe suffisamment de groupes d'âges pour représenter la structure "moyenne" de la population durant une période donnée.

PAULY (1982, b) a étendu cette méthode à l'étude des histogrammes de longueur. On estime alors pour chaque classe  $i$  (d'effectif  $N_i$ ) de l'histogramme, son âge relatif (calculé en supposant une croissance de type von Bertalanffy) :

$$t_i = [\text{Log}(1 - (L_i / L_\infty))] / (-K)$$

(L'âge est dit relatif car  $Z$  étant estimé par une pente,  $t_0$  peut être fixé à 0. Les calculs ne sont pas modifiés par ce changement).

On se ramène donc à un problème du type précédent.

La méthode de PAULY suppose donc connus les paramètres de croissance  $K$  et  $L_\infty$ . En ce sens elle se rapproche donc de la méthode de JONES (1981) qui permet d'estimer  $Z/K$  connaissant  $L_\infty$ .

L'estimation de  $Z$  à partir des histogrammes de longueur se fait en trois étapes :

1- Construire un histogramme "moyen" de la population.

Afin de lisser les irrégularités dues aux pics de recrutements (on additionne alors les histogrammes mensuels sur une période d'un an). Ces histogrammes sont d'ailleurs convertis en pourcentages afin de ne pas privilégier les échantillons numériquement les plus importants.

2- Construire la courbe de capture  $\text{Log } N_i = f(t_i)$ .

Les valeurs  $N_i$  sont cependant modifiées en  $N_i / \Delta t_i$  afin de corriger le biais introduit par le fait que les poissons les plus âgés mettent plus de temps à passer d'une classe de taille à une autre que les poissons les plus jeunes (la croissance n'est pas linéaire : le taux de croissance diminue avec l'âge). Ce biais, s'il n'est pas corrigé, tend à surestimer le nombre de "groupes d'âges" parmi les classes de taille les plus grandes. PAULY (1984) donne le détail des calculs correspondants.

3- Choix des points pour la régression.

La courbe des prises est donc de la forme :  
 $\text{Log } (N / \Delta t) = a - Z.t$  où  $\Delta t$  représente le temps mis par un poisson pour passer d'une classe de taille à l'autre.

Le choix des points pour le calcul de  $Z$  repose sur deux principes :

- les points "ascendants" de la partie gauche du graphique doivent être écartés car ils correspondent aux animaux mal échantillonnés ou incomplètement recrutés ;

- les longueurs proches de  $L_{\infty}$  donnent des calculs d'âges relatifs très grands (donc impossibles). Ces points doivent aussi être écartés.

PAULY (1984) suggère d'ailleurs quelques critères pratiques de sélection des points sur la base des deux principes précédents.

## 22.2 - Résultats pour l'Eperlan de Loire

### a - Vérification des hypothèses de départ

#### \* Z constant d'un groupe d'âge à l'autre :

C'est vraisemblablement l'hypothèse la plus restrictive. Il semble évident que la mortalité des jeunes soit plus élevée. On ne tiendra donc pas compte de ces âges dans le calcul de la régression et on ne retiendra que les points au dessus d'un certain seuil, où Z est supposé constant. Ce seuil, pour l'Eperlan de Loire, a été fixé à 1 an.

\* Recrutement constant (ou tout au moins, aléatoire, de faible variation).

Bien que ceci soit difficile à mettre en évidence, le fait de ne pas avoir, dans l'échantillon utilisé, une cohorte dont l'importance numérique est manifestement plus grande que les autres, tend à conforter le fait que le recrutement de l'Eperlan ait été relativement constant, tout au moins au niveau des cohortes incriminées dans le calcul de Z.

#### \* Groupes d'âges vulnérables de la même façon :

En raison de l'homogénéité comportementale du stock d'Eperlans de Loire (au moins pour les individus de plus de 1 an environ), on peut admettre l'hypothèse d'équi-vulnérabilité de tous les groupes d'âge.

\* Représentation correcte de la structure "moyenne" de la population : ceci a pu être obtenu en sommant les histogrammes mensuels entre avril 1981 et octobre 1982.

### b - Résultats des calculs

La figure 122 donne la représentation graphique des calculs obtenus par le programme ELEFAN II (PAULY et al., 1981) qui met en oeuvre un algorithme similaire à ce qui a été détaillé précédemment. Les échantillons ayant servi à l'élaboration de cette droite sont les mêmes que ceux utilisés dans l'estimation des paramètres de croissance par ELEFAN I. Les points pris en compte dans la régression sont les carrés noirs.

On trouve :

$$Z = 2.52 \text{ (écart-type : 0.16)}$$

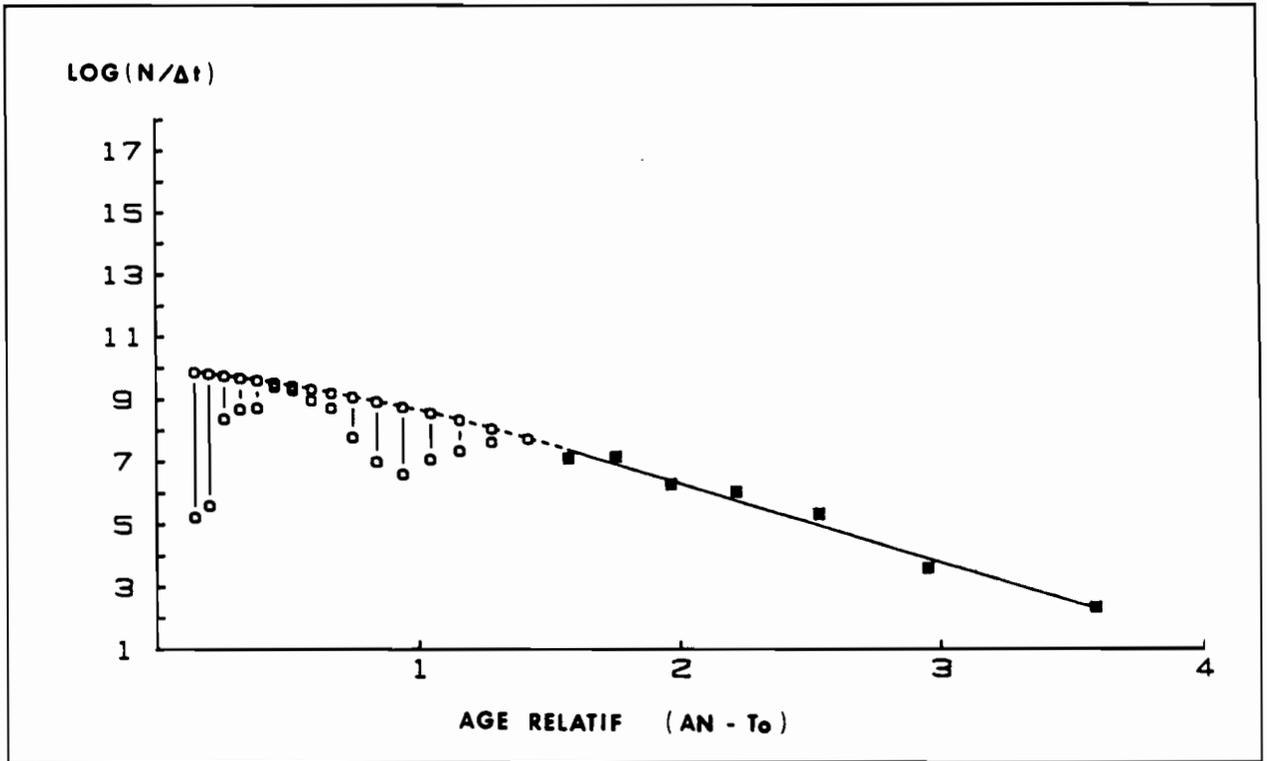


Figure 122 : Estimation de Z : "courbe de capture" obtenue pour l'Eperlan de Loire, à l'aide des histogrammes de longueur.

Méthode de PAULY

Programme ELEFAN

2.3 - Comparaison de différentes méthodes

La valeur obtenue par la méthode de PAULY a été comparée aux valeurs calculées à l'aide de quelques méthodes simples présentées précédemment. Les résultats sont donnés dans le tableau suivant :

Formule <b>PAULY</b>	Z (variance) <b>2.52 (0.15)</b>
<b>BEVERTON et HOLT (1956)</b>	2.26 (0.25)
<b>HOENIG (1984)</b>	1.08
<b>HOENIG et LAWING (1983)</b>	2.30 (0.10)
<b>Suivi annuel des groupes d'âge</b>	Z 0.1 = 1.93 (0.50) Z 1.2 = 1.40 (0.50) Z 2.3 = 1.92 (0.10)  Z moyen = 1.66 (0.52)

On constate que la formule de BEVERTON et HOLT donne un résultat similaire à la méthode de PAULY. La formule empirique de HOENIG (calculée à l'aide de la longévité moyenne de la population) fournit une valeur faible mais, compte tenu de la méthode, cette valeur ne peut être que très grossière. Aussi, est-elle difficilement comparable aux autres. La méthode de HOENIG et LAWING (qui fait appel aux âges maximum observés dans un échantillon) donne une valeur proche de celle obtenue par la méthode de PAULY. Quant au suivi annuel des groupes d'âges, les valeurs calculées restent plus faibles, en moyenne, à celles obtenues par les méthodes précédentes. Cependant, vue leur variance, ces valeurs ne peuvent pas être distinguées entre elles. On peut donc considérer que d'une classe d'âge à l'autre, la mortalité reste (en première approximation) constante et que son niveau ne diffère pas significativement de la valeur obtenue par la méthode de PAULY. D'autre part, compte tenu des erreurs d'échantillonnage (l'estimation des abondances des classes d'âge étant très délicates), les chiffres annoncés dans le calcul des Z de chaque groupe d'âge sont à prendre avec circonspection.

Aussi, en première approche, la valeur de  $Z = 2.52$  obtenue par la méthode de PAULY sera adoptée pour l'Eperlan de Loire.

**3 - ESTIMATION DES MORTALITES NATURELLE (M) ET PAR PECHE (F)**

**3.1 - Mortalité naturelle M**

L'estimation de la mortalité naturelle est généralement difficile à obtenir. Plusieurs méthodes existent, dont certaines n'ont pas pu être mises en oeuvre pour l'Eperlan de Loire par manque de données adéquates. Par exemple :

- les méthodes utilisant les données d'effort de pêche et de mortalités Z correspondantes comme celle de BEVERTON et HOLT (1956). RICKER (1975) analyse ces méthodes ;
- la méthode de MUNRO (1984) qui suppose parfaitement connue la courbe de sélectivité de l'engin de capture ;
- les méthodes basées sur l'estimation du rapport Captures/Biomasse ;
- les méthodes basées sur l'utilisation des marquages ;
- la méthode de CSIRKE et CADDY (1983) qui suppose connues les données de rendement annuel de la pêcherie ou le taux des captures.

On a donc utilisé des formules empiriques, dont le bien fondé remonte à BEVERTON et HOLT (1959).

Parmi celles-ci, PAULY (1982, a) a montré que :

$$\text{Log } M = -0.0066 - 0.279 \cdot \text{Log } L_{\infty} + 0.6543 \cdot \text{Log } K + 0.4634 \cdot \text{Log } T$$

où Log est le logarithme décimal,  $L_{\infty}$  (en cm) et K les paramètres de l'équation de von Bertalanffy et T la température (°C) environnementale moyenne du stock étudié.

Pour l'Eperlan de Loire, on trouve :

$$M = 0.98$$

en ayant pris les valeurs de  $L_{\infty}$  et K calculées par ELEFAN I ( $L_{\infty} = 26.75$  cm,  $K = 0.675$ ) et  $T = 12^{\circ}5$ .

Par ailleurs, RIKHTER et EFANOV (1976) ont montré que :

$$M = 1.521 / (t_m^{0.72} - 0.155)$$

où  $t_m$  est l'âge auquel 50 % de la population est mature (âge de première maturité sexuelle).

Avec cette formule et  $t_m = 1$  an, on trouve, pour l'Eperlan de Loire :

$$M = 1.8$$

On remarque donc que ces formules empiriques ne donnent pas les mêmes résultats. La formule de PAULY semble cependant plus réaliste dans le sens où elle intègre les paramètres de croissance de l'Eperlan. PAULY (1982, b) indique d'ailleurs que sa méthode fournit des estimations "raisonnables", c'est-à-dire ne s'éloignant pas des véritables valeurs. Dans un premier temps, on retiendra donc la valeur de 0.98 pour M. Toutefois, il est connu que la mortalité naturelle varie avec l'âge du poisson et vraisemblablement avec l'abondance des prédateurs. Aussi, cette valeur de M ne doit être considérée que comme une première approche, calculée sous des conditions environnementales "moyennes".

### 3.2 - Mortalité par pêche F

L'Eperlan n'est pas une espèce exploitée commercialement. Elle subit toutefois l'influence de la pêche en entrant dans les prises accessoires de nombreux engins, dont les chaluts à crevettes semblent être les plus meurtriers. Il n'est donc pas inutile d'estimer cette mortalité.

De nombreuses méthodes d'estimation de F sont disponibles. Parmi celles-ci, l'étude des marquages-recaptures, la méthode de l'aire balayée (GULLAND, 1969) ou l'analyse des cohortes n'ont pas pu être mises en oeuvre pour l'Eperlan de Loire.

Reste donc la simple approximation :

$$F = Z - M$$

Puisque l'incertitude sur M semble grande, il en sera de même de la valeur de F. Ainsi calculé, F vaut :

$$F = 2.52 - 0.98 = 1.54$$

Cette valeur de F est, bien sûr, globale. En fait, la mortalité par pêche est saisonnière. En effet, les plus grandes quantités d'Eperlans pêchés le sont en été, au cours de la pêche crevettière (en été) où l'ensemble des classes d'âge est touché. Durant cette même période, la pêche aux appâts, en estuaire interne, atteint plus particulièrement le groupe 0.

Dans une moindre mesure, les reproducteurs peuvent subir une certaine mortalité par pêche sur le lieu de leurs frayères (captures accessoires des nasses à Lamproies).

**4 - APPROCHE GROSSIERE DE L'EXPLOITATION DU STOCK DE  
L'EPERLAN DE LOIRE**

**4.1 - Taux d'exploitation**

Le taux d'exploitation (E) est calculé comme :

$$E = F/Z = F/(F + M)$$

Pour l'Eperlan de Loire, E vaut donc 0.611, or, d'après GULLAND (1971), la valeur de F qui optimise le rendement du stock doit être égal à M. (Le stock est alors exploité de façon optimale).

Ce qui signifie que le taux d'exploitation équilibré vaut :

$$E \text{ opt.} = F/(F + M) = 0.5$$

Puisque  $E = 0.61$ , on peut dire que l'Eperlan, en Loire, subit une relativement forte mortalité par pêche. En ce sens, le stock peut être considéré comme légèrement surexploité.

**4.2 - Equations de rendement**

**42.1 - Modèle utilisé : BEVERTON et HOLT**

Puisqu'on connaît les différents paramètres de base intéressant la population d'Eperlans de Loire (croissance, mortalités...), il est possible de les utiliser dans divers modèles mathématiques afin d'observer l'évolution possible du stock en fonction des variations probables des paramètres d'exploitation (taille ou âge de recrutement, mortalité par pêche...).

Une façon simple de procéder consiste à utiliser les équations de rendement qui donnent, pour un niveau d'exploitation donné du stock (c'est-à-dire, pour une valeur donnée de la mortalité par pêche et une taille (ou un âge) à la première capture donnée), la biomasse que peut fournir une recrue.

Les équations dérivent de modèles de dynamiques dont les plus usités sont ceux de BEVERTON et HOLT (1957) et RICKER (1958). De tels modèles sont dits analytiques (ou structuraux) car ils décrivent l'état et l'évolution d'un stock en analysant les processus d'accroissement (recrutement, croissance...) et de diminution (mortalités...) de celui-ci.

On les oppose aux modèles globaux comme ceux de SCHAEFER (1954), GARROD (1969), FOX (1970), PELLA et TOMLINSON (1969), etc... qui indiquent simplement les variations et la biomasse globale du stock en réponse à celles de l'effort de pêche. Faute de données sur l'effort de pêche appliqué à l'Eperlan de Loire et les biomasses totales capturées, l'approche proposée par les modèles globaux n'a pas été utilisée.

L'approche structurale qui a été envisagée pour l'Eperlan de Loire reste toutefois très grossière. En effet, seul le modèle de type BEVERTON et HOLT a été utilisé. Le modèle de RICKER, qui s'écarte moins de la réalité biologique que le précédent, permet de meilleures estimations des rendements en

fonction de la mortalité due à la pêche et de l'âge à première capture. Cette méthode ne fait de plus aucune hypothèse sur le type de courbe de croissance de l'espèce étudiée et permet la modulation des mortalités selon des intervalles de temps où elles sont supposées constantes. Elle nécessite toutefois des échantillonnages précis et nombreux, de même que la connaissance des vecteurs mortalités.

On a vu que pour l'Eperlan, il n'a pas été possible d'obtenir des données aussi fines par décomposition du temps en intervalles (les plus nombreux possibles) où les mortalités sont supposées constantes. Aussi, malgré sa souplesse d'utilisation et les avantages évidents du modèle de RICKER, ce dernier n'a pas été utilisé.

Le modèle de BEVERTON et HOLT, que l'on a retenu, permet, avec des données biologiques moins nombreuses et plus grossières, une première approximation des prévisions des rendements. En effet, on suppose, dans ce cas, que les paramètres ne changent pas d'une année à l'autre et qu'ils sont identiques pour toutes les classes d'âge (M constant, recrutement constant, stabilité dans le temps du schéma de croissance). Le modèle suppose que la croissance pondérale suit une loi de von Bertalanffy et qu'elle est, de plus, isométrique. Comme l'isométrie n'est pas vérifiée pour l'Eperlan de Loire (coefficient b de la relation taille-poids différent de 3), on a utilisé les modifications de JONES (1957) au modèle de base, qui intègrent l'allométrie de croissance.

Ainsi, on obtient une équation de rendement (voir par exemple LE GUEN, 1971, pour le détail des calculs) qui comporte deux paramètres sur lesquels on peut intervenir :

- le coefficient de mortalité par pêche F (qui dépend de l'effort de pêche f (hypothèse la plus simple)) ;
- l'âge  $t_c$  (ou la longueur  $L_c$ ) à la première capture.

On peut faire alors varier simultanément F et  $t_c$  et calculer, pour chaque couple (F,  $t_c$ ) le rendement par recrue correspondant. Une infinité de couple (F,  $t_c$ ) mène au même rendement. Il est d'usage, sur un graphique donnant pour chaque combinaison (F,  $t_c$ ) le rendement correspondant, de relier ces points par une ligne : l'isoplète de rendement. On peut ainsi faire figurer sur le graphique plusieurs isoplètes correspondant à des rendements déterminés. Comme le souligne LAUREC (1979), "le tracé des isoplètes facilitera la perception visuelle, de même que les lignes de niveau sur une carte rendent compte du relief".

Les isoplètes de rendement par recrue tracées dans le plan (F,  $t_c$ ) permettent de percevoir rapidement le régime d'exploitation du stock et son devenir par modification de F et/ou de  $t_c$ .

On trouvera dans LAUREC (1979), un exposé détaillé des divers modèles de dynamique des populations exploitées (globaux et structuraux), donc une analyse fouillée du concept de rendement par recrue et des principes qui le soutend. LE GUEN (1971) donne une analyse détaillée de l'application des équations de rendement à l'étude de la dynamique d'un stock de

poissons tropicaux (dérivation des formules et calculs correspondants). L'analyse des équations de rendement faite par ces deux auteurs a servi de trame de base à l'étude de celles de l'Eperlan de Loire. On s'y reportera donc pour obtenir une présentation plus complète du problème et la bibliographie importante qui y est liée. A ce propos, l'article de GOHIN et LAUREC (1981) fait une mise au point récente des problèmes du calcul de rendements.

#### 42.2 - Résultats pour l'Eperlan de Loire

On a mis au point un programme de calcul des équations de rendement que l'on a appliqué séparément à la population des mâles et des femelles puisque la croissance de ces deux groupes est différente.

Les valeurs des paramètres en entrée du modèle ( $K$ ,  $t_0$ ,  $W$ , etc...) correspondent à celles précédemment calculées pour ces deux catégories.

En raison de l'imprécision des calculs des coefficients de mortalités naturelles  $M$ , trois cas ont été envisagés : d'une part, le cas où  $M = 0.98$  et d'autre part, deux cas extrêmes où  $M$  est très faible (0.5) puis très fort (1.5). A chacun de ces trois cas correspondent des diagrammes généraux de rendement différents. Ces rendements ont été calculés en grammes pour une recrue de 0.4 an.

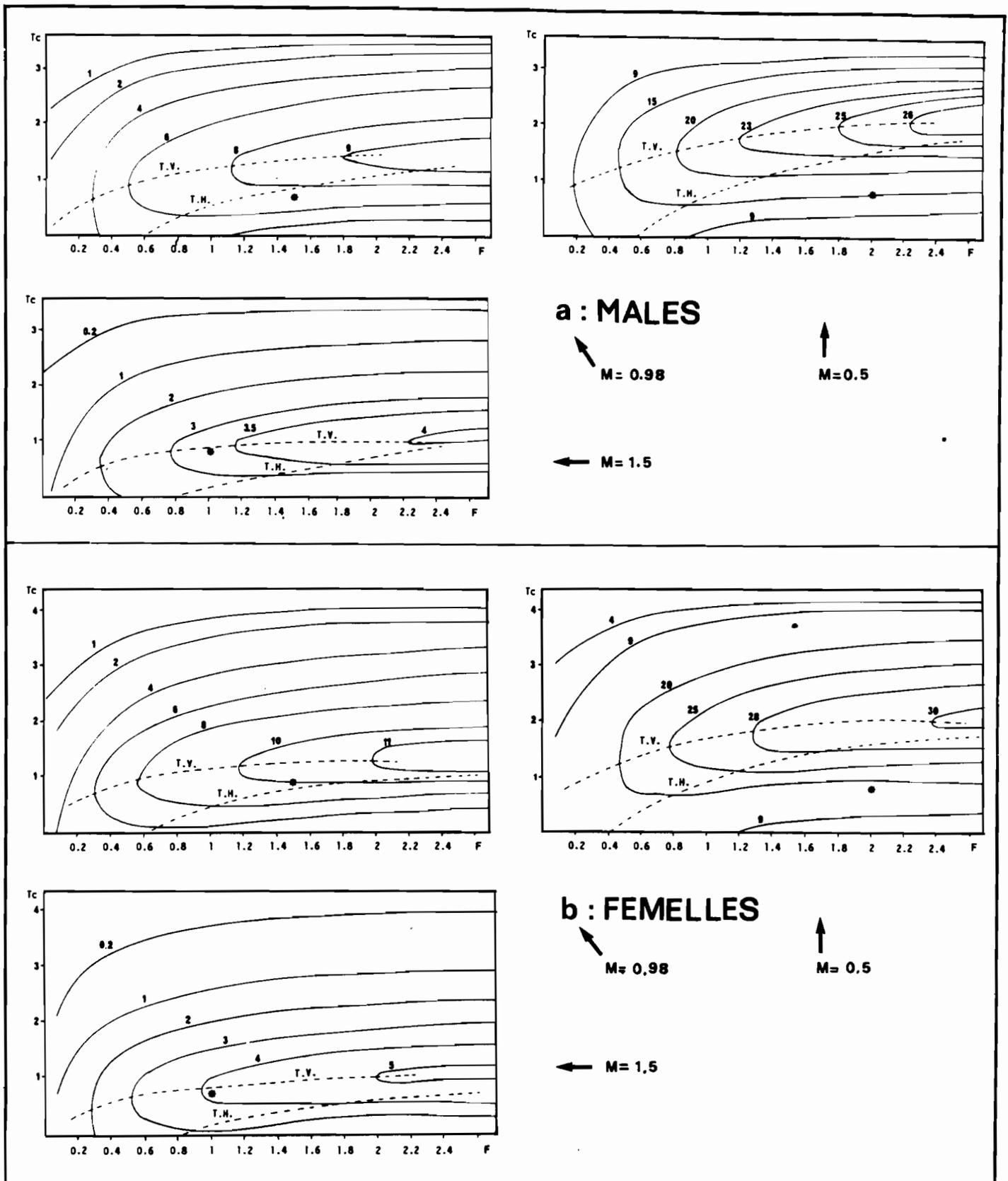
La figure 123 (a, b) présente, pour les mâles et les femelles respectivement, les valeurs du rendement par recrue trouvées en fonction de  $F$  et  $t_c$  (en année) pour les trois valeurs de  $M$  choisies. Sur cette figure sont aussi portés le lieu des tangentes horizontales (T.H.) correspondant au maximum de production pour un âge de première capture  $t_c$  donné, et le lieu des tangentes verticales (T.V.) correspondant au maximum de production pour une mortalité par pêche  $F$  donnée. La situation du stock d'Eperlans (représenté par un astérisque) est également indiquée sur chaque dessin. L'âge de première capture a été estimé à environ 0.5 an, ce qui correspond à l'entrée des juvéniles sur la pêcherie de crevettes.

De l'examen des courbes de rendement, il résulte qu'une augmentation de l'effort de pêche (à  $t_c$  constant) n'accroîtrait pas la production (les isoplètes sont aplaties dans le sens horizontal).

Si l'effort de pêche reste constant, une augmentation de  $t_c$  peut entraîner une très légère augmentation des rendements, sauf pour les valeurs  $M = 1.5$  où il y aurait une baisse des rendements (la situation ( $F$ ,  $t_c$ ) actuelle étant sur la courbe de maximum de production à  $F$  donné).

#### 42.3 - Conclusion sur les équations de rendement

Le modèle de BEVERTON et HOLT met donc en évidence l'influence des tailles à la première capture et de la mortalité due à la pêche sur les rendements. Les diagrammes ( $F$ ,  $t_c$ ) permettent donc des prévisions de production quel que soit la technique de pêche utilisée. On peut, de plus, analyser simultanément plusieurs pêcheries (ou regarder l'évolution annuelle de la pêcherie si  $F$  ou  $t_c$  varie d'une



**Figure 123 : Isoplètes de rendement par recrue pour l'Eperlan de Loire.**

a - mâles.

b - femelles.

(T.H. : lieu des tangentes horizontales ;

T.V. : lieu des tangentes verticales ;

\* : situation de l'estuaire de la Loire).

année à l'autre). Malheureusement, l'élégance du modèle masque certaines réalités biologiques : ainsi, on a vu la difficulté d'emploi du coefficient de mortalité naturelle  $M$  qui varie avec l'âge des Eperlans et dont la valeur moyenne reste délicate à estimer. De plus, le modèle de BEVERTON et HOLT n'est peut être pas bien adapté à la gestion de pêcheries temporaires (les captures d'Eperlans sont saisonnières) dans le sens où il ne permet pas de prévoir l'influence des dates d'ouverture et de fermeture de la pêcherie pendant certaines périodes de l'année ( $F$  varie dans l'année, et n'est donc pas distribué uniformément pour l'Eperlan).

Toutefois, malgré ces inconvénients, la méthode permet une approche grossière de l'état du stock d'Eperlans, en l'absence de données plus précises. On remarque ainsi que l'Eperlan, bien que non pêché commercialement, entre dans les prises accessoires de pêcheries exploitées et que, en considérant un âge de première capture de 0.5 an, est pratiquement au niveau de son rendement maximal pour un effort de pêche donné.

#### 4.3 - Modèle autorégénérant

On a précédemment examiné la pêcherie d'Eperlans en admettant un stock en état d'équilibre et un recrutement constant.

Il peut être plus judicieux de raisonner en considérant le recrutement comme incontrôlable c'est-à-dire, comme le souligne LAUREC (1977, a), indépendant de la taille du stock parental.

En effet, l'analyse précédente (modèle de BEVERTON et HOLT), en supposant le recrutement constant, permet de résoudre le problème de surexploitation du stock, liée à la croissance pondérale des poissons. Cependant, le recrutement peut être affecté par la raréfaction du stock (surexploitation liée au recrutement). La formulation d'une relation stock-recrutement devient alors nécessaire bien que la variabilité naturelle du recrutement vienne compliquer le problème.

Intégrer une relation stock-recrutement à l'analyse de la phase recrutée conduit à élaborer un modèle autorégénérant.

On dispose, pour l'Eperlan de Loire, d'un modèle décrivant la phase recrutée (modèle de BEVERTON et HOLT). On va lui associer une relation simple stock-recrue introduite par LE GUEN (1971) : la fécondité par recrue.

##### 43.1 - Fécondité par recrue

La notion de fécondité théorique par recrue permet d'aborder le problème de la relation oeufs-recrues.

La fécondité d'un stock est égale à la somme des fécondités individuelles. En agissant sur le stock, la pêche modifie donc non seulement sa structure démographique mais encore sa fécondité théorique. On admet, en première approximation, que la fécondité individuelle reste indépendante de la taille du stock. Dans ce cas, la fécondité théorique d'une classe d'âge tout au long de son existence est égale à celle de toutes les classes d'âge présentes dans la pêcherie au cours d'une année. En reprenant les notations de LAUREC et LE GUEN (1981), la fécondité (BF) développée par une cohorte au long de son

existence est donnée par :

$$BF = \sum_{i=1}^n N(t_i).W(t_i).SR(t_i).O(t_i)$$

où :

- $t_i$  = les instants où ont lieu les pontes (il y a, au total, n pontes)
- $N(t)$  = effectif au temps t
- $W(t)$  = le poids individuel
- $SR(t)$  = le sex-ratio, si l'on a pas déjà limité l'étude aux femelles
- $O(t)$  = coefficient traduisant l'état de maturité de la cohorte (lié, par exemple, au rapport gonado-somatique)

BF est la biomasse féconde (ou fécondité totale) c'est à dire le poids des femelles sexuellement mures au moment de la ponte.

Remarque : dans le cas de l'Eperlan de Loire, on a vu que la ponte était relativement peu étalée dans le temps. Les instants  $t_i$  sont donc ponctuels et il n'y a pas besoin de considérer des périodes de ponte ( $t_i - t_{i+1}$ ) sur lesquelles on est obligé de procéder par des calculs d'intégrales pour estimer BF.

On montre que l'on peut donner les formules explicitant BF, dans le cadre des modèles de dynamique classique. Ainsi, dans le cadre du modèle de BEVERTON et HOLT, si l'âge de première reproduction est  $t_f$ , supposé supérieur à  $t_c$ , si SR est constant de même que tous les paramètres, la fécondité totale est donnée par :

$$BF = SR.W_{\infty} .R.exp[-M.(t_f - t_r) - F.(t_f - t_c)]. \left[ \sum_{n=0}^3 \Omega_n \cdot Exp(-n.K.(t_f - t_0)) / Z + nK \right]$$

où :

$$R = \text{recrutement}$$

$$\Omega_0 = 1, \quad \Omega_1 = -3, \quad \Omega_2 = 3 \text{ et } \Omega_3 = -1$$

R étant généralement inconnu, on raisonne en termes de fécondité par recrue (BF/R).

La fécondité théorique par recrue peut être exprimée en pourcentage par rapport à celle d'un stock vierge (non exploité). Elle permet de prédire, pour divers régimes d'exploitations ( $F, t_c$ ), le niveau du potentiel de ponte du stock. Ainsi, sans même faire appel à une relation stock-recrutement précise qui peut être très difficile à déterminer, on peut, par le concept de fécondité relative par recrue, étudier les modifications du potentiel de ponte du stock en fonction de  $F$  et  $t_c$ , et savoir que certaines formes d'exploitations peuvent faire chuter, de façon irréversible, la fécondité. Le cas extrême consiste à prélever le stock avant que celui-ci ait assuré son renouvellement ( $t_c$  inférieur à l'âge de première maturité et grande valeur de  $F$ ).

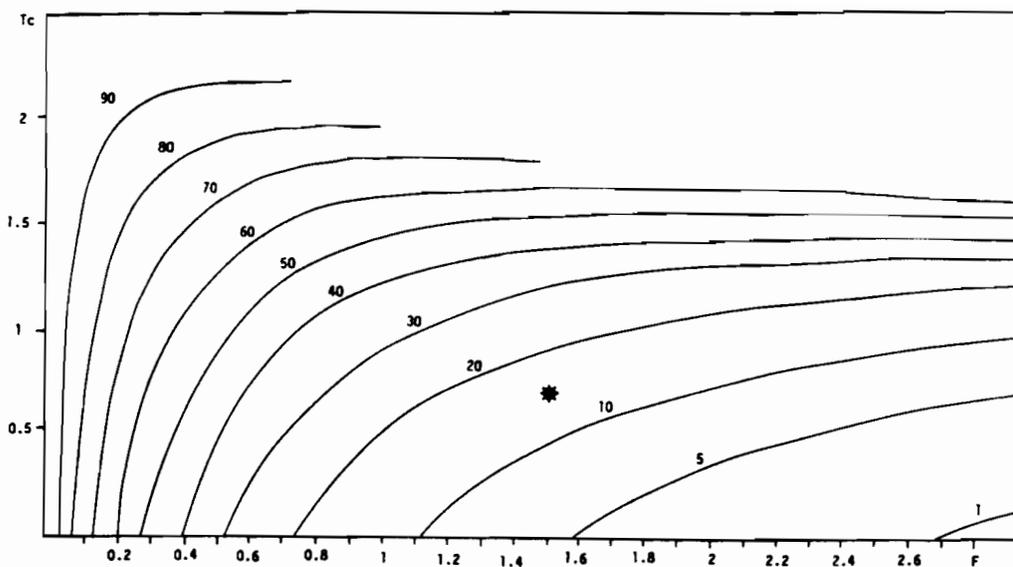


Figure 124 : Fécondité par recrue du stock d'Eperlans de Loire.  
 (\* : situation de l'estuaire de la Loire).

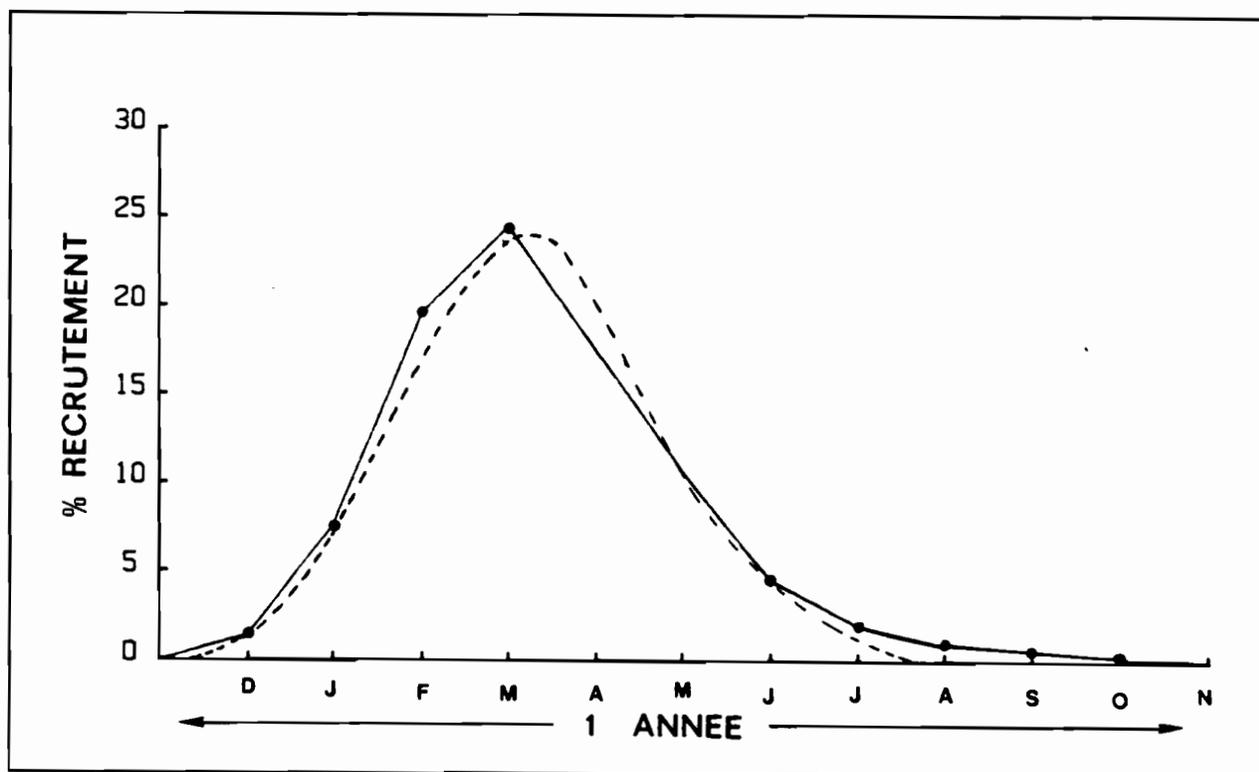


Figure 125 : Allure du recrutement pour l'Eperlan de Loire.  
 ● — courbe observée.  
 --- courbe normale ajustée.

43.2 - Application à l'Eperlan de Loire

On a écrit un programme donnant la valeur de BF/R pour divers régimes d'exploitation. Les données utilisées sont les mêmes que celles du modèle de BEVERTON et HOLT. La fécondité des Eperlans (Fec) a été reliée au poids du corps (W) par une relation de type :

$$Fec = a.W^b \quad a \text{ et } b \text{ sont des constantes}$$

On a calculé les fécondités en partant d'une recrue de 0.4 an. La mortalité naturelle est de 0.98.

La fécondité par recrue, comparée à celle du stock vierge est représentée à la figure 124. Les lignes d'isofécondité sont indiquées ainsi que la position du stock d'Eperlan de Loire (notée par un astérisque).

On constate donc que la fécondité par recrue est située entre 10 et 20 % de ce qu'elle aurait été dans un stock vierge. Ce niveau est relativement bas, indiquant vraisemblablement une détérioration du stock d'Eperlans dû à la pêche. Ceci explique donc, en partie, les chutes des quantités pêchées depuis quelques années. A cela, il faut bien sûr ajouter les incidences néfastes des modifications du biotope (action anthropique) sur les possibilités de reproduction de l'Eperlan.

43.3 - Allure du recrutement

Les relations stock-recrutement sont difficiles à établir si l'on ne possède pas de données suffisamment nombreuses (estimations annuelles du stock parental et du nombre de recrues correspondant, par exemple). Ne disposant pas de telles données pour l'Eperlan de Loire, on n'a pas recherché à mettre en évidence une telle relation. Par contre, il est possible d'analyser la structure du recrutement, c'est-à-dire son allure sur un intervalle de temps donné (par exemple une année) afin de mettre en évidence le (ou les pics) de recrutement.

La méthode utilisée pour décrire le recrutement de l'Eperlan est celle de PAULY (1982, b) qui détermine son allure par rétroprojection des données de fréquence de longueur sur l'axe des temps (par le biais des paramètres de croissance) jusqu'au temps  $t = 0$ . On obtient ainsi une distribution de fréquence représentant le recrutement. Cette distribution peut souvent s'identifier à une courbe normale. La figure 125 représente une telle courbe obtenue pour l'Eperlan de Loire (en pointillés : courbe normale ajustée aux données observées). Bien que des méthodes comparables plus élaborées existent, la méthode utilisée ici a l'avantage de ne nécessiter que peu de données par rapport par exemple, à l'analyse de cohorte basée sur les histogrammes de longueur (JONES et van ZALINGE, 1981).

Les résultats trouvés pour l'Eperlan de Loire restent en accord avec les observations biologiques : La date de ponte, déterminée par cette méthode au niveau du mode de la courbe se situe au mois de mars, entraînant un pic de recrutement dans les captures, vers les mois de mai-juin.

#### 4.4 - Conclusion sur l'exploitation du stock d'Eperlans de Loire

Cette brève présentation de l'exploitation du stock d'Eperlans durant la période d'étude a montré que la pêche, bien que non dirigée sur l'espèce, est un facteur important de régulation du stock. En effet, compte tenu des calculs de mortalité, on a vu que le stock d'Eperlans était légèrement surexploité en Loire bien que le niveau de l'effort de pêche situe la production autour de l'optimum de rendement biologique.

Par ailleurs, le niveau assez bas de la fécondité relative par recrue (0.1 à 0.2) va dans le sens d'une baisse sensible du potentiel de ponte du stock, donc indirectement de son recrutement. On peut donc craindre que la pêche, liée aux modifications du biotope de l'Eperlan par l'homme, ne détériore, à plus ou moins long terme, le stock de l'estuaire de la Loire.

#### CONCLUSION

Pour approcher les problèmes de production et de rendement par recrue, on a besoin d'estimations séparées des coefficients instantanés de mortalité naturelle  $M$  et par pêche  $F$ .

Dans le cas de l'Eperlan de Loire, aucune estimation directe ne peut être faite. Pour la période d'étude, on a donc calculé la mortalité totale  $Z$  à partir des structures démographiques. Puis, connaissant de façon empirique  $M$ , on en a déduit  $F$ .

Il est apparu que la mortalité totale restait élevée pour l'espèce. L'Eperlan, prise accessoire des pêcheurs fréquentant l'estuaire, est donc sensible à la pression de pêche. Malheureusement, faute de données supplémentaires, il n'a pas été possible de suivre l'évolution temporelle des divers coefficients  $Z$ ,  $F$  et  $M$ . On sait cependant, de façon empirique, que  $F$  varie au cours de l'année puisque l'Eperlan est capturé en Loire au rythme de pêches saisonnières. De même,  $M$ , que l'on a estimé de façon globale pour la fraction "adulte" de la population doit certainement varier avec l'âge : l'estimation de  $M$  pour les juvéniles reste délicate et est certainement très élevée en Loire puisque le calcul de  $Z$  est le même entre le groupe 0-1 et le groupe 2-3 qui reste plus vulnérable aux engins de pêche. La mortalité naturelle chez les jeunes est vraisemblablement aggravée par les conditions environnementales estivales de l'estuaire (appauvrissement en oxygène, températures élevées, etc...) dont les variations prennent au cours des années de plus en plus d'ampleur en raison des actions anthropiques sur le milieu. Il serait d'ailleurs intéressant de pouvoir suivre l'évolution inter-annuelle des coefficients de mortalité afin d'analyser le devenir du stock. En l'absence de données antérieures, il n'a pas été possible de comparer les résultats obtenus pour la période d'étude avec d'autres chiffres. Les résultats que l'on fournit peuvent cependant servir de base à toute étude future. Toutefois, des

enquêtes menées auprès de pêcheurs professionnels et de marayeurs ont montré que le niveau des captures d'Eperlans avait sensiblement chuté par rapport aux décennies passées. Cette probable détérioration du stock en Loire peut être due en partie à la pêche, qui surexploite le stock et abaisse la fécondité relative par recrue.



CHAPITRE VIII

PLACE DE L'EPERLAN DANS L'ECOSYSTEME ESTUARIEN

INTRODUCTION

1 - FAUNE ASSOCIEE ET CONDITIONS ABIOTIQUES

2 - VARIATIONS DE L'ABONDANCE RELATIVE DE L'EPERLAN

CONCLUSION



# PLACE DE L'EPERLAN DANS L'ECOSYSTEME ESTUARIEEN

## INTRODUCTION

Les chapitres précédents ont permis de mieux comprendre la biologie de l'Eperlan dans l'estuaire de la Loire : sa croissance a été analysée, sa reproduction décrite, son alimentation étudiée, ses relations trophiques (compétition...) abordées, ainsi que quelques calculs relatifs aux problèmes de mortalité et de production. Chaque sujet étudié a permis d'analyser des facettes de l'écologie de l'Eperlan. Toutefois, pour être plus complet, il reste à tenter de replacer ce poisson dans l'écosystème estuarien de la Loire. Ceci est l'objet de ce chapitre, composé de deux parties complémentaires permettant de cerner la question posée :

- Tout d'abord, on cherche à décrire la faune associée à l'Eperlan et à mettre en évidence des regroupements spécifiques, en liaison avec les paramètres du milieu. Il s'agit donc de décrire la structure de l'écosystème estuarien et d'interpréter certains points à la lumière des connaissances acquises sur la biologie de l'Eperlan.

La faune étudiée ici n'est en fait qu'une fraction de la faune estuarienne associée à l'Eperlan. En effet, on n'a pas tenu compte, dans les analyses, du benthos par exemple. De plus, cette fraction du peuplement correspond au fait que l'engin de capture utilisé au cours des échantillonnages ne permet pas la prise de tous les organismes présents dans l'écosystème (cf. Les problèmes d'évitement et d'échappement). Les espèces rencontrées appartiennent essentiellement à l'ichtyofaune benthodémersale, à laquelle on peut ajouter quelques Mollusques (Sépiole...) et Crustacés (Crevettes, Crabes...).

- Ensuite, une fois l'écologie de l'Eperlan mieux décrite, on essaie d'analyser des indices d'abondance et d'interpréter leurs variations en fonction de l'ensemble des paramètres bioécologiques mis en évidence précédemment.

## 1 - FAUNE ASSOCIEE ET CONDITIONS ABIOTIQUES

### 1.1 - Données disponibles - Méthodes d'étude

Plusieurs types de données ont été utilisées pour l'étude de la faune associée à l'Eperlan et des conditions environnementales qui déterminent sa répartition dans l'estuaire de la Loire :

- les chalutages expérimentaux, effectués mensuellement entre mars 1981 et octobre 1982 permettent d'aborder le problème posé de façon globale en donnant un profil moyen de la faune estuarienne. De telles données peuvent aussi apporter des précisions sur les variations saisonnières des structures faunistiques et la caractérisation de celles-ci selon des paramètres abiotiques (domaines halin, etc...) ;
- les chalutages expérimentaux effectués sur des cycles de 12 et 24 heures (en juin 1983) permettent une approche plus dynamique (influence des rythmes tidaux et nyctéméraux...)
- enfin, des observations ponctuelles au niveau de la centrale E.D.F. de Cordemais (domaine mésohalin de l'estuaire), complètent les données précédentes en précisant l'action des facteurs du milieu (notamment la marée de) sur le comportement des jeunes Eperlans.

Mis à part le dernier point (comportement des jeunes Eperlans), on dispose de séries de prélèvements constitués par des traits de chaluts. On peut donc dénombrer les espèces capturées et comparer les différents traits au vu de leur profil faunistique. Comme, de plus, on connaît les caractéristiques abiotiques associées à chaque prélèvement, il est possible de faire des liaisons entre ces caractéristiques et le profil faunistique de chaque trait.

Le but poursuivi est donc simple : il s'agit de mettre en évidence une typologie de la faune associée à l'Eperlan dans l'estuaire de la Loire. Cette typologie doit aussi pouvoir rendre compte des variations de la composition et de la structure du peuplement étudié, dues à l'influence des facteurs biotiques et abiotiques.

Les données dont on dispose, associées au but poursuivi, désignent les méthodes statistiques d'analyse multidimensionnelles comme outil de traitement privilégié. En effet, ces méthodes (et particulièrement l'Analyse Factorielle des Correspondances que l'on a utilisé ici) sont particulièrement bien adaptées à l'optique de l'étude : la description synthétique de telles données.

On ne reviendra pas sur le principe et les conditions d'application de l'Analyse Factorielle des Correspondances puisque cela a déjà été exposé dans les chapitres précédents. L'interprétation des structures obtenues par les A.F.C. s'est faite selon les techniques déjà évoquées (analyse des contributions relatives et absolues, éliminations d'éléments perturbants, transformation des données par certaines fonction [Log...], etc...).

L'étude de la faune associée à l'Eperlan comporte donc trois volets.

Dans un premier temps, on analyse par A.F.C. les séries de chalutages mensuels et on tente de mettre en évidence différents peuplements faunistiques que l'on essaye de relier aux facteurs du milieu.

Dans un deuxième temps et toujours par le biais des A.F.C., on étudie plus particulièrement la variabilité des peuplements au cours de cycles de 12 heures et 24 heures.

Enfin, on donne quelques précisions sur les facteurs abiotiques qui régissent la distribution spatiale des jeunes Eperlans en début de croissance. (Cette dernière partie ne fait pas appel aux Analyses Factorielles des Correspondances, mais à la corrélation directe entre les indices d'abondance de poissons observés et l'intensité des facteurs du milieu).

## 1.2 - Faune associée à l'Eperlan

### 12.1 Le tableau des données - Analyses préliminaires

#### a - Le tableau des données brutes

Le tableau des données est constitué par l'ensemble des 249 traits de chaluts effectués entre avril 1981 et octobre 1982 (soit environ 14 traits par mois), répartis dans l'estuaire de la Loire. Chaque trait constitue une ligne du tableau des données. Chacun est caractérisé par deux ensembles de variables (colonnes du tableau).

- Les espèces capturées (45 espèces, au total, ont été recensées). Parmi ces 45 espèces, certaines ont été subdivisées selon les groupes d'âge des poissons capturés : c'est le cas du Flet et de l'Eperlan, que l'on a subdivisé en 4 catégories (groupe 0, 1, 2 et 3+) ainsi que la sole, constitué de 3 catégories (groupe 0, 1 et 2+). Au total, les espèces capturées se répartissent donc en 52 taxons.

- Une série de paramètres abiotiques :

- 1 - Secteur halin du prélèvement
- 2 - Lieu du prélèvement dans le secteur

- 3 - Année de prélèvement (1981 ou 1982)
- 4 - Mois de prélèvement
- 5 - Heure du prélèvement par rapport à la pleine mer
- 6 - Débit du fleuve
- 7 - Coefficient de marée
- 8 - Position de la station chalutée (intertidal ou subtidal).

Dans toutes les A.F.C., les variables actives sont les espèces recensées. C'est donc à partir d'elles que sont construits les axes factoriels. Les paramètres abiotiques sont considérés comme des variables supplémentaires (illustratives). Ils ne participent donc pas à l'élaboration des axes factoriels. Cependant, leur positionnement par rapport à ces axes constitue une aide à l'interprétation des structures.

Le tableau des données brutes est donc constitué de 249 lignes (traits de chalut) sur lesquelles on a mesuré 60 variables (52 espèces - taxons (variables actives) + 8 paramètres abiotiques (variables supplémentaires)).

b - Analyses préliminaires, constitution du tableau de base

Le tableau précédent n'a pas été utilisé tel quel dans les Analyses Factorielles des Correspondances.

Tout d'abord, on a supprimé les traits de chalut vides (les lignes constituées uniquement de 0 au niveau des espèces capturées) car de tels éléments ne peuvent pas être pris en compte dans les calculs liés aux A.F.C.. Ces lignes, au nombre de 12 correspondent aux traits de chalut effectués pour la plupart du temps au cours d'étiages prononcés (les 5 prélèvements du secteur mésohalin de septembre 1981 + les 5 prélèvements du secteur mésohalin d'août 1982 + un prélèvement du secteur mésohalin et un du secteur marin en août 1981).

Ensuite, les traits de chalut n'ayant pas tous balayé la même surface, les captures de chaque trait ont été ramenées à une même aire standard.

Enfin, une première Analyse Factorielle, effectuée sur ce tableau a permis d'isoler les éléments perturbants, c'est-à-dire, globalement, les espèces rares et les traits de chaluts dans lesquels n'apparaissent que ces espèces.

On a donc éliminé ces éléments "rares" de la construction des axes en les plaçant en éléments supplémentaires.

A ce stade de l'analyse, le tableau des données est constitué de 237 lignes et de 37 espèces (variables actives). Les 15 espèces restantes et les 8 paramètres abiotiques sont en éléments supplémentaires.

Ce tableau constitue donc le tableau de base.

c - Codage des données

La première A.F.C. qui a été effectuée a aussi mis en évidence le rôle perturbant de la dispersion des valeurs : certaines espèces, comme le Flet, la crevette grise, etc... présentent parfois des abondances très élevées par rapport aux autres taxons. On a donc utilisé une transformation des données diminuant l'importance des forts effectifs :  $\text{Log}(x + 1)$ .

Les paramètres abiotiques, au nombre de 8, ont été éclatés selon des classes disjonctives complètes afin de mieux visualiser, sur les représentations graphiques, leurs possibles variations.

Ainsi :

- le secteur halin est constitué de 3 classes : mésohalin, polyhalin, euhalin. Par exemple, un prélèvement effectué en secteur polyhalin est codé : 0-1-0 ;
- le lieu de prélèvement est constitué de 17 modalités (5 lieux dans le secteur mésohalin, 6 dans le secteur polyhalin et 6 dans le secteur euhalin) ;
- l'année de prélèvement a 2 modalités : 1981 ou 1982 ;
- le mois de prélèvement a 18 modalités (18 mois ont été échantillonnés sur 1981-1982) ;
- l'heure de prélèvement par rapport à la pleine mer a 6 modalités : pleine mer, puis de une heure en une heure jusqu'à 5 heures après pleine mer ;
- le débit du fleuve a 4 modalités : moins de 400 m<sup>3</sup>/s, de 400 à 825, de 825 à 1500 et plus de 1500 m<sup>3</sup>/s ;
- le coefficient de marée a 3 modalités : moins de 60, de 60 à 80 et de 80 à 120 ;
- enfin, la position de la station chalutée a 2 modalités : intertidal ou subtidal.

Ainsi, le tableau soumis aux Analyses Factorielles des Correspondances est constitué de :

- 237 traits de chaluts, sur lesquels sont mesurés :
  - 37 espèces-taxons (variables actives) ;
  - 15 espèces (variables supplémentaires) ;
  - 8 paramètres abiotiques que l'on a éclatés en classes disjonctives complètes : au total, ces 8 paramètres sont représentés par 54 modalités que l'on place en variables supplémentaires.

### VARIABLES ACTIVES

Flet (4 groupes d'âge : 0, 1, 2 et 3+),  
Eperlan (4 groupes d'âge : 0, 1, 2 et 3+),  
Sole (3 groupes d'âge : 0, 1 et 2+),  
Gobie,  
Sprat,  
Bar,  
Mulet,  
Tacaud,  
Merlan,  
Callionyme,  
Motelle,  
Anchois,  
Plie,  
Chinchard,  
Sandre,  
Lançon,  
Merlu,  
Syngnathe,  
Grande Vive,  
Rouget,  
Crevette Blanche,  
Crevette Grise  
Crabe : C. maenas et P. holsaltus  
Brème,  
Anguille,  
Calmar,  
Athérine.

Soit au total 37 taxons.

**Tableau 36** : Liste des variables utilisées dans les Analyses Factorielles des Correspondances pour l'étude de l'ichtyofaune.

## VARIABLES SUPPLEMENTAIRES

### 1 - Espèces animales : 15 taxons

Poisson-chat,  
Lieu jaune,  
Epinoche,  
Lamproie,  
Ablette,  
Sépiole,  
Congre,  
Dorade,  
Trident,  
Turbot,  
Limande,  
Petit Encornet,  
Hareng.

### 2 - Paramètres abiotiques

- Secteur halin :
  - A = euhalin
  - B = polyhalin
  - c = mésohalin
- Station chalutée :
  - a, b, c, d, e (= secteur euhalin)
  - f, g, h, i, j (= secteur polyhalin)
  - k, l, m, n, o (= secteur mésohalin)
- Mois de prélèvement :
  - En minuscule = de l'année 1981.
  - 1 ère lettre en majuscule = de l'année 1982.
- Débit fluvial :
  - d1 = inférieur à 400 m<sup>3</sup>/s.
  - d2 = inférieur à 825 m<sup>3</sup>/s.
  - d3 = inférieur à 1500 m<sup>3</sup>/s.
  - d4 = supérieur à 1500 m<sup>3</sup>/s
- Coefficient de marée :
- Heure du prélèvement par rapport à la pleine mer :
  - p0 = Pleine mer
  - p1 = P.M.+1
  - etc... jusqu'à p5 = P.M.+5

Tableau 36 (suite)

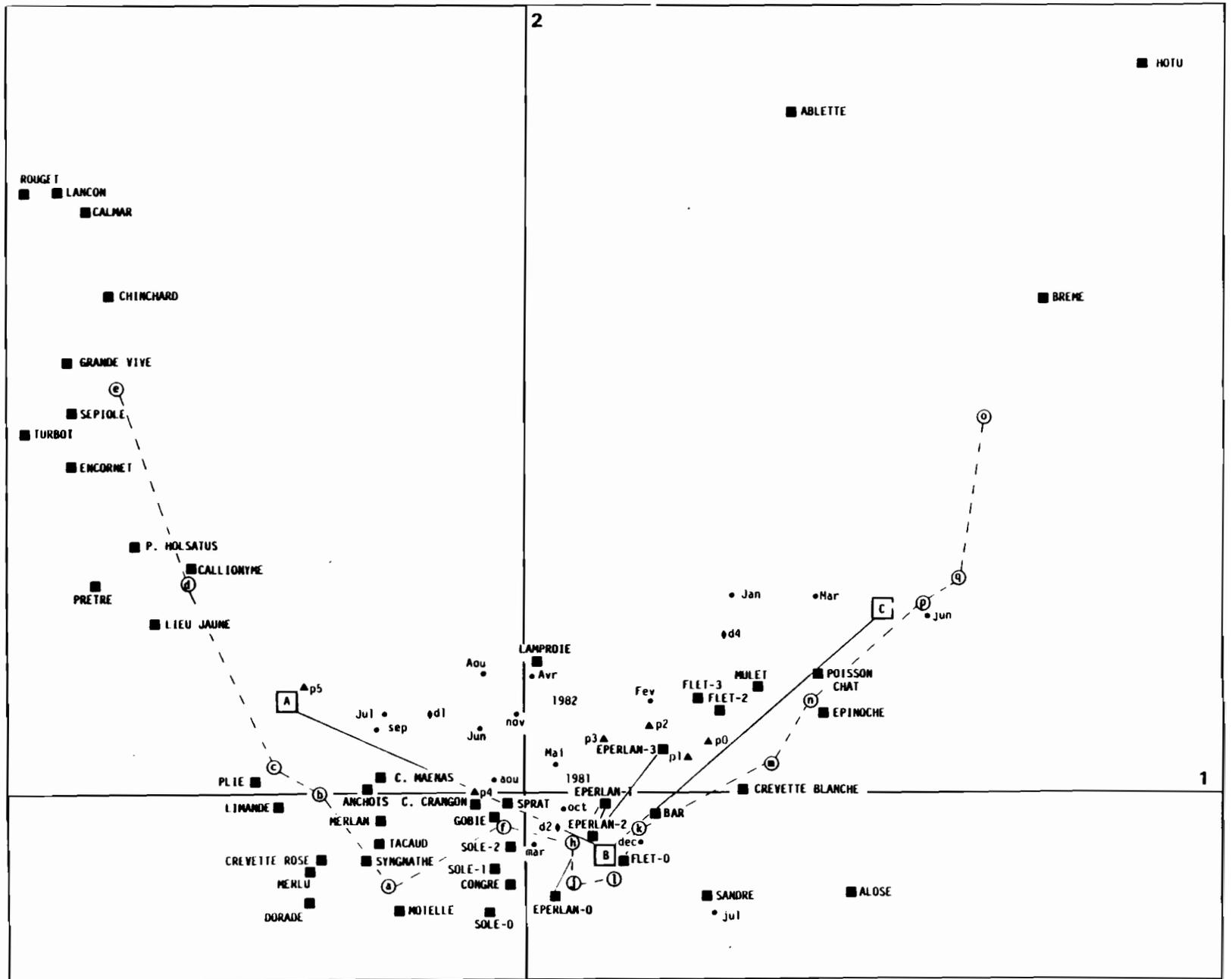


Figure 126 : Analyse Factorielle des Correspondances :  
 Plan 1-2. Nuage des variables.  
 Faune associée à l'Eperlan.

Le tableau 36 présente ces différentes variables et leurs libellés utilisés sur les représentations graphiques des analyses.

## 12.2 Résultats

### a - Première A.F.C. : effet GUTTMAN

Une première A.F.C. a été effectuée sur le tableau des données précédemment décrit.

#### - Interprétation des axes factoriels

##### Le plan 1-2 :

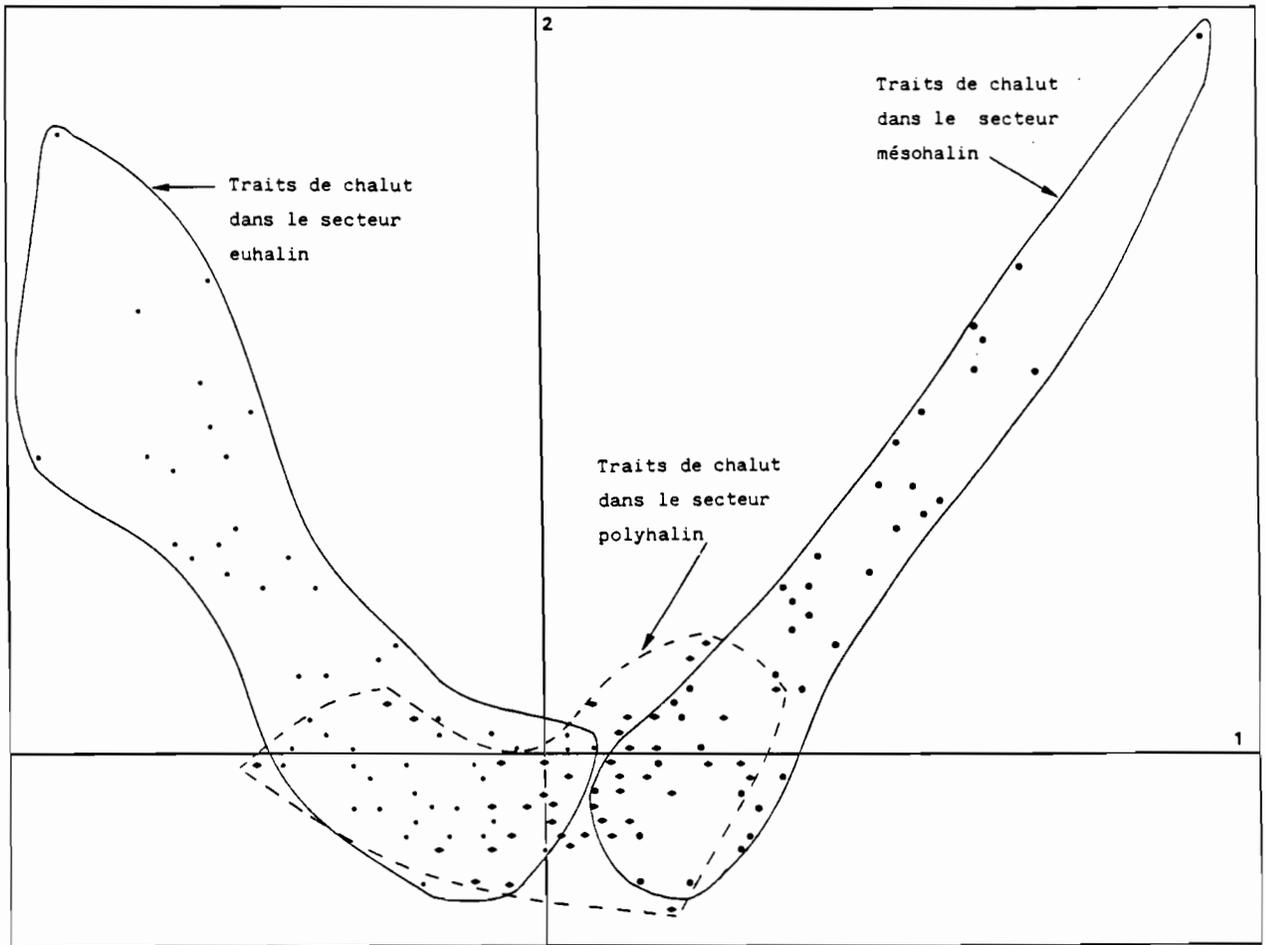
Les deux premiers axes extraient respectivement 13.41 % et 8.08 % de l'inertie totale. Pour plus de clarté dans les représentations graphiques, le dessin des variables et des individus (traits de chalut) ont été séparés.

Si on analyse le nuage des variables (fig. 126), on remarque que les espèces se répartissent dans le plan 1-2 selon un croissant parabolique symétrique par rapport à l'axe 2. Cette forme de parabole est caractéristique de l'effet Guttman. C'est l'indice d'un fort gradient au sein des données : celles-ci se rangent suivant une série qui s'impose non seulement sur l'axe 1 mais encore dans le plan 1-2. C'est aussi l'indice d'une liaison du second degré entre le facteur 2 (F2) et la facteur 1 (F1), de la forme :

$$F2 = a.(F1)^2 + b.F1 + c$$

En suivant la parabole des variables, de l'extrémité négative de l'axe 1 à l'autre, on trouve, du côté négatif, les espèces caractéristiques du domaine marin : Rouget, Lançon, Calmar, Chinchard, Grande Vive, Turbot... et du côté positif, les espèces inféodées aux régions mésohalines ou limniques : Hotu, Ablette, Brème, Poisson Chat, Epinoche... Entre ces deux extrêmes, se trouvent les espèces plus tolérantes aux variations de salinités : ce sont les espèces typiquement estuariennes, avec un pôle à tendance marine (Motelle, Tacaud, Merlan...) du côté négatif de l'axe 1 et un pôle à tendance limnique (Crevette Blanche, Mulet, Bar...) de l'autre côté. Au centre, se trouvent les espèces caractéristiques de l'estuaire : Crevette Grise, Sprat, Gobie, Sole, Eperlan, Flet... Les espèces se succèdent donc le long de cette parabole, de façon parfaite selon leur tolérance aux salinités de plus en plus faibles.

L'examen des paramètres abiotiques confirme l'évolution "marin-limnique" le long de la parabole puisque les stations chalutées se rangent de la station la plus externe de l'estuaire (notée e), vers les stations les plus limniques (de m à q), en passant par les stations du domaine polyhalin (notées de g à l). Ces stations se succèdent, le long de la parabole dans un ordre quasi parfait correspondant aux points kilométriques des distances dans l'estuaire. On remarque



**Figure 127** : Analyse Factorielle des Correspondances :  
 Plan 1-2. Nuage des individus (traits de chalut).  
 Faune associée à l'Eperlan.

cependant que la station f (chalutage devant la ville de St-Nazaire), bien que considérée géographiquement comme station de l'estuaire externe, a une faune qui se rapproche plus du domaine polyhalin que marin. Quant aux stations du secteur polyhalin (station g à l), on constate qu'elles se regroupent en un noyau serré, indiquant l'homogénéité des profils faunistiques de ce secteur.

La position des trois points "secteurs" appuie ces résultats : le secteur marin (noté A) étant positionné à l'extrémité négative de la parabole, le secteur mésohalin (noté C) à l'extrémité positive tandis que le secteur polyhalin (noté B) se situe au centre.

L'examen du plan 1-2 représentant les traits de chalut (fig. 127) montre une structure parabolique comparable, dans laquelle il est possible de ranger dans l'ordre croissant de l'axe 1, les traits effectués dans l'estuaire externe vers ceux effectués en domaine mésohalin, en passant par ceux du domaine polyhalin (en position centrale).

On peut donc conclure que le fort gradient révélé par la parabole des variables (ou des échantillons) sur le plan 1-2 n'est autre que le gradient de salinité. La mise en évidence d'un tel facteur principal d'influence n'est pas surprenante dans un milieu estuarien : LAUREC (1979) et MENESGUEN (1980) ont déjà souligné ce phénomène. ROBINEAU (1986) a aussi montré que le gradient de salinité était le facteur primordial de répartition du benthos le long de l'estuaire de la Loire.

La projection des variables sur l'axe 1 permet de ranger les espèces depuis les formes strictement marines jusqu'à celles d'eau douce. Cet axe peut donc être considéré comme un facteur d'opposition écologique.

L'axe 2 oppose, quant à lui, les espèces typiquement estuariennes des autres (marines + eau douce). On peut donc dire que cet axe est un facteur d'isolement de la faune estuarienne. C'est donc, en quelque sorte la caractérisation d'un "indice d'estuarité".

On peut donc distinguer sur le croissant parabolique des espèces, des associations faunistiques. En ce qui concerne l'Eperlan, on remarque la position centrale des quatre classes d'âge indiquant l'appartenance de ce poisson à une faune typiquement estuarienne. Associé à l'Eperlan, on distingue le Flet (et plus particulièrement les individus du groupe 0), la Sole, le Gobie, le Sprat, la Crevette Grise, le Bar (groupe 0). Le déplacement des groupes d'âges de l'Eperlan vers le pôle "limnique" de la parabole indique que ce poisson est plutôt inféodé aux eaux saumâtres dessalées, contrairement par exemple, à la Sole ou à la Crevette Grise qui sont, dans le continuum d'espèces, plutôt dépendantes des eaux saumâtres à tendance marine.

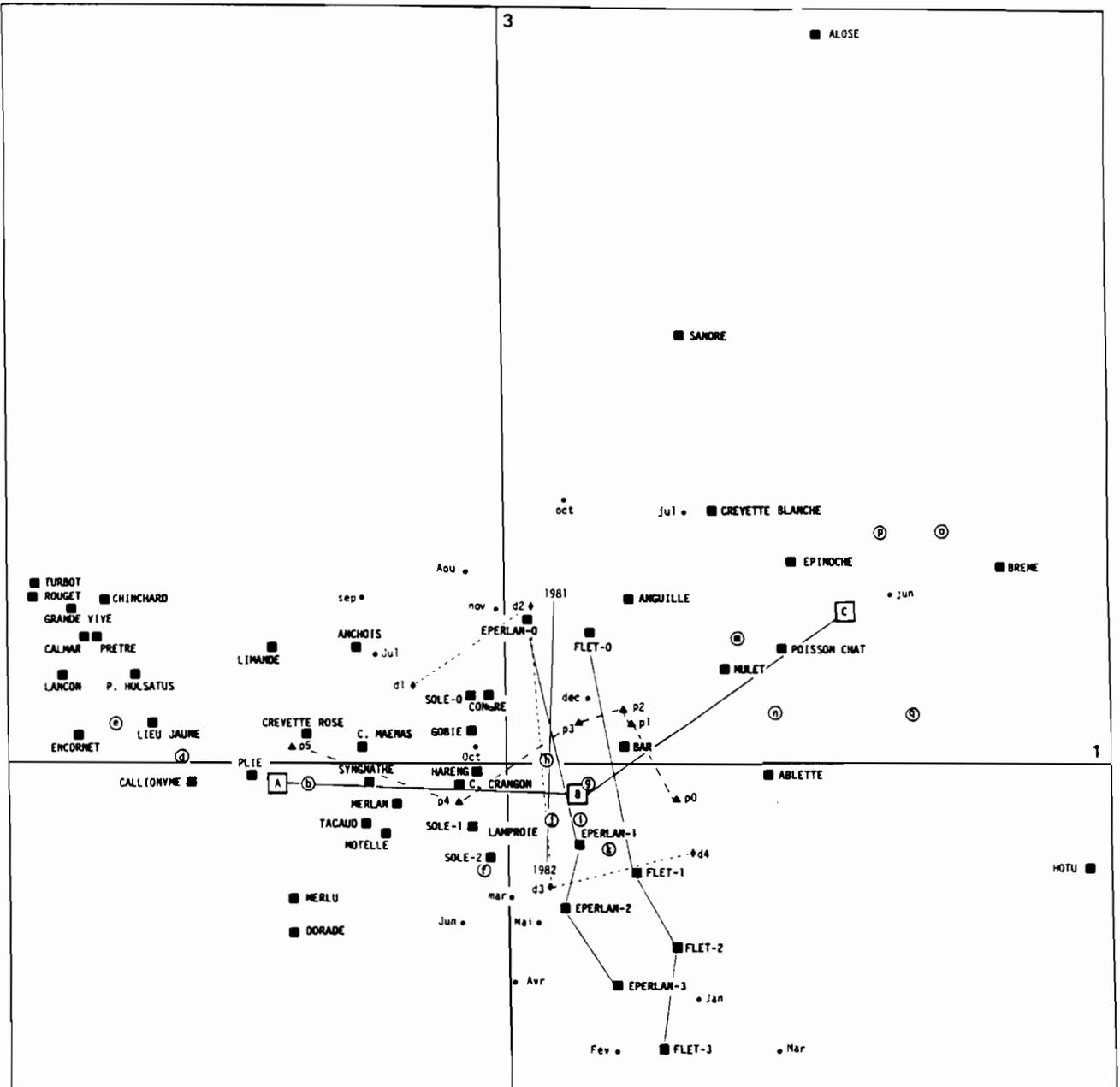


Figure 128 : Analyse Factorielle des Correspondances : Plan 1-3. Nuage des variables. Faune associée à l'Eperlan.

Le plan 1-3 :

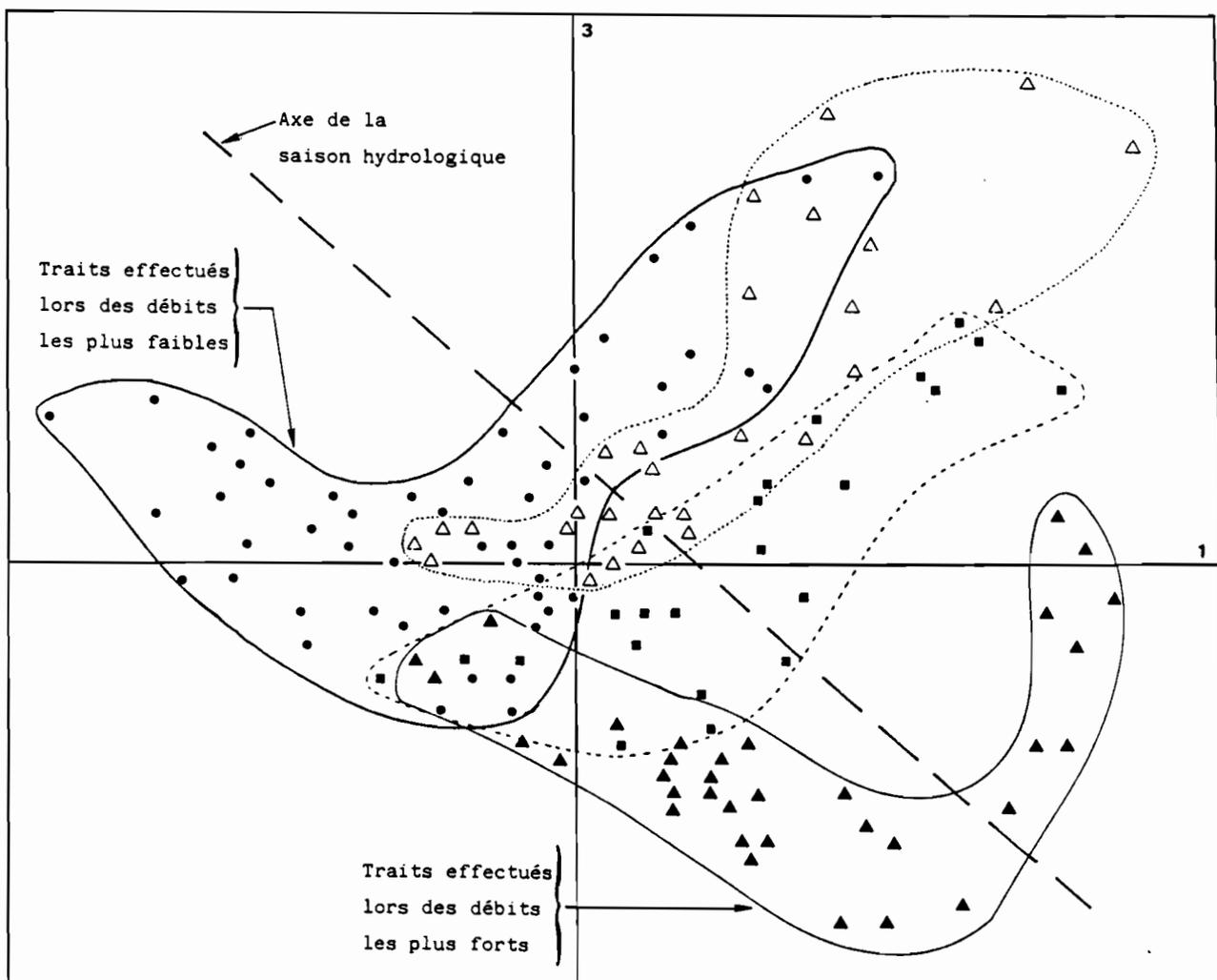
Si le plan 1-2 permet de distinguer des associations faunistiques le long du "continuüm halin" des espèces, le plan 1-3 permet d'apporter des précisions sur la façon dont s'organisent ces associations.

En effet, on retrouve dans le plan 1-3 (fig. 128) l'axe 1 (horizontal sur la figure) que l'on a caractérisé comme l'axe d'opposition des espèces selon leur préférendum halin. On distingue donc, vers le pôle négatif de l'axe, les espèces marines ; au centre, les espèces estuariennes et vers le pôle positif les espèces à tendance limnique. Comme précédemment, la position des secteurs halins et des stations confirme cette interprétation.

Une remarque : on retrouve, sur l'axe 1, quelques caractéristiques de l'échantillonnage ; ainsi, on constate que les stations du secteur mésohalin ont été chalutées surtout à pleine mer tandis que les stations du secteur marin l'ont été surtout à basse mer (les points P0, P1, P2, P3, P4 et P5 correspondant aux heures de prélèvement par rapport à la pleine mer, sont rangés dans cet ordre le long de l'axe 1).

Dans le plan 1-3, le nuage des variables possède une forme triangulaire : du côté Fl négatif, les variables sont peu dispersées alors que du côté positif (espèces à tendance limnique), on remarque un éclatement du nuage. Cette dispersion le long de l'axe 3 (8.01 % de l'inertie totale) est interprétable à l'aide des variables supplémentaires : l'axe 3 est en effet caractérisé, au vu des contributions relatives, par les mois de faible débit fluvial. L'axe oppose en effet les faibles débits de la Loire (points d1 et d2) aux débits plus forts (points d3 et d4), auxquels sont associés les mois correspondants. L'axe 3 est donc caractérisé par la saison hydrologique. L'influence du débit fluvial étant plus importante dans le domaine mésohalin que marin, il n'est donc pas étonnant que les espèces correspondant à ce domaine se dispersent le long de cet axe. L'axe 3 oppose aussi l'année 1981 à l'année 1982. Ceci n'est pas surprenant puisque les mois de janvier et février qui n'ont été échantillonnés qu'en 1982 ont présenté des débits fluviaux exceptionnellement élevés alors que les mois de novembre et décembre, qui n'ont été échantillonnés qu'en 1981 ont présenté des étiages en dessous des débits moyens saisonniers ! Cependant, l'axe 3 en opposant grossièrement les mois d'été-automne à printemps-hiver, permet d'observer la progression des groupes d'âges d'Eperlans, de Flets ou de Soles, qui évoluent dans le même sens. Ainsi, les groupes d'âge 0 sont caractéristiques des périodes estivales. Puis, les groupes d'âge suivants s'échelonnent le long de l'axe 3 vers les mois de l'hiver 81-82 où les débits ont été particulièrement importants. Ce phénomène est peu marqué pour les Soles, contrairement aux Eperlans et aux Flets qui sont plus tolérants aux fortes dessalures donc peuvent supporter de grandes variations du débit fluvial.

L'axe 3 est donc un axe temporel, caractérisé par les variations du débit fluvial. Le débit déterminant en partie la salinité en un lieu donné de l'estuaire, la direction de la saison hydrologique symbolisée par les points d1 (faible débit), d2, d3 et d4 (fort débit) est en bissectrice des axes 1 (= axe de la salinité) et 3 (= axe du temps). Ceci peut d'ailleurs s'observer sur le graphique des traits de chalut



**Figure 129** : Analyse Factorielle des Correspondances :  
 Plan 1-3. Nuage des individus (traits de chalut).  
 Faune associée à l'Eperlan.

(fig. 129) pour lequel on a regroupé les traits selon le débit fluvial au jour du prélèvement.

Ainsi, au niveau faunistique, on peut dire que les associations d'espèces marines sont peu sensibles aux variations hydrologiques.

Par contre, la faune inféodée aux eaux plus dessalées semble apparaître dans l'estuaire plutôt en période d'étiage (donc surtout en été-automne).

L'Eperlan est sensible aux variations de débits et caractérise le domaine polyhalin de l'estuaire en période estivale par la présence de juvéniles (groupe 0). C'est aussi le cas du Flet, poisson dont la présence dans l'estuaire suit une évolution semblable à celle de l'Eperlan, vis-à-vis des saisons : en saison printanière ou hivernale (débits plus forts), on capture des adultes dans le secteur polyhalin. Quant aux autres espèces caractéristiques du groupe de l'Eperlan (Crevette Grise, Sole, Gobie...), leur position centrale dans le graphique indique leur présence continue dans ce secteur.

Dans le plan 1-3, on remarque encore le rapprochement de la station f, des stations du secteur polyhalin.

#### L'axe 4 :

A l'inverse de l'axe 3, l'axe 4 (6.40 % de l'inertie totale), disperse la faune marine, opposant d'un côté les espèces comme l'Athérine, le Lieu jaune, le Turbot, le Merlu... et de l'autre, le Rouget, le Chinchard, le Calmar et le Lançon. Entre ces deux extrêmes, on distingue la faune "constante" de l'estuaire externe : Motelle, Tacaud, Merlan, Syngnathe, Anchois, Callionyme, etc..;

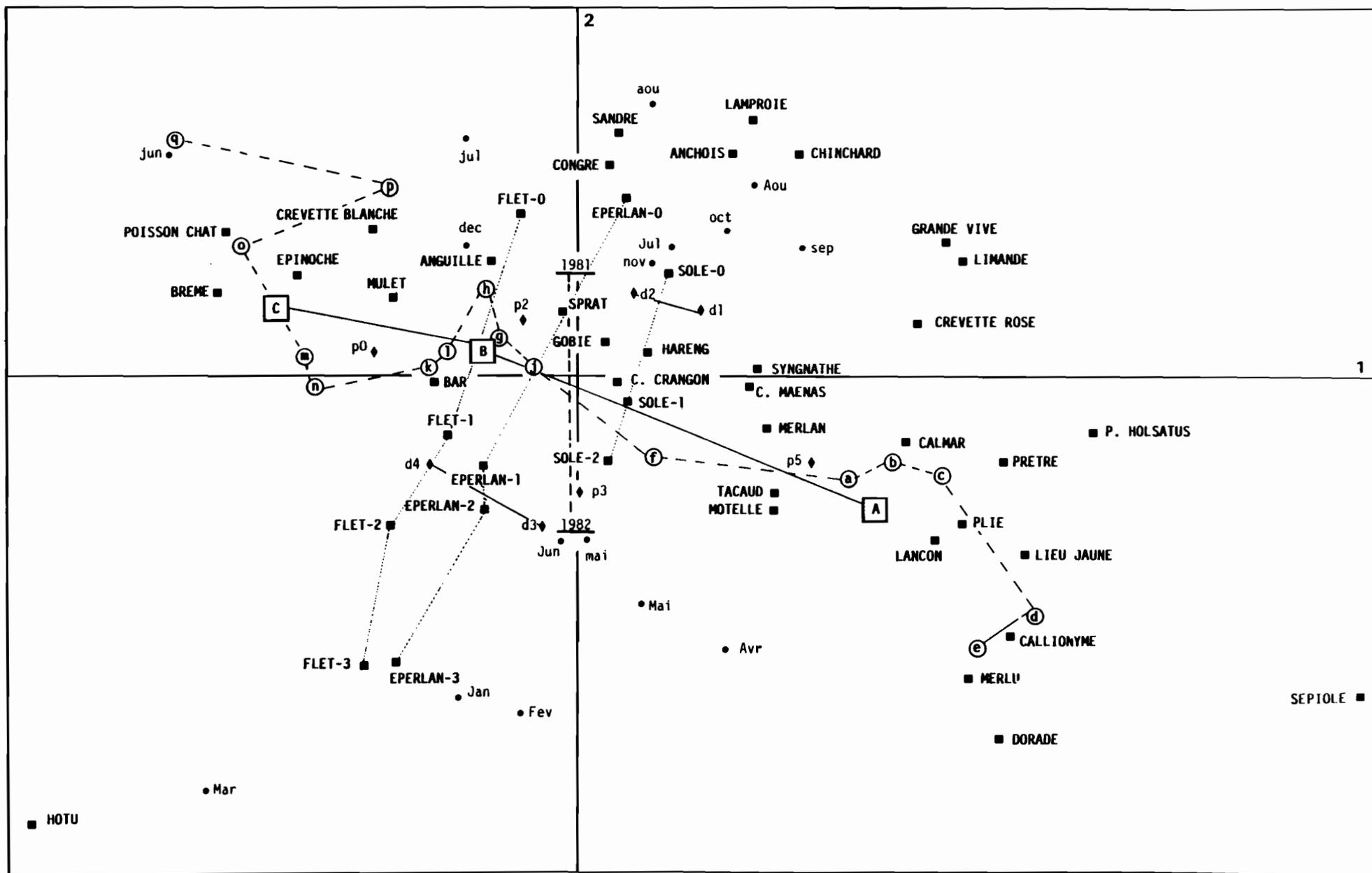
Il n'a pas été trouvé d'interprétation écologique de cet axe qui, de toute façon, n'apporte pas d'information supplémentaire sur la faune accompagnatrice de l'Eperlan, groupée en un amas compact au centre du graphique.

De même que l'axe 4, les axes d'ordre supérieur n'ont pas apporté de précision supplémentaire sur l'association faunistique dont fait partie l'Eperlan.

#### b - Deuxième A.F.C. : suppression de l'effet GUTTMAN

L'analyse précédente a permis d'isoler un noyau d'espèces caractéristiques dont fait partie l'Eperlan. Cependant, l'interprétation des premiers axes factoriels a été centrée sur un facteur évident en milieu estuarien : le gradient de salinité. Afin d'éliminer la prépondérance de ce facteur (qui s'est traduite par un effet Guttman caractéristique), les traits de chaluts et les espèces les plus fortement incriminées dans son élaboration (globalement, les points les plus extrêmes de la parabole) ont été placés en éléments supplémentaires.

Figure 130 : Analyse Factorielle des Correspondances :  
 Plan 1-2. Nuage des variables.  
 Faune associée à l'Eperlan.



Le plan 1-2

La figure 130 représente le plan 1-2 des variables. L'effet Guttman a disparu du graphique et le nuage des points est équilibré dans le plan. Cependant, l'analyse détaillée de l'axe 1 (12,86 % de l'inertie totale) montre, du côté négatif vers le côté positif, le même continuum d'espèces que précédemment : les espèces d'eau douce sont progressivement remplacées par les espèces typiquement estuariennes qui cèdent à leur tour la place aux espèces marines. L'axe 1 est donc l'axe du préférendum halin des espèces. Ceci est confirmé par la position des points "secteurs halins" qui s'alignent dans le même ordre le long de l'axe 1 (ces points ont par ailleurs, pour cet axe, de fortes contributions relatives). De même que précédemment, les points stations se rangent quasiment le long de cet axe, selon leur position géographique dans l'estuaire (c'est-à-dire des domaines les plus limniques aux domaines les plus marins). Comme dans l'analyse précédente, la station f (St-Nazaire) se détache du groupe des stations du secteur marin (notées de a à f) pour prendre une position intermédiaire vers les stations du domaine polyhalin de l'estuaire (notées de g à l). Ces dernières, de par leur position groupée, montrent une certaine homogénéité faunistique.

En fait, si l'axe 1 peut être considéré comme l'axe de la salinité, la géographie de l'estuaire ne s'y superpose pas exactement puisque celle-ci peut être définie par un axe légèrement en biais sur la figure représenté approximativement par la ligne en tiretés qui relie les points "stations". Ceci montre bien que la salinité en un point de l'estuaire est certes fonction de sa position géographique mais qu'il existe des sources de variations (débit fluvial, marée...) qui empêchent une corrélation parfaite. Cette évidence biogéographique ressort tout-à-fait dans le plan 1-2.

L'axe 2 (8,84 % de l'inertie totale) peut être interprété comme l'axe 3 de l'analyse précédente : c'est un axe lié au temps définissant des saisons (au sens large) : saison climatique et saison hydrologique (qui sont d'ailleurs liées). En effet, l'axe 2 est caractérisé par les années 1981 et 1982 (fortes contributions relatives) ainsi que par les taxons "espèces du groupe 0" : Eperlan, Sole, Flet dont les pêches ont été importantes en 1981 (par rapport à 1982). Comme précédemment, cet axe peut aussi s'interpréter en termes de débits fluviaux puisqu'il oppose les faibles débits (d1 - d2) aux débits plus forts (d3 - d4) en raison des particularités hydrologiques de l'automne 81 et du printemps 82 comme cela a déjà été souligné.

L'axe 2 permet donc de suivre l'évolution temporelle des groupes d'âge et d'associer leur présence à des saisons particulières. Ainsi, les juvéniles (Sole, Eperlan, Flet) sont caractéristiques de l'été 1981 alors que les groupes d'âges les plus vieux ont été abondants lors du printemps 1982 et des crues qui y sont liées.

Au niveau de la faune associée à l'Eperlan, on confirme ici les résultats de la première analyse. Flet, Sole, Sprat, Gobie, Crevette grise, (Bar et Anguille) sont les espèces accompagnatrices. Elles sont de plus, caractéristiques du domaine polyhalin de l'estuaire.

### Les axes d'ordre supérieurs

L'examen des axes d'ordre supérieurs n'a pas révélé de structures écologiques interprétables. Les groupements observés ont surtout pour origine des particularités liées à l'échantillonnage et ne sont donc pas généralisables.

## 12.3 - Conclusion sur la faune associée

### a - Autres analyses possibles

L'Analyse Factorielle des Correspondances est un outil de description parmi d'autres. A ce titre, il n'est pas forcément heuristique.

Un codage différent des données aurait peut être permis l'observation d'autres structures. De même, le choix d'une autre distance (que celle du  $\chi^2$  utilisé en A.F.C.) peut parfois dégager des sources de variations que l'on ne peut pas distinguer par l'A.F.C..

Dans le même type de traitement statistique, il pourrait être envisagé d'analyser non pas le tableau global des chalutages mensuels tel qu'il a été fait mais plutôt une suite de tableaux (par exemple, constituée par les tableaux [traits de chaluts x espèces] élaborés pour chaque mois). A ce titre, des techniques comme l'analyse factorielle d'opérateurs (comme la méthode STATIS par exemple), peut se révéler fructueuse.

Quoiqu'il en soit, la méthode d'Analyse Factorielle qui a été choisie ici a apporté la réponse à la question posée : peut-on caractériser simplement et globalement la faune associée à l'Eperlan ? En ce sens, elle est donc tout-à-fait performante sur le jeu des données qui a été analysé.

Par ailleurs, on trouvera dans MARCHAND et al. (1983) une analyse quantitative (au sens strict) du même jeu de données.

### b - L'écosystème estuarien : place de l'Eperlan

En conclusion de ces analyses globales, il est possible de définir la faune estuarienne par un continuum d'espèces s'organisant dans l'estuaire selon leur preferendum halin. Dans l'estuaire externe, il est possible de capturer des espèces typiquement marine. De même, dans l'estuaire interne, aux stations les plus éloignées de l'embouchure, quelques espèces caractéristique du milieu d'eau douce ont été recensées. La plus grande partie des espèces chalutées appartiennent cependant à trois catégories :

- x - les espèces endémiques estuariennes dont le Gobie Pomatoschistus minutus ~~est~~ est le meilleur représentant. La position de cette espèce sur les graphiques des A.F.C. symbolise donc la zone typiquement estuarienne. De part et d'autre de ce point on distingue les deux autres types de peuplement :
  - les espèces euryhalines d'origine marine : Crevette grise, Syngnathe, Sprat, Bar, Anchois, Sole ;
  - les espèces euryhalines d'origine fluviale : Poisson Chat, Epinoche, Sandre...

x A ces trois grandes catégories on peut rattacher les espèces amphibiotiques qui caractérisent l'estuaire et dont l'Eperlan, en raison de sa migration spatiale strictement inféodée aux conditions hydrologiques estuarienne, ~~est~~ est le meilleur représentant. La position de cette espèce sur les graphiques des A.F.C., proche du Gobie, en est la preuve. Il faut aussi y ajouter le Flet, abondant en Loire et l'Anguille...

On retrouve donc, par ces analyses, la communauté typique des estuaires européens : Flet, Eperlan, Sole, Crevette grise, à laquelle on peut associer, pour la Loire, quelques autres espèces : Bar, Anguille, Sprat...

L'Eperlan fait donc partie intégrante de l'écosystème estuarien et en caractérise les domaines les plus typiques.

### 1.3 - Rythmes d'activité tidal et nyctéméral

#### 13.1 - Thème de l'étude

Dans la première approche de la faune estuarienne qui a été faite, on a mis en évidence la structure des peuplements ainsi que quelques sources possibles de variation. Cependant, le mode d'échantillonnage n'a pas permis d'aborder de façon dynamique les variations des peuplements au cours de cycles d'échelle temporelle fine (inférieure au mois). C'est pourquoi, il a été envisagé l'étude de cycles de marées, de 12 heures et 24 heures. Aborder ce problème a nécessité la réalisation de séries de chalutages répétées sur un même site. Pour une première approche du phénomène, seule une station de l'estuaire externe a été prospectée (il s'agit pratiquement de la station "a" de l'étude précédente, située en face de St-Brévin). Deux cycles ont été analysés : un, sur 12 heures le 14 juin 1983 en période de vives-eaux (coefficient 88) et l'autre, sur 24 heures le 17 juin 1983, en période de mortes-eaux (coefficients de 64 et 62). Le débit fluvial, proche de la moyenne a été respectivement de 870 m<sup>3</sup>/s et 740 m<sup>3</sup>/s. La rythmicité des traits de chalut est d'environ un par heure. La figure 131 représente la position des traits de chalut par rapport à la courbe de marée de chacun des deux cycles. La distance chalutée, toujours la même, est de 1.12 mile, repérée par deux bouées.

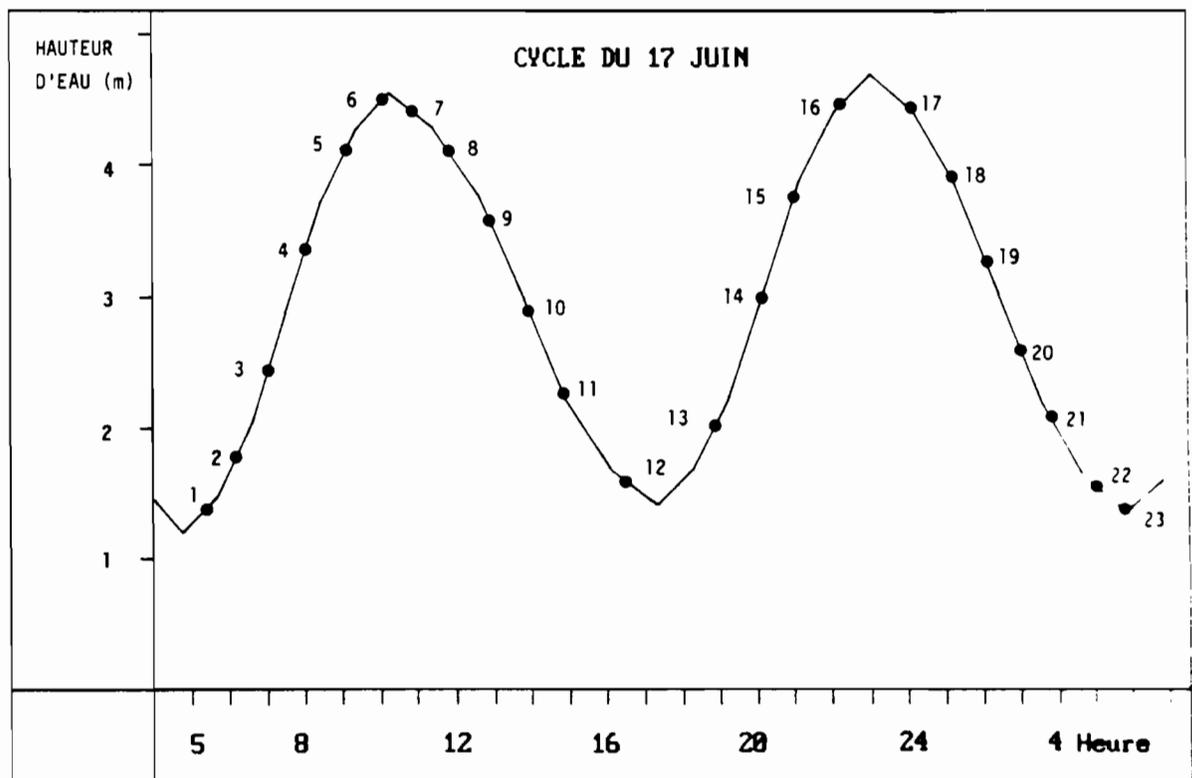
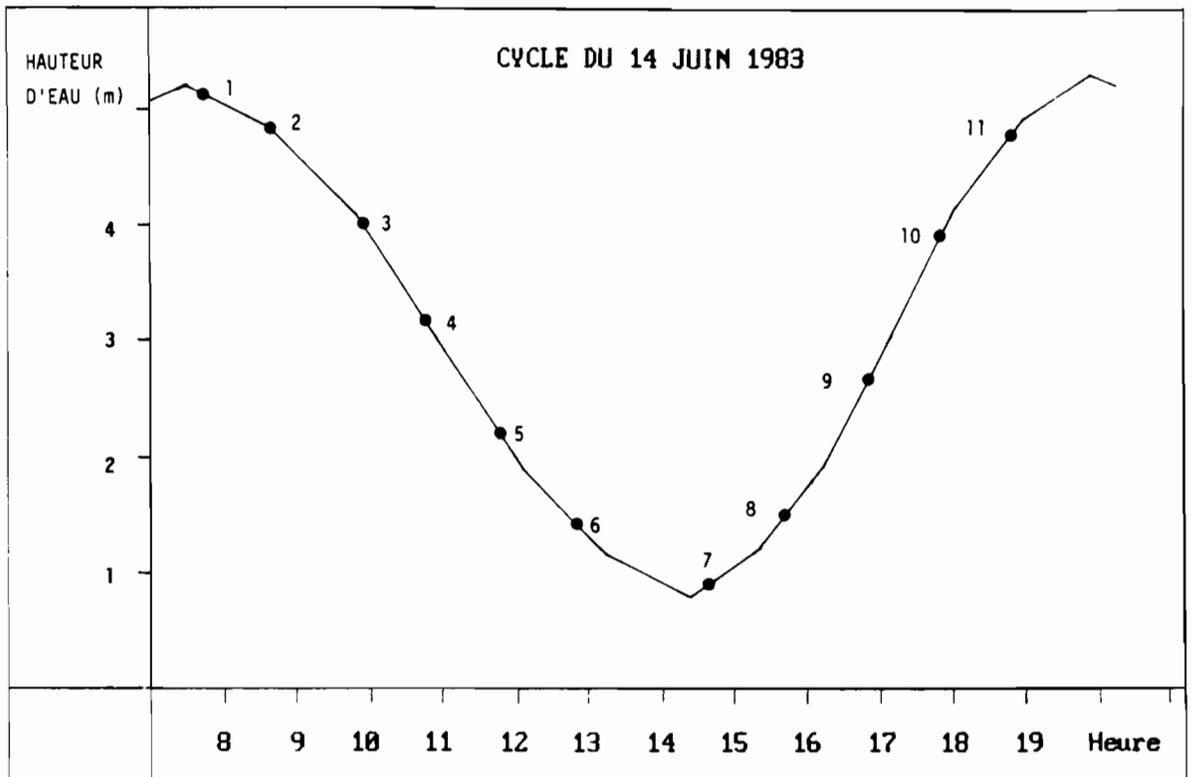


Figure 131 : Position des traits de chalut par rapport à la courbe de marée des cycles de 12 heures et 24 heures.

On rappelle que cette expérience a aussi servi en partie à l'étude des rythmes alimentaires dont on a déjà parlé.

### 13.2 - Cycle de 12 heures

#### a - Le tableau des données - Codage

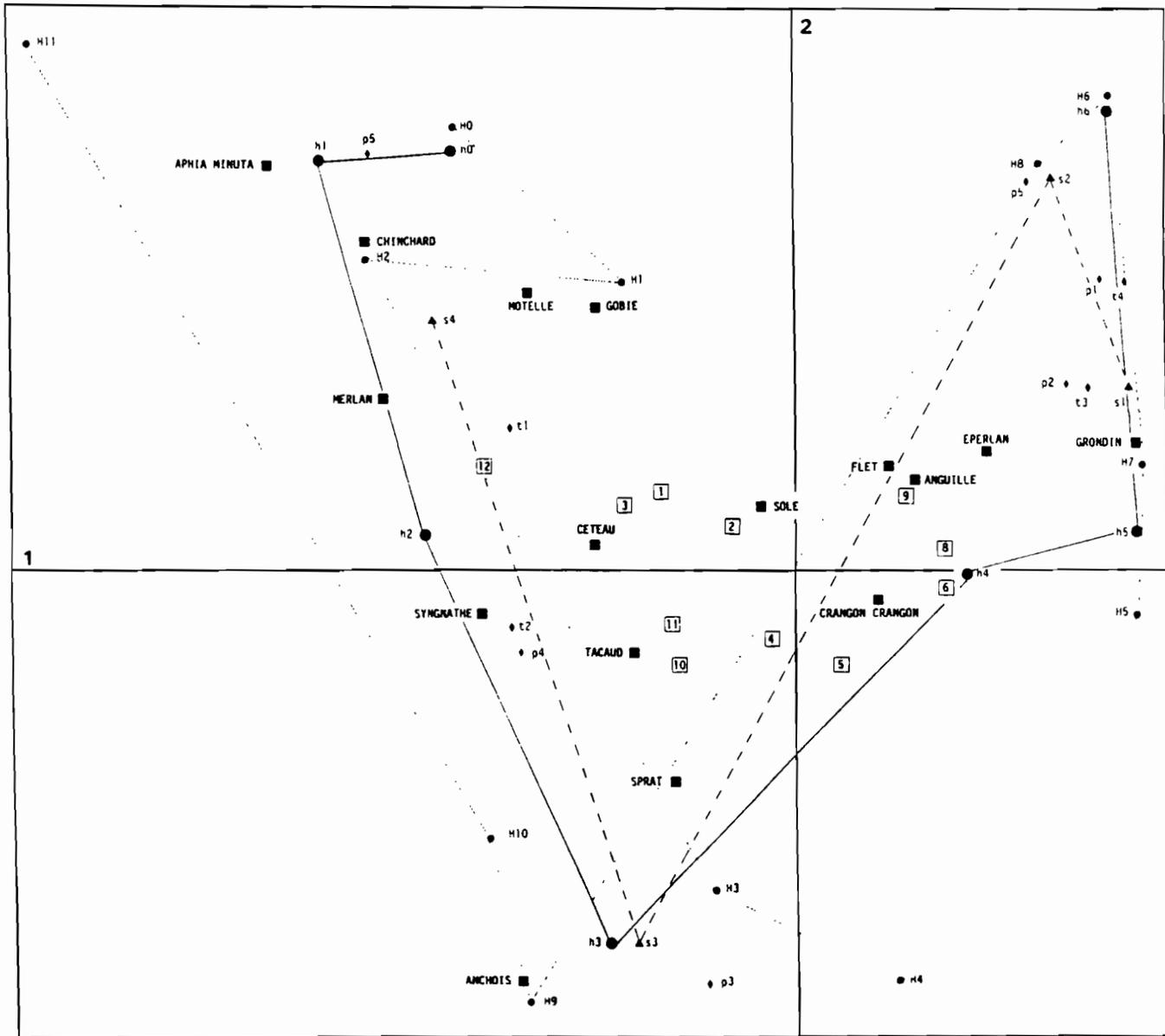
Le tableau des données est donc constitué par les 12 traits de chalut (un par heure pendant douze heures) qui représentent les lignes. Les colonnes sont constituées par les espèces capturées et la mesure de paramètres abiotiques. Comme précédemment, les paramètres abiotiques ont été éclatés en classe disjonctives complètes. Les colonnes du tableau sont donc :

- 1- Les espèces, au nombre de 16 : la Sole (Solea solea), le Céteau (Dicologlossa cuneata), le Flet (Platichthys flesus), le Tacaud (Trisopterus luscus), le Merlan (Merlangius merlangius), la Motelle (Mustella ciliata), le Gobie (Pomatoschistus minutus), Aphia minuta (un autre Gobie), le Sprat (Sprattus sprattus), l'Eperlan (Osmerus eperlanus), l'Anguille (Anguilla anguilla), la Crevette Grise (Crangon crangon), l'Anchois (Engraulis encrassicolus), le Syngnathe (Syngnathus rostellatus), le Grondin (Eutrigla gurnardus) et le Chinchard (Trachinus trachurus).

En prenant comme hypothèse de départ que ces espèces évoluent selon des preferendum précis, les prendre comme variables actives (donc construisant les axes factoriels) doit permettre d'observer la répartition des paramètres abiotiques sur les représentations graphiques. Ces espèces sont donc considérées comme variables actives, sauf les quatre dernières, mal représentées dans les échantillons, que l'on a placé en variables supplémentaires.

- 2- Les autres colonnes du tableau sont les paramètres abiotiques. Ils sont considérés comme variables supplémentaires (illustratives). Ce sont :

- l'heure du prélèvement, constitué de 12 modalités (H<sub>0</sub> à H<sub>11</sub>) ;
- l'heure du prélèvement par rapport à la pleine mer (7 modalités) : h<sub>0</sub> = heure de pleine mer, h<sub>1</sub> = 1 heure après (ou avant), etc... jusqu'à h<sub>6</sub> (basse mer) ;
- la salinité (4 modalités) : s<sub>1</sub> (S < 15 ‰), s<sub>2</sub> (15 < S ‰ < 20), s<sub>3</sub> (20 < S ‰ < 23) et s<sub>4</sub> (S ‰ > 23) ;



**Figure 132 : Analyse Factorielle des Correspondances :**  
 Plan 1-2.  
 Cycle de 12 heures. Espèces non éclatées en classes d'abondance.

- la température de l'eau (au fond) (4 modalités) : t1 ( $T < 20^{\circ}\text{C}$ ), t2 ( $20^{\circ}\text{C} < T < 21^{\circ}\text{C}$ ), t3 ( $21^{\circ}\text{C} < T < 22^{\circ}\text{C}$ ) et t4 ( $T > 22^{\circ}\text{C}$ ) ;
- la hauteur d'eau (5 modalités) : p1 (profondeur  $< 4$  m), p2 ( $4 < P < 5$  m), p3 ( $5 < P < 6$  m), p4 ( $6 < P < 7$  m) et p5 ( $P > 7$  m).

Le cycle de 12 heures commençant pleine mer,  $h_0$  et  $H_0$  correspondent au même moment (de même pour les points suivants).

Ainsi, le tableau des données est constitué de 12 lignes (traits de chalut) sur lesquelles on a mesuré : 12 variables actives (espèces capturées) et 9 variables supplémentaires (4 espèces + 5 paramètres abiotiques). Ces paramètres sont représentés, au total, par 32 modalités.

Deux types d'analyses ont ensuite été effectuées : d'une part une A.F.C. sur le tableau des données tel qu'il a été présenté précédemment et d'autre part, une A.F.C. sur le même tableau mais dont les espèces ont été, elles aussi, éclatées en classes disjonctives complètes selon leur abondance.

La première analyse permet ainsi d'avoir une vue générale des phénomènes qui interviennent au cours d'un cycle de 12 heures. La seconde affine les résultats de la première en permettant d'analyser avec plus de précision l'évolution des effectifs des différentes espèces au cours du cycle.

## b - Résultats

### - Première analyse : espèces non éclatées en classes d'abondance

Sur les graphiques, les traits de chalut sont notés de 1 à 12. Les espèces ont leur nom qui apparaît en clair tandis que les autres variables sont représentées par les libellés présentés précédemment.

### Interprétation des axes factoriels

#### Le plan 1-2 (fig. 132)

Les deux premiers axes extraient respectivement 60.12 % et 15.47 % de l'inertie totale. On remarque donc la prépondérance de l'axe 1 qui représente à lui seul presque les 2/3 de la variance.

Si on suit, du pôle négatif de l'axe 1 vers son pôle positif l'ordre de la projection des espèces, on constate que l'on a, d'un côté les espèces présentes surtout aux pleines mer (Aphia minuta, Merlan...) et de l'autre, les espèces capturées surtout à basse mer (Flet, Eperlan, Anguille). Cet axe oppose donc les captures des pleines mers aux captures de basse mer. Ceci s'observe aussi au niveau des traits de chalut puisque l'axe 1 oppose les traits effectués vers la pleine mer (1, 2, 3

et 10, 11, 12) à ceux effectués vers la basse mer (6, 7, 8, 9). De même, la projection des variables supplémentaires sur cet axe permet de suivre l'oscillation de la marée puisqu'on observe la succession des points h<sub>0</sub>, h<sub>1</sub> ..... h<sub>6</sub> dans cet ordre (heure du prélèvement par rapport à la pleine mer). La hauteur d'eau (points p<sub>1</sub> [faible hauteur] à p<sub>5</sub>) suit l'évolution parallèle à celle de la marée et corrélativement, la salinité (points s<sub>1</sub> à s<sub>4</sub>) progresse de la même façon. L'axe 1 est donc l'axe de marée et décrit l'évolution de celle-ci de la pleine mer à la basse mer (les points H, heure de prélèvement, progressent en effet le long de cet axe de H<sub>0</sub> (pleine mer) jusqu'à H<sub>6</sub>-H<sub>7</sub> (basse mer) puis repartent en sens inverse jusqu'à H<sub>11</sub> (pleine mer à nouveau), proche de H<sub>0</sub>).

Cet axe de marée permet d'identifier le comportement des espèces par rapport à la progression de celle-ci : ainsi, l'Eperlan (comme l'Anguille ou le Flet) sont des poissons que l'on capture plus à basse mer. Le Merlan, Aphia minuta, le Syngnathe ou même la Motelle sont des espèces de "pleine mer". Entre ces deux catégories, on découvre des espèces que l'on capture à mi-marée : le Céteau ou le Tacaud, plutôt abondants avant la mi-marée suivant la pleine mer tandis que Crangon crangon est capturé plutôt vers la mi-marée précédant la basse mer.

Les facteurs d'influence de ce comportement sont difficiles à analyser. On pense bien évidemment à la salinité qui, pour l'Eperlan, par exemple, est un facteur déterminant dans sa répartition. Il n'est donc pas étonnant, dans l'estuaire externe, de capturer de l'Eperlan à basse mer, où les eaux ont une salinité correspondant, à cet endroit et à ce moment, au préférendum halin de l'espèce. Pour d'autres taxons, d'autres paramètres peuvent entrer en jeu : température, hauteur d'eau... Cependant, étant donnée l'évolution simultanée de tous ces facteurs (tel qu'on peut l'observer sur les graphiques de l'A.F.C.), il est difficile d'en extraire les plus influents. Le plus simple est donc de dire que le phénomène de marée (dans l'ensemble de ses manifestations) est le facteur primordial de distribution des espèces dans l'estuaire externe de la Loire. Ceci peut paraître évident mais l'A.F.C. non seulement l'illustre, mais encore permet de grouper les espèces selon leurs affinités et leur comportement vis-à-vis de ce phénomène.

Dans le plan 1-2, les variables illustratives sont disposées selon un croissant parabolique dont le sommet, sur l'axe 2 est caractérisé, au vu des contributions, par des conditions de mi-marée : prélèvement 3 heures après la pleine mer, salinité moyenne (entre 20 et 23 ‰), hauteur d'eau moyenne (entre 5 et 6 m) mais surtout, caractérisé par les traits de chaluts 4 et 5, c'est-à-dire ceux effectués au jusant. L'axe 2 peut donc être considéré comme l'axe des conditions de mi-marée au jusant.

Cet axe oppose en effet les conditions extrêmes de marée (pleine mer et basse mer) aux conditions moyennes (cf. par exemple, les points h<sub>0</sub> (pleine mer) et h<sub>6</sub> (basse mer) regroupés du côté positif de l'axe 2 tandis que h<sub>3</sub> (mi-marée) est du côté négatif). Cette parabole symbolise donc l'évolution temporelle en isolant, le long de l'axe 2 les conditions de mi-marée au jusant. D'un point de vue du peuplement, on constate donc que

l'Eperlan, s'il est un poisson caractéristique des conditions de basse-mer, ne se manifeste pas au jusant.

Ce premier plan factoriel (1-2) permet d'identifier des groupes d'espèces dont le comportement vis-à-vis de la marée est identique : ainsi, l'Eperlan peut être associé au Flet, à l'Anguille et, dans une moindre mesure, à la Crevette Grise, caractéristiques, en domaine marin de l'estuaire, des conditions de basse mer. En opposition, un groupe constitué du Chinchard, du Merlan, de la Motelle et des Gobies (dont Aphia minuta) est caractéristique des conditions de pleine mer.

#### Le plan 1-3 (fig. 133)

Dans ce plan factoriel, on retrouve l'axe 1 et l'interprétation qui en a été faite (axe de marée). L'axe 3 (12.43 % de l'inertie totale), apporte des précisions supplémentaires par rapport à l'axe 2.

En effet, on retrouve dans le plan 1-3 la disposition grossièrement en croissant parabolique des variables supplémentaires. Cependant, contrairement à l'axe 2, caractérisé par les conditions de mi-marée au jusant, l'axe 3 peut être caractérisé par les conditions de mi-marée au flot. En effet, l'examen des contributions indique que les points h4, H8, s2 possèdent les plus fortes. De même, les traits de chalut 9 et 10 (donc ceux de mi-marée au flot) caractérisent fortement cet axe. Au niveau des espèces, l'axe 3 est typiquement bâti par l'Eperlan et dans une moindre mesure par le Tcaud et Crangon crangon).

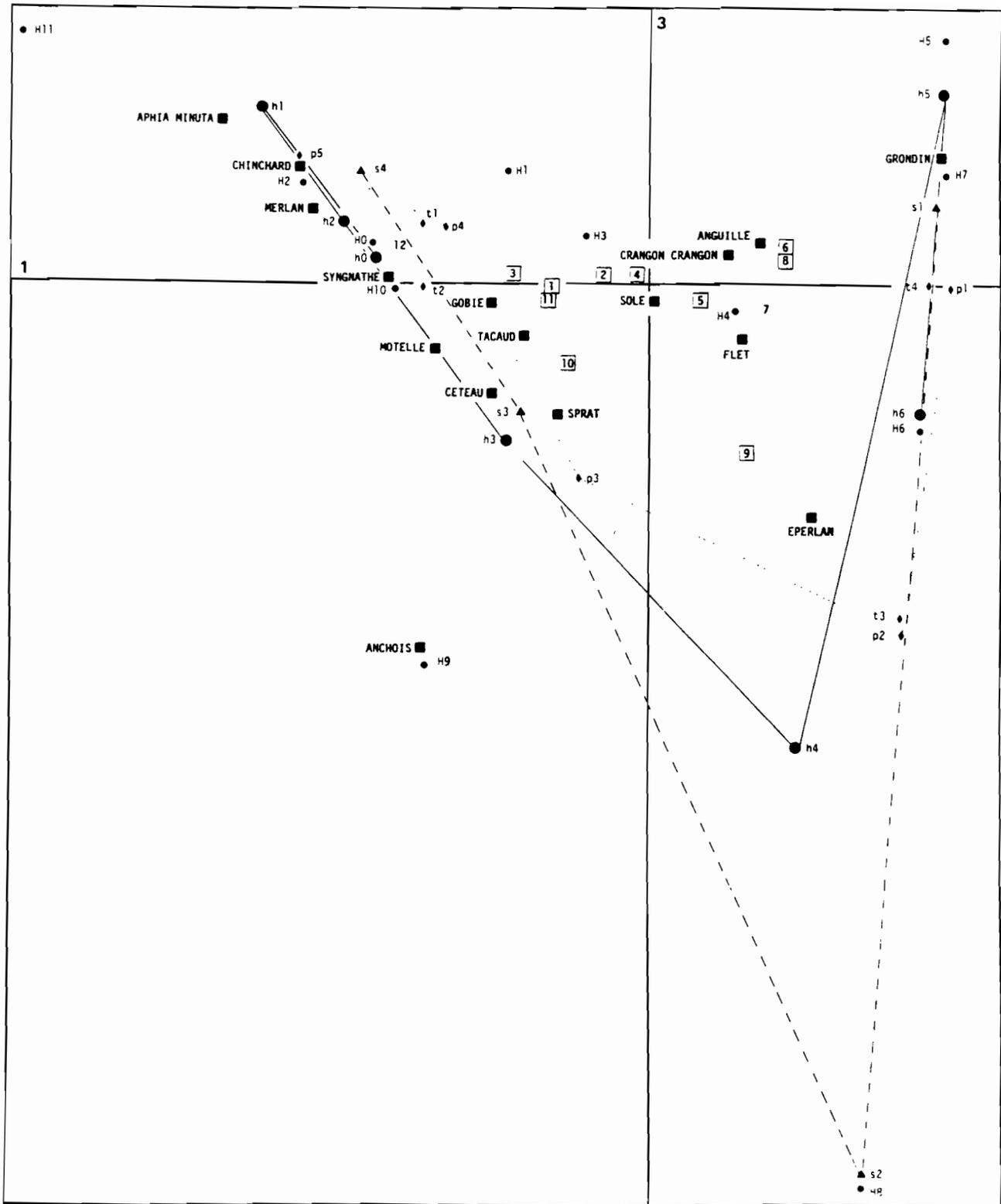
Les contributions relatives désignent l'Eperlan comme espèce caractéristique. L'Eperlan est donc une espèce typique des conditions de basse mer (d'après sa position par rapport à l'axe 1), que l'on capture en plus grand nombre au moment du flot, c'est-à-dire, juste après la basse mer, lorsque la marée s'inverse.

#### Axe d'ordres supérieurs

Ces axes n'ont révélé aucune structure interprétable en termes d'écologie. Par ailleurs, le faible pourcentage d'inertie extrait par chacun de ces axes (axe 4 : 5.74 %, axe 5 : 3.41 %, axe 6 : 1.46 %) permet de supposer que ces axes présentent des structures aléatoires dues aux fluctuations d'échantillonnage (bruit de fond non interprétable).

#### - Deuxième analyse : espèces éclatées en classes d'abondance

La première analyse peut paraître redondante avec celle-ci, dans le sens où elle ne peut que dégager les mêmes structures générales. Cependant, la première analyse a le mérite de rester claire puisque l'éclatement des espèces en classes d'abondance multiplie le nombre des points sur les représentations graphiques et rend la description des



**Figure 133 : Analyse Factorielle des Correspondances :  
Plan 1-3.  
Cycle de 12 heures. Espèces non éclatées en  
classes d'abondance.**

phénomènes généraux plus délicate à analyser. Aussi, on ne reviendra pas sur les interprétations redondantes d'une analyse à l'autre mais on focalisera la discussion sur les apports de la deuxième analyse, au niveau de la compréhension de la dynamique des espèces (évolution des effectifs) au cours d'un cycle de marée.

Chaque espèce a donc été éclatée en classes d'abondance au vu des histogrammes du nombre des captures par trait. Toutes ces classes sont sous forme disjonctive complète et le tableau 37 donne, pour chaque espèce, les limites des classes. Le nombre maximal de classes est de 4 pour une espèce.

Les variables actives sont donc les classes d'abondance des mêmes espèces que dans l'analyse précédente. Les variables illustratives restent les mêmes à ceci près que les quatre espèces mises en éléments supplémentaires dans l'analyse précédente (le Chinchard, le Grondin, le Syngnathe et l'Anchois) ont aussi été éclatées en classes disjonctives complètes.

### Interprétation des axes factoriels

#### Le plan 1-2 (fig. 134)

Les deux premiers axes extraient respectivement 29.12 % et 19.02 % de l'inertie totale.

On retrouve dans le plan 1-2 la même structure des variables supplémentaires que dans l'analyse précédente (globalement une structure grossièrement en croissant parabolique). L'interprétation des axes reste la même : l'axe 1 est l'axe de la marée qui décrit l'évolution de celle-ci de la basse mer (pôle négatif) vers la pleine mer (pôle positif) tandis que l'axe 2 est l'axe des conditions de marée au jusant. On ne reviendra pas sur cette structure du plan 1-2 qui a été abondamment commentée précédemment. La décomposition des espèces en classes d'abondance permet de suivre l'évolution des effectifs dans ce plan et donc affine les résultats globaux obtenus sur le comportement des espèces par l'analyse précédente. L'Eperlan, par exemple, a ses trois classes pratiquement alignées sur l'axe 1. Il n'est donc pas sensible aux conditions de marée au jusant. Par contre, on constate qu'il est quasi absent à pleine mer (classe n° 1 du côté positif de l'axe 1), abondant à basse mer et plus abondant encore vers des conditions de mi-marée (classe 3 associée à s2 et au prélèvement 9).

Le Flet suit une évolution presque similaire : peu abondant à pleine mer, ses effectifs grandissent au fur et à mesure que la marée est proche de la basse mer. Cependant, le maximum des captures s'effectue juste après la basse mer (classe 4 en retrait sur l'axe 1 par rapport à la classe 3).

La Crevette grise, autre espèce associée à l'Eperlan a évidemment une évolution parallèle : son abondance est d'autant plus forte que l'on est proche de la basse mer.

La Sole voit aussi ses effectifs augmenter vers la basse mer mais le phénomène est de moindre ampleur (les points représentant ses classes d'abondance sont plus "groupés" le long de l'axe 1). Toutefois, cette espèce semble plus sensible aux conditions de basse mer au jusant puisque la classe 2

Classe \ Espèce	Sole	Céteau	Flet	Tacaud	Merlan	Motelle	Gobie	Aphia minuta
1	60	0	70	150	0	0	0	0
2	100	0	120	250	60	> 0	> 0	> 0
3	>100		170	400	>60			
4			>170	>400				

Classe \ Espèce	Sprat	Eperlan	Crevette grise	Anchois	Syngnathe	Grondin	Chinchard	Anguille
1	0	20	400	0	0	0	0	0
2	> 0	50	1000	> 0	> 0	> 0	> 0	8
3		>50	>1000					> 8

**Tableau 37 : Limites des classes d'abondance des espèces capturées au cours du cycle de 12 heures et utilisées comme variables dans les Analyses Factorielles des Correspondances.**



caractérise en partie l'axe 2.

L'Anguille enfin, dernière espèce du groupe de l'Eperlan, suit une évolution comparable à celle de la Sole, mais avec des variations entre basse mer et pleine mer plus marquées.

A l'inverse de ces espèces, on trouve des taxons comme le Merlan, peu abondant à basse mer et plus abondant à pleine mer (les 3 classes représentatives de l'espèce sont dans l'ordre inverse des précédentes le long de l'axe 1).

La Motelle et Aphia minuta sont dans le même cas. La grande distance entre les classes de faible effectif et de fort effectifs indique que les variations d'abondance sont de grande amplitude. Le Syngnathe, par exemple, suit une évolution parallèle à celle de la Motelle. Cependant, on le trouve moins facilement vers la basse mer que la Motelle.

Le Cèteau est absent à basse mer et on le capture surtout à mi-marée. De même pour le Sprat ou l'Anchois, dont la position des classes sur le graphique suit la même orientation. L'influence du jusant est d'autant plus marquée que les classes se disposent vers le pôle négatif de l'axe 3. C'est le cas, par exemple, des effectifs moyennement abondants de la Sole ou du Tacaud.

Ainsi, le plan 1-2 de cette analyse permet d'observer les fluctuations d'abondances des espèces vis-à-vis de la marée et des conditions de basse mer au jusant. La position des points renseignent sur l'importance des fluctuations par rapport aux conditions de marée et permet une classification des espèces selon leur comportement.

#### Le plan 1-3 (fig. 135)

L'axe 3 (12.76 % de l'inertie totale), n'a pas ici la même interprétation que l'axe du même ordre de l'analyse précédente. En effet, cet axe est bâti, en son pôle positif par le trait de chalut n° 4 ainsi que le taxon Gobie (classe 2 : présence) et en son pôle négatif, par le trait n° 11 et le taxon Tacaud (classe 4 :  $n > 400$ ). Par ailleurs, les variables illustratives qui caractérisent cet axe sont : H10, s3 (pôle négatif) et H3, h4 (pôle positif). Ces variables sont caractéristiques des conditions de mi-marée. L'axe 3 est donc l'axe de mi-marée avec, à son pôle positif les conditions qui sont celles proches de la basse mer et à son pôle négatif celles proches de la pleine mer. L'axe 3 identifie donc les espèces sensibles aux conditions de mi-marée et permet de définir de quel côté de la mi-marée (pleine mer ou basse mer) ces espèces sont le plus concernées. Ainsi, si l'on suit les trois classes d'abondance de l'Eperlan, on remarque que la classe 1 est proche de l'axe 1, du côté positif : l'espèce est peu présente à pleine mer. La classe 2 est à l'opposé, du côté négatif de l'axe 1 : l'espèce apparaît plus abondante à basse mer. Enfin, la classe 3 est déportée le long de l'axe 3, du côté positif : le maximum des captures a lieu à mi-marée, mais plutôt vers la basse mer. Il reste toutefois difficile de préciser si ces conditions sont en période de flot ou de jusant.



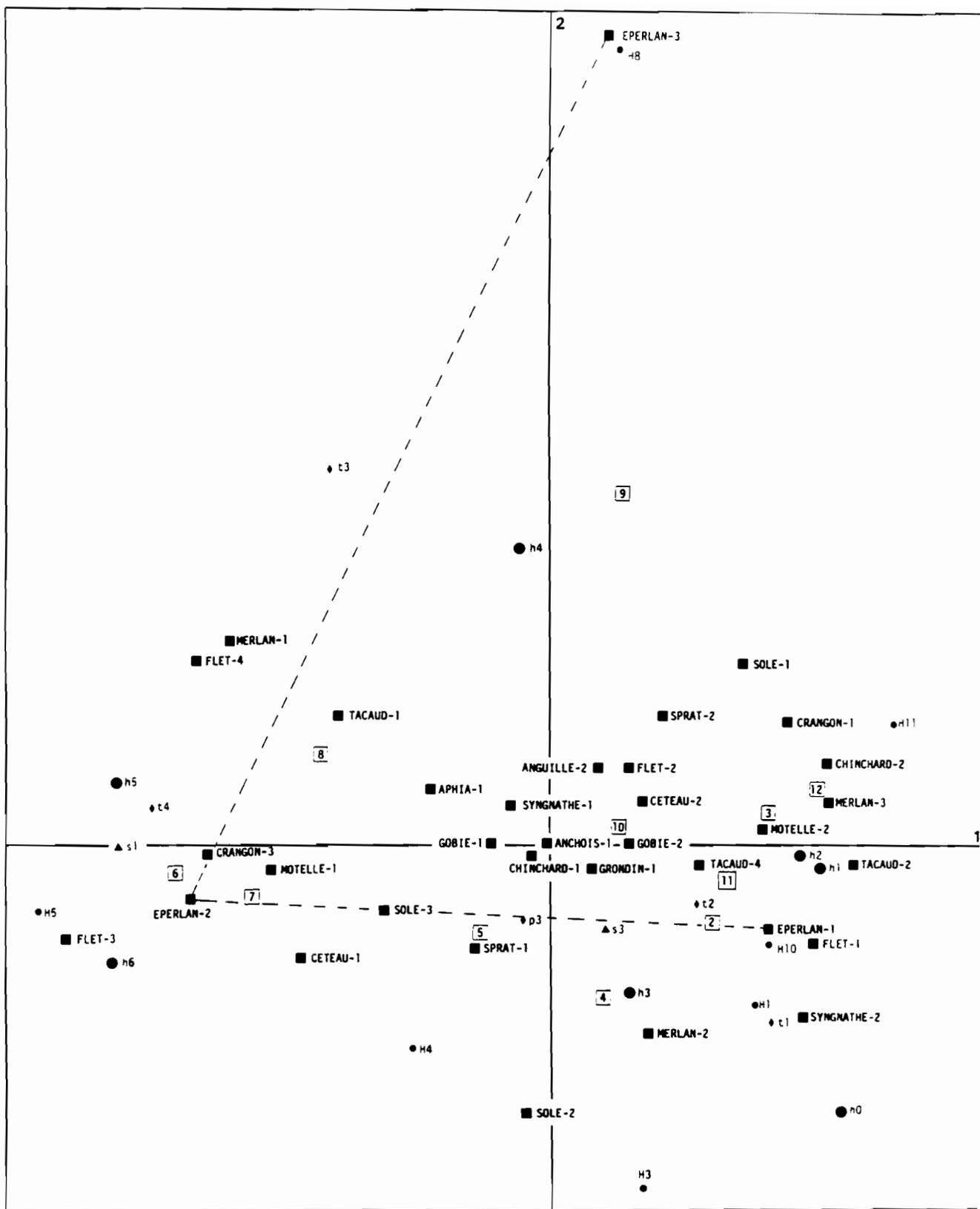


Figure 136 : Analyse Factorielle des Correspondances :  
 Plan 1-4.  
 Cycle de 12 heures. Espèces éclatées en  
 classes d'abondance.

Il est ainsi possible d'interpréter, pour chaque espèce, l'évolution des positions de leurs différentes classes d'abondance dans le plan 1-3, représentatif de la marée (axe 1) et des conditions de mi-marée (axe 3).

#### Le plan 1-4 (fig. 136)

Dans ce plan, on retrouve l'axe 1 et son interprétation : le pôle négatif caractérise la basse mer, le pôle positif la pleine mer.

L'axe 4 (10.82 % de l'inertie totale), apporte quant à lui des précisions par rapport à l'axe 3.

En effet, cet axe est l'homologue de l'axe 3 de l'analyse précédente : on peut l'interpréter comme l'axe des conditions de mi-marée au flot. L'axe 4 est construit par les espèces capturées dans ces conditions, dont l'Eperlan est la plus caractéristique. Le trait 9 prend d'ailleurs une part importante dans son élaboration. Au niveau des variables illustratives, le point H8 et h4 (donc caractéristiques de la mi-marée au flot) ont les plus fortes contributions relatives, de même que le point s2 dont la salinité a caractérisé le trait n° 9 précédemment cité.

Ainsi, dans le plan 1-4, on peut suivre l'évolution des effectifs d'Eperlans capturés : les classes 1 et 2 s'opposent sur l'axe 1 ; comme précédemment, ceci s'interprète comme une augmentation des effectifs lorsque la mer baisse.

Enfin, la classe 3 est déportée sur l'axe 4 indiquant que l'Eperlan, s'il est caractéristique des périodes de mi-marée (comme cela a été vu sur l'axe 3), l'est surtout au moment du flot.

De même que précédemment, les autres espèces peuvent être analysées de façon analogue... mais ceci dépasse le propos de ce chapitre.

#### c - Conclusion sur le cycle de 12 heures

Les Analyses Factorielles des Correspondances ont permis une bonne description synthétique du comportement des principales espèces capturées en estuaire externe vis-à-vis du phénomène de marée. Ainsi, on peut mettre en évidence plusieurs groupements faunistiques caractérisés par des éthologies différentes.

Dans l'estuaire externe et en conditions de vives eaux, l'Eperlan fait partie du groupe des espèces sensibles au phénomène de marée : quasi absent à pleine mer, les captures sont plus importantes vers la basse mer, surtout au début du flot. On peut donc dire que, dans les conditions environnementales de l'expérience, l'Eperlan a un rythme tidal prononcé.

Ce rythme est d'ailleurs facilement mis en évidence si l'on porte sur un graphique, le nombre des captures en fonction du temps (cf. fig.53 dans le chapitre III : ECHANTILLONAGES, ou ROBIN (1983)). L'A.F.C. a cependant l'avantage de nuancer les phénomènes en apportant une vue globale : toutes les espèces se définissent les unes par rapport aux autres et l'on peut

observer, sur les plans factoriels, des organisations éthologiques.

Cependant, l'étude du cycle de 12 heures reste ponctuelle : en effet, cette expérience a été menée dans des conditions abiotiques précises (saison, débit fluvial, marée, lieu géographique...) aussi, les conclusions sur le comportement de l'Eperlan et de la faune qui lui est associée doivent certainement être à nuancer. Toutefois, cette analyse peut servir de base à d'autres études cycliques, menées sous des conditions abiotiques différentes.

### 13.3 - Cycle de 24 heures

L'étude d'un tel cycle peut apporter des éléments de réponse à la question de stabilité des structures observées lors du cycle de 12 heures. En effet, les conditions abiotiques ont ici légèrement changé par rapport à l'expérience précédente : la plus importante étant le coefficient de marée. Le cycle de 24 heures, contrairement au cycle précédent, a été effectué en conditions de mortes eaux.

#### a - Le tableau des données - Codage

Le tableau des données est du même type que précédemment. Il est ici constitué de 23 lignes correspondant aux 23 traits de chalut (un par heure). Les espèces capturées, au nombre de 16, sont les mêmes que durant le cycle de 12 heures. Les paramètres abiotiques mesurés sont, comme dans l'analyse précédente, éclatés en classes disjonctives. Ce sont :

- l'heure de prélèvement par rapport à la pleine mer (notée de  $h_0$  (pleine mer) à  $h_6$  (basse mer) et  $H_0$  (pleine mer) à  $H_{11}$  (une heure avant la pleine mer suivante).  $H_6$  est donc à basse mer ;
- la salinité, codée en 6 classes :  $s_1$  ( $S \% < 20$ ) à  $s_6$  ( $S \% > 30$ ) ;
- la hauteur d'eau, codée en 4 classes :  $p_1$  ( $< 5m$ ) à  $p_4$  ( $> 7 m$ ) ;
- la température de l'eau (au fond), codée en 4 classes de  $1^\circ C$  :  $t_1$  ( $< 18^\circ C$ ) à  $t_4$  ( $> 20^\circ C$ ) ;
- enfin, un paramètre "d'éclairement" à 2 classes : jour et nuit.

Ces paramètres ont été placés en variables illustratives.

Comme dans l'analyse précédente, deux types de traitements ont été effectués : l'un sur le tableau de base et l'autre en éclatant les espèces en classes disjonctives selon leur abondance.

b - Résultats- Première analyse : espèces non éclatée en classes d'abondanceInterprétation des axes factorielsLe plan 1-2 (fig. 137)

Les deux premiers axes extraient respectivement 28.27 % et 19.11 % de l'inertie totale.

A l'inverse de l'analyse précédente, on n'a pas pu donner aux axes une interprétation écologique. Ceci dénote, dans cette expérience, la moins grande importance de l'influence tidale (et en particulier de la salinité) que lors du cycle effectué en vives eaux (cycle de 12 heures). Cependant, la deuxième bissectrice des axes 1 et 2 peut globalement s'interpréter comme l'axe du mouvement tidal. Le pôle négatif de cette bissectrice caractérise la basse mer, tandis que le pôle positif représente la pleine mer. Cette interprétation est globalement confirmée par la disposition des points "traits de chalut" le long de cette bissectrice.

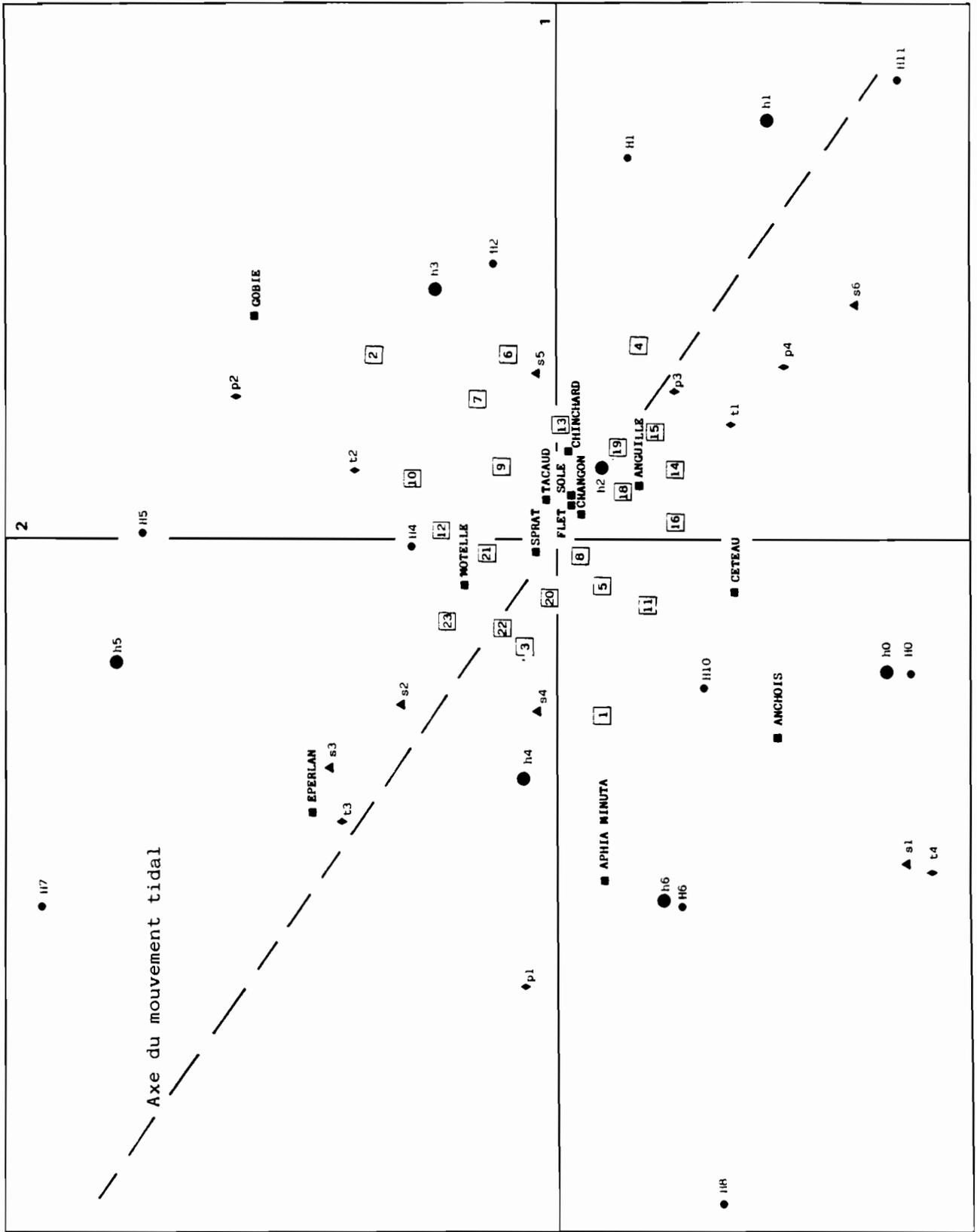
Au niveau de la faune, on constate un groupement des espèces au centre du graphique, que l'on peut interpréter comme une relative indifférence de celles-ci aux conditions environnementales. Seules quelques espèces échappent à cela. Parmi celles-ci, l'Eperlan se distingue en se positionnant au niveau des conditions de basse mer. L'Eperlan est donc une espèce fort sensible à l'influence de la marée. Il en est de même de Aphia minuta et du Gobie Pomatoschistus minutus.

Le fait de ne trouver aucune structure écologique nette provient vraisemblablement du fait qu'en conditions de mortes-eaux, comme cela est le cas ici, les paramètres influants dans la répartition des espèces (en tout premier lieu, la salinité), n'ont pas de variations importantes. Leur action est donc limitée. Les conditions de salinité étant pratiquement stables, seules les espèces très sensibles dans la gamme de salinité couverte vont s'individualiser dans le plan factoriel.

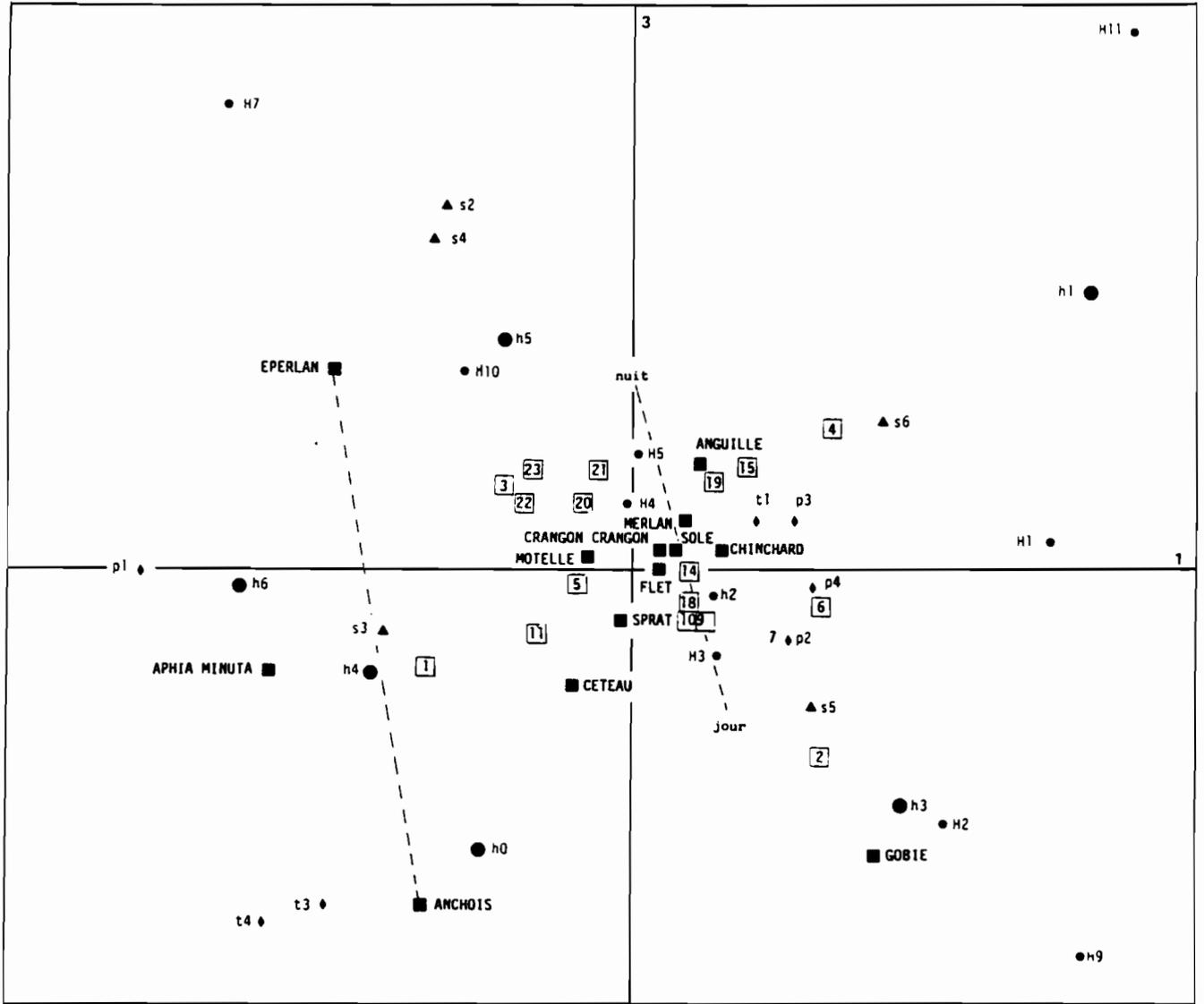
Le plan 1-3 (fig. 138)

L'axe 3 extrait 16.49 % de l'inertie totale. Il est caractérisé, au vu des contributions relatives par les variables "jour" et "nuit". C'est donc l'axe du rythme nycthémeral. Ceci est d'ailleurs confirmé par la position des points "traits de chaluts" qui, à partir du n° 15 peuvent être considérés comme des prélèvements de nuit et sont globalement du côté positif de l'axe 3, en opposition avec les autres.

Cet axe est aussi bâti par les variables "Eperlans" qui ont surtout été capturés de nuit et "Anchois", capturés uniquement de jour. Ces deux variables s'opposent sur l'axe 3.



**Figure 137 :** Analyse Factorielle des Correspondances :  
 Plan 1-2.  
 Cycle de 24 heures. Espèces non éclatées en  
 classes d'abondance.



**Figure 138** : Analyse Factorielle des Correspondances :  
 Plan 1-3.  
 Cycle de 24 heures. Espèces non éclatées en  
 classes d'abondance.

Comme dans le plan 1-2, les autres espèces restent groupées au centre du graphique, indiquant leur relative indifférence aux conditions nycthémerales.

Cette première analyse met donc en évidence la moindre sensibilité des espèces aux conditions hydrologiques (en particulier salines) lors des marées de mortes-eaux en estuaire externe. L'éthologie des espèces est donc différente selon les conditions de marée. Ceci serait donc à prendre en compte, lors de futurs échantillonnages par exemple, si l'on désire poursuivre l'étude de l'ichtyofaune estuarienne.

Ces A.F.C. montrent toutefois qu'il existe pour certaines espèces, un rythme nyctéméral prononcé, dont l'Eperlan est l'un des représentants les plus caractéristiques : sa présence nocturne est marquée. Le problème reste cependant de savoir ce qu'il advient de cette espèce en conditions diurnes alors que les autres paramètres abiotiques restent identiques : quelle est la répartition géographique (mobile) du poisson lors d'un cycle nyctéméral ? La même remarque que précédemment s'impose donc pour de futurs échantillonnages. On conçoit donc l'intérêt qu'il y aurait à stratifier les études selon (entre autres choses) le coefficient de marée et de pratiquer les analyses sur la base de cycles tidaux et nyctéméraux.

#### - Deuxième analyse : espèces éclatées en classes d'abondance

Comme dans l'analyse du cycle de 12 heures, ce deuxième type de traitement apporte des précisions sur la dynamique des effectifs des espèces au cours du cycle (tidal et nyctéméral).

Les classes d'abondance sont données au tableau 38. Les variables actives sont les classes d'abondance. Les variables supplémentaires sont les paramètres abiotiques.

#### Interprétation des axes factoriels

##### Le plan 1-2 (fig. 139)

Les deux premiers axes extraient respectivement 15.34 % et 11.54 % de l'inertie totale.

On retrouve globalement dans le plan 1-2 la même structure que dans l'analyse précédente : la deuxième bissectrice des axes 1 et 2 peut s'interpréter comme un axe de marée. Ceci se confirme par la projection des points h et H : la basse mer est globalement du côté positif de cette bissectrice.

L'axe 1 peut ici s'interpréter comme l'axe du mouvement tidal des masses d'eau ou plus exactement, l'axe de la hauteur d'eau puisque les points p sont dans l'ordre croissant sur cet axe. Il n'est pas étonnant de constater que la salinité ne suit pas exactement le mouvement tidal puisqu'on est ici en période de mortes-eaux où l'influence de la marée de salinité est moindre dans l'estuaire.

<b>Espèce</b> <b>Classe</b>	<b>Sole</b>	<b>Céteau</b>	<b>Flet</b>	<b>Tacaud</b>	<b>Merlan</b>	<b>Motelle</b>	<b>Gobie</b>	<b>Aphia minuta</b>
1	10	0	10	150	10	0	0	0
2	30	>0	20	350	20	5	10	10
3	60		30	450	30	>5	>10	>10
4	>60		40	750	60			
5			>40	>750	>60			
<b>Espèce</b> <b>Classe</b>	<b>Sprat</b>	<b>Eperlan</b>	<b>Crevette grise</b>	<b>Anchois</b>	<b>Syngnathe</b>	<b>Grondin</b>	<b>Chinchard</b>	<b>Anguille</b>
1	10	0	200	0	0	0	0	0
2	30	10	500	> 0	> 0	>0	10	4
3	> 30	20	>500				20	> 4
4		>20					>20	

**Tableau 38** : Limites des classes d'abondance des espèces capturées au cours du cycle de 24 heures et utilisées comme variables dans les Analyses Factorielles des Correspondances.



Figure 139 : Analyse Factorielle des Correspondances :  
 Plan 1-2.  
 Cycle de 24 heures. Espèces éclatées en  
 classes d'abondance.

L'axe 2 est caractéristique des conditions de mi-marée oppose des salinités plus faibles à des salinités plus fortes.

L'éclatement des effectifs des espèces en classes d'abondance permet de nuancer les interprétations données lors de l'analyse précédente. En effet, il apparaît ici que les espèces sont toutes plus sensibles à l'effet de marée que l'analyse précédente ne laissait prévoir. Le Flet, par exemple, qui apparaissait précédemment au centre du plan 1-2, voit ses classes d'abondance évoluer dans ce nouveau plan 1-2 : peu abondants à pleine mer, ses effectifs ont tendance à augmenter lorsque la mer baisse mais c'est en dehors de la basse mer que l'on en capture le plus : les classes d'abondance décrivent, pour cette espèce, un arc de cercle dans le plan 1-2. Cette structure en arc de cercle est d'ailleurs observable chez la totalité des espèces présentes, ce qui permet de les positionner par rapport aux conditions abiotiques. Ainsi, pour le Flet, on constate que les captures les plus fortes se font vers la basse mer mais du côté de l'axe 2 caractérisé par les salinités les plus fortes. C'est l'inverse pour l'Eperlan dont "l'arc de cercle" est tourné dans l'autre sens. Bien qu'abondant vers la basse mer, les captures d'Eperlans sont plus élevées peu après celle-ci (classe 3 en retrait par rapport à la classe 4) mais dans des eaux plus dessalées.

La Sole, par contre, suit une évolution comparable à celle du Flet mais de façon plus accentuée (cette espèce préfère les eaux plus salées). Il en est de même du Tacaud ou de la Crevette grise.

Le Merlan est peu sensible aux mouvements des masses d'eau (ses classes d'abondance sont groupées, en projection, sur l'axe 1). Par contre, cette espèce est sensible à la salinité puisqu'elle apparaît en plus grand nombre vers les salinités moyennes à faibles (avec la classe 2 de la Sole et la classe 4 de l'Eperlan).

Ces quelques exemples montrent la diversité des comportements des espèces au sein des masses d'eau dont les caractéristiques physico-chimiques évoluent au cours d'un cycle tidal. On retrouve, de façon atténuée en raison des conditions de marée peu marquées (coefficient de mortes-eaux), les conclusions du cycle de 12 heures.

#### Le plan 1-3 (fig. 140)

L'axe 3 (10.11 % de l'inertie totale) a la même interprétation que l'axe du même ordre de l'analyse précédente : c'est l'axe du rythme nycthémeral. Le pôle positif de cet axe est caractéristique des conditions de jour, le pôle négatif, des conditions de nuit.

L'observation de l'évolution des classes d'abondance permet de nuancer les conclusions de l'analyse précédente. On retrouve certes une espèce comme l'Eperlan, dont les effectifs les plus élevés sont caractéristiques des traits nocturnes proches de la basse mer. La Sole est aussi dans ce cas, de même que la Crevette Grise (dans une moindre mesure cependant). Par contre, le Flet et le Tacaud ne semblent pas dépendre d'un

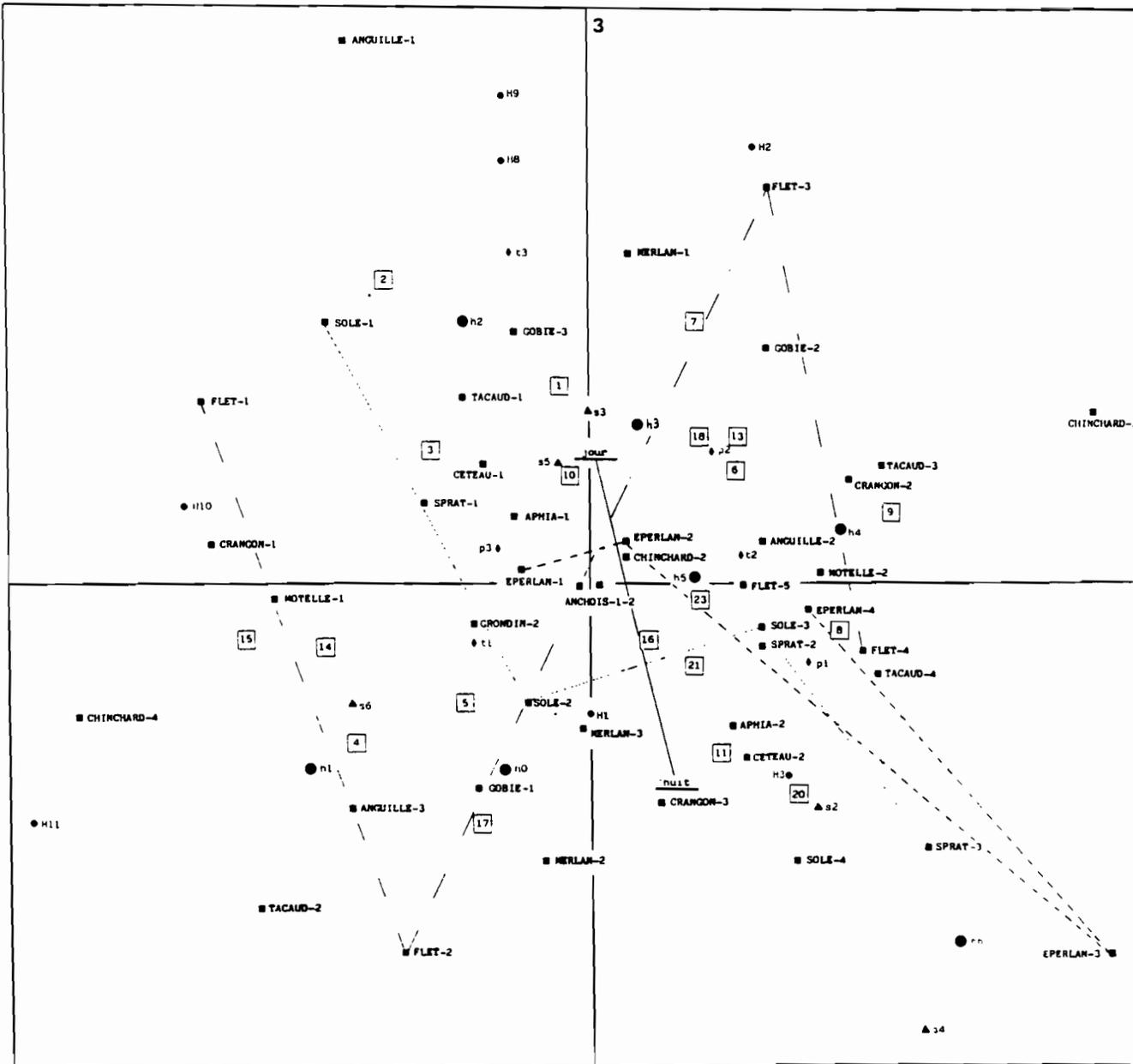


Figure 140 : Analyse Factorielle des Correspondances :  
 Plan 1-3.  
 Cycle de 24 heures. Espaces éclatées en  
 classes d'abondance.

rythme nycthémeral quelconque.

Les autres espèces peuvent s'analyser de la même façon, l'A.F.C. rendant compte des structures régissant l'ensemble des taxons...

#### Axes d'ordre supérieurs

L'étude de ces axes n'a pas donné de renseignements complémentaires sur l'influence de rythmes biotiques ou abiotiques sur le comportement de l'Eperlan et de la faune qui lui est associée.

#### c - Conclusion sur le cycle de 24 heures

L'étude de ce cycle souffre des mêmes critiques que celle du cycle précédent : la ponctualité spatio-temporelle. Cependant, on a pu mettre en évidence des comportements spécifiques vis-à-vis des phénomènes de marée et l'existence chez certaines espèces (dont l'Eperlan) d'un rythme nycthémeral certain.

Toutefois, l'étude des cycles de 12 heures et 24 heures, menée à quelques jours d'intervalle, a mis en évidence la fragilité des structures observables. Ainsi, en période de vives-eaux (comme lors du cycle de 12 heures), l'influence des paramètres de marée (dont la salinité est le plus marquant) est prépondérante. Les groupements spécifiques apparaissent au cours du temps au fur et à mesure qu'évolue la marée. En période de mortes-eaux (comme lors du cycle de 24 heures), l'influence des phénomènes tidaux est moins nette : la salinité joue un rôle moindre mais le mouvement des masses d'eaux et en particulier la hauteur d'eau semble plus déterminante. Par contre, un rythme nycthémeral est observable.

Une telle étude des cycles, par Analyse Factorielle des Correspondances, serait à illustrer par quelques analyses monospécifiques. On trouvera à la figure 53 quelques éléments en ce qui concerne l'éthologie de l'Eperlan.

Quelques autres espèces de ces mêmes cycles ont été analysés individuellement par ROBIN (1983) qui confirme les résultats obtenus par les A.F.C..

### 13.4 Cas particulier du groupe 0 en début de croissance

#### a - Conditions expérimentales

Les observations ont été faites au niveau de la centrale E.D.F. de Cordemais dont les prises d'eau, situées dans le chenal à 1 m au dessus du fond, ont joué le rôle d'échantillonneur en point fixe. L'eau de Loire, pompée à cet endroit est filtrée sur une grille en forme de tambour de machine à laver où il est possible de compter, de visu, les poissons capturés. Par ailleurs, l'eau de rinçage du tambour a été échantillonnée à l'aide d'un filet à maille fine (1 mm). On dispose donc de séries temporelles constituées par les

comptages sur les tambours et les captures dans les eaux de rinçage.

#### b - Résultats

Les comptages effectués de visu sur le tambour ont seulement servi à confirmer, vu leur imprécision, l'allure des courbes de capture dans les eaux de rinçage. Il n'a jamais été constaté de différence.

La figure 141 représente le nombre d'Eperlans (groupe 0) capturés dans les eaux de rinçage du tambour filtrant à différentes dates : 13 juin 1983, 27 juin, 25 juillet, 8 août et 24 août 1983.

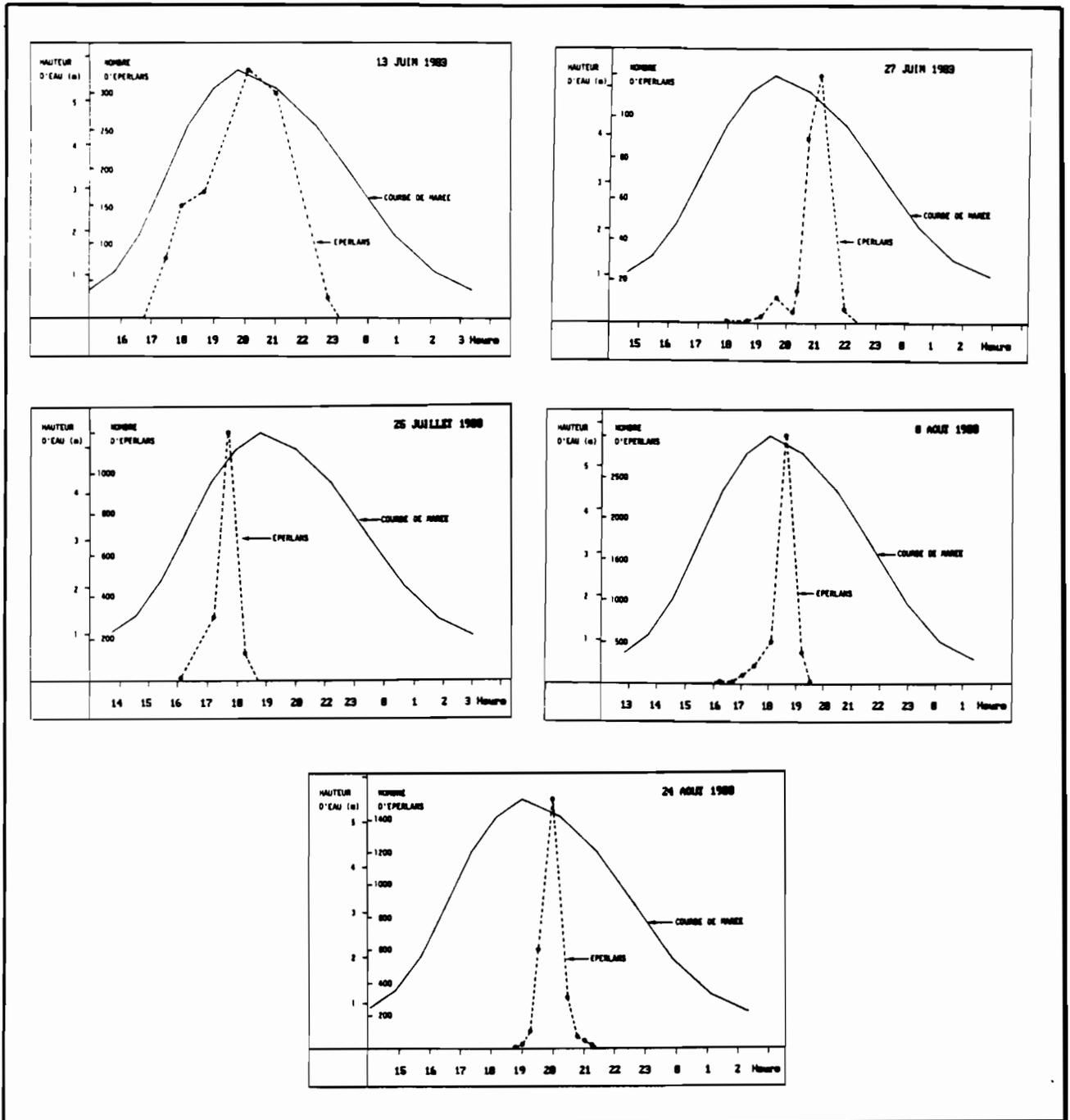
Sur cette figure ont été tracées les courbes de marée correspondant aux dates d'échantillonnage. On constate que le maximum des captures se situe aux environs de la pleine mer. On observe donc le phénomène inverse du comportement des adultes en domaine polyhalin ou euhalin.

L'interprétation de ce phénomène reste toutefois délicate. En effet, il ne semble pas que les variations de la salinité jouent ici un rôle prépondérant : elles restent faibles au cours de la marée, voir quasi-stationnaires (autour de 5 ‰). Toutefois, cette salinité est vraisemblablement l'optimum halin du groupe 0, comme les eaux saumâtres le sont pour les adultes fréquentant l'estuaire externe. Il se peut, par contre, que la concentration en oxygène dissous et le bouchon vaseux soient deux facteurs d'influence plus caractéristiques. En effet, le maximum d'oxygène dissous se situe au moment de la pleine mer, alors que vers la basse mer les eaux anoxiques liées à la présence du bouchon vaseux passent devant la prise d'eau de la centrale.

Quoiqu'il en soit, on peut dire que le stock des jeunes Eperlans suit le mouvement tidal des masses d'eau et reste dans la tranche correspondant aux eaux de pleine mer.

L'âge des poissons influe certainement sur les modalités du suivi des masses d'eau. Ainsi, le 13 juin 1983, il semble que le mouvement des Eperlans soit plus passif par rapport au mouvement tidal que par la suite. En effet, à cette date, la courbe des captures est plus étalée dans le temps et suit donc plus exactement le mouvement tidal. Aux dates ultérieures, l'Eperlan apparaît brutalement dans les captures (pic d'abondance), vraisemblablement en raison de sa meilleure aptitude à suivre la tranche d'eau optimale au fur et à mesure de sa croissance.

Par ailleurs, on constate que, mis-à-part l'échantillonnage du 25 juillet, le pic des captures se situe juste après la pleine mer, au moment du jusant. Ainsi, au flot, lorsque la tranche d'eau incriminée passe devant la centrale E.D.F., on ne capture pas d'Eperlan. Ceci s'interprète facilement en termes de comportement vis-à-vis du mouvement tidal : les jeunes Eperlans, au flot, remontent dans l'estuaire en nageant en surface. Par contre, au jusant, ils le redescendent en restant à proximité du fond. Ils passent alors devant la prise d'eau de la centrale et peuvent ainsi être capturés. Ce phénomène éthologique est d'ailleurs bien connu et OUELLET et DODSON (1985) l'ont particulièrement bien étudié pour les larves d'Eperlans de l'estuaire du Saint-Laurent (Canada) où, comme en



**Figure 141 :** Evolution au cours du cycle de marée des captures d'Eperlans du groupe 0 au niveau de la centrale E.D.F. de Cordemais.

Loire, les poissons descendent vers le fond au jusant et remontent près de la surface au flot.

La présence de pics de capture associés à un grand nombre d'individus pêchés (le filet utilisé ne travaillait que 30 secondes par pêche) semble indiquer que les jeunes Eperlans sont, dans le domaine mésohalin de l'estuaire, groupés en un banc dense, peu étendu dans l'espace.

### 13.5 Conclusion sur les rythmes d'activité

L'étude de l'activité de la faune benthodémersale sur deux cycles de marées de 12 et 24 heures a permis de mettre en évidence différents groupements spécifiques caractérisés par des comportements particuliers de la faune face aux rythmes tidaux et nycthémeraux.

Les Analyses Factorielles des Correspondances ont permis de résumer le tableau des données en présentant sur un même graphique l'ensemble des espèces capturées dans l'estuaire externe. Ce type d'analyse dresse donc une typologie des comportements cycliques des espèces face aux conditions abiotiques du milieu et est, ainsi, d'une puissance descriptive (voire analytique) supérieure aux analyses classiques, plus lourdes, effectuées sur chaque espèce séparément.

L'Eperlan est sensible aux mouvements des masses d'eaux et reste dans la tranche correspondant vraisemblablement à son optimum osmotique. Au cours de l'étude, la salinité correspondante se situait entre 17 et 20 ‰ et correspond, en estuaire externe, aux conditions de basse mer. L'Eperlan possède certainement un rythme nyctéméral prononcé car ses captures sont plus importantes en conditions nocturnes.

Les juvéniles sont, quant à eux, dépendant du mouvement des masses d'eaux et recherchent vraisemblablement la tranche d'eau la plus oxygénée située dans le domaine mésohalin. Elle correspond, dans ce secteur, aux conditions de pleine mer, qui refluent vers l'amont les eaux anoxiques du bouchon vaseux. Associé à ce mouvement tidal horizontal, les juvéniles ont vraisemblablement une migration tidale verticale : ils nagent en surface au flot et redescendent vers le fond au jusant.

Les études entreprises pour l'analyse des cycles tidaux et nycthémeraux restent cependant ponctuelles dans le temps et l'espace (seule une station de l'estuaire externe a été analysée en juin), elles ont cependant eu le mérite de bien mettre en évidence la mouvance du milieu estuarien. Les données recueillies et les résultats qui en découlent permettent toutefois d'envisager des prolongements intéressants à ce type d'étude (autres secteurs à étudier, autres conditions de débit et de marée, etc...) qui pourront ainsi étendre et peut-être généraliser ces premières conclusions.

## 2 - VARIATIONS DE L'ABONDANCE RELATIVE DE L'EPERLAN

### 2.1 - Introduction

Un procédé classique d'étude des variations affectant l'abondance des stocks de poissons consiste à utiliser les statistiques de capture et d'effort fournies par la pêche commerciale. Ce système possède de nombreux avantages (dont le faible coût économique est un des principaux) mais aussi des inconvénients liés pour l'essentiel aux structures fonctionnelles des pêcheries. Un groupe de travail a d'ailleurs analysé en détail les problèmes que pose l'utilisation des données de capture et d'effort (ANON, 1976). Aussi, d'autres méthodes de surveillance ont été développées (acoustiques, oeufs et larves, marquages...). ULLTANG (1977) et SAVILLE (1978) en font d'ailleurs l'inventaire.

Pour l'Eperlan de Loire, étant donné l'impossibilité d'utiliser la plupart de ces techniques, seuls les résultats des prospections par campagne de pêche scientifique ont été utilisés.

Ce genre d'études, entreprises surtout au chalut de fond, a été largement utilisé pour mesurer les variations de l'abondance à long comme à court terme. La méthode peut s'appliquer pour recueillir, dans un secteur défini les indices d'abondance relative des ressources en plusieurs espèces, en une seule espèce ou en différentes classes d'âge d'une même espèce.

Dans ce paragraphe, on analyse donc les variations d'abondance relative de l'Eperlan de Loire, de deux façons différentes :

- d'une part, par le suivi d'indices d'abondance calculés selon des méthodes usuelles ;
- d'autre part, par l'Analyse de Variance, méthode qui apparaît complémentaire de la précédente en mettant en évidence les principales sources de variation dans l'évolution des densités.

### 2.2 - Estimation des abondances

#### 22.1 Les diverses voies d'approche : inférence statistique et géostatistique

L'abondance des poissons par unité de surface (qui est une variable aléatoire structurée sur une unité de surface) est une variable régionalisée dont la grandeur paramètre un phénomène naturel se distribuant dans l'espace et le temps. Chaque trait de chalut présente un aspect aléatoire (il n'existe qu'une corrélation entre le lieu de chalutage et l'échantillon que l'on en tire) et un aspect structuré (la répartition des poissons est structurée dans l'espace)

Aussi, deux voies d'approche peuvent être utilisées dans l'estimation des abondances, correspondant aux deux aspects précédemment décrits.

- La première consiste à effectuer une estimation des caractéristiques moyennes des unités d'échantillonnage (ici sur les strates prospectées) à partir de la variabilité des caractéristiques des sous échantillons (ici les traits de chalut). Cette voie fait appel aux notions de statistique usuelles par le biais d'estimations des caractéristiques statistiques de la distribution de fréquence de la variable régionalisée étudiée. Les structures spatiales ne sont alors pas prises en compte : seul l'aspect "aléatoire" de la variable est analysé.
- La seconde consiste à étendre les caractéristiques des "individus" tirés (ici les traits de chalut), à ceux qui sont les plus proches, par l'utilisation d'une connaissance de l'autocorrélation spatiale. Ce type d'étude fait alors appel à des notions de géostatistiques, développées par MATHERON (1965) et qui tiennent compte de la structure spatiale de la variable (par analyse de variogrammes et de covariances).

Ces deux approches, bien qu'aboutissant à une estimation de l'abondance moyenne, paraissent complémentaires dans leur utilisation, en raison des méthodes employées.

Les techniques géostatistiques trouvent cependant leur plein emploi lorsque les structures spatiales de la population varient peu en regard de la durée de la campagne d'échantillonnage. Ceci limite le champ d'action de telles techniques dans un milieu comme l'estuaire de la Loire où les conditions sont très fluctuantes et influent fortement sur les variations de la distribution géographique des poissons en un point donné (même à très court terme).

Si, de plus, on doit faire face à des phénomènes temporels, l'autocorrélation (qui ne dépend plus que du temps) peut être analysée à partir du spectre (LAUREC, 1979), c'est à dire de la répartition des intensités de l'autocorrélation suivant les fréquences (cas de phénomènes saisonniers par exemple). L'étude fait alors appel à des notions de processus temporels.

Quoiqu'il en soit, la méthode statistique usuelle est celle qui est la plus employée, tout au moins en expérimentation par chalutage. La non utilisation de méthodes géostatistiques dans ce cas précis provient du fait que le nombre de traits de chalut est souvent réduit, en raison de multiples contraintes techniques et matérielles. Or, ces méthodes nécessitent souvent un nombre élevé d'échantillons pour être vraiment opérationnelles. On conçoit donc que les méthodes géostatistiques soient devenues d'un usage courant en écologie benthique ou même planctonique puisque l'obtention de nombreux échantillons ne pose pas, dans ces domaines de problèmes cruciaux. Gohin (1985, a) et CONAN (1985) par exemple, l'ont employé avec succès dans des études d'estimation de biomasse et

d'abondance du Benthos, tandis que GOHIN (1985, b) et PETITGAS (1985) l'ont utilisé dans des estimations d'abondance planctonique.

En pratique, l'application des méthodes géostatistiques est intéressante si on désire, par exemple, tracer les caractéristiques spatiales du paramètre étudié (abondance, biomasse etc...) et en obtenir une cartographie que la méthode rend automatique (à l'aide d'une table traçante par exemple).

De même, on peut obtenir une cartographie des variances des estimations précédentes, ce qui valorise l'échantillonnage.

Par ailleurs, cette méthode donne des estimateurs directs non biaisés (quelquesoit le plan d'échantillonnage utilisé, notamment si celui-ci ne comporte pas de prélèvements aléatoires), ce qui n'est pas toujours le cas dans les autres méthodes statistiques traditionnelles. En effet, ces dernières demandent parfois le recours à des transformations des données brutes pour se ramener à un cas de figure statistique optimal (en général, on recherche le cadre Gaussien). On conçoit donc l'intérêt des méthodes géostatistiques et la nécessité de les employer dans les cas favorables (comme en Benthologie ...).

Antérieurement, LAUREC (1977, b) avait utilisé ces méthodes pour l'analyse des puissances de pêche d'un ensemble de bateaux répartis sur une surface donnée : il a pu ainsi mettre en évidence l'hétérogénéité spatiale de la distribution du poisson.

Dans le cadre des études menées dans l'estuaire de la Loire, l'estimation de abondances par des méthodes géostatistiques (comme le kriegeage par exemple) n'a pas pu être réalisée, malgré les perspectives offertes, en raison d'une part de la non stationarité forte et rapide du milieu (entraînant celle de la distribution du poisson qui ne fluctue alors, ni autour d'une valeur moyenne, ni en fonction d'un gradient quelconque) et d'autre part du faible nombre d'échantillons (traits de chalut) prélevés par campagne.

Aussi, seule l'approche statistique usuelle a été utilisée, par le biais du calcul d'indices d'abondances, estimés à partir des distributions des valeurs des traits de chalut.

## 22.2 Indices d'abondances

### a - Echantillonnage - stratification

On ne reviendra pas ici sur l'échantillonnage de la population d'Eperlans puisque ceci a déjà fait l'objet d'un chapitre précédent. On rappelle toutefois les points essentiels permettant de comprendre le calcul des indices d'abondance.

Ces indices sont calculés sur la base des campagnes mensuelles de chalutages expérimentaux qui ont eu lieu entre avril 1981 et octobre 1982.

Le plan d'échantillonnage qui a été adopté est de type stratifié. En effet, la technique de l'échantillonnage stratifié consiste à subdiviser une population hétérogène en sous-populations ou "strates" plus homogènes, mutuellement exclusives et collectivement exhaustives (SCHERRER, 1983). Dans le cas de l'estuaire de la Loire, la variable qui a servi

de stratificateur est la salinité puisque ce facteur, facile à mesurer, définit aussi des zones de préférendum halin pour l'ensemble de la faune. En effet, l'étude de la faune associée à l'Eperlan a en effet mis en évidence le facteur salinité comme étant celui dont l'influence est prépondérante dans la répartition géographique des espèces. La salinité permet donc de définir des strates, dans lesquelles les densités de poissons sont susceptibles d'être, en moyenne, homogènes. En Loire, on rappelle que trois strates ont ainsi été délimitées. Elles correspondent au domaine marin, polyhalin et mésohalin de l'estuaire.

Le stratificateur utilisé ici (la salinité) semble plus judicieux en milieu estuarien que, par exemple, la bathymétrie, critère classiquement employé dans les campagnes d'estimation d'abondance. Un tel critère a d'ailleurs déjà été utilisé en Loire et n'a pas donné les résultats escomptés (DESAUNAY et al., 1985).

En Loire, la stratification géographique du domaine d'étude a été suivie d'une technique d'échantillonnage aléatoire dans chaque strate. En effet, compte tenu d'une part des contraintes techniques liées aux chalutages et d'autre part des conditions très fluctuantes du milieu échantillonné, la position des traits de chalut peut être considérée, dans un premier temps, comme aléatoire. Ainsi, la technique de prélèvement utilisée en Loire rejoint les méthodes d'échantillonnage aléatoire stratifié, les plus couramment utilisées actuellement pour les espèces démersales et quelques espèces pélagiques (CHEVALIER, 1980).

Le tableau 39 donne les caractéristiques de l'échantillonnage effectué dans l'estuaire de la Loire.

#### b - Distribution des valeurs et transformation des données

Le problème posé est alors d'estimer l'espérance mathématique de la distribution des valeurs obtenues pour les traits de chalut. Cette statistique est l'indice d'abondance de l'Eperlan dans l'estuaire de la Loire.

Or, pour approcher les caractères statistiques de la dispersion (et en particulier son espérance mathématique), il faut disposer de la relation [moyenne-variance]. Pour cela, des calculs de moyennes (arithmétiques) et variances associées sont effectués théoriquement entre les échantillons pris sur toute la zone étudiée. En pratique, on approche cette relation par le calcul des moyennes et des variances sur les traits de chalut effectués dans chaque strate.

La connaissance de cette relation permet d'envisager des transformations adéquates des données brutes afin de se ramener dans le cadre Gaussien. En effet, l'intérêt d'une normalité des données réside, entre autre, dans le fait de pouvoir estimer efficacement l'espérance mathématique de la distribution par la moyenne arithmétique (à laquelle on peut associer la variance usuelle).

Strats (limites géographique)	Estuaire externe : (domaine marin) Pointe de Chemoulin - Pont de St-Nazaire	Estuaire interne : (domaine polyhalin) Pont de St-Nazaire - Paimboeuf	Estuaire interne : (domaine mésohalin) Paimboeuf - Ile Demangeat	Total zone étudiée
Surface totale (km <sup>2</sup> )	88.5	26.6	14.9	130.0
Nombre de traits de chalut	6	6	5	17
Surface totale chalutée (m <sup>2</sup> )	36180	26595	26730	89505
Coefficient d'échantillonnage	0.999	0.999	0.998	---

**Tableau 39** : Caractéristiques de l'échantillonnage mensuel effectué dans l'estuaire de la Loire.

Les autres intérêts de la normalité des données sont d'une part la linéarité et l'additivité des effets, condition importante en Analyse de Variance par exemple, et d'autre part la possibilité d'utiliser les statistiques faisant appel au cadre Gaussien (test t, construction d'intervalles de confiance des estimateurs à un seuil donné etc ...), quitte, une fois ces calculs effectués à se ramener aux données brutes par une transformation inverse adéquate.

TAYLOR (1961, 1971) a ainsi analysé les relations liant moyenne et variance et a émis une fonction générale de type :

$$s = a \cdot \bar{x}^b$$

où a et b sont deux constantes et où s et  $\bar{x}$  sont respectivement la variance et la moyenne de la population.

La détermination de a et b permet alors de transformer efficacement les données brutes afin de se ramener au cadre Gaussien (HEALY et TAYLOR, 1962). Cette transformation est du type :

$$x \longrightarrow x^p, \text{ où } p = 1-b/2.$$

Le calcul de b peut se faire par ajustement linéaire (régression) en linéarisant la loi de Taylor par une double transformation Logarithmique :

$$\text{Log } s = \text{log } a + b \cdot \text{Log } \bar{x}$$

La distribution des fréquences des captures des traits de chalut effectués en Loire est donné à la figure 142.

On constate que celle-ci s'éloigne d'une distribution normale, même à l'intérieur de chaque strate où l'homogénéité est supposée. Les captures sont donc extrêmement variables, même si l'on considère chaque strate séparément. La stratification améliore toutefois cette variation : en effet, dans le domaine polyhalin par exemple (fig. 142, b), on constate que la distribution est moins "contagieuse" que celle observée pour l'ensemble de l'estuaire (fig. 142, d).

Quoiqu'il en soit, si on désire calculer des intervalles de confiance (par exemple) sur les estimations, il convient de trouver le type de transformation appropriée pour normaliser les données.

La relation entre moyenne et variance est représentée à la figure 143. La liaison apparaît linéaire dans le cadre de la double transformation logarithmique (les valeurs nulles ont été écartées de ce calcul). La relation suit donc la loi de Taylor. L'estimation du paramètre b de cette loi donne :  $b = 1.70$ .

La transformation adéquate serait donc la fonction puissance p, avec p valant  $1-b/2 = 0.15$ .

En fait, la valeur de b, proche de 2, tendrait à supposer que la distribution des valeurs non nulles peut approximativement être considérée comme Log-normale et qu'alors la simple fonction Logarithmique normaliserait les données. Ceci a été vérifié sur les données par le calcul du  $\chi^2$  d'ajustement entre la distribution Log-normale théorique et la distribution observée sur les valeurs transformées par Logarithme.

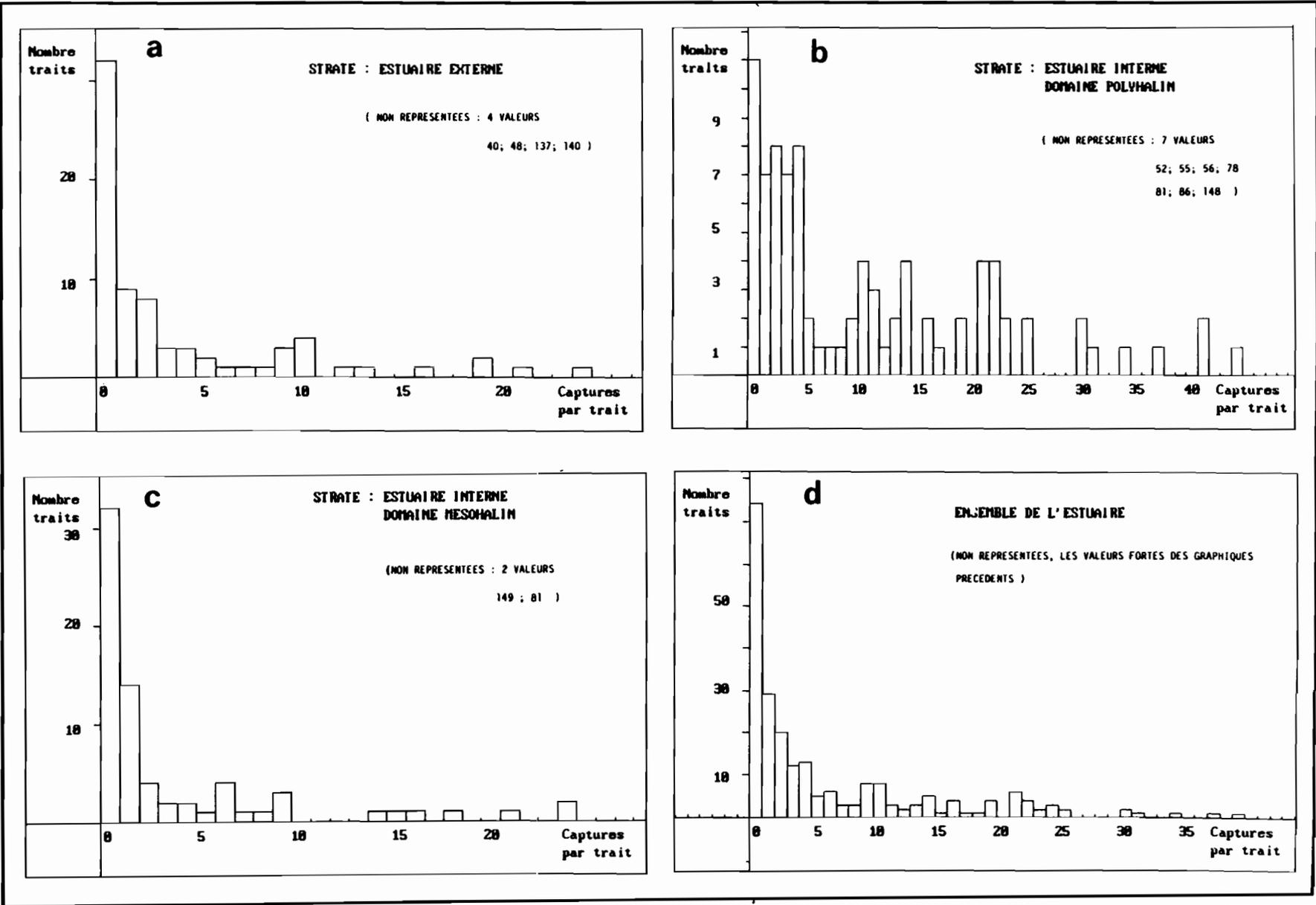
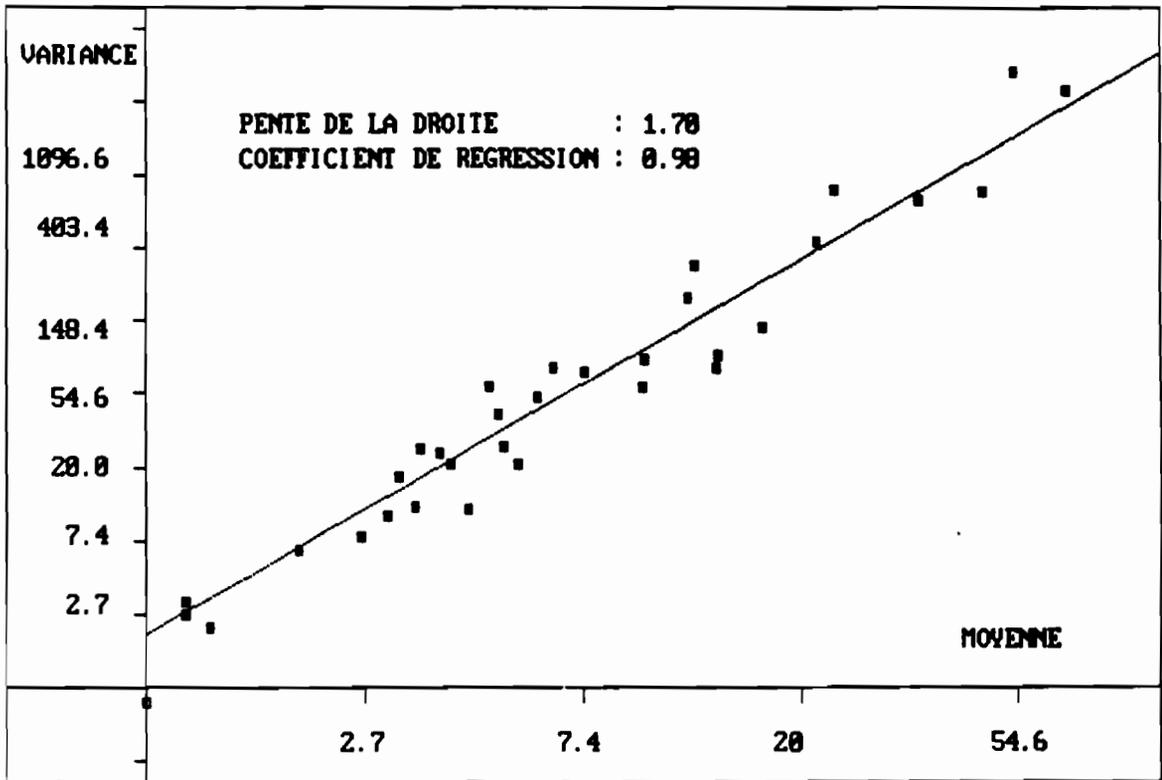


Figure 142 : Distribution des captures par trait de chalut :  
 a : estuaire externe ; b : domaine polyhalin ;  
 c : domaine mésohalin ; d : ensemble des 3 strates.



**Figure 143** : Relation entre moyenne et variance pour les traits de chalut effectués dans l'estuaire.

L'adéquation à la loi Log-normale reste correcte. Aussi, pour des raisons de commodités statistiques (en particulier pour utiliser des relations mathématiquement correctes lors de la transformation inverse après transformation Logarithmique), la fonction Logarithmique doit être préférée à la fonction puissance.

Généralement, la transformation Logarithmique est utilisée, en écologie, sans vérification car elle est considérée comme apportant satisfaction dans la normalisation des données et l'utilisation de la moyenne arithmétique comme estimateur de l'espérance mathématique de la distribution transformée.

En fait, TAYLOR (1953) a montré que la distribution théorique qui s'ajuste au mieux aux données de capture par trait, si on tient compte des valeurs nulles, est la binomiale négative. Cette loi est caractérisée par deux statistiques : la moyenne  $\mu$  et un coefficient d'aggrégation noté  $k$ . La moyenne et  $k$  sont liés par la relation  $\sigma = \mu + (1/k) \mu$  ( $\sigma$  = écart-type de la distribution).

Pour chacune des distributions de la figure 142, on a trouvé les valeurs suivantes :

Domaine	Moyenne (écart-type)	k (écart-type)
marin	7.33 (19.23)	0.247 (2.05 $10^{-3}$ )
polyhalin	17.54 (25.93)	0.581 (8.17 $10^{-2}$ )
mésohalin	6.68 (21.12)	0.215 (4.12 $10^{-2}$ )
Total	11.19 (23.15)	0.31 (3.01 $10^{-2}$ )

Les paramètres  $k$  et l'écart-type associé ont été calculés par la méthode du maximum de vraisemblance décrite par BLISS et FISHER (1953). Les adéquations à une binomiale négative ont été vérifiées par le calcul de  $\chi^2$  d'ajustement.

Les conséquences de telles distributions agrégatives sur les techniques d'échantillonnage et la précision des indices d'abondance ont été analysées en détail par PENNINGTON et GROSSLEIN (1978) et GROSSLEIN et LAUREC (1982).

Quoiqu'il en soit, la stratification de la zone d'échantillonnage permet d'accroître l'efficacité des estimateurs directs (moyenne arithmétique) par strate, en augmentant l'homogénéité des données intra-strates. En première approche, on peut donc suivre les indications de CHEVALIER (1985) qui préconise l'utilisation de données non transformées pour l'estimation des abondances dans le cas d'un échantillonnage stratifié, tant qu'on ne désire pas calculer d'intervalle de confiance sur les estimations.

Dans le cas contraire, le recours aux transformations est nécessaire.

On pourra consulter FINNEY (1941) et HOYLE (1968) qui donnent les formules des estimateurs dans le cadre Log-normal. LAND (1972, 1974) donne les méthodes de construction des intervalles de confiance et les transformations inverses. Le traitement des valeurs nulles peut être envisagé dans le cadre de la loi Log-normale tronquée (THOMPSON, 1952).

PENNINGTON et GROSSLEIN (1978), PENNINGTON (1983) traitent les valeurs nulles en passant par des lois statistiques dites "delta" (AITCHINSON et BROWN, 1957). La "delta"-distribution suppose qu'il existe une certaine proportion de valeurs nulles et que les valeurs non nulles suivent une loi Log-normale. C'est effectivement le cas pour l'Eperlan de l'estuaire. Ces auteurs proposent alors une méthode de construction d'intervalle de confiance en liaison avec la delta-distribution.

CHEVALIER (1985) indique une méthode de construction d'intervalle de confiance autour de l'estimateur issu d'un plan aléatoire stratifié en utilisant des combinaisons linéaires de la moyenne et de la variance par strate.

Cependant, en dépit de ces tentatives, la construction d'un intervalle de confiance pour un risque donné, reste un problème délicat : les méthodes proposées jusqu'à présent ne résolvent pas le problème du choix du meilleur estimateur. Dans ces conditions, on ne s'attachera qu'aux calculs d'estimateurs directs (moyenne arithmétique stratifiée, dans le cas de l'estimation de l'abondance de l'Eperlan de Loire), dont on supposera la distribution normale à l'intérieur de chaque strate et auxquels on associera la variance usuelle. Aucun intervalle de confiance ne sera calculé, même à titre indicatif.

Toutefois, la transformation Logarithmique, en raison de ses propriétés normalisantes sur le jeu des données étudié, sera utilisée lorsqu'il sera fait appel à des méthodes nécessitant de telles hypothèses. C'est notamment le cas en Analyse de Variance, technique utilisée aussi pour l'analyse des traits de chalut (cf. paragraphe 2.3 suivant).

### c - Calcul des indices

On considère, pour les diverses formules que :

- Ah : surface d'une strate (notée h) ;
  - $\bar{Y}_h$  : prise moyenne par trait de chalut et par strate
  - $s_h^2$  : variance de l'échantillon d'une strate.
- Compte tenu des remarques de CHEVALIER et GUICHET (1981) dans le cas où les traits de chalut n'ont pas tous la même longueur, la moyenne et la variance ont été calculées par les formules classiques de l'estimateur rapport (COCHRAN, 1977) ;
- Nh : nombre de traits par strate ;

$\bar{bh}$  : surface chalutée moyenne par trait et par strate ;  
 H : nombre de strates.

Pour l'Eperlan de Loire, deux indices ont été utilisés :

1- Un indice d'abondance moyen (PENNIGTON et GROSSLEIN, 1978)

$$\bar{Y} = \frac{\sum_{h=1}^H Ah \cdot \bar{Y}_h}{\sum_{h=1}^H Ah}$$

dont la variance s'exprime par la relation :

$$V(\bar{Y}) = \left[ \frac{\sum_{h=1}^H Ah^2 \cdot (s_h^2/n_h)}{\left(\sum_{h=1}^H Ah\right)^2} \right]$$

Cet indice est donc un nombre moyen de poissons par trait de chalut, pondéré par la surface des strates.

2- Un effectif apparent (DURAND, 1981) :

$$E = \left[ \frac{\sum_{h=1}^H (Ah \cdot \bar{Y}_h \cdot n_h)}{\bar{bh} \cdot n_h} \right]$$

dont la variance est :

$$V(E) = \left[ \frac{\sum_{h=1}^H (Ah^2 \cdot s_h^2)}{\bar{bh}^2 \cdot n_h} \right]$$

Cet effectif représente donc, pour la zone considérée, le nombre total de poissons accessibles à l'engin.

Remarque :

Toutes ces formules n'incluent pas la correction pour une population finie. On suppose donc que la surface chalutée est négligeable devant la surface de la strate. Pour vérifier ceci, on calcule le rapport  $[Ah - (\bar{bh} \cdot n_h)] / Ah$ , que l'on appelle coefficient d'échantillonnage.

Selon COCHRAN (1977), l'approximation reste valable si ce rapport est supérieur à 0.95. Dans le cas de l'estuaire de la Loire, sa valeur est toujours de l'ordre de 0.99 (cf. tableau 39). Notons, avec DURAND (1981), qu'en négligeant cette correction, on surestime la valeur de la variance, ce qui est un moindre mal.

c - Adéquation des indices à l'analyse de l'évolution des abondances

- Erreurs de mesure dans les pêches au chalut :

Ces erreurs ont déjà été analysées en détail dans le chapitre consacré à l'échantillonnage. On rappelle, pour mémoire que ces erreurs sont liées :

- à la vulnérabilité du poisson et/ou l'efficacité du chalut ;
- à la distribution agrégative (en bancs) des Eperlans (phénomènes de microrépartition du poisson à l'intérieur de la strate échantillonnée), rendant variables les résultats des pêches, même à l'intérieur d'une strate globalement homogène.

- Autres facteurs affectant les indices d'abondance :

Lorsqu'on utilise un indice faisant intervenir la surface chalutée, des erreurs systématiques peuvent intervenir. Ce sont principalement :

- des erreurs de calcul de la surface (ou du volume) d'eau réellement balayé par l'engin ;
- les proportions inconnues du poisson réparti au dessus de la corde de dos du chalut ;
- les différences de densité du poisson entre les aires chalutables et les autres.

Ces deux derniers points peuvent aussi influencer des indices d'abondance relative classiques.

Des erreurs peuvent être commises sur les indices si, par exemple, la taille des strates est mal définie (COCHRAN, 1977). Cependant, leur estimation a été effectuée sur une table à digitaliser à partir d'une carte S.H., et le calcul des surfaces peut donc être supposé très correct.

Indirectement, les erreurs de mesure dans les pêches aux chalut telles qu'on les a déjà présentées, peuvent influencer sur les indices d'abondance. Ainsi, la distribution agrégative du poisson nécessite la recherche d'une durée optimale (ou longueur optimale) du trait de chalut, du nombre de traits, durée de la campagne, etc... PENNINGTON et GROSSLEIN (op. cit.), GROSSLEIN (1971) ainsi que CHEVALIER et GUICHET (1981) par exemple, analysent en détail ces facteurs d'influence.

Dans le cas des chalutages effectués en Loire, on a déjà discuté ce type de problème et montré que le maximum avait été fait compte tenu des contraintes d'échantillonnage.

Par ailleurs, on a vu que la répartition de l'Eperlan était très dépendante des conditions de salinité régnant dans l'estuaire à un moment donné. Ainsi, selon le cycle de marée, une même station peut présenter des abondances très fluctuantes (rythme tidal de l'Eperlan marqué). Compte tenu du protocole

de pêche, on considère que les résultats représentent une image moyenne de la strate au moment des prélèvements : l'échelle temporelle d'échantillonnage utilisée n'est pas assez fine pour estimer la variation à un niveau plus faible que celui du mois de prélèvement.

Bien que l'échantillonnage ait été standardisé au maximum (entre autres choses, chaque station est prospectée d'un mois sur l'autre selon les mêmes conditions par rapport à la marée) il arrive que les prises au chalut soient néanmoins très fluctuantes (par exemple, en raison des variations saisonnières du débit fluvial). Aussi, ces facteurs abiotiques ont un rôle prépondérant dans la variabilité des indices. Ce problème rejoint celui de la définition des strates qui doivent théoriquement être fixes. La comparaison inter-mensuelle des strates risque d'en être affectée. Multiplier les chalutages aurait peut-être permis de mieux cerner cette source de variation mais on a vu que ceci n'a pas été possible en Loire. La stratification adoptée permet un gain de précision mais ne peut par remédier aux phénomènes de microdistribution de l'Eperlan selon les conditions de salinité. Ainsi, puisque les traits de chalut par strate sont peu nombreux (5 à 6), il arrive qu'une pêche particulièrement abondante par rapport aux autres élève artificiellement l'indice d'abondance. On se gardera donc d'interpréter de trop brusques variations des indices sans examiner avec soin les données brutes. Aussi, il apparaît plus sage d'essayer d'interpréter les séries temporelles établies par les calculs d'indices mensuels, montrant des variations progressives, donc vraisemblablement en accord avec les phénomènes réels de variation d'abondance.

Les indices calculés d'après les effectifs capturés sont, de plus, vraisemblablement sous-estimés, même si des phénomènes de micro-répartition peuvent entraîner des erreurs dans l'autre sens. En effet, les problèmes de vulnérabilité et d'échappement jouent certainement beaucoup, d'autant plus que le groupe 0 est fortement représenté et que l'Eperlan est un poisson susceptible de nager en pleine eau (donc pas forcément près du fond).

Ne disposant toutefois d'aucun facteur de correction pour quantifier le travail du chalut (afin de relativiser sa sélectivité), on suppose que ce travail reste le même d'une campagne à l'autre.

On ne reviendra pas non plus sur les problèmes, déjà évoqués, du nombre optimal de traits de chaluts à effectuer pour obtenir une précision donnée (en fonction des coûts et des moyens disponibles) et de l'allocation optimale du nombre de traits par strate. A cet égard, la relation moyenne-variance peut se révéler fructueuse.

Ainsi, compte tenu de l'ensemble des facteurs d'influence sur les calculs des indices d'abondance, la validité des résultats risque d'en être affectée. Toutefois, des traits essentiels dans l'étude des variations d'abondance peuvent être mis en évidence. C'est ce qu'on expose dans le paragraphe suivant.

## 22.2 Résultats

### a - Présentation des calculs

Pour chaque campagne mensuelle on a calculé :

- pour chacune des trois strates les deux indices d'abondance précédemment décrits ainsi que leur variance. On a aussi le coefficient de variation correspondant à chaque calcul. Ce coefficient (noté C.V.) est le rapport de l'écart-type à la moyenne et est exprimé en pourcentage. Il renseigne sur la précision de l'estimation ;
- pour l'ensemble de la zone étudiée, les deux indices stratifiés globaux, leur variance et leur coefficient de variation.

Ces calculs ont été menés :

- d'une part, sur chaque cohorte d'Eperlans identifiée : 1979-1980-1981-1982 ;
- d'autre part, sur l'ensemble de la population d'Eperlans.

Ces résultats sont exposés dans le tableau 40, à la figure 144 (Variations mensuelles des indices d'abondance des cohortes pour chaque strate) et à la figure 145 (Ensemble de la population d'Eperlans).

Ces calculs permettent donc d'aborder les différences inter-strates, l'évolution saisonnière de l'indice d'abondance de chaque cohorte, éventuellement de constater des différences inter-cohorte (par exemple, dans le recrutement de certaines cohortes) et d'analyser les différences entre groupes d'âges.

### b - Evolution des indices

L'effectif apparent se révèle comme un indice ayant une meilleure précision que l'indice d'abondance moyen. En effet, les coefficients de variation qui y sont liés sont très inférieurs à ceux de l'indice de PENNINGTON et GROSSLEIN. Toutefois, l'allure des variations de ces deux indices est exactement la même. Aussi, les représentations graphiques ne tiennent compte que de l'indice d'abondance moyen, choisi en raison de son utilisation plus systématique dans ce genre d'étude.

- Comparaisons inter-strates :

Quel que soit la saison et la cohorte incriminée, l'indice d'abondance de l'Eperlan est globalement le plus élevé dans la strate "estuaire interne - domaine polyhalin", avec des valeurs allant jusqu'à 14. L'abondance est ensuite la plus forte dans l'estuaire externe (indice allant jusqu'à 4). Enfin, le domaine mésohalin présente les abondances les plus faibles (indices inférieurs à 1), sauf en Novembre 1981 où la cohorte de l'année (donc le groupe 0) montre un indice particulièrement élevé d'une valeur supérieure à 9. Ce pic d'abondance n'est en fait qu'accidentel puisqu'il ne provient que de la richesse exceptionnelle d'une seule station à la date d'échantillonnage. Cette valeur, isolée, n'est donc pas à interpréter en termes de variations, comme cela a déjà été souligné précédemment. Seul un phénomène local (et/ou accidentel) de micro-répartition des Eperlans de cette cohorte permet d'interpréter ce phénomène. Il en est de même d'ailleurs des indices obtenus en mai 1981 pour les cohortes 1979 et 1980 capturées dans l'estuaire externe.

Ainsi, on peut dire que l'Eperlan est globalement le plus abondant dans le domaine polyhalin de l'estuaire. Ceci rejoint les résultats obtenus lors de l'étude de la faune estuarienne par les Analyses Factorielles.

Le domaine mésohalin est très peu fréquenté par l'Eperlan, sauf par les individus les plus jeunes (représentés, dans la période d'étude, par la cohorte 1981).

Enfin, le domaine euhalin (estuaire externe) présente des abondances faibles, intermédiaires entre celles du domaine polyhalin et mésohalin.

- Comparaisons inter-cohortes

On constate que la cohorte 1981 est bien représentée dans les captures, tout au moins durant la période été-automne 1981. En effet, cette cohorte correspond aux jeunes de l'année lors des échantillonnages effectués à cette époque. Durant ce laps de temps, cette cohorte domine toutes les autres mais tend cependant rapidement à rejoindre le niveau des cohortes précédentes au cours de l'hiver.

Les autres cohortes (1979-1980) ne présentent pas de différences très marquées entre elles si ce n'est que la cohorte 1980 est toutefois globalement plus abondante que la cohorte 1979 (qui disparaît en 1982).

On retrouve donc l'effet des mortalités qui impliquent que les cohortes plus vieilles sont globalement moins abondantes que les cohortes les plus jeunes.

La cohorte 82 est quant à elle très mal représentée et n'a pas un niveau d'abondance comparable en 1982 que ne l'avait la cohorte 81 en 1981. Il existe donc une nette dissymétrie entre ces deux cohortes, difficile à interpréter. On peut supposer une forte variabilité du recrutement, mais cette hypothèse est vraisemblablement erronée. En effet, la tendance générale de 1982 va vers une diminution nette des indices d'abondance, et ceci pour toutes les cohortes. Ce phénomène est peut-être à mettre en relation avec les conditions abiotiques particulières qui ont régné dans l'estuaire en 1982 : très fortes crues hivernales et étiage subit, dès le mois d'avril, très en

MOIS	STRATE	COHORTE						POPULATION	
		1979		1980		1981		TOTALE	
MAY 1981	Domaine marin	1.18 0.76 63.9	17443 4550 26.1	3.31 2.54 76.8	48678 15270 13.4	5.5 10 <sup>-2</sup> 0.05 91.7	811 303 37.4	4.56 3.35 73.5	66933 20095 30
	Domaine polyhalin	0.52 0.24 46.6	3159 600 19	1.24 0.59 48.2	7446 1465 19.7	0.37 0.37 99.7	2256 918 40.7	2.18 0.85 39.1	13087 2090 16
	Domaine mésosalin	0	0	0	0	0	0	0	0
	Total	0.91 0.52 56.6	0.16 35 10 <sup>-3</sup> 22.3	2.51 1.73 69.2	0.43 0.12 27.3	0.11 8.4 10 <sup>-2</sup> 73.4	2.35 10 <sup>-2</sup> 7.4 10 <sup>-1</sup> 31.5	3.55 2.28 64.5	0.61 0.15 25.2
	estuaire								
JUIN 1981	Domaine marin					0	0		
	Domaine polyhalin	0.11 8.3 10 <sup>-2</sup> 73.7	676 203 30.1	1.05 0.46 44.3	6318 1142 18.1		0	1.16 0.55 19.2	6995 1342 19.2
	Domaine mésosalin	0	0	3.7 10 <sup>-2</sup> 3.6 10 <sup>-2</sup> 98.4	104 46 44	0	0	3.7 10 <sup>-2</sup> 3.6 10 <sup>-2</sup> 98.4	104 46 44
	Total	7.23 10 <sup>-2</sup> 5.32 10 <sup>-2</sup> 73.7	1.63 10 <sup>-2</sup> 4.90 10 <sup>-3</sup> 30.1	0.68 0.29 43.4	0.15 2.7 10 <sup>-2</sup> 17.8		0	0.76 0.35 46.2	0.17 3.23 10 <sup>-2</sup> 18.9
	estuaire								
JUILLET 1981	Domaine marin								
	Domaine polyhalin	0.26 9.3 10 <sup>-2</sup> 35.5	1579 228 14.5	1.80 0.60 33.6	10831 1487 13.7	5.67 2.68 47.3	34072 6579 19.3	7.74 2.80 36.2	46483 6872 14.8
	Domaine mésosalin	0	0	0.074 4.77 10 <sup>-2</sup> 63.9	208 59 28.6	0.29 0.21 73.0	834 272 32.6	0.37 0.21 57.7	1042 269 25.8
	Total	0.16 5.9 10 <sup>-2</sup> 35.4	3.8 10 <sup>-2</sup> 5.5 10 <sup>-3</sup> 14.5	1.18 0.38 32.8	0.26 3.58 10 <sup>-2</sup> 13.5	3.74 1.72 45.9	0.84 0.158 18.8	5.10 1.79 35.3	1.14 0.16 14.5
	estuaire								
AOÛT 1981	Domaine marin	2.76 10 <sup>-2</sup> 0.028 102.7	405 170 41.9	0.11 7.53 10 <sup>-2</sup> 68.1	1622 451 27.8	0.47 0.32 67.8	6896 1910 27.7	0.58 0.37 64.1	8518 2228 26.2
	Domaine polyhalin	0.33 0.13 40	2030 331 16.3	0.82 0.19 23.1	4964 467 9.4	9.21 2.24 24.4	55283 5498 9.9	10.37 2.32 22.4	62279 5700 9.2
	Domaine mésosalin	0	0	0	0	0.75 0.39 52.0	2085 485 23.3	0.74 0.38 52	2085 485 23.3
	Total	8.00 10 <sup>-2</sup> 3.37 10 <sup>-2</sup> 38.3	1.87 10 <sup>-1</sup> 2.86 10 <sup>-1</sup> 15.3	0.24 6.44 10 <sup>-2</sup> 26.35	5 10 <sup>-2</sup> 4.9 10 <sup>-1</sup> 9.8	2.29 0.51 22.3	0.49 4.5 10 <sup>-2</sup> 9.1	2.60 0.54 20.7	0.56 4.7 10 <sup>-2</sup> 8.4
	estuaire								
SEPTEMBRE 1981	Domaine marin								
	Domaine polyhalin	0.15 9.9 10 <sup>-2</sup> 66	902 243 26.9	0.15 9.9 10 <sup>-2</sup> 66	902 243 26.9	15.07 4.36 29	90485 10698 11.8	15.37 4.45 29.0	92290 10926 11.8
	Domaine mésosalin	0	0	0	0	0	0	0	0
	Total	3.07 10 <sup>-2</sup> 2.02 10 <sup>-2</sup> 65.9	6.98 10 <sup>-1</sup> 1.87 10 <sup>-1</sup> 26.9	3.07 10 <sup>-2</sup> 2.02 10 <sup>-2</sup> 65.9	6.94 10 <sup>-1</sup> 1.87 10 <sup>-1</sup> 26.9	3.08 0.89 28.9	0.69 8.2 10 <sup>-2</sup> 11.8	3.14 0.91 28.9	0.71 8.4 10 <sup>-2</sup> 11.8
	estuaire								
OCTOBRE 1981	Domaine marin	0.11 7 10 <sup>-2</sup> 63.4	1622 419 25.4	0.30 0.15 50.6	4462 920 20.6	3.48 1.69 48.5	51112 10129 19.8	3.89 1.87 48.1	57197 11228 19.6
	Domaine polyhalin	0.67 0.30 45	4061 746 18.4	0.78 0.24 30.9	4738 597 12.6	5.37 1.12 21.0	32267 2761 8.6	6.84 1.45 21.3	41068 3564 8.7
	Domaine mésosalin	0	0	0	0	0.22 0.13 59.8	625 167 26.7	0.22 0.13 59.8	625 167 26.7
	Total	0.21 7.84 10 <sup>-2</sup> 36.7	4.37 10 <sup>-1</sup> 6.58 10 <sup>-1</sup> 15.1	0.36 0.11 31.4	7.1 10 <sup>-1</sup> 8.4 10 <sup>-1</sup> 11.9	3.49 1.17 33.56	0.64 1.08 12.5	4.07 1.30 32.1	0.76 9.06 10 <sup>-2</sup> 11.9
	estuaire								
NOVEMBRE 1981	Domaine marin	0.11 0.10 91.7	1622 607 37.4	0.33 0.15 45.9	4867 911 18.7	1.60 0.81 50.5	23528 4846 20.6	2.04 1.04 51.2	30018 6275 20.9
	Domaine polyhalin	3.7 10 <sup>-2</sup> 3.7 10 <sup>-2</sup> 99.7	225 91 40.7	1.46 1.11 76.3	8800 2741 31.2	3.38 1.69 50.1	20308 4156 20.5	4.88 2.13 43.6	29334 5220 17.8
	Domaine mésosalin	0.112 0.110 98.4	312 137 44	0.63 0.32 50.2	1772 397 22.4	9.24 5.43 58.8	25754 6774 26.3	9.98 5.77 57.8	27840 1793 25.8
	Total	9.5 10 <sup>-2</sup> 7.05 10 <sup>-2</sup> 73.6	1.66 10 <sup>-1</sup> 4.84 10 <sup>-1</sup> 29.12	0.59 0.25 42.4	0.118 2.24 10 <sup>-2</sup> 18.9	2.84 0.90 31.6	0.53 7.1 10 <sup>-2</sup> 13.4	3.53 1.06 30.1	0.67 8.4 10 <sup>-2</sup> 12.5
	estuaire								
DECEMBRE 1981	Domaine marin								
	Domaine polyhalin	7.5 10 <sup>-2</sup> 4.65 10 <sup>-2</sup> 61.9	451 114 25.3	0.488 0.300 61.4	2933 735 25.1	0.67 0.19 29.3	4061 485 12.0	1.24 0.47 38.6	7446 1173 15.8
	Domaine mésosalin	0.112 7.65 10 <sup>-2</sup> 68.2	312 95 30.5	0.67 0.56 83.3	1876 699 37.2	1.04 0.43 41.8	29.19 546 18.7	1.83 0.81 44.4	5109 1014 19.9
	Total	8.84 10 <sup>-2</sup> 4.05 10 <sup>-2</sup> 45.8	1.84 10 <sup>-1</sup> 3.58 10 <sup>-1</sup> 30.1	0.555 0.278 50.14	0.116 2.4 10 <sup>-2</sup> 21.1	0.81 0.20 24.9	0.17 0.02 10.5	1.45 0.42 29.14	0.302 3.7 10 <sup>-2</sup> 12.3
	estuaire								

La première colonne concerne l'indice d'abondance moyen stratifié, la seconde l'effectif apparent. Le premier chiffre est l'indice d'abondance, le second son écart-type et le troisième le coefficient de variation associé. A chaque ligne "Total estuaire", l'effectif apparent a été ramené à 1000 m2.

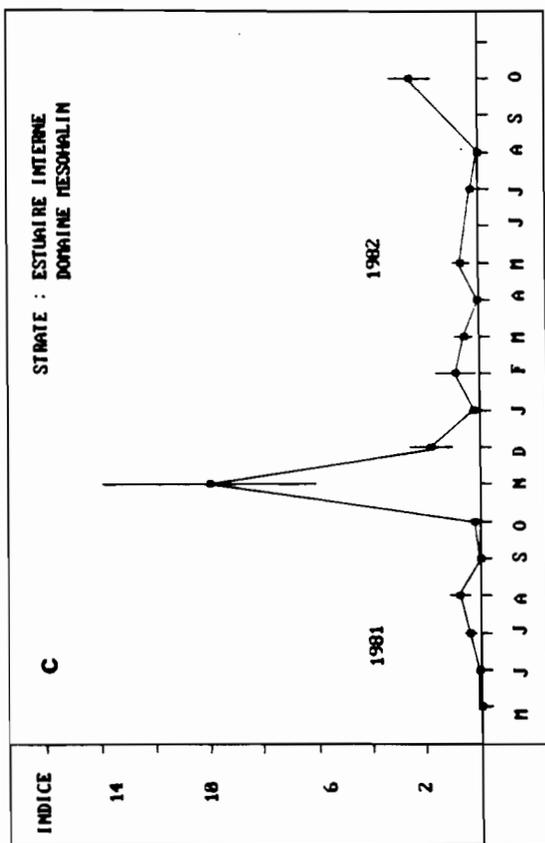
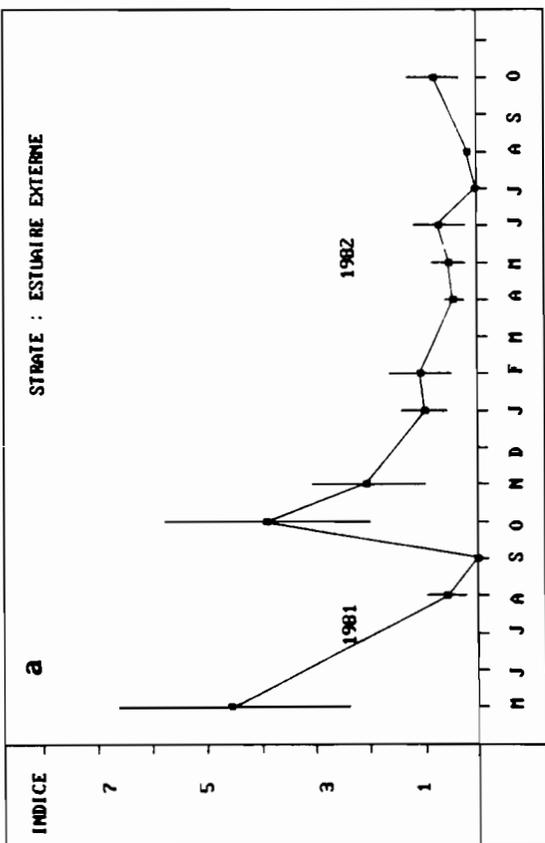
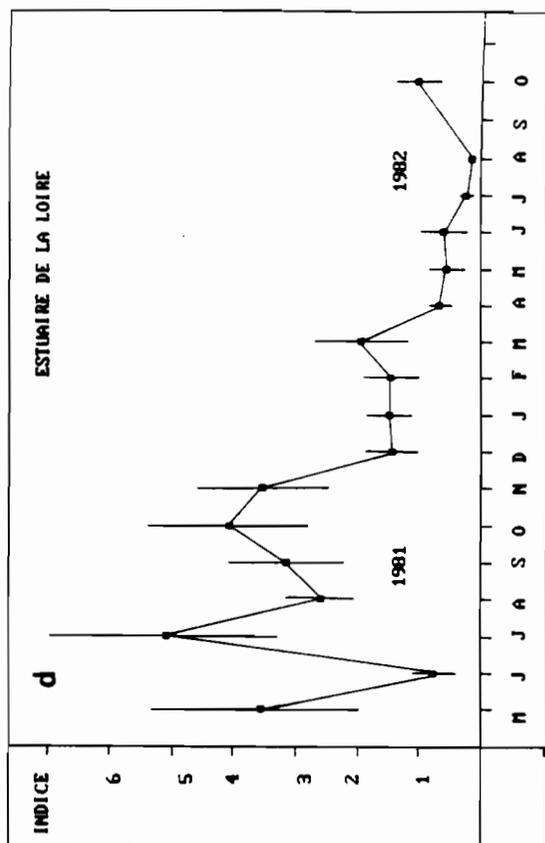
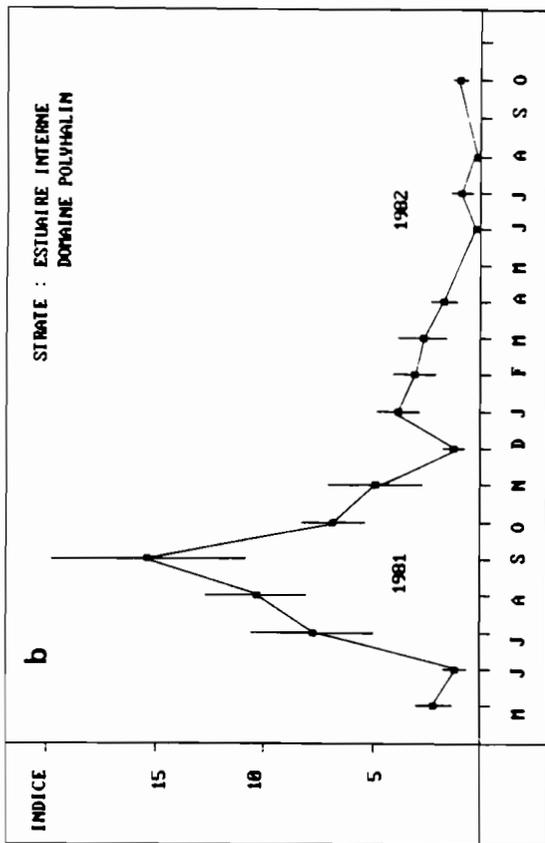
Tableau 40 : Indices d'abondance pour chaque cohorte.

MOIS	STRATE	C O H O R T E								POPULATION		
		1979		1980		1981		1982		TOTALE		
JANVIER 1982	Domaine marin	2.76 10 <sup>2</sup> 2.53 10 <sup>2</sup> 91.7	405 151 37.4	0.27 0.14 37.4	4056 854 21.1	0.691 0.275 39.8	3797 1593 16.3			0.395 0.423 42.6	14603 2537 17.4	
	Domaine polyhalin	3.76 10 <sup>2</sup> 0.034 92.1	225 84 37.6	1.09 0.26 24.7	6543 658 10.1	2.70 0.80 29.8	16246 1973 12.1			3.835 0.942 24.6	23016 2308 10	
	Domaine mésosalin	0	0	0	0	0.224 0.147 65.7	625 183 29.4			0.224 0.147 65.7	625 183 29.4	
	Total	2.65 1.86 10 <sup>2</sup> 70.3	4.86 10 <sup>3</sup> 1.4 10 <sup>3</sup> 27.5	0.411 0.111 27.1	0.081 8.2 10 <sup>4</sup> 10.17	1.058 0.251 23.72	0.209 2.0 10 <sup>2</sup> 9.5			1.487 0.347 23.3	0.294 2.6 10 <sup>4</sup> 8.98	
	estuaire											
FEBRIER 1982	Domaine marin	2.76 10 <sup>2</sup> 0.028 102	405 170 41.9	0.27 0.12 44.4	4056 734 18.1	0.774 0.476 61.5	10973 2756 25.1			1.077 0.505 54.3	15820 3507 22.2	
	Domaine polyhalin	0.37 0.18 48.7	2256 448 19.9	1.35 0.47 34.9	8123 1157 14.3	1.353 0.477 35.3	8123 1169 14.4			3.083 0.977 31.7	18503 2394 12.9	
	Domaine mésosalin	0	0	0.075 0.073 98.4	208 92 44	0.823 0.676 82.1	2293 842 36.7			0.897 0.748 83.4	2502 933 37.3	
	Total	9.57 10 <sup>2</sup> 4.21 10 <sup>2</sup> 44.1	2.04 10 <sup>4</sup> 3.69 10 <sup>3</sup> 18.1	0.473 0.127 27.0	9.5 10 <sup>4</sup> 1.0 10 <sup>4</sup> 11.1	0.901 0.345 38.3	0.168 2.4 10 <sup>2</sup> 14.5			1.467 0.454 30.9	0.283 3.3 10 <sup>4</sup> 11.8	
	estuaire											
MARS 1982	Domaine marin	7.5 10 <sup>2</sup> 4.3 10 <sup>2</sup> 56.8	451 104 23.2	0.639 0.310 48.5	3836 759 19.8	1.99 0.80 40.6	11959 1981 16.6			2.70 1.14 42.3	16246 2808 17.3	
	Domaine mésosalin	0.112 7.7 10 <sup>2</sup> 68.8	312 96 30.8	0.149 0.112 75.1	417 140 44	0.299 0.158 53.1	834 197 23.7			0.56 0.28 51.1	1564 357 22.8	
	Total	8.8 10 <sup>2</sup> 3.9 10 <sup>2</sup> 43.9	1.84 10 <sup>3</sup> 3.4 10 <sup>3</sup>	0.46 0.20 43.7	0.102 1.8 10 <sup>2</sup> 18.1	1.38 0.52 37.6	0.31 0.04 15.5			1.93 0.74 38.3	0.43 6.8 10 <sup>4</sup> 15.9	
	estuaire											
	Domaine polyhalin											
AVRIL 1982	Domaine marin			5.52 10 <sup>4</sup> 0.05 91.7	811 303 37.4	5.5 10 <sup>2</sup> 5.4 10 <sup>2</sup> 98.2	811 325 40.1	0.30 0.19 65.2	4462 1187 26.6	0.44 0.20 45.3	6490 1199 18.5	
	Domaine polyhalin			0.94 0.52 56.2	5641 1294 22.9	0.75 0.33 44.1	4512 812 18.0			1.73 0.63 36.4	10379 1543 14.9	
	Domaine mésosalin			0	0	6.4 10 <sup>2</sup> 6.1 10 <sup>2</sup> 95.7	182 100 55.2			6.4 10 <sup>2</sup> 6.1 10 <sup>2</sup> 95.7	182 100 55.2	
	Total			0.229 0.113 49.3	4.9 10 <sup>2</sup> 1.0 10 <sup>2</sup> 20.6	0.198 7.7 10 <sup>2</sup> 39.0	4.2 10 <sup>2</sup> 6.7 10 <sup>3</sup> 16.0	0.207 0.135 65.17	0.034 9.1 10 <sup>3</sup> 26.6	0.663 0.187 28.3	0.13 1.5 10 <sup>4</sup> 11.4	
	estuaire											
MAI 1982	Domaine marin			0	0	0.525 0.313 59.7	7707 1880 24.4			0.52 0.31 59.7	7707 1880 24.4	
	Domaine polyhalin			0.336 0.209 62.1	938 260 27.8	0.299 0.131 44.1	834 164 19.7			0.63 0.29 46.1	1772 365 20.6	
	Total			4.8 10 <sup>2</sup> 3.0 10 <sup>2</sup> 62.1	9.1 10 <sup>3</sup> 2.5 10 <sup>3</sup> 27.8	0.49 0.26 54.6	8.2 10 <sup>2</sup> 1.8 10 <sup>2</sup> 22.1			0.54 0.29 50.3	9.2 10 <sup>3</sup> 1.8 10 <sup>2</sup> 20.2	
	estuaire											
	Domaine mésosalin											
JUIN 1982	Domaine marin			0.193 0.146 76.0	2839 880 31.0	0.52 0.35 67.3	7707 2116 27.5			0.72 0.50 69.1	10547 2973 28.2	
	Domaine polyhalin			3.7 10 <sup>2</sup> 3.7 10 <sup>2</sup> 99.7	225 91 40.7	0.15 7.8 10 <sup>2</sup> 52.2	902 192 21.3			0.188 0.110 58.8	1128 270 24.0	
	Domaine mésosalin											
	Total			0.157 0.113 71.9	2.6 10 <sup>2</sup> 7.7 10 <sup>3</sup> 28.8	0.438 0.272 62.0	7.5 10 <sup>2</sup> 1.8 10 <sup>2</sup> 24.7			0.596 0.382 64.1	0.101 2.6 10 <sup>2</sup> 25.5	
	estuaire											
JUILLET 1982	Domaine marin			0	0	0	0			2.7 10 <sup>2</sup> 2.7 10 <sup>2</sup> 98.2	405 162 40.1	
	Domaine polyhalin			0.41 0.27 65.4	2482 662 26.7	0.376 0.221 58.8	2256 541 24.0			0.864 0.491 56.8	5189 1202 23.3	
	Domaine mésosalin					6.4 10 <sup>2</sup> 6.1 10 <sup>2</sup> 95.7	182 100 55.2			0.255 0.157 61.5	729 259 35.5	
	Total			8.4 10 <sup>2</sup> 5.5 10 <sup>2</sup> 65.4	1.9 10 <sup>2</sup> 5.1 10 <sup>3</sup> 26.7	8.4 10 <sup>2</sup> 4.6 10 <sup>3</sup> 54.3	0.018 4.2 10 <sup>3</sup> 22.5			0.22 0.10 46.0	4.8 10 <sup>2</sup> 9.5 10 <sup>3</sup> 19.6	
	estuaire											
AOUT 1982	Domaine marin			0	0	0.110 6.1 10 <sup>2</sup> 55.6	1622 368 22.7			0.16 6.2 10 <sup>2</sup> 37.5	2433 372 15.3	
	Domaine polyhalin			0	0	7.52 10 <sup>3</sup> 7.94 10 <sup>3</sup> 105	451 194 43.1			0.15 0.12 79.8	902 293 32.6	
	Domaine mésosalin			0	0	0	0			0	0	
	Total			0	0	9.06 10 <sup>3</sup> 4.5 10 <sup>4</sup> 49.5	1.6 10 <sup>2</sup> 3.2 10 <sup>3</sup> 20.1			0.14 4.8 10 <sup>2</sup> 34.0	0.025 3.6 10 <sup>3</sup> 14.3	
	estuaire											
OCTOBRE 1982	Domaine marin			2.7 10 <sup>2</sup> 2.5 10 <sup>2</sup> 91.7	405 151 37.4	0.165 9.1 10 <sup>2</sup> 55.0	2433 546 22.5	0.608 0.465 76.5		8924 2788 31.2	0.80 0.48 60.3	11764 2893 24.6
	Domaine polyhalin			0.188 1.59 85.0	1128 391 34.7	0.188 9.4 10 <sup>2</sup> 50.2	1128 231 20.5	0.601 0.247 41.1		3610 605 16.8	0.977 0.365 37.4	5866 895 15.3
	Domaine mésosalin			0.598 0.275 46.0	1668 343 20.6	1.87 0.61 32.7	5213 763 14.6	0.075 4.4 10 <sup>2</sup> 59.8		208 55 26.7	2.54 0.76 30.2	7090 957 13.5
	Total			0.125 4.8 10 <sup>2</sup> 38.6	2.4 10 <sup>2</sup> 4.1 10 <sup>3</sup> 16.9	0.36 9.5 10 <sup>2</sup> 26.1	6.7 10 <sup>2</sup> 7.4 10 <sup>3</sup> 11.0	0.54 0.32 58.7		9.8 10 <sup>2</sup> 2.2 10 <sup>3</sup> 22.4	1.03 0.34 33.5	0.19 2.4 10 <sup>3</sup> 12.8
	estuaire											

La première colonne concerne l'indice d'abondance moyen stratifié, la seconde l'effectif apparent. Le premier chiffre est l'indice d'abondance, le second son écart-type et le troisième le coefficient de variation associé. A chaque ligne "Total estuaire", l'effectif apparent a été ramené à 1000 m<sup>2</sup>.

Tableau 40 : (Suite)





**Figure 145** : Variations mensuelles des indices d'abondance moyens stratifiés ( $\pm$  écart-type) pour l'ensemble de la population d'Eperlans.  
 a : estuaire externe. b : domaine polyhalin.  
 c : domaine mésohalin. d : total de l'estuaire.

dessous des moyennes saisonnières. Ceci a peut-être perturbé le recrutement mais a aussi vraisemblablement modifié la distribution spatiale du poisson (migrations verticales vers la surface par exemple) qui est alors passé au travers de l'échantillonnage (dont on a vu, à ce propos, les limites). On ne peut pas non plus négliger l'influence de telles conditions sur de possibles mortalités.

L'échantillonnage n'ayant pas été poursuivi en 1983, on ne peut donc pas analyser de possibles remontées des indices d'abondance, confirmer la chute de l'abondance du poisson ou interpréter ce phénomène en terme de comportement spatial très particulier de l'Eperlan qui échapperait ainsi aux sondages.

Quoiqu'il en soit, il existe une nette différence dans le prérecrutement des cohortes 1981 et 1982. La période d'étude se caractérise donc par l'arrivée en 1981 d'une cohorte qui va dominer au moins jusqu'en hiver 81-82. Ensuite, le phénomène ne se reproduit pas pour la cohorte 1982. Toutefois, on observe en octobre 82 un indice assez fort pour cette cohorte, tout au moins dans l'estuaire externe. Ceci tendrait à confirmer le fait que la cohorte est bien présente mais a été mal échantillonnée. L'indice, faible cependant, n'est pas du niveau de son homologue en 1981. Le recrutement de 1982 a donc peut-être aussi été perturbé.

La cohorte 1981 quant à elle se trouve en 1982 au niveau des autres cohortes et ne domine plus la population, à l'inverse, par exemple du Flet, pour lequel on peut suivre au cours du temps, l'évolution de la très forte cohorte 1981 (MASSON, 1986).

Pour l'Eperlan, le fait de constater que l'ensemble des cohortes atteint un niveau relativement comparable d'abondance incite à penser que le recrutement est constant (ou tout au moins fluctue aléatoirement autour d'une moyenne assez stable) même si le prérecrutement est important, comme il l'a été en 1981.

#### - Evolution temporelle :

On a déjà souligné la tendance à la diminution générale des indices d'abondance de toutes les cohortes en 1982, liée vraisemblablement à d'autres facteurs que le seul effet des mortalités naturelles.

En plus de cette comparaison inter-annuelle, on peut observer des variations annuelles des indices d'abondance.

Ainsi, la cohorte 81 apparaît dès le mois de mai 1981 et on peut suivre l'augmentation de son indice d'abondance en domaine polyhalin, jusqu'en septembre. Dans l'estuaire externe, cette cohorte arrive plus tard : juillet-août et son abondance est maximale en octobre-novembre. On suit ainsi la descente du groupe 0 en 1981, depuis le domaine polyhalin de l'estuaire interne jusqu'au domaine marin de l'estuaire externe. Comme on l'a déjà souligné, les indices d'abondance de cette cohorte chutent ensuite en hiver pour rejoindre le niveau des autres cohortes. Il devient alors plus difficile d'analyser les possibles fluctuations, vu les faibles valeurs obtenues l'année suivante, en 1982.

Il en est de même pour les autres cohortes dont les fluctuations d'indices sont difficiles à mettre en évidence. Les fluctuations semblent plutôt aléatoires et l'on ne peut que constater la présence des diverses cohortes dans les différentes strates de l'estuaire de la Loire. On peut ainsi constater que les Eperlans sont absents du domaine mésohalin durant la période estivale (mis à part les individus du groupe 0). Cela correspond à la période d'étiage où, dans ce secteur, on constate un net appauvrissement en oxygène dissous. Ceci, allié aux températures élevées de l'eau de Loire, incite les Eperlans à rejoindre les eaux plus froides de l'estuaire externe ou du domaine polyhalin.

- Remarque sur l'évolution des groupes d'âges :

Pour une même cohorte, il est normal de constater une diminution progressive de son indice d'abondance au cours du temps : les différentes mortalités induisent ce phénomène. On constate ainsi la disparition de la cohorte 79. Cependant, il est intéressant de comparer les valeurs des indices, pour un même groupe d'âge, mais au niveau des cohortes successives. Par exemple, on peut constater que l'abondance du groupe 1 est constante : les indices ont les mêmes valeurs, que ce soit pour la cohorte 81 en 1982 ou la cohorte 80 en 1981 au moins dans l'estuaire interne (on ne comparera que les mois d'avril-mai de 81 et 82 puisqu'ensuite, les chutes brutales des indices en 1982 interdisent toute interprétation de ce type). Ce phénomène est aussi observable au niveau du groupe 2 : la cohorte 1980 a le même niveau d'indice en avril-mai 82 que la cohorte 1979 en mai 1981.

Ainsi, au moins dans l'intervalle précis 1981 - début 1982, on peut dire que les abondances des groupes d'âges observables sont relativement stables.

c - Conclusion

L'analyse des indices d'abondance montre que le secteur polyhalin de l'estuaire est globalement le plus peuplé, ceci en toutes saisons et pour toutes les cohortes.

L'estuaire externe est, quant à lui, plus colonisé que le domaine mésohalin, surtout par les Eperlans adultes qui ne se rencontrent en amont de l'estuaire interne que durant les périodes hivernales, lorsque les conditions abiotiques sont les plus favorables.

Cependant, la plupart des variations spatio-temporelles des indices d'abondance sont difficiles à interpréter, faute de longues séries temporelles. Ainsi, la baisse des indices au cours de l'année 1982 est délicate à analyser, même en termes de corrélation avec les facteurs abiotiques.

Quoiqu'il en soit, on constate que pour l'Eperlan, les indices d'abondance se stabilisent rapidement autour d'une valeur moyenne et que les groupes d'âge des différentes cohortes sont pour une même saison, à un niveau identique. Ce phénomène n'est cependant pas mis en évidence pour les deux groupes 0 des cohortes 1981 et 1982, cette dernière ayant été très mal représentée dans les échantillons.

Compte tenu des fortes sources de variations qui existent dans l'estuaire et notamment de l'influence très marquée des rythmes tidaux et nycthéméraux, l'échantillonnage est très délicat. La précision des indices en est affectée et les interprétations rendues plus difficiles à effectuer.

L'utilisation des indices d'abondance se heurte donc à deux phénomènes :

- d'une part aux mouvements erratiques du poisson (liés, ici, essentiellement aux conditions du milieu)
- d'autre part, à la performance du chalut.

L'idéal est donc de pouvoir trouver un indice qui soit sensible aux variations d'accessibilité du poisson par l'engin de capture. En effet, il faut pouvoir distinguer dans la variabilité générale, la part qui revient à l'utilisation d'une technique de pêche et celle qui provient de la distribution spatiale réelle du poisson. L'abondance réelle du poisson ne peut donc pas se calculer ainsi, d'où les comparaisons relatives à l'aide d'indices.

La stratification apporte une augmentation de la précision ( par rapport, par exemple, à un échantillonnage aléatoire simple). le gain peut parfois être important et ce dernier peut encore être amélioré par des combinaisons adéquates de plusieurs échantillonnages (FRANCIS, 1984). Une telle approche pourrait d'ailleurs être envisagée dans l'estuaire de la Loire. On rejoint ici les problèmes d'optimisation de l'échantillonnage en fonction des coûts et d'allocation optimale du nombre d'échantillons à récolter pour atteindre une précision donnée. Ce dernier problème n'a d'ailleurs pas été entrepris ici puisqu'on en connaît à l'avance le type de conclusion, à savoir, de devoir effectuer un grand nombre de traits de chaluts (PENNINGTON et GROSSLEIN, 1978). Ceci, dans l'estuaire de la Loire et en l'état actuel des possibilités, est quasi impossible.

Dans une première approche, on s'est donc contenté d'une précision médiocre mais les résultats, en dehors de leur valeur intrinsèque, ont montré les tendances évolutives du phénomène analysé. En effet, à défaut d'obtenir un bon estimateur des densités de l'Eperlan, les indices d'abondance nous ont renseigné sur sa distribution spatiale, malgré les problèmes liés à l'accessibilité et à la vulnérabilité du poisson (la contribution de certains traits à la valeur de l'indice en est une preuve certaine).

Si on considère de futures campagnes, les résultats obtenus ici pourront servir d'estimateur de la variabilité et ainsi permettre la construction d'un plan d'échantillonnage prenant en compte ces valeurs numériques comme base d'analyse. L'étude qui a été faite peut être considérée comme pilote et servir de stratégie adaptative à un nouveau plan d'échantillonnage.

Toutefois, l'échantillonnage pluri-spécifique (comme celui qui a été fait dans cette étude) n'est pas à recommander puisqu'il est moins performant au niveau d'une espèce que sur cette même espèce si elle était prise séparément.

Quoiqu'il en soit, l'étude des indices d'abondance telle qu'elle a été menée a montré cependant des tendances dans leur évolution et a permis de préciser, de façon quantitative, la contribution des différents secteurs de l'estuaire aux variations temporelles de densité de l'Eperlan.

Une telle étude aurait pu aussi s'analyser en termes d'autres plans d'échantillonnages puisque les prélèvements, tels qu'ils ont été faits, s'apparentent à ceux d'un échantillonnage "à différentes occasions" (SCHERRER, 1983). Ce plan permet d'ailleurs d'estimer les modifications des caractéristiques de la population étudiée, d'une occasion à l'autre (dans le cas présent, d'un mois à l'autre), la population étant ici celle des traits de chalut (dont l'emplacement est facile à retrouver d'un mois à l'autre par repérage sur des amers). Les hypothèses de départ à un tel plan sont donc remplies. Il serait intéressant d'envisager ultérieurement le traitement des données d'après cette méthode et de comparer les résultats trouvés à ceux déjà présentés.

De toutes façons, l'étude des indices d'abondance peut toujours être complétée par une analyse de type différent, mettant en évidence et relativisant les principales sources de variation dans les fluctuations d'abondance de l'Eperlan : il s'agit de l'Analyse de Variance, dont on présente, dans le paragraphe suivant, les principaux résultats concernant les chalutages effectués en Loire.

### 2.3 - Analyse de la Variance

L'Analyse de Variance est une méthode statistique d'un usage courant en biologie expérimentale. Elle trouve son principal champ d'application en agronomie où elle est employée pour analyser les données recueillies à l'issue de plan d'expériences parfois complexes. Elle permet de dégager l'effet de différents "traitements" agricoles sur le niveau de productivité générale. L'analyse de variance tend donc à établir, dans la variation générale de l'expérience, la part revenant aux différentes sources.

Nombre d'ouvrages très complets décrivent cette méthode statistique (par exemple LIÏON, 1968) et l'on pourra s'y reporter pour de plus amples détails.

Dans le cas de l'étude de l'abondance de l'Eperlan de Loire, les calculs effectués sont issus des formules tirées de l'ouvrage de KIRK (1968) qui décrit de nombreux plans expérimentaux et la façon d'interpréter les résultats à l'aide de l'Analyse de Variance.

La méthode permet deux utilisations distinctes :

- d'une part, estimer les différentes sources de variations et leurs interactions possibles : on peut ainsi, par exemple, vérifier si la stratification adoptée est judicieuse, ou si il existe des variations temporelles de l'abondance ;

- d'autre part, faire des inférences statistiques, par le calcul de tests F sur les différentes variances estimées. On peut ainsi tenter d'estimer l'effet séparé de chaque source de variation, tenter de déceler des tendances dans les séries de données, etc...

La méthode est donc complémentaire de l'étude des indices d'abondance puisqu'elle permet de décrire et d'analyser les diverses sources de variation liées à l'estimation des densités du poisson.

### 23.1 Préparation des données

Les calculs relatifs à l'Analyse de Variance (décomposition des Sommes des Carrés pour la variation totale en plusieurs autres sommes des carrés...) sont toujours valides en tant que description des données et résumé de leurs propriétés, quelle que soit la nature de ces données. Cependant, si l'Analyse de Variance est utilisée comme inférence statistique pour tirer des conclusions au sujet des populations qui y sont analysées, il est nécessaire que certaines conditions soient remplies, tant du côté de la population d'origine que du côté de la méthode d'échantillonnage utilisée. Les points les plus importants à respecter sont, entre autres :

- 1- Les effets des sources de variations doivent être additifs.

Si cette condition n'est pas respectée, l'erreur expérimentale (erreur résiduelle) est augmentée et la précision de l'expérience en est amoindrie. La conséquence est donc une perte d'information et une diminution de la sensibilité des tests.

Cette condition d'additivité est cependant peu contraignante car la perte d'information est souvent négligeable. Si les relations semblent ne pas être additives, le remède consiste à effectuer une transformation des données, de manière à les rendre additives. La transformation logarithmique, par exemple, est indiquée en cas d'effets multiplicatifs.

- 2- Les erreurs doivent être indépendantes :

Ceci signifie que les variations non contrôlées se produisent strictement au hasard. Dans le cas qui nous préoccupe, cela veut dire que les variations d'abondance autre que temporelles et spatiales sont dues au hasard.

L'indépendance des erreurs est assurée par la randomisation du matériel. Dans le cas de l'Eperlan de Loire, ceci signifie que les traits de chalut sont effectués de façon aléatoire d'un mois à l'autre. Comme dans le calcul des indices, on supposera cette condition réalisée en raison des fortes variations du milieu.

- 3- Les erreurs doivent être normalement distribuées.  
 Cette condition, difficile à vérifier, sera supposée vraie. De toute façon, on ne doit pas craindre de grosses erreurs si cette hypothèse n'est pas réalisée.
- 4- Les erreurs doivent avoir une variance commune. C'est la condition d'homogénéité des variances (ou homocédasticité). Chaque "groupe expérimental" (dans le cas de la Loire, chaque strate géographique) doit avoir la même variance. Un remède à l'hétérocédasticité est la transformation des données. Par exemple, la transformation logarithmique est indiquée lorsque la variabilité augmente avec la moyenne de telle sorte que l'écart-type augmente proportionnellement à la moyenne (ce qui est le cas pour l'étude des prises d'Eperlans dans l'estuaire de la Loire).
- 5- Enfin, la population analysée (ici les prises d'Eperlans par trait de chalut) doit être normale. Dans le cas contraire, une transformation des données peut remédier au phénomène.

L'étude des variations mensuelles des captures d'Eperlans dans chaque strate de l'estuaire de la Loire a nécessité une transformation préalable des données afin de pouvoir justifier les hypothèses de départ de l'Analyse de Variance. La transformation utilisée est :  $x \rightarrow \text{Log}(x + 1)$  qui a le mérite, ici, de normaliser les données et de stabiliser la variance. Cette transformation rend les effets additifs et homogénéise la variance qui était variable. De plus elle permet de prendre en considération les valeurs nulles puisqu'on ajoute 1 à chaque donnée avant transformation logarithmique.

Au préalable, chaque résultat des coups de chalut a été ramené à une même unité chalutée, puisque les surfaces chalutées sont différentes.

## 23.2 Résultats

### a - Etude du total des captures

Une première analyse a été effectuée sur le total des captures d'Eperlans de chaque trait de chalut. On n'a donc pas tenu compte des cohortes ou des groupes d'âge.

Les résultats sont exposés dans le tableau 41.

On constate que l'ensemble des test F sont significatifs, notamment l'interaction entre l'effet "mois" et l'effet "strate". Ceci signifie que l'on n'a pas le même profil d'abondance dans une strate au cours du temps. Ce n'est pas surprenant lorsqu'on sait que toutes les cohortes ont été confondues pour ce calcul. Ainsi, la cohorte 81 dont on a vu les fortes fluctuations est certainement responsable de cet état de fait.

Origine de la variation	Somme des carrés	Degré de liberté	Variance	F	F (0.05)	Résultat
Totale	624.33	251				
Stations chalutées	236.39	18	13.13	11.31	1.57	S
Générale (Mois + strate géographique)	391.33	50	7.82	6.74	1.35	S
Interaction (Mois x strate)	154.94	32	4.84	4.17	1.45	S
Mois (Effet ajusté)	133.02	16	8.31	7.17	1.67	S
Strate (Effet ajusté)	106.63	2	53.32	45.99	3.00	S
Résiduelle	232.99	201	1.16			

**Tableau 41 : Tableau d'Analyse de Variance de l'ensemble des captures d'Eperlans.**

Origine de la variation	Somme des carrés	Degré de liberté	Variance	F	F (0.05)	Résultat
Totale	290.95	245	1.18			
Stations chalutées	95.56	18	5.30	6.89	1.57	S
Générale (Mois + strate géographique)	140.99	50	2.82	3.66	1.35	S
Interaction (Mois x strate)	45.42	32	1.42	1.84	1.45	S
Mois (Effet ajusté)	42.86	16	2.67	3.48	1.67	S
Strate (Effet ajusté)	49.03	2	24.52	31.88	3.00	S
Résiduelle	149.96	195	0.77			

**Tableau 42 : Tableau d'Analyse de Variance de la cohorte 1980 (sur l'ensemble de la période d'étude).**

La présence d'une interaction "mois" x "strate" rend difficile l'interprétation des effets séparés. Toutefois, l'effet "strate" étant très grand, on peut supposer que la stratification adoptée est relativement judicieuse : on a bien découpé la zone géographique en secteurs entre lesquels on constate des différences d'abondance.

#### b - Etude par cohorte

L'étude des variations d'abondance par cohorte, permet de préciser les sources de variation, par rapport à l'analyse précédente, trop générale.

##### 1 - Cohorte 1980

Cette cohorte est bien représentée dans les chalutages contrairement, comme on l'a déjà vu, à la cohorte 1979 qui disparaît au cours de l'étude.

Les résultats pour la cohorte 1980 sont exposés dans le tableau 42.

On en tire les mêmes conclusions que précédemment. L'interaction est toutefois vraisemblablement due à la mortalité qui fait qu'une cohorte disparaît au cours du temps. A ceci, on peut ajouter les faibles abondances rencontrées après le printemps 1982 et dont on a déjà parlé. Ces effets se traduisent donc par un profil différent dans chaque strate au cours du temps. Afin de remédier à cet état de fait, on a analysé la cohorte 1980 sur seulement 1 an, d'avril 1981 à mai 1982. Les résultats sont consignés dans le tableau 43.

Dans ce cas, on constate que l'interaction "mois" x "strate" n'est pas significative : d'un mois sur l'autre et pour une strate donnée, le profil des abondances est identique.

L'effet "strate" est significatif, indiquant que le niveau d'abondance est différent d'une strate à l'autre. Il en est de même de l'effet "mois" : l'abondance varie d'un mois à l'autre si on considère l'ensemble des strates, ce qui peut s'interpréter par exemple, en termes de mortalité au cours de l'année.

##### 2 - Cohorte 1981

On a vu que cette cohorte est caractérisée par un fort prérecrutement en 1981.

Les résultats de l'Analyse de Variance sont donnés au tableau 44.

La encore, les résultats s'interprètent comme pour l'analyse de l'ensemble des captures : l'interaction est forte, due au fort recrutement de la cohorte 1981. Tous les autres effets sont significatifs et il est difficile d'en extraire des conclusions valables en raison de l'interaction.

Origine de la variation	Somme des carrés	Degré de liberté	Variance	F	F (0.05)	Résultat
Totale	192.07	143	1.34			
Stations chalutées	75.35	11	6.85	8.05	1.73	S
Générale (Mois + strate géographique)	94.64	29	3.26	3.83	1.45	S
Interaction (Mois x strate)	19.29	18	1.07	1.25	1.60	N.S
Mois (Effet ajusté)	18.73	9	2.08	2.43	1.83	S
Strate (Effet ajusté)	54.62	2	27.31	31.95	3.00	S
Résiduelle	97.42	114	0.85			

**Tableau 43 :** Tableau d'Analyse de Variance de la cohorte 1980 (période d'avril 1981 à mai 1982).

Origine de la variation	Somme des carrés	Degré de liberté	Variance	F	F (0.05)	Résultat
Totale	575.88	247	2.33			
Stations chalutées	244.88	18	13.60	13.74	1.57	S
Générale (Mois + strate géographique)	380.97	50	7.62	7.69	1.35	S
Interaction (Mois x strate)	136.09	32	4.25	4.29	1.45	S
Mois (Effet ajusté)	174.07	16	10.88	10.99	1.67	S
Strate (Effet ajusté)	78.30	2	39.15	39.57	3.00	S
Résiduelle	194.90	197	0.99			

**Tableau 44 :** Tableau d'Analyse de Variance de la cohorte 1981.

c - Etude par groupe d'âge

Cette étude permet l'analyse de l'abondance de l'Eperlan, en faisant abstraction des phénomènes de mortalité que subit naturellement une même cohorte au cours du temps.

Après le printemps 1982, le niveau particulier des captures interdit de comparer l'abondance de deux groupes d'âges à un mois donné (par exemple, le groupe 1 en août 81 et le groupe 1 en août 82). Aussi, afin de faire valablement ce type de comparaison, on ne s'est intéressé qu'aux mois d'avril-mai de 1981 et 1982 qui sont les seules époques comparables. On a ainsi analysé le groupe 1 en 1981 et 1982 ainsi que le groupe 2. Les résultats étant identiques, on ne donne, dans le tableau 45 que les calculs concernant le groupe 1. Les groupes 0, pour des raisons déjà évoquées, n'ont pas été comparés.

En avril 1981, une station de l'estuaire externe a présenté des abondances très au-dessus du niveau de tous les autres traits de chalut. Cette donnée a été considérée comme abérrante pour l'Analyse de Variance et a été recalculée par une technique de "calcul de donnée manquante".

Les calculs montrent qu'aucun test F n'est significatif, sauf celui concernant l'effet "strate", ce qui confirme le bien fondé du découpage de l'estuaire en trois strates géographiques.

Il n'y a pas d'interaction et l'effet "mois", non significatif, indique que le niveau d'abondance est le même pour le groupe 1, que ce soit en avril 1981 ou en avril 1982. Ces résultats s'étendent au groupe 2.

23.3 Conclusion sur les Analyses de Variance

L'Analyse de Variance est un outil puissant de description et d'inférence. Cependant, ses conditions d'utilisation sont strictes (notamment le fait d'effectuer les prélèvements au hasard). Cette technique a permis ici d'extraire des données les facteurs les plus influents sur les variations des indices. Il est apparu que la stratification en secteurs halin était judicieuse en estuaire, puisqu'elle permet d'homogénéiser (de façon relative, certes) les données par strate. L'influence des saisons apparaît important, ce qui n'est pas surprenant (les poissons subissent, au cours d'une année, un fort coefficient de mortalité totale). De plus, les migrations de certaines fractions de la population d'une strate à l'autre au cours du temps font apparaître des interactions entre ces deux sources de variation.

Aussi, au vu de ces résultats, il conviendrait de structurer les futures pêches exploratoires selon un plan d'expérience rigoureux permettant l'Analyse de Variance, et ceci de façon à intégrer le maximum de facteurs contrôlés (saison, débit fluvial, marée...). Ainsi, les résultats pourront permettre une approche plus fine des variations d'abondance que celle qui a été entreprise ici.

Celle-ci, même grossière, a apporté, en plus des résultats précédemment énoncés, des indications sur le niveau d'abondance de diverses cohortes successives aux mêmes instants relatifs. En cela, l'Analyse de la Variance fournit un outil précieux de comparaison, sans qu'il soit nécessaire de faire appel à des calculs sophistiqués tel qu'ils apparaissent parfois avec les méthodes statistiques inférentielles usuelles.

Origine de la variation	Somme des carrés	Degré de liberté	Variance	F	F (0.05)	Résultat
Totale	42.77	28	1.52			
Stations chalutées	14.80	5	2.90	2.50	2.66	N.S
Générale (Mois + strate géographique)	16.00	3	3.20	2.75	3.05	N.S
Interaction (Mois x strate)	1.20	2	0.60	0.51	3.42	N.S
Mois (Effet ajusté)	3.06	1	3.06	2.62	4.28	N.S
Strate (Effet ajusté)	11.15	2	5.57	4.77	3.42	N.S
Résiduelle	26.76	23	1.16			

**Tableau 45 : Tableau d'Analyse de Variance du groupe d'âge 1 en avril 81 et avril 82.**

L'Analyse de Covariance, en permettant plusieurs types de stratification (géographique, selon les groupes d'âge, les cohortes...) serait une bonne suite de l'étude des variations d'abondance par l'Analyse de Variance.

Quoiqu'il en soit, l'intérêt du suivi des indices d'abondance réside en l'obtention de séries temporelles observables sur plusieurs années. Il est alors possible de dégager des données des tendances annuelles, voir de corrélérer ces séries à des données abiotiques générales (climatologiques par exemple). Les voies d'étude restent donc ouvertes.

### CONCLUSION

Dans ce chapitre, on a essayé de replacer l'Eperlan dans l'écosystème estuarien, d'une part par rapport à l'ensemble de la macrofaune benthodémersale et d'autre part, en analysant ses fluctuations d'abondance.

On a tout d'abord mis en évidence par analyse multivariable, des groupements spécifiques éthologiques caractérisés par des attitudes moyennes face aux conditions estuariennes.

Ainsi, il est apparu que l'Eperlan est un poisson typique du domaine polyhalin de l'estuaire. Il y côtoie des espèces comme le Flet, la Sole, la Crevette grise et un Gobie (P. minutus). Ces taxons forment globalement la faune associée à l'Eperlan et caractérisent les domaines typiquement estuariens.

L'abondance de l'Eperlan est, de plus, maximale dans cette zone, tout au long de l'année.

La partie mesohaline de l'estuaire est ponctuellement fréquentée par les jeunes Eperlans qui descendent des frayères et suivent les mouvements des masses d'eau correspondant à leur préférendum osmotique et vraisemblablement à leurs besoins en oxygène.

Des analyse multivariables ont permis de mettre en évidence des groupements spécifiques en liaison avec le comportement dynamique des espèces face aux conditions mouvantes (tidales et nyctémérales) qui règnent en estuaire. Ainsi, les Eperlans adultes restent sensibles au mouvements tidaux mais sont plus dépendants du facteur salinité : ils suivent la marée qui pénètre dans l'estuaire en restant dans une tranche d'eau spécifique dont la salinité est d'environ 17 à 20 ‰. Des groupements éthologiques apparaissent, certaines espèces se comportant comme l'Eperlan et d'autres à l'opposé.

L'abondance de l'Eperlan est variable et on a constaté durant la période d'étude (1981-1982) des fortes différences difficiles à interpréter.

C'est pourquoi, le suivi pluri-annuel à des moments précis de l'année devrait permettre d'analyser plus en détails les séries temporelles d'abondance (pré-recrutement en mai-juin, abondance hivernale etc...). Les pêches doivent cependant être faites avec le plus grand soin, la meilleure stratification

devant être la masse d'eau. A ce propos, il serait intéressant d'étudier les fluctuations d'abondance au cours de mouvements tidaux, à différentes occasions, et d'essayer de la corrélérer avec la salinité. Vu les rapides modifications de l'abondance de l'Eperlan face aux conditions de marée, une telle fonction pourrait permettre de corriger avec plus d'exactitude les indices, dont les variations sont liées en grande partie aux conditions mouvantes du milieu. De telles études, en un milieu si particulier, amènent à fouiller particulièrement les problèmes d'échantillonnage qui, si ils restent cruciaux, ne sont pas encore standardisées en milieu estuarien. Il est apparu cependant qu'une stratification fine, sur plusieurs variables (conditions de marée, de débit, horaire etc...) permettrait d'aborder ce milieu en maîtrisant ces variables, dont on a démontré la puissance d'influence. L'intérêt d'études sur des cycles (tidaux, nyctéméraux etc...) n'est plus à démontrer dans un tel milieu mais il serait de même intéressant de s'attacher aussi à bâtir des modèles prédictifs (même imparfaits) mettant en jeu les diverses variables abiotiques puisque celles-ci ont l'air d'être corrélées aux réponses des poissons. Les voies d'études sont ouvertes...

## **CONCLUSION GENERALE**



# CONCLUSION GENERALE

Au terme de cette étude, il convient de se demander si les résultats obtenus permettent de répondre à la question posée en introduction : " Peut-on proposer un modèle général de dynamique de population de l'Eperlan de Loire rendant compte de son cycle biologique ? "

L'effort d'échantillonnage a porté dans le sens d'une réponse à cette question et la synthèse des diverses observations permet de rattacher l'Eperlan de Loire aux populations anadromes strictement inféodées aux conditions estuariennes.

En effet, après une migration amont de faible amplitude (environ 70 km), l'Eperlan de Loire se reproduit en eau douce, à la limite d'influence de la marée dynamique. En ce sens, la population ligérienne a un comportement similaire à de nombreuses autres populations, qu'elles soient européennes ou non. La reproduction, qui est annuelle, est de courte durée (moins de un mois) et on observe un "pic" que l'on a situé, pour la période d'étude (1981-1983), au 15 mars de chaque année.

L'ensemble des groupes d'âge participe à la reproduction puisque l'âge de première maturité sexuelle a été estimé à un an pour les deux sexes (la taille correspondante est d'environ 90-100 mm, les femelles étant légèrement plus grandes que les mâles). Les individus les plus âgés rencontrés sur les frayères appartiennent au groupe 4 pour les femelles et 3 pour les mâles. Ces âges correspondent aussi aux longévités maximales observées dans les deux sexes. Cette longévité peut paraître faible par rapport à certaines populations américaines ou russes mais reste similaire à celle observée pour d'autres populations géographiquement proches de l'estuaire de la Loire (estuaire de la Gironde, de l'Elbe (R.F.A.) ou rivières britanniques).

Le comportement reproducteur de l'Eperlan est particulier puisque les mâles les plus âgés sont les premiers à atteindre les frayères. Les femelles les plus vieilles arrivent ensuite et, en fin de période de frai, on observe l'arrivée du groupe 1.

La fécondité (de 5500 à 40000 oeufs par femelle) est moyenne par rapport à d'autres populations d'Eperlans et la durée d'incubation a été estimée à environ 20 jours, compte tenu des conditions de température de l'eau de Loire à cette période.

Les oeufs sont benthiques et adhèrent au substrat. A l'éclosion, les larves descendent passivement le cours du fleuve où elles sont soumises à l'influence des mouvements tidaux. Elles acquièrent rapidement une certaine activité motrice et l'essentiel du stock du groupe 0 reste alors dans le secteur mésohalin de l'estuaire, en amont de la zone de densité maximale des adultes, en raison vraisemblablement des conditions

osmotiques et de la teneur en oxygène dissous. En effet, les juvéniles se trouvent alors juste en amont du bouchon vaseux dans lequel les conditions de survie sont faibles. Au fur et à mesure de leur croissance, les juvéniles intègrent progressivement le stock des adultes situé en zone polyhaline. La mortalité dans le groupe 0 est importante et est certainement à mettre en relation avec les mauvaises conditions hydrologiques de l'estuaire : le rôle du bouchon vaseux, véritable piège à substances toxiques induisant de faibles teneurs en oxygène dissous, est ici prépondérant.

La croissance de l'Eperlan est rapide puisqu'il atteint en moyenne 110 mm la première année, 180 mm (mâles) ou 190 mm (femelles) la deuxième année, 203 mm (mâles) ou 226 mm (femelles) la troisième année et 232 mm (femelles) la quatrième année. Cette croissance est correctement décrite par une courbe de Von Bertalanffy dans laquelle est introduite une composante saisonnière tenant compte de l'arrêt de croissance hivernal prononcé chez l'Eperlan de Loire.

La croissance pondérale, plus fluctuante, est difficile à modéliser. L'équation de Von Bertalanffy reste toutefois une alternative correcte. Le poids maximal observé dans la population ligérienne est de 75 g pour les mâles et 100 g pour les femelles.

Le cycle biologique ne saurait être complet sans disposer de données concernant l'alimentation de cette espèce.

L'Eperlan est un carnassier sélectif. Le régime alimentaire est peu diversifié mais évolue au cours de la croissance du poisson. Chasseur actif, il consomme essentiellement des Copépodes (pour la fraction juvénile du stock), des Mysidacés, des Gammarus, des Crevettes Grises et des Poissons (Gobie, Sprat, Eperlan) ainsi que quelques Nereis. Qualitativement, la population ligérienne a le même régime alimentaire que la population de l'estuaire de l'Elbe où les conditions de vie sont similaires à celles de la Loire. Le nombre moyen de proies ingérées (mis à part les Copépodes) est faible : environ 2.4.

Le stock d'Eperlans ne semble pas avoir de rythme alimentaire journalier strict : chaque poisson adopte son propre rythme, la prise du bol alimentaire se faisant en une fois, lorsque l'estomac du poisson est vide.

La répartition spatiale moyenne de l'espèce est inféodée aux conditions hydrologiques estuariennes. Ainsi, les plus fortes densités d'Eperlans s'observent dans le secteur polyhalin de l'estuaire (entre St. Nazaire et Paimboeuf). L'estuaire externe est ensuite le plus peuplé. Enfin, le secteur mésohalin (en amont de Paimboeuf) n'est fréquenté par l'espèce que sporadiquement.

La synthèse des résultats de cette étude permet donc de modéliser le cycle biologique de l'Eperlan.

Elle permet aussi de replacer cette espèce dans les peuplements ichtyologiques : elle est caractéristique de la communauté benthodémersale typiquement estuarienne, dans laquelle on distingue aussi le Flet, la Sole, le Gobie (P. minutus) et la Crevette Grise. Le comportement de l'Eperlan

face aux rythmes tidaux et nycthéméraux est parfois différent de ceux de ces espèces puisqu'il est le plus abondant, après la basse-mer, en estuaire externe (salinité d'environ 18 ‰) et en période nocturne.

D'un point de vue halieutique, l'Eperlan n'est pas une espèce exploitée dans l'estuaire de la Loire, contrairement aux populations américaines ou russes, par exemple, qui sont activement pêchées.

L'Eperlan subit néanmoins en Loire un certain effort de pêche en entrant dans les prises accessoires d'espèces commerciales (Crevettes Grises notamment). A ce titre, il est utile d'essayer d'analyser les effets de la pêche sur le stock d'Eperlans. On a donc calculé les divers coefficients de mortalité (naturelle et par pêche), qui se sont révélés relativement élevés. L'Eperlan semble être à son maximum de rendement (observé sur les isoplèthes de rendement du modèle de BEVERTON et HOLT) mais n'est plus qu'à environ 15 % de la fécondité par recrue par rapport à un stock vierge. Ainsi, la pêche, bien que non dirigée sur l'espèce, semble avoir une action néfaste sur le niveau du stock. L'effort de pêche ainsi que les conditions écologiques de plus en plus défavorables en raison des aménagements anthropiques, sont donc responsables de la régression de l'abondance de l'Eperlan observée depuis quelques décennies dans l'estuaire de la Loire.

Cette étude, si elle a permis une meilleure connaissance de la biologie, de l'écologie et de la dynamique de population de l'Eperlan, a aussi soulevé de nombreuses questions dont les réponses pourraient être une suite logique à la compréhension du cycle biologique de cette espèce.

Ainsi, il pourrait être envisagé une étude approfondie des modalités de la reproduction, notamment une estimation du stock des géniteurs par des techniques de capture-recapture au niveau des frayères. A ce propos, le rôle des boires pourrait être précisé (peuvent-elles être des zones de frayère?). D'autre part, la délimitation spatio temporelle des frayères serait à définir dans un contexte pluri-annuel et à mettre en relation avec les problèmes d'extraction de sable qui peuvent entraîner une baisse de la qualité des zones de ponte. Une protection de ces zones au moment de la reproduction serait peut-être à envisager.

Par ailleurs, une étude détaillée des modalités d'avalaison du groupe 0 permettrait de mieux saisir les facteurs de mortalité qui interviennent avec force sur ce groupe d'âge.

De plus, l'étude des rythmes d'activité pourrait être approfondie en faisant intervenir d'autres conditions abiotiques (différentes saisons, débits, coefficients de marée, lieux géographiques...)

Enfin, l'action anthropique (essentiellement la pêche et les aménagements de l'estuaire) serait à surveiller à l'avenir. La mise en place d'un suivi écologique pourrait alors être envisagé.

Ce dernier point amène une problématique : " comment étudier un estuaire du point de vue de ses ressources halieutiques ? "

Dans cette thèse, on a essayé d'apporter quelques éléments de réponse. En effet, si on envisage, par exemple, les effets des interventions humaines, il est nécessaire de pouvoir disposer de séries temporelles, à partir desquelles on puisse extraire des tendances. Ces séries temporelles sont une aide précieuse à la compréhension de l'évolution de l'écosystème et il est tout à fait concevable d'essayer d'en construire avec d'autres données que celles liées aux activités anthropiques. A ce titre, le suivi temporel de l'évolution des caractéristiques biologiques comme les taux de croissance, le recrutement, les vecteurs mortalités etc... ainsi que des paramètres abiotiques (températures, débits, salinités etc...) peuvent être riches de renseignements.

De plus, les fluctuations amples et rapides des conditions estuariennes rendent l'échantillonnage délicat. Ces conditions, qui imposent la vie et la répartition des espèces dans tout l'estuaire, ne peuvent être contrôlées que par le biais d'une stratification spatio-temporelle judicieuse et/ou l'étude de cycles tidaux et nycthémeraux.

Ainsi, l'analyse des séries temporelles permettraient de pouvoir déceler et quantifier des corrélations existant entre le milieu et les ressources (par exemple, lier le climat au recrutement), tandis qu'une stratification spatio-temporelle fine et l'étude de cycles temporels appréhenderait l'ampleur des variations locales.

En dehors de ces problèmes posés, qui relèvent de l'adéquation des techniques d'échantillonnage, cette étude a permis de mettre en évidence des méthodes d'analyse adaptées à l'Eperlan de Loire.

Ainsi, les études d'ordre biologique comme celle de la croissance peuvent être abordées par le biais d'analyses scalimétriques et/ou l'examen des histogrammes de longueur. L'Eperlan de Loire est une espèce d'accès facile par ces méthodes qui permettent, par ailleurs, d'accéder à toute une série de techniques d'analyses utilisées en dynamique des populations : l'étude des histogrammes des longueurs permet, à peu de frais, d'obtenir des estimations des paramètres essentiels de la population comme les taux de mortalité, les courbes de croissance etc...

Par ailleurs, l'analyse des contenus digestifs peut se faire uniquement sur des données en présence-absence. On conçoit l'avantage de cette méthode au niveau du gain de temps lors des comptages des proies par exemple.

Au niveau des techniques de prélèvement, les campagnes scientifiques par chalutages expérimentaux se sont révélées performantes dans l'acquisition des données nécessaires à la résolution du problème posé, malgré les fortes contraintes liées à l'efficacité de l'engin et à la vulnérabilité du poisson.

Quant aux méthodes d'exploitation des données, ce travail a permis de mettre en évidence la puissance de certaines techniques et de les comparer : estimation linéaire et non linéaire de paramètres, utilisation d'analyses statistiques descriptives (Analyses Factorielles des Correspondances), analyses des histogrammes de fréquence, Analyse de Variance et de Covariance etc... Certaines techniques, peu employées par ailleurs, on montré leur intérêt dans l'analyse de problèmes

précis : c'est le cas par exemple de l'Analyse de Variance dans le cadre des études d'abondance, des Analyses Factorielles des Correspondances pour l'analyse des contenus stomacaux ou la description des peuplements ichtyologiques de l'estuaire, de l'Analyse de Covariance pour l'étude de la croissance par retro-calcul ou l'utilisation du T2 de Hotelling dans la comparaison statistique des paramètres des courbes de croissance.

Ainsi, le but poursuivi a été atteint : le cycle de vie de l'Eperlan est décrit dans l'estuaire de la Loire, malgré les quelques questions qui sont apparues au cours de l'étude et qui restent à résoudre.

Les méthodes d'étude de la population d'Eperlans et d'analyse des données qui ont été décrites peuvent être réemployées à l'avenir dans un contexte similaire, en tenant compte des problèmes que l'on a soulevés et qui sont liés, pour la plupart, aux techniques d'échantillonnage dans un milieu aussi fluctuant que l'estuaire de la Loire.

Aussi, au delà de ces conclusions, l'étude monospécifique qui a été présentée entraîne quelques réflexions générales sur la gestion multispécifique des ressources estuariennes.

Dans ce contexte, deux points essentiels apparaissent plus particulièrement :

- 1 - La reconnaissance des relations liant les ressources à leur environnement :
  - action des facteurs abiotiques sur le niveau des stocks et la distribution des espèces.
  - inter-relations entre les composantes biologiques.
- 2 - L'appréciation des conséquences de l'intervention humaine sur l'équilibre de l'écosystème.

L'analyse combinée de ces deux points doit pouvoir permettre l'élaboration de modèles biologiques dans lesquels interviennent :

- les propriétés du système écologique estuarien, c'est à dire la prise en compte des aspects écologiques en gestion halieutique.
- les interactions d'ordre technologique (pêche, aménagements portuaires...)
- les aspects socio-économiques et politiques.

On examine donc successivement ces trois aspects, dont l'analyse est capitale pour une gestion correcte des ressources estuariennes.

1 - Premier point : Aspects écologiques en gestion halieutique.

Il comporte trois volets principaux :

- l'étude de la stabilité de production de l'écosystème.
- l'influence des facteurs abiotiques.
- les interactions d'ordre biologique.

Le premier volet doit préciser l'état de stabilité de la production de l'écosystème estuarien et si possible définir la stabilité maximale. A ce titre, la conservation des vasières naturelles, aires de nurserie et de nourricerie, et la protection des roselières et marais riverains, véritables poumons de l'estuaire, serait un gage du bon fonctionnement futur de l'écosystème. Dans le même ordre d'idée, il pourrait-être envisagé une intervention humaine pour recréer artificiellement les zones productives déjà condamnées.

Le deuxième volet, qui concerne l'étude des facteurs abiotiques (salinité, température, débit fluvial, sels nutritifs, gaz dissous etc...) est primordial dans un milieu aussi fluctuant que l'estuaire et il serait souhaitable de pouvoir établir des connexions entre facteurs abiotiques et phénomènes biologiques. L'idéal serait de connaître, pour chaque espèce halieutique, les phases les plus critiques conditionnant sa survie et son potentiel de reproduction. Il faut ensuite rechercher les facteurs du milieu qui agissent sur chaque espèce lors des phases critiques et qui peuvent être saisis sans difficulté majeure sur une base permanente. La mise en place de tels réseaux de surveillance systématique et l'obtention de séries temporelles obtenues uniquement sur l'observation des périodes "critiques" doivent pouvoir montrer l'existence et la réalité des relations entre facteurs abiotiques et phénomènes biologiques. Plus modestement, des observations de routine et leur utilisation empirique dans des modèles sommaires (fondés par exemple sur des régressions multiples) pourraient, dans un premier temps, dégager les interactions essentielles sur les possibilités de production halieutique.

Il semble cependant être encore trop tôt pour utiliser avec succès des modèles de gestion incluant des paramètres hydroclimatiques. Le cas le plus fréquent d'une telle démarche est celui de l'estimation des variations du recrutement. Cependant, ce cas précis fait aussi appel à des notions biologiques (quantité et qualité de la nourriture disponible pour les larves, accès aux aires de nourricerie...) qu'on ne connaît encore que très mal.

Il reste cependant urgent de mesurer, sur la base la plus permanente possible, les éléments externes de l'environnement connus pour agir sur les stocks halieutiques (température, salinité, oxygène dissous, chlorophylle, gradients thermohalins, crues etc...) et s'attacher à étudier les phases critiques des espèces (généralement la phase larvaire).

Le troisième volet comporte l'étude des interactions d'ordre biologique. Ces dernières sont principalement le fait des relations de prédation. Elles peuvent être correctement appréhendées au travers de l'étude de l'alimentation et des réseaux trophiques organisés autour des diverses espèces de l'écosystème. En effet, la productivité de l'écosystème estuarien est fonction, dans une grande mesure, des structures trophiques et particulièrement des interactions entre niveaux trophiques. Il est donc indispensable que des équipes pluridisciplinaires (planctonologues, benthologues, ichtyologues...) s'attachent à décrire et quantifier ces interactions. En ce sens, les travaux du C.S.E.E.L., dans lesquels s'est inscrite cette thèse, peuvent être considérés comme pionniers dans l'estuaire de la Loire.

## 2 - Deuxième point : Interactions liées à l'intervention de l'homme.

Elles peuvent être abordées sous deux aspects :

- La pêche.
- Les modifications liées aux aménagements portuaires de l'estuaire.

A un écosystème où les facteurs sont stabilisés, correspondent des fonctions biologiques de survie et de fécondité déterminées. L'introduction de la pêche dans un tel système change donc les fonctions d'accroissement de la population en modifiant non seulement la dynamique extrinsèque des espèces par une mortalité directe supplémentaire mais encore la dynamique intrinsèque en modifiant les structures d'âge et la fécondité par recrue.

Cependant, les interactions les plus importantes à prendre en compte sont d'ordre technologique : par exemple, la mise en place d'engins de capture sur une espèce "cible" a des effets directs de mortalité sur les espèces partageant le même biotope. Ceci a été mis en évidence pour la Crevette Grise et l'Eperlan ou les Lamproies et l'Eperlan sur les lieux de frai. Dans l'estuaire de la Loire, on peut aussi penser aux actions des nasses à anguilles, des verveux ou des filets barrage qui ne capturent pas que les espèces cibles ! Par ailleurs, les ouvrages industriels utilisant l'eau de Loire (centrales thermiques, terminal méthanier...) sont autant de vecteurs de mortalité par pêche non commerciale pour la faune estuarienne (LARDEUX, 1986).

D'un autre côté, les aménagements de l'estuaire (creusement du chenal de navigation, extraction de granulats en amont de Nantes, comblement des vasières, chenalisation des berges...) sont des facteurs de perturbation de l'écosystème qui voit ses zones productives se réduire ou devenir non fonctionnelles

(assèchement des boires et des marais riverains...). Il ne faut pas non plus négliger les effets des pollutions urbaines et industrielles dont le rôle néfaste est amplifié par la présence du bouchon vaseux, de plus en plus important en Loire.

L'ensemble de ces perturbations d'origine anthropique prend un aspect majeur au niveau de la production des stocks halieutiques de l'estuaire et il devient urgent d'en étudier le détail afin d'en quantifier l'impact, même de façon relative.

### 3 - Troisième point : Aspects socio-économiques et politiques.

Ce point, dont doit tenir compte un modèle de gestion des ressources estuariennes, n'est pas à négliger. Il est primordial dans le contexte social actuel et est même à l'origine de l'état présent, biologiquement dégradé, de l'estuaire de la Loire. Si la gestion des "stocks" est une chose, la gestion des "pêcheries" en est une autre et ne peut en aucun cas se limiter à l'approche biologique. Le problème de l'estuaire de la Loire est qu'il n'est pas non plus considéré par les Pouvoirs Publics comme une zone de "pêche" potentielle. De là provient son utilisation industrielle abusive qui n'a pas tenu compte de l'intérêt écologique de ce système dont l'influence dépasse pourtant largement le cadre halieutique local.

Les aspects socio-économiques et politiques en gestion des ressources s'étendent à de nombreux facteurs autres que les décisions purement administratives d'aménagement. LE GUEN et CHEVALIER (1982) en font une revue critique. En Loire, ces aspects primordiaux ne pourront être intégrés valablement dans un modèle de gestion des ressources que lorsque l'Administration aura pris conscience que l'estuaire n'est pas qu'un simple chenal de navigation qu'il faut aménager à tout prix pour favoriser les développements industriels. En ce sens, les travaux du C.S.E.E.L. forment les bases positives d'une telle approche.

Ainsi, de par ses multiples aspects, l'estuaire de la Loire doit être abordé en examinant le comportement de l'écosystème et en cherchant à extraire les paramètres "prévisionnels".

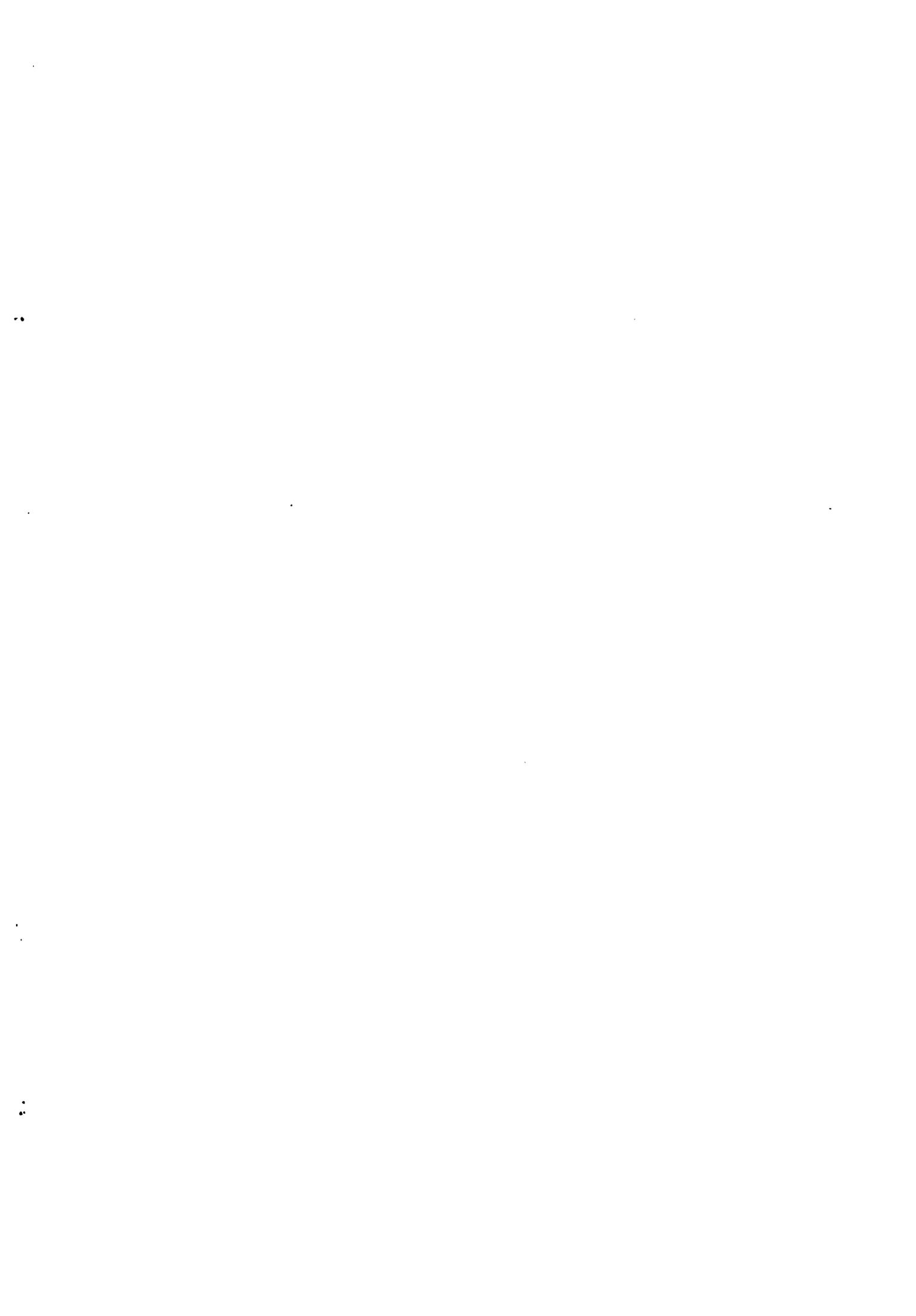
La complexité d'un modèle de production est largement fonction des questions auxquelles on veut répondre et de la disponibilité des informations. Le système estuarien ne peut toutefois pas se satisfaire de modèles monospécifiques : les fortes interactions qui agissent au sein de l'écosystème tendent à faire de la multispécificité l'aspect fondamental dans lequel toute recherche future doit être entreprise.

La modélisation de la gestion des ressources de l'estuaire de la Loire peut être envisagée selon un autre point de vue que cette approche déterministe. On peut en effet tenter de construire des modèles descriptifs non déterministe de l'estuaire. A ce propos, la théorie de la viabilité énoncée par AUBIN (1985) pourrait trouver ici une application intéressante.

Dans ce contexte, l'estuaire de la Loire peut être présenté comme un système dynamique dont l'état dépend de multiples contraintes (biologiques, anthropiques...). Faire évoluer ce système suppose donc de prendre en compte non seulement l'ignorance de l'environnement futur du système mais encore l'ignorance des lois qui relient certaines commandes du système aux états de ce système. Ces commandes, que l'on peut qualifier de "régulation", peuvent avoir de multiples trajectoires à l'intérieur d'un domaine dit de viabilité, dans lequel peut évoluer le système. Lorsque celui-ci atteint une frontière de viabilité, il y a crise et les commandes de régulation peuvent agir en rétro-action afin de ramener le système à un état viable. On conçoit l'intérêt d'un tel modèle dans la description des perturbations, rapides et importantes, dues aux activités humaines dans l'estuaire. Un tel modèle peut aussi prendre en compte les notions de coévolution des espèces et donc intégrer l'ensemble des facteurs qui interagissent dans le maintien de l'écosystème. Les frontières de viabilité peuvent donc être définies ainsi que les conditions nécessaires et suffisantes pour qu'il existe une trajectoire viable. La "mort" du système peut donc être prévue. Le modèle n'est donc pas déterministe puisqu'il existe de nombreuses solutions possibles, mais il possède quand même quelques vertues en indiquant, a contrario, qu'il y a des trajectoires d'évolution impossibles.

La conservation de l'écosystème estuarien naturel est donc une nécessité si l'on ne veut pas que les discontinuités d'origine anthropique, qui agissent avec force, ne réduisent de façon catastrophique les facteurs de diversité biologique et n'entraînent même, à plus ou moins long terme, la disparition de certaines espèces.

---



## **BIBLIOGRAPHIE**



## BIBLIOGRAPHIE

- ABRAMSON N.J. 1971.  
Computer programs for fish stock assessment.  
F.A.O Fish Tech. Pap., 101 pag. var.
- AGAPOV Iu.D. 1941.  
Fish and fishery in the Anadyr Bay.  
Trudy nauch.-issled. Inst. poliar Zemled. Zhivot. promysl. Khoz., 16.
- AGASSIZ L. 1843.  
Recherches sur les poissons fossiles.  
Tomes I-V.
- AGASSIZ L. 1848.  
Remarks on the petrification of Mallotus villosus in Iceland.  
Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 3 : 42.
- AITCHINSON J., BROWN J.A.C. 1957.  
The Lognormal Distribution.  
Cambridge University Press, London.
- ALLEN K.R. 1966.  
A method of Fitting Growth Curves of the von Bertalanffy type to observed data.  
J. Fish. Res. Bd. Can., 23 : 163-179.
- ALLEN K.R. 1971.  
Relation between Production and Biomass.  
J. Fish. Res. Bd. Can., 28 : 1573-1581.
- ALMA A C. 1980.  
Apport de la dynamique des populations aquatiques à la génétique évolutive.  
in : Hoestland (Ed.) : Dynamique de populations et qualité de l'eau. Actes du Symposium de l'I.E.B.S.(1979). Gauthier-Villars : 257-272.
- AMIARD J.C., AMIARD-TRIQUET C., METAYER G., MARCHAND J. 1980  
Etude du transfert du Cadmium, Cuivre, Zinc dans les chaînes trophiques néritique et estuarienne.  
I) - Etat dans l'estuaire interne de la Loire au cours de l'été 78.  
Water Research, 14 : 665-673.
- AMSTISLAVSKY A.Z. 1963.  
On ecology and fishery of asiatic smelt in the Gulf of Ob.  
Trudy salekhard. Stat. ural. Filial. Akad. Nauk. S.S.S.R., 3 : 12-15.
- AMSTISLAVSKY A.Z., BRUSSYNINA I.N. 1963.  
Materials on feeding of smelt in the Gulf of Ob.  
Trudy salekhard. Stat. ural. Filial. Akad. Nauk. S.S.S.R., 3 : 8-11.

- ANDERSEN K.P. 1982.  
An interpretation of the stomach contents of fish in relation to prey abundance.  
Dana, 2 : 1-50.
- ANDERSEN K.P., URSIN E. 1977.  
A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of Phosphorus circulation and primary production.  
Meddr. Danm. Fisk. -og Havunders., N.S., 7 : 319-435.
- ANDERSON E.D., SMITH L.L.Jun. 1971.  
Factors affecting abundance of lake huring (Coregonus arte-  
dii Lesueur) in western Lake Superior.  
Trans. Am. Fish. Soc., 100 (4) : 691-707.
- ANDRE M., GUILLAUMIN D., 1979.  
Pourquoi et comment préparer les échantillons biologiques ?  
in : Guillaumin D. : Microscopie électronique à balayage.  
Arnette, Paris : 16-17.
- ANDREE K. 1920.  
Géologie des Meeresbodens.  
Vol. 2 : Leipzig, Borntraeger : 689 p.
- ANDRIASHEV A.P. 1954.  
Fishes of the northern seas of the U.S.S.R.  
Akad. Nauk S.S.S.R., 53 : 1-566.
- ANON 1976.  
Monibring of fish stock abundance : the use of catch and effort data.  
F.A.O. Fish. Tech. Pap., 155 : 101 p.
- ANON. 1977.  
Rapport du groupe de travail "Estuaire, deltas".  
Pub. C.N.E.X.O. Rapp. Sci. Tech., 34 : 90 p.
- ANON. 1978.  
Statistique appliquée à l'exploitation des mesures. Tome II.  
Commissariat à l'Energie atomique. Masson, Paris : 407 p.
- ANON. 1984 a.  
The American Smelt.  
Underwater World : 2-7.
- ANON. 1984 b.  
Rapport final du Comité Scientifique pour l'Environnement de l'Estuaire de la Loire.  
Publ. du C.N.E.X.O. Rapp. Sci. Tech., 55 : 158 p.
- ANTOINE L., ARZEL P., LAUREC A., MORIZE E. 1976.  
La croissance de la coquille Saint-Jacques (Pecten maximus  
L.) dans les divers gisements français.  
I.C.E.S. C.M. 1976/42 : 11 p.

- ATZ J.W. 1964.  
Intersexuality in Vertebrates including Man.  
New-York, Academic Press : 479 p.
- AUBIN J.P. 1985.  
la théorie de la viabilité.  
Le courrier du C.N.R.S. 50 : 31-34.
- AVISE J.C. 1974.  
Systematic value of electrophoretic data.  
Syst. Zool., 23 : 465-481.
- BACHELET G. 1979.  
Dynamique de la macrofaune benthique et production des Lamellibranches de l'estuaire de la Gironde.  
Thèse 3<sup>e</sup> cycle Univ. Paris VI : 163 p.
- BACKIEL T., LE CREN E.D. 1967.  
Some density relationships for fish population parameters.  
in : Gerking S.D. (Ed.) : The biological basis of fresh-water fish production. Blackwell, Oxford : 261-293.
- BADIA J., DO CHI T. 1976 a.  
Analyse structurale des populations : nouvelle approche statistique du problème de l'âge chez Squilla mantis (Crustacea Stomatopoda).  
C.R. Acad. Sci. Paris, 282 (D) : 1809-1812.
- BADIA J., DO CHI T. 1976 b.  
Etude cinétique de la structure des populations de Squilla mantis (Crustacea Stomatopoda) par l'analyse factorielle des correspondances.  
Mar. Biol., 36 : 159-168.
- BADIA J., DO CHI T. 1978.  
Simulation de la structure d'âge et définition des cohortes chez Squilla mantis (L.) (Crustacea Stomatopoda).  
J. Cons. Int. Explor. Mer, 38 (1) : 105-115.
- BAGENAL T.B. (Ed.) 1974.  
Ageing of fish.  
Unwin Bros-Ltd., The Gresham Press, Old Woking, Surrey, England : 234 p.
- BAGENAL T.B. 1978.  
Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters.  
3rd edit. I.B.P. Handbook n° 3. Blackwell Sci. Publ., Oxford : 348 p.
- BAGENAL T.B., TESCH F.W. 1978.  
Age and growth.  
in : Bagenal T.B. (Ed.) : Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters. 3rd edit. I.B.P. Handbook n° 3. Blackwell Sci. Publ., Oxford : 101-136.

- BAILEY M.M. 1964.  
Age, growth, maturity and sex composition of the american smelt, Osmerus mordax (Mitchill), of western Lake Superior.  
Trans. Amer. Fish. Soc., 93 (4) : 382-395.
- BAILEY P.B. 1977.  
A method for finding the limits of application of the von Bertalanffy growth model and statistical estimates of the parameters.  
J. Fish. Res. Board. Can., 34 : 1079-1084.
- BAKKER C., PHAFF W.J., EWIJK-ROSIER M.V., DE PAUW N. 1977.  
Copepod biomass in an estuarine and stagnant brackish environment of the S.W. Netherlands.  
Hydrobiol., 52 (1) : 3-13.
- BALDWIN N.S. 1948.  
The american smelt Osmerus mordax (Mitchill) of South Bay, Mantonlin Island, Lake Huron.  
Trans. Amer. Fish. Soc., 78 : 176-180.
- BALDWIN N.S. 1950.  
The american smelt, Osmerus mordax, of western Lake Superior.  
Trans. Amer. Fish. Soc., 93 : 382-395.
- BARBAULT R. 1981.  
Ecologie des populations et des peuplements.  
Masson, Paris : 200 p.
- BARNES H., BAGENAL T.B. 1951.  
A statistical study of variability in catch obtained by short repeated trawls taken over inshore grounds.  
J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 29 (3) : 639-660.
- BARRIERE F. 1970.  
Le régime de la Loire à Montjean étudié à partir de cent années d'observations quotidiennes 1866-1965.  
Etudes ligériennes, 5.
- BARTLETT J.R., RANDERSON P.F., WILLIAMS R., ELLIS D.M. 1984.  
The use of analysis of covariance in the back-calculation of growth in fish.  
J. Fish. Biol., 24 : 201-213.
- BARTOO N.W., PARKER K.R. 1983.  
Stochastic age-frequency estimation using the von Bertalanffy growth equation.  
I.C.C.A.T. S.C.R.S./81/53 : 35-43.
- BASCOU J., RIBES G. 1955.  
Etude sur la salinité des estuaires à marée.  
Journal E.N.P.C. : 3-4.

- BEILLOIS P., DAVIS J.R., GESTIN P.G. 1979.  
 Etude du rôle de nurserie de l'estuaire de la Loire.  
 Rapport préliminaire, Lab. R.H.L./I.S.T.P.M., convention  
O.R.E.A.M./I.S.T.P.M. n° 79-32001-00-223-44-20.
- BELEHRADEK J. 1930.  
 Temperature coefficients in Biology.  
Biol. Rev., Biol. Proc. Cambridge Philos. Soc., 5 : 30-58.
- BELLEC S. 1981.  
 Etude des conditions de pêche sur le domaine public fluvial  
 de la Loire : pêche à la ligne, pêche aux engins, essai de  
 détermination de la valeur biologique des lots.  
Rapport Contrat D.P.N./F.D.A.P.P., Loir-et-Cher : 236 p. +  
 annexes.
- BELYANINA T.N. 1966.  
 Seasonal changes in fatness in the White Sea smelt in  
 relation to ripening of gonads.  
in : Abundance dynamics patterns of fishes of the White Sea  
 and basin. Moskva, Nunka : 181-199.
- BELYANINA T.N. 1969.  
 Synopsis of Biological data on smelt, Osmerus eperlanus,  
 (Linnaeus) 1758.  
F.A.O. Fish. Synopsis, 78 : pag. var.
- BELYANINA T.N., MAKAROVA N.P. 1965.  
 Some regularities in fat localization in fish in relation to  
 ripening of gonads.  
in : Teoreticheskiye osnovy rybovodstva. Moskva, Izdatel'  
 stvo Nauka : 42-46.
- BENZECRI J.P. et al. 1973.  
L'analyse des données. Tome I : La taxonomie ; tome II :  
 L'analyse des correspondances.  
 Dunod, Paris : VIII + 615 p. et VII + 619 p.
- BENZECRI J.P. et al. 1984.  
Pratique de l'analyse des données.  
I) Analyse des correspondances et classification - exposé  
 élémentaire.  
 2<sup>e</sup> ed., Dunod, Paris : 456 p.
- BERG L.S. 1940.  
 Classification of fishes both recent and fossil.  
Trav. Inst. Zool. Akad. Sci. S.S.S.R., 5 (2) : 187-517.
- BERG L.S. 1948.  
Fish of freshwaters of U.S.S.R. and neighbouring lands.  
 Fourth ed., vol. 1.
- BERNARD D.R. 1981.  
 Multivariate Analysis as a Means of Comparing Growth in Fish.  
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 38 : 233-236.

- BERNARD D.R. 1982  
 Comment on "Multivariate analysis as a means of comparing growth in fish." (Reply).  
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39 : 1430-1431.
- BERTALANFFY L. von. 1938.  
 A quantitative theory of organic growth (Inquiries in growth laws II).  
Hum. Biol., 10 : 181-213.
- BERTALANFFY L. von. 1951.  
Theoretische Biologie. Zweiter Band : Stoff Wechsel, Wachstum.  
 A. Franke A.G. Verlag, Bern : 418 p.
- BERTHOIS L. 1964.  
 Etude de la dynamique estuarienne dans le fleuve Loire.  
 4<sup>e</sup>ème congrès Int. Port. Anvers, juin 1964, section III : 32-41.
- BEVERTON R.J.H. 1954.  
 Notes on the use of theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish populations.  
U.S. Fish. Lab., Beaufort, N.C. Misc. Contrib., 2.
- BEVERTON R.J.H., HOLT S.J. 1956.  
 A review of methods for estimating mortality rates in exploited fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling.  
Rapp. P.V. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer., 140 : 67-83.
- BEVERTON R.J.H., HOLT S.J. 1957.  
 On the dynamics of exploited fish populations.  
Fishery Invest., Lond. (ser. 2), 19 : 533 p.
- BEVERTON R.J.H., HOLT S.J. 1959.  
 Review of lifespans and mortality rates of fish in nature, and their relation to growth and other physiological characteristics.  
 in : Wolstenholme G.E.W. et O'Conner M. (Eds.) : The lifespan of animals. C.I.B.A. foundation on ageing. London : 142-180.
- BHATTACHARYA C.G. 1967.  
 A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components.  
Biometrics, 23 (1) : 115-135.
- BIGELOW H.B., SCHROEDER W.C. 1953.  
 Fishes of the Gulf of Maine.  
Fish. Bull. 74. U.S. Fish. Wildlife Serv., 53 : 133-139.
- BIGELOW H.B., SCHROEDER W.C. 1963.  
 Family Osmeridae.  
 in : Bigelow (Ed.) : Fishes of Western North Atlantic. Mem. Sears Found. Mar. Res., 1 (Part 3) : 553-597.

- BIRCH L.C., 1957.  
The meanings of competition.  
Amer. Nat., 91 : 5-18.
- BLACKER R.W. 1969.  
Chemical composition of the zones in cod (Gadus morhua L.)  
otoliths.  
J. Cons. Int. Explor. Mer., 33 (1) : 107-108.
- BLACKER R.W. 1974.  
Recent advances in otolith studies.  
in : Harden Jones F.R. (Ed.) : Sea fisheries research. John  
Wiley & Sons, N.Y. : 67-90.
- BLANC F., CHARDY P., LAUREC A., REYS J.P. 1976.  
Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie. Impli-  
cations en écologie marine benthique.  
Mar. Biol., 35 : 49-67.
- BLAXTER J.H.S., HEMPEL G. 1966.  
Utilization of yolk by herring larvae.  
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 46 : 219-234.
- BLISS C.J., FISHER R.A. 1953.  
Fitting the negative binomial distribution to biological  
data and a note on the efficient fitting of the negative  
binomial.  
Biometrics, 9 : 176-200.
- BLOCH M.E. 1782.  
Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands.  
Berlin.
- BLOCH M.E. 1796.  
Ichthyologie ou Histoire Naturelle des Poissons.  
L'Eperlan d'eau douce. Berlin : 244-247.  
L'Eperlan de mer, Salmo eperlanus marinus : 247-250.
- BOIGONTIER B., MOUNIE D. 1984.  
Contribution à la connaissance de la dynamique de la macro-  
faune benthodémersale et pélagique en Gironde. Tentatives  
et difficultés pour relativiser l'impact mécanique d'une  
centrale nucléaire : Le Blayais (Gironde).  
Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Sci. et Tech. Prod. Anin. (Ichthyologie ap-  
pliquée). Inst. Nat. Polytech. Toulouse : 491 p. + annexes.
- BOX G.E.P 1953.  
Non normality and tests on variances.  
Biometrika, 40 : 318-335.
- BRANDER K. 1974.  
The effect of age reading errors on the statistical  
reliability of marine fishery modelling.  
in : Bagenal T.B. (Ed.) : The ageing of fish. Unwin Bros.  
Ltd : 181-191.

- BRETT J.R. 1974.  
 Tank experiments on the culture of pan-size sockeye (Oncorhynchus nerka) and pink salmon (O. gorbuscha) using environmental control.  
Aquaculture, 4 : 341-352.
- BRETT J.R., SHELBURN J.E., SHOOP C.T. 1969.  
 Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, Oncorhynchus nerka, in relation to temperature and ration size.  
J. Fish. Res. Board Can., 26 : 2363-2394.
- BROTHERS E.B. 1980.  
 Age and growth studies on tropical fishes.  
 in : Salla S. and Roedel P. (Eds.) : Stock assessment for tropical small scale fisheries. University of Rhode Island, Intern. Cent. Mar. Res. Management, Kingston : 119-136.
- BUESTEL D., LAUREC A. 1975.  
 La croissance de la coquille Saint-Jacques (Pecten maximus L.) en rade de Brest et en Baie de Saint Brieuc.  
Haliotis, 5 : 173-177.
- BURBIDGE R.G. 1969.  
 Age, growth, length-weight relationship, sex-ratio and food habits of american smelt, Osmerus mordax (Mitchill), from Gull Lake, Michigan.  
Trans. Am. Fish. Soc., 4 : 631-640.
- BURR B.M., MAYDEN R.L. 1980.  
 Dispersal of Rainbow smelt, Osmerus mordax, into the Upper Mississippi river (Pisces : Osmeridae).  
Am. Midland Nat., 104 (1) : 198-201.
- BUSH G.L. 1975.  
 Modes of animal speciation.  
Annual Review of Ecology and Systematics, 6 : 93-118.
- CADIMA E. 1977.  
 Concepts de base de la théorie de l'échantillonnage.  
 in : Session de perfectionnement sur la dynamique des populations. La Coruna, Espagne, sept. 1976 Rec. Doc. Scient. C.I.C.T.A., n° hors série : 13-19.
- CARLANDER K.D. 1945.  
 Growth, length-weight relationship and population fluctuations of the tullibee, Leucichthy artedii tullibee (Richardson), with reference to commercial fisheries, Lake of the Woods, Minnesota.  
Trans. Amer. Fish. Soc., 73 (1943) : 125-136.

- CARLANDER K.D. 1974.  
Difficulties in ageing fish in relation to inland fisheries management.  
in : Bagenal T.B. (Ed.) : The ageing of Fish. Unwin Bros.-Ltd : 200-206.
- CARLANDER K.D. 1981.  
Caution on the use of the regression method of back-calculating lengths from scale measurements.  
Fisheries, 6 : 2-5.
- CASPERS H. 1967.  
Estuaries : Analysis of definitions and biological considerations.  
in : Lauff G.H. (Ed.) : Estuaries. A.A.A.S. Washington, Publ. 83.
- CASSIE R.M. 1954.  
Some use of the probability paper in the analysis of frequency distributions.  
Aust. J. Mar. Freshwater Res., 5 : 513-522.
- CHAPMAN W.M. 1941 a.  
The osteology and relationships of the Isospondylous fish Plecoglossus altivelis Temminck and Schlegel.  
J. Morph., 68 (3) : 425-455.
- CHAPMAN W.M. 1941 b.  
The osteology and relationships of the Osmerid fishes.  
J. Morph., 69 (2) : 279-301.
- CHAPMAN D.G., ROBSON D.S. 1960.  
The analysis of catch curve.  
Biometrics, 16 : 354-368.
- CHARDY P., GLEMAREC M., LAUREC A. 1976.  
Application of Inertia Methods to benthic marine ecology : practical implications of the basic options.  
Estuarine Coastal Mar. Sci., 4 : 170-205.
- CHAUSSADE J. 1976.  
La pêche à l'Eperlan dans les Provinces maritimes du Canada.  
La pêche maritime, 1182 : 4 p.
- CHESSON J. 1978.  
Measuring preference in selective predation.  
Ecology, 59 : 211-215.
- CHEVALIER R. 1980.  
Le chalutage expérimental.  
Rapp. G.S.G./80.418 : 10 p. (ronéoté)
- CHEVALIER R. 1985.  
Reflexions sur la variabilité des résultats des campagnes oeufs et larves.  
I.C.E.S. C.M. 1985/L:20 : 18 p.

- CHEVALIER R., GUICHET R. 1981.  
 Etude d'un indice de recrutement du merlu dans le golfe du Gascogne. Influence sur la précision de la variation de la longueur du trait.  
I.C.E.S. C.M. 1981/G:18 : 12 p.
- CHRISTIE W.J. 1972.  
 Lake Ontario : effects of exploitation, introductions and eutrophication on the salmonid community.  
J. Fish. Res. Board Can., 29 (6) : 913-929.
- CHRISTIE W.J. 1974.  
 Changes in the fish species composition of the Great Lakes.  
J. Fish. Res. Board Can., 31 : 837-854.
- CHRISTIE W.J., NEPSZY S.J., FRASER J.M. 1972.  
 Effects of species introductions on salmonid communities in oligotrophic lakes.  
J. Fish. Res. Board Can., 29 (6) : 969-973.
- CHUGUNOVA N.I. 1963.  
 Age and growth studies in fish.  
 Office of Technical Services, Washington D.C. : 132 p.
- CLAYTON G.R. 1976.  
Reproduction, first year growth, and distribution of anadromous rainbow smelt, *Osmerus mordax*, in Parker River and Plum Island Sound estuary, Massachusetts.  
 M.S. Thesis, Univ. Massachusetts, Amherst : 105 p.
- CLOERN J.E., NICHOLS F.H. 1978.  
 A von Bertalanffy growth model with seasonally varying coefficient.  
J. Fish. Res. Board Can., 35 : 1479-1482.
- COCHRAN W.G. 1977.  
Sampling techniques.  
 3rd edition. J. Wiley & Sons, New-York : 428 p.
- CONAN G. 1985.  
 Assessment of shellfish stocks by geostatistical techniques.  
I.C.E.S. C.M. 1985/K:30 : 24 p.
- CONDREY R.E. 1982.  
 Ingestion-limited growth of aquatic animals : The Case for Blackman kinetics.  
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39 (12) : 1585-1595.
- CONWAY G.R., GLASS N.R., WILCOX J.C. 1970.  
 Fitting non-linear models to biological data by Marquardt's algorithm.  
Ecologie, 51 : 503-507.
- COOK M.J.W. 1978.  
 The assessment of preference.  
J. Anim. Ecol., 47 : 805-816.

- COOPER J.E. 1978.  
 Identification of eggs, larvae, and juveniles of the rainbow smelt, Osmerus mordax, with comparisons to larval alewife, Alosa pseudoharengus, and Gizzard shad, Dorosoma cepedianum.  
Trans. Am. Fish. Soc., 17 (1) : 56-62.
- COPE E.D. 1870.  
 A partial synopsis of the fishes of the fresh waters of North Carolina.  
Proc. Am. Phil. Soc., 11 : 448-495.
- COPEMAN D.G. 1973.  
Population diversity in the rainbow smelt, Osmerus eperlanus mordax (Mitchill, 1814) (Salmonoidea : Osmeridae) as revealed by canonical and discriminant function analyses on morphometric, meristic and esterase data.  
 Ph. D. Thesis, Dept. Biol., Univ. St John's : 231 p.
- COPEMAN D.G. 1977.  
 Population differences in rainbow smelt, Osmerus mordax : multivariate analysis of mensural and meristic data.  
J. Fish. Res. Bd. Can., 34 : 1220-1229.
- CREASER C.W. 1926.  
 The establishment of the atlantic smelt in the upper waters of the Great Lakes.  
Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Lett., 5 : 405-424.
- CROWDER L.B., 1980.  
 Alewife, rainbow smelt and native fishes in Lake Michigan : competition or predation ?  
Environ. Biol. Fish., 5 (3) : 225-233.
- CSIRKE J., CADDY J.F. 1983.  
 Production modeling using mortality estimates.  
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40 : 43-51.
- C.T.G.R.E.F. 1979.  
 Etude halieutique de l'estuaire de la Gironde.  
Div. A.L.A. Bx. : 189 p.
- CUNNINGHAM J.T. 1886.  
 On the mode of attachment of the ovum of Osmerus eperlanus.  
Proc. Zool. Soc. : 292-295.
- CUSHING D.H. 1975.  
Marine ecology and fisheries.  
 Cambridge Univ. Press. : 278 p.
- DADSWELL M.J. 1972.  
 New records of freshwater fishes from the northwestern coast of insular Newfoundland.  
Can. Field Nat., 86 (3) : 289-290.

- DADSWELL M.J. 1975.  
Further new localities for certain coldwater fishes in eastern Ontario and Western Quebec.  
Can. Field Nat., 89 : 447-450.
- DAGET J., PETIT P. 1971.  
L'échantillonnage des peuplements de poissons marins.  
in : Lamotte M. et Bourlière F. : Problèmes d'Ecologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques. Masson, Paris : 269-291.
- DAGET J., LE GUEN J.C. 1975.  
Dynamique des populations exploitées de poissons.  
in : Lamotte M. et Bourlière F. (Eds.) : Problèmes d'Ecologie : la démographie des populations de vertébrés. Masson, Paris : 395-443.
- DAGET J., ECOUTIN J.M. 1976.  
Modèles mathématiques de production applicables aux poissons tropicaux subissant un arrêt prolongé de croissance.  
Cah. O.R.S.T.O.M. ser. Hydrobiol., 10 : 59-69.
- DAHL K. 1909.  
The assessment of age and growth in fish.  
Int. Revue Ges. Hydrobiol. Hydrogr., 2 (4-5) : 758-769.
- DAME R.F. 1975.  
Day degree growth models for intertidal Oysters.  
Contribution in Marine Science, 19 : 107-112.
- DANNEVIG E.H. 1956.  
Chemical composition of the zones in cod otoliths.  
J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer., 21 : 156-159.
- DARDIGNAC J., VERDELHAN C. de 1978.  
Relation entre l'écart de sélection et la taille de retenue à 50 % dans la sélectivité du merlu.  
I.C.E.S. C.M. 1978/B:21 : 14 p.
- DAY F. 1884.  
The fishes of Great Britain and Ireland.  
Williams and Norgate, London.
- DEGENS E.T., DEUSER W.G., HAEDRICH R.L. 1969.  
Molecular structure and composition of fish otoliths.  
Mar. Biol., 2 : 105-113.
- DELISLE C. 1969.  
Ecologie, croissance et comportement de l'éperlan du lac Heney, Comte de Gatineau, ainsi que la répartition en eau douce au Québec.  
Ph. D. Thesis. Dept. Biology, Univ. Ottawa : 180 p.

- DELISLE C., VEILLEUX C. 1969.  
Répartition géographique de l'éperlan arc-en-ciel Osmerus eperlanus mordax et de Glugea hertuigi (Sporozoa : Microsporidia) en eau douce, au Québec.  
Nat. Canadien, 96 : 337-358.
- DEROO M. 1978.  
A propos de l'échantillonnage en écologie.  
in : Legay J.M. et Tomassone R. (Eds.) : Biometrie et Ecologie n° 1 : 201-221.
- DESABIE J. 1966.  
Théorie et pratique des sondages.  
Dunod, Paris : XVII + 481 p.
- DESAUBLIAUX G., FABLET A., FRENEL P., LE DOUAREC P., OTTMAN F., QUERE J. 1978.  
Conditions de mélange des eaux douces et salées dans l'estuaire externe de la Loire. Conséquences pour la pollution bactérienne.  
J. Rech. Oceanogr., III (2) : 29-51.
- DESAUNAY Y., PERODOU J.B., BEILLOIS P. 1980.  
Etude des nurseries de poissons du littoral de la Loire-Atlantique.  
Rapport I.S.T.P.M.-O.R.E.A.M : 66 p.
- DESAUNAY Y., DOREL D., GUERULT D., BEILLOIS P., DURAND J.L. 1985.  
Variation de l'abondance de pré-recrues de sole sur les nurseries du nord du Golfe de Gascogne de 19879 à 1984.
- DESPREZ M., BRULARD J.F., DUPONT J.P., SIMON S., SYLVAND B., DUVAL P. 1983.  
Etude des biofaciès intertidaux de l'estuaire de la Seine.  
C.R. Acad. Sc. Paris : 296 (3) : 521-526.
- DESSIER A., LAUREC A. 1978.  
Le cycle annuel du zooplancton à Pointe-Noire (R.P. Congo). Description mathématique.  
Oceanologica Acta, 1 (3) : 285-304.
- DESAUNAY Y., GUERULT D., DURAND J.L., DOREL D., BELLOIS P., 1985.  
Variation de l'abondance des pré-recrues de sole sur les nurseries du nord du Golfe de Gascogne de 1979 à 1984.  
I.C.E.S. C.M. 1985/G, 42 : 17 p.
- DESVAUX A.N. 1843.  
Poissons propres au département de Loire Inférieure et aux côtes qui le bordent.  
Ann. Soc. Acad. Nantes, IV : 157-176 et 316-317.

- DETHLEFSEN V., Von WESTERNHAGEN H.V. 1983.  
Oxygen deficiency and effects on bottom fauna in eastern German Bight.  
I.C.E.S. C.M. 1983/L:2 : 23 p.
- DO CHI T. 1977.  
Détermination statistique de l'âge : quelques méthodes de décomposition d'un échantillon en composantes Gaussiennes.  
Océanis, 3 (10) : 503-530.
- DODSON E.O. 1960.  
Evolution : process and product.  
Reinhold Publ. Corp., New-York.
- DONAGHAY P.L. 1980.  
Experimental and conceptual approaches to understanding algal-grazer interactions.  
Ph. D. Thesis. Oregon State Univ., Corvallis, Oregon, U.S.A.
- DRAPER N.R., SMITH H. 1966.  
Applied regression analysis.  
J. Wiley & Sons, Inc., New York : 407 p.
- DUBY C., RODOLPHE R. 1983.  
Echantillonnage en fonction d'une modélisation.  
in : Frontier S. (Ed.) : Stratégies d'échantillonnage en écologie. Coll. Ecologie 17. Masson, Paris : 437-455.
- DURAND J.L. 1981.  
Indices d'abondance de prérecrues de 3 espèces de poissons plats pour le littoral du Cotentin-est.  
Rapp. I.S.T.P.M. Labo. "Pêches" Nantes : 12 p.
- DURAND J.L. 1983.  
Les ressources halieutiques exploitées par les flottilles. 2<sup>e</sup>ème partie. Le chalutage des navires du port de St. Nazaire dans l'estuaire de la Loire.  
Rapp. I.S.T.P.M. : 16 p.
- DYDMOND Jr. 1944.  
Spread of the smelt (Osmerus mordax) in the canadian waters of the Great Lakes.  
Can. Field Nat., 58 (1) : 2-14.
- EBELING A.E., CAILLET G.M. 1974.  
Mouth size and predator strategy of midwater fishes.  
Deep. Sea Res., 21 : 959-968.
- EHRENBAUM E. 1894.  
Beiträge zur Naturgeschichte einiger Elbfische.  
Wiss. Meersuntersuchungen, N.F.Bd.I.

- ELLIOTT J.M. 1975 a.  
The growth rate of brown trout, Salmo trutta L., fed on reduced rations.  
J. Anim. Ecol., 44 : 805-821.
- ELLIOTT J.M. 1975 b.  
The growth rate of brown trout, Salmo trutta L., fed on maximum rations.  
J. Anim. Ecol., 44 : 823-842.
- ELLIOTT J.M., PEARSON L. 1978.  
The estimation of daily rates of food consumption for fish.  
J. Anim. Ecol., 47 : 977-991.
- EMERY A.R. 1973  
Preliminary comparisons of day and night habits of freshwater fish in Ontario lakes.  
J. Fish. Res. Board Can. , 30 (6) : 761-774.
- FABENS A.J. 1965.  
Properties and fitting of von Bertalanffy growth curve.  
Growth, 29 : 265-289.
- FARRIS J.S. 1972.  
Estimating phylogenetic trees from distance matrices.  
Amer. Nat., 106 : 645-668.
- FINNEY D. 1941.  
On the distribution of a variate whose logarithm normally distributed.  
J. R. Stat. Soc. Supp.7 : 144-161.
- FISK M. 1913.  
A review of the fishes of the genus Osmerus of the Californian coast.  
Proc. U.S. Nat. Mus., 46 (2027) : 291-297.
- FLETCHER R.I. 1973.  
A synthesis of deterministic growth laws.  
Univ. Rhode Island Sch. Oceanogr., Kingston, Rhode Island.
- FLETCHER R.I. 1975.  
A general solution for the complete Richards function.  
Math. Biosci., 27 : 349-360.
- FOLTZ J.W., NORDEN C.R. 1977 a.  
Seasonal changes in food consumption and energy content of Smelt (Osmerus mordax) in Lake Michigan.  
Trans. Am. Fish. Soc., 106 (3) : 230-234.
- FOLTZ J.W., NORDEN C.R. 1977 b.  
Food habits and feeding chronology of rainbow smelt, Osmerus mordax in lake Michigan.  
Fish. Bull., 75 : 637-640.

- FOSTER N.W., ATKINS C.G. 1868 a.  
Fresh-water smelt. First Report, Commissioners of Fisheries, State of Maine, 1867 (January 16, 1868) Augusta : 25.
- FOSTER N.W., ATKINS C.G. 1868 b.  
[Smelt.] Second Report, Commissioners of Fisheries, State of Maine, 1868 (December 31, 1868), Augusta : 29.
- FOUCART T., LAFAYE J.Y. 1983.  
Regression linéaire sur micro ordinateurs.  
Masson, Paris : 239 p.
- FOX W.W. Jr. 1970.  
An exponential surplus yield model for optimizing exploited fish populations.  
Trans. Amer. Fish. Soc., 99 (1) : 80-88.
- FRAME D.W. 1974  
Feeding habits of young winter flounder (Pseudopleuronectes americanus) : prey availability and diversity.  
Trans. Am. Fish. Soc., 103 : 261-269.
- FRANCIS R.I.C.C. 1984.  
An adaptative strategy for stratified random trawl surveys.  
New Zealand J. Mar. Fresh. Res. 18 : 59-71.
- FRASER C.M. 1916.  
Growth of the spring Salmon.  
Trans. Pacif. Fish. Soc. Seattle, for 1915 : 29-39.
- FRECHET A., DODSON J.J., POWLES H. 1983 a.  
Use of variation in biological characters for the classification of anadromous rainbow smelt (Osmerus mordax) groups.  
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40 (6) : 718-727.
- FRECHET A., DODSON J.J., POWLES H. 1983 b.  
Les parasites de l'éperlan d'Amérique (Osmerus mordax) anadrome du Québec et leur utilité comme étiquettes biologiques.  
J. Fish. Res. Bd. Can., 61 : 621-626.
- FREON P. 1978.  
Relations tailles-poids, facteurs de condition et indices de maturité sexuelle. Rappels bibliographiques, interprétations, remarques et applications.  
Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr., Dakar-Thiaroye, 68 : 144-171
- FRONTIER S. 1983.  
Choix et contraintes de l'échantillonnage écologique.  
in : Frontier S. (Ed.) : Stratégies d'échantillonnage en écologie. Coll. Ecologie, 17. Masson, Paris : 15-62.

- FROST W.E. 1977.  
 The food of Charr Salvelinus willughbii (Gunther) in Windermere.  
J. Fish Biol., 11 : 531-547.
- FRY F.E.J. 1943.  
 A method for the calculation of the growth of fishes from scale measurements.  
Publ. Ont. Fish. Res. Lab., 61 : 5-18.
- FULTON T.W. 1911.  
The sovereignty of the sea.  
 Edinburgh and London.
- GAIMARD M.P. 1851.  
Voyage en Islande et au Groënland exécuté pendant les années 1835 et 1836.  
 Ed. A. Bertrand.
- GAJGALAS K.S., MISHTAUTAJTE V.T. 1980.  
 The main ecological features and the dynamics of commercial catches of anadromous smelt Osmerus eperlanus (L.) in the Kursiu Marios Bay and the lower Neman River.  
Vopr. Ikhtiol. 20 (4) : 625-634.
- GALLENNE B. 1974.  
Les accumulations turbides de l'estuaire de la Loire. Etude de la crème de vase.  
 Thèse Doc. 3<sup>e</sup> cycle, Nantes : 300 p.
- GALLENNE B. 1980.  
 Synthèse hydrosédimentaire de l'estuaire de la Loire.  
 Rapp. Port. autonome Nantes - St Nazaire : 61 p.
- GALLUCCI V.F., QUINN II T.J. 1979.  
 Reparameterizing, fitting, and testing a simple growth model.  
Trans. Am. Fish. Soc., 108 : 14-25.
- GALOIS R. 1975.  
Biologie, écologie et dynamique de la phase lagunaire de Penaeus duorarum en Côte d'Ivoire.  
 Thèse Univ. Aix-Marseille : 120 p.
- GARCIA O. 1983.  
 A Stochastic Differential Equation Model for the Height Growth of Forest Stands.  
Biometrics, 39 : 1059-1072.
- GARCIA S. 1976.  
Biologie et dynamique des populations de crevettes roses (Penaeus duorarum notialis, perez farfante, 1967) en Côte d'Ivoire.  
 Thèse de Doctorat d'Etat. Univ. Aix-Marseille : 237 p.

- GARNAS E. 1983.  
 Food composition and zooplankton selection by smelts, Osmerus eperlanus L., in Lake Tyrifjorden, Norway.  
Fauna norv., ser. A4 : 21-28.
- GARROD D.J. 1969.  
 Empirical assessments of catch effort relationship in the North Atlantic cod stocks.  
Res. Bull. I.C.N.A.F., 6 : 26-34.
- GASCHÜTZ G., PAULY D., DAVID N. 1980.  
 A versatile BASIC program for fitting weight and seasonally oscillating length growth data.  
I.C.E.S. C.M. 1980/D : 6 : 23 p.
- GEISELMAN C.W. Jr. 1972.  
Odour constituents of the Rainbow Smelt (Osmerus mordax) Mitchell).  
 Ph. D. Dissertation, Univ. Connecticut, Storrs, U.S.A.
- GEORGE C.J., GORDON II, J.H. 1976.  
 Observations on the rainbow smelt in Lake George, New York.  
N.Y. Fish and Game J. 23 (1) : 13-19.
- GEORGE K., BANERJI S.K. 1964.  
 Age and growth studies on the Indian mackerel Rastrelliger kanagurta (Cuvier) with special reference to length frequency data collected at Cochin.  
Ind. J. Fish. 11 (2) : 621-638.
- GHENO Y., LE GUEN J.C. 1968.  
 Determination de l'âge et croissance de Sardinella eba (Val) dans la région de Pointe Noire.  
Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Oceanogr., 6 (2) : 69-82.
- GHENO Y., POINSARD F. 1968.  
 Observations sur les jeunes sardinelles de la baie de Pointe Noire (Congo).  
Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Oceanogr., 6 (2) : 53-67.
- GODFRIAUX B.L. 1970.  
 Food of predatory demersal fish in Hauraki Gulf.  
 III - Feeding relationships.  
New Zealand J. Sea Res., 4 (4) : 325-336.
- GOHIN F. 1985 a.  
 Application d'une méthode géostatistique à l'analyse des données d'une campagne de prospection d'oeufs et de larves.  
Rapp.interne O.R.S.T.O.M.
- GOHIN F. 1985 b.  
 Planification des expériences et interprétation par la théorie des variables régionalisées : application à l'estimation de la biomasse d'une plage.  
I.C.E.S. C.M. 1985/D : 3 : 13 p.

- GOHIN F., LAUREC A. 1981.  
 Note sur le calcul analytique de l'impact d'un changement de maillage.  
I.C.E.S. C.M. 1981/G : 34 : 15p.
- GOMPERTZ B. 1825.  
 On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and a new mode of determining the value of live contingencies.  
Phil. Trans., 115 : 513-585.
- GOODE G.B. 1884.  
 The smelt family - Microstomidae.  
in : Goode G.B. (Ed.) : The Fisheries and Fishery Industries of the United States. Washington : 543-547.
- GORDON W.G. 1961.  
 Food of the american smelt in Saginaw Bay, Lake Huron.  
Trans. Am. Fish. Soc., 78 : 176-180.
- GORMAN G.C., RENZI J. 1979.  
 Genetic distance and heterozygosity estimates in electrophoretic studies - Effects of sample size.  
Copeia 32 : 242-249.
- GOSLINE W.A. 1960.  
 Contribution toward a classification of modern isospondylous fishes.  
Bull. British Mus. Zool., 6 (6) : 327-365.
- GOSLINE W.A. 1971.  
Functional morphology and classification of teleostean fishes.  
 Univ. Press Hawaiï, Honolulu : 208 p.
- GRAHAM M. 1929.  
 Studies of age-determination in fish. Part II - A survey of the literature.  
Fishery Invest. Lond., (ser. II), 11 (2) : 50 p.
- GRAY J.E. 1979.  
 Coldwater community rehabilitation : (1) Sea lamprey, (2) Alewife, (3) Smelt, (4) Sculpins, (5) Deepwater Ciscoes.  
Lake Ontario Tact. Fish. Plan. Resourc. Doc n°9 : 25 p.
- GROS P. 1980.  
 Revue critique de quelques techniques d'analyse des distributions de fréquence classiquement utilisées en dynamique des populations.  
Séminaire de dynamique des populations, sept. 1980. Brest : 31 p.

- GROS P., COCHARD J.C. 1978.  
 Biologie de Nyctiphanes couchii (Crustacea, Euphausiacea)  
 dans le secteur Nord du Golfe de Gascogne.  
Am. Inst. Océanogr., Paris, 54 (1) : 25-46.
- GROSSLEIN M.D. 1971.  
 Some observations on accuracy of abundance indices derived  
 from research vessel survey.  
Redbook I.C.N.A.F., 1971 (3) : 249-266.
- GROSSLEIN M.D., LAUREC A. 1982.  
 Etudes par chalutage démersal. Planification, conduite des  
 opérations et analyse des résultats.  
C.O.P.A.C.E./PACE, série 81/22 (Fr.) : 27 p.
- GROVEL A. 1970.  
Etude d'un estuaire dans son environnement, le Blavet mariti-  
 me et la région de Lorient.  
 Thèse Doctorat d'Etat, Nantes 1970, 2 vol. : 372 p.
- GUELORGET O., PERTHUISOT J.P. 1983.  
 Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques  
 et économiques du confinement.  
Trav. Lab. Geol. E.N.S. 1983, 16 : 136 p.
- GUERIN-GANIVET J. 1912.  
 La faune ichthyologique des côtes méridionales de la  
 Bretagne.  
Trav. Scient. Lab. Zool. Phys. Mar. Concarneau, 4 (6) : 122 p
- GULLAND J.A. 1955.  
 Estimation of growth and mortality in commercial fish  
 populations.  
Fish. Invest. Minist. Agric.
- GULLAND J.A. 1969.  
 Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux  
 aquatiques. Première partie : Analyse des populations.  
Man. F.A.O. Sci. Halieut., 4 : 160 p.
- GULLAND J.A. 1971.  
The fish resources of the oceans.  
 F.A.O. / Fishing news (Books) Ltd., Surrey.
- GULLAND J.A., HOLT S.J. 1959.  
 Estimation of growth parameters for data at unequal time  
 intervals.  
J. Conseil, 25 : 47-48.
- HALLOCK C. 1893.  
 The seductive smelt.  
Forest and Stream, XLI (16) : 354.

- HAMANDA K. 1954.  
Revision of Hypomesus olidus (Pallas) and Hypomesus japonicus (Brevoort) of Hokkaido, Japan.  
Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 4 (4) : 256-263.
- HAMANDA K. 1957.  
A new osmerid fish, Hypomesus sakhalinus new species, obtained from Lake Taraika, Sakhalin.  
Japanese J. Ichthyol., 5 (3/6) : 136-142.
- HAMANDA K. 1961.  
Taxonomic and ecological studies of the genus Hypomesus of Japan.  
Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 9 (1) : 1-56.
- HANSEN D.V., RATTRAY M. 1967.  
New dimensions in estuary classification.  
Limnologie and Oceanogr., XI (3) : 319-326.
- HARDING R.M. 1949.  
The use of probability paper for the graphical analysis of the polymodal frequency distributions.  
J. Mar. Biol. Ass U.K., 28 : 141-153.
- HARDING R.M. 1954.  
Some use of the probability paper in the analysis of the polymodal frequency distributions.  
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 28 : 141-153.
- HART J.L., McHUGH J.L. 1944.  
The smelt (Osmeridae) of British Columbia.  
Bull. Fish. Res. Bd. Canada, 64 : 1-27.
- HARTMAN W.L. 1972.  
Lake Erie : Effects of exploitation, environmental changes and new species on fishery resources.  
J. Fish. Res. Board Can. 29 (6) : 899-912.
- HASSELBLAD V. 1966.  
Estimation of parameters for a mixture of normal distributions.  
Technometrics, 8 (3) : 431-444.
- HAVEY K.A. 1973.  
Effects of a smelt introduction on growth of landlocked salmon at Schoodic Lake, Maine.  
Trans. Am. Fish. Soc., 102 (2) : 392-397.
- HEALY M.J.R., TAYLOR L.R. 1962.  
Tables for power-law transformations.  
Biometrika, 49 : 557-559.

- HEDERSTRÖM M. 1959.  
 Observations on the age of fishes.  
Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 40 : 161-164.  
 (Version originale publiee en 1759).
- HEINCKE F. 1905.  
 Das Vorkommen und die Verbreitung der Eier, der Larven und  
 der verschiedenen Altersstufen der Nutzfische in der Nordsee.  
Rapp. P.-V. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer 3, Append. E. :  
 41 p.
- HELLER R. 1974.  
Manuel de statistique biologique.  
 Gauthier-Villars : 291 p.
- HENNEMUTH R.C. 1976.  
 Variability of Albatross IV Catch per tow.  
Res. Doc. I.C.N.A.F. 76/VI/104 : 18 p.
- HILE R. 1941  
 Age and Growth of the rock bass Ambloplites rupertris  
 (Rafinesque), in Nebish Lake, Wisconsin.  
Trans. Wis. Acad. Sci. Arts. Lett., 33 : 189-337.
- HILE R. 1970.  
 Body-scale relation and calculation of growth in fishes.  
Trans. Am. Fish. Soc., 99 : 468-474.
- H.M.S.O. 1896.  
 Royal Commission on Tweed and Solway Fisheries.  
 Cd. 8182. H.M.S.
- HOENIG J.M. 1984.  
 Empirical use of longevity data to estimate mortality rates.  
Fish. Bull., 82 (1) : 898-903.
- HOENIG J.M., LAWING W.D. 1982.  
 Estimating the total mortality rate using the maximum order  
 statistic for age.  
I.C.E.S. C.M. 1982/D:22 : 8 p.
- HOENIG J.M., LAWING W.D. 1983.  
 Using the K oldest ages in a sample to estimate the total  
 mortality rate.  
I.C.E.S. C.M. 1983/D:22 : 8 p.
- HOENIG J.M., LAWING W.D., HOENIG N.A. 1983.  
 On estimating the total mortality rate from mean age, mean  
 length or median length.  
I.C.E.S. C.M. 1983/D:23 : 21 p.
- HOENIG N.A., HANUMARA R.C. 1983.  
 Statistical considerations in fitting seasonal growth models  
 for fishes.  
I.C.E.S. C.M. 1983/D:25 : 25 p.

- HOEPPE K. 1959.  
Das reaktionskinetische Grundgesetz auf das Wachstum bezogen und anderen Wachstums formulierungen gegenübergestellt.  
 Diss. Gie\_en.
- HOFFBAUER C. 1898.  
 Die Altersbestimmung des Karpfens an seiner Schuppe.  
Allgemeine Fischereizeitung, 23 (19).
- HOFFMEISTER K.T. 1939.  
 Untersuchungen über Switter Bildungen beim Stint (Osmerus eperlanus L.).  
Z. Motph. Okol. Tier, 35 : 221-245.
- HOFSTEDE A.E. 1974 a.  
 The application of age determination in fishing management.  
 in : Bagenal T.B. (Ed.) : The ageing of Fish. Unwin Bros.-Ltd : 206-220.
- HOFSTEDE A.E. 1974 b.  
 Studies on growth, ageing and back calculation of roach Rutilus rutilus (L.), and dace Leuciscus leuciscus (L.).  
 in : Bagenal T.B. (Ed.) : The ageing of Fish. Unwin Bros.-Ltd : 137-147.
- HOLDEN J.J., RAITT D.F.S. 1974.  
 Manual of Fisheries Science. Part 2. Methods of Resource Investigation and their Application.  
F.A.O. Fish. Tech. Pap., 115 : 214 p.
- HOLDEN M.J., VINCE M.R. 1973.  
 Age validation studies on the centra of Raja clavata using tetracycline.  
J. Cons. int. Explor. Mer, 35 : 13-17.
- HOOVER F.E. 1936.  
 The spawnig activities of freshwater smelt with special referenece to sex-ratio.  
Copeia, 2 : 85-91.
- HUBBS C.L. 1925.  
 A revision of the osmeroid fishes of the North Pacific.  
Proc. Biol. Soc. Washington, 38 : 49-56.
- HUBBS C.L., CHAPMAN W.M 1951.  
 Identification as osmerid of two fishes decribed from the northern Pacific as paralepipids.  
Copeia, 4 : 296.
- HUDD R. 1983.  
 Assessment of smelt (Osmerus eperlanus (L.)) stock in the Vaasa archipelago, gulf of Bothnia.  
I.C.E.S. C.M. 1983/J:27 : 25 p.

- HUNTSMANN A.G., SPARKS M.I. 1924.  
Limiting factors for marine animals.  
3- Relative resistance to high temperature.  
Contr. Can. Biol., 2 : 94-114.
- HUREAU J.C. 1966.  
Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae).  
Bull. Inst. Oceanogr. Monaco, 68 (1391) : 1-244.
- HUTCHINSON P. 1983 a.  
Some ecological aspects of the smelt, Osmerus eperlanus (L.) in the River Cree, south-west Scotland.  
Proc. 3rd. Brit. Freshw. Fish. Conf. (1983) : 178-191.
- HUTCHINSON P. 1983 b.  
A note recording the occurrence of hermaphroditic smelt, Osmerus eperlanus (L.) from the River Thames, England.  
J. Fish. Biol., 23 : 241-243.
- HUXLEY J.S. 1932.  
Problems of relative growth.  
London.
- HYNES H.B.N. 1950.  
The food of freshwater sticklebacks (Gasterosteus aculeatus and Rygosteus pungituis) with a review of methods used in studies of foods of fishes.  
J. Anim. Ecol., 19 : 36-58.
- HYSLOP E.J. 1980.  
Stomach content analysis - A review of methods and their application.  
J. Fish. Biol., 17 : 411-429.
- ITO K., SCHULL W.J. 1964.  
On the robustness of the T2 test in multivariate analysis of variance when variance-covariance matrices are not equal.  
Biometrika, 51 : 71-82.
- IVLEV V.S. 1961.  
Experimental ecology of the feeding of fishes.  
Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut, U.S.A.
- IYOY de la POYPE P. d' 1901.  
La question de la pêche dans le bassin de la Loire.  
Ed. Maurice Bousrez, Poitiers : 307 p.
- JACOBS J. 1974.  
Quantitative measurement of food selection : a modification of the forage ratio and Ivlev' selectivity index.  
Oecologia, 14 : 413-417.

- JANISCH E. 1927.  
Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie.  
Abh. Theorie Org. Entwicklung, 2 : 1-371.
- JARLING C. von 1982.  
On the helminth fauna of the smelt (Osmerus eperlanus L.) in the Elbe estuary.  
Arch. Hydrobiol., suppl. 21 (3) : 377-395.
- JENSEN A.L., THOMMES M.M., SPIGARELLI S.A. 1982.  
Use of conventional fishery models to assess entrainment and impingement of three Lake Michigan fish species.  
Trans. Am. Fish. Soc., 111 (1) : 21-34.
- JENSEN I.B. 1949.  
Biological investigations on the smelt (Osmerus eperlanus).  
Vidensk. Medd. Fra Dansk. Naturh. Foren., 111 : 73-181.
- JOBLING M. 1983.  
A short review and critique of methodology used in fish growth and nutrition studies.  
J. Fish Biol. 23 : 685-703.
- JONES R. 1957.  
A much simplified version of the fish yield equation.  
I.C.N.A.F./I.C.E.S./F.A.O. Spec. Sci. Meet., Lisbonne, papier 21, multigr..
- JONES R. 1958.  
Lee's phenomenon of "apparent change in growth rate", with particular reference to cod and plaice.  
Int. Comm. Northwest. Atl. Fish. Spec. Publ., 1 : 229-242.
- JONES R. 1981.  
The use of length composition data in fish stock assessment (with notes on V.P.A. and Cohort Analysis).  
F.A.O. Fish. Circ. 734 : 55 p.
- JONES R. 1984.  
Assessing the effects of changes in exploitation pattern using length composition data (with notes on V.P.A. and cohort analysis).  
F.A.O. Fish. Tech. Pap., 256 : 118 p.
- JONES R., ZALINGUE N.P. van 1981.  
Estimate of mortality rate and population size for shrimps in Kuwait waters.  
Kuwait Bull. Mar. Sci., 2 : 273-288.
- JONES B.W., POPE J.G. 1973.  
A groundfish survey of Faroe bank.  
Res. Bull. I.C.N.A.F., 10 : 53-61.

- JORDAN D.S. 1919.  
New genera of fishes.  
Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, LXX (3rd ser.) : 341-344.
- JORDAN D.S. 1923.  
A classification of fishes. Including families and genera  
as far as known.  
Stanford Univ. Pub., Univ. Ser., Bio. Sciences III (2) : 125.
- JORDAN D.S., GILBERT C.H. 1883.  
Synopsis of the fishes of North America : 293 p.
- KARABAK V. 1930.  
Experiments on acclimatization of smelt in Ural lakes.  
Biull. ryb. Khoz., 6 : 52.
- KENDALL W.C. 1927.  
The smelts.  
U.S. Bur. Fish. Bull., 42 (1015) : 217-375.
- KERR S.R. 1971 a.  
Analysis of laboratory experiments on growth efficiency of  
fishes.  
J. Fish. Res. Board Can., 28 : 801-808.
- KERR S.R. 1971 b.  
Prediction of fish growth efficiency in nature.  
J. Fish. Res. Board Can., 28 : 809-814.
- KERR S.R. 1971 c.  
A simulation model of Lake trout growth.  
J. Fish. Res. Board Can., 28 : 815-819.
- KIMURA S. 1984.  
Age and growth of Threeline Grunt estimated by otolith  
reading.  
Bull. of Jap. Soc. of Sci. Fish., 50 (11) : 1843-1848.
- KIRK R.E. 1968.  
Experimental design : procedures for the behavioral sciences.  
Brooks / Cole Pub. Comp. Belmont, California : 577 p.
- KIRPICHNIKOV V.C. 1935.  
Biological-systematic outline of smelts of White Sea,  
Chesskoy Gubi and Pechori River.  
Tr. Vsesoizn. In-ta Ribn. Khoz. i Okeanogr. 2 : 101-194.
- KLEIMENOV I. Ia 1952.  
Chemical and weight composition of fish of U.S.S.R. and  
foreign countries.  
Moscow, Pishchepromizdat : 3-142.

- KLYUKANOV V.A. 1969.  
Morphological bases of classification of smelts of the genus Osmerus (Osmeridae).  
Zool. J., 48 (Can. Dep. Sec. State Translation 2196).
- KLYUKANOV V.A. 1970.  
Classification of smelts (Osmeridae) with respect to peculiarities of skeleton structure in the genus Thaleichthys.  
Zool. Zhurn., 49 (3) : 399-416.
- KLYUKANOV V.A. 1973.  
Position of smelts in system of order Salmoniformes.  
Otchetn. Nauchn. Sess. Zool. Inst. Acad. Nauk. SSSR, Theses : 12-13.
- KLYUKANOV V.A. 1976.  
The evolution and distribution of the smelts of the family Osmeridae.  
Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 40 (3 et 4) : 641.
- KLYUKANOV V.A. 1977.  
The origin, distribution and evolution of the smelt (Osmeridae).  
in : Principles of classification and phylogeny of salmonids.  
Tr. Zool. Inst. Akad. Nauk. SSSR : 13-27.
- KNIGHT W. 1968.  
Asymptotic growth : an example of nonsense disguised as mathematics.  
J. Fish. Res. Board. Can., 25 : 1303-1307.
- KNIGHT W. 1969.  
A formulation of the von Bertalanffy growth curve when the growth rate is roughly constant.  
J. Fish. Res. Board Can., 26 : 3069-3072.
- KOBAYASHI S., YUKI R., FURI T., KOSUGIYAMA T. 1964.  
Calcification in fish and shellfish. I. Tetracycline labelling patterns on scale, centrum and otolith in young goldfish.  
Bull. Jap. Soc. Scient. Fish., 30 : 6-13.
- KOEHLER A., HOELZEL F. 1980.  
Investigation on health conditions for flounder and smelt in the Elbe estuary.  
Helgol. Meeresunters., 33 : 401-414.
- KOJEVNIKOV G.P. 1958.  
Small smelt in the Gorky waterbody.  
Nauchno-tekh. Biull. vses. nauchno-issled. Inst. rech. ryb. khoz., 6-7 : 111-112.
- KOZHEVNIKOV G.P. 1955.  
Ecological peculiarities of the Neva river smelt.  
Vop. Ikhtiolog., 3 : 126-128.

- KRAVCHUCK V.A. 1958.  
 The asiatic smelt - Osmerus eperlanus dentex Steindachner.  
Izv. vses. nauchno-issled. Inst. ozer. rech. ryb. Khoz., 44 :  
 197-202.
- KREBS J.R. 1978.  
 Optimal foraging : decision rules for predators.  
in : Krebs J.R. et Davies N.B. (Eds.) : Behavioral ecology,  
 an evolutionary approach, Blackwell Scientific Publ. : 22-63.
- KÜHL H. von 1970.  
 Nahrungsuntersuchungen am Stint (Osmerus eperlanus L.) im  
 Elbe Mündungsgebiet.  
Arch. Fishereiwiss., 21 (3) : 222-231.
- KUZNETZOV N.V. 1951.  
 On occurrence of smelt Osmerus eperlanus eperlanus in the  
 Volga river near Gorky.  
Trudy karel.-finisk. Otd. vses. nauchno-issled. Inst. ozer.  
 rech. ryb. Khoz., 3 : 413-416.
- KUZNETZOV I.K. 1964.  
 On functional basis of adaptative radiation within the  
 species Osmerus eperlanus (L.).  
Vop. Ikhtiolog., 4-3 (32) : 453-462.
- LAGLER K.F. 1956.  
Freshwater fishery biology.  
 W.C. Brown, Dubuque, Iowa : 421 p.
- LAHAYE J. 1981.  
 Les cycles sexuels chez les poissons marins.  
Oceanis, 6 (7) : 637-654.
- LAIR N., SARGOS D. 1981.  
 Dynamique des populations planctoniques en Loire moyenne.  
Ann. Sta. Biol. Besse-en-Chandesse , 15 : 60-114.
- LAMOTTE M., BOURLIERE F. (Eds.) 1969.  
Problèmes d'écologie : I) L'échantillonnage des peuplements  
 animaux des milieux terrestres.  
 Masson, Paris : 303 p.
- LAMOTTE M., BOURLIERE F. (Eds.) 1971.  
Problèmes d'écologie : II) L'échantillonnage des peuplements  
 animaux des milieux aquatiques.  
 Masson, Paris : 294 p.
- LAMS H. 1904  
 Contribution à l'étude de la genèse du vitellus dans l'ovule  
 des Téléostéens.  
Archs. Anat. Micros. : 6.

- LAND C. 1972.  
An evaluation of approximate confidence interval estimation methods for log-normal means.  
Technometrics 14 (1) : 145-158.
- LAND C. 1974.  
Confidence interval estimation for means after data transformations to normality.  
J. Am. Stat. Assoc. 69 (347) : 795-803.
- LANGLOIS T.H. 1935.  
Notes on the spawning habits of the atlantic smelt.  
Copeia, 3 : 141-142.
- LANTEIGNE J., McALLISTER D.E. 1983.  
The pygmy smelt, Osmerus spectrum Cope, 1870, a forgotten sibling species of eastern North American fish.  
Syllogeus 45 : 32 p.
- LARDEUX F. 1981.  
Etude de la structure des populations d'albacores (Thunnus albacares) dans l'Atlantique tropical, par l'analyse des chiffres d'infestation parasitaire.  
I.C.C.A.T., S.C.R.S/81/64 : 68-74.
- LARDEUX F. 1986.  
Impact du terminal méthanier de Montoir sur l'ichtyofaune estuarienne. Rapport final 1984-1986.  
Rapport I.F.R.E.M.E.R.
- LARRAS J. 1964.  
Embouchures, estuaires, lagunes et deltas.  
Ed. Eyrolles, Paris.
- LASSUS P., BARDOUIL M., LE DEAN L., LE BAUT C., BOCQUENE G., TRUQUET P. 1982.  
Resultats des observations réalisées en 1981 sur le site de la centrale thermique de Cordemais.  
Effets des ouvrages de prise et de rejet sur l'ichthyofaune locale.  
Rapport I.S.T.P.M., Labo. biol. des Nuisances : 50 p.
- LAUREC A. 1977 a.  
Combinaison d'une relation stock-recrutement avec un modèle décrivant la phase exploitée.  
Séminaire F.A.O.-C.N.E.X.O., 1976.  
F.A.O. Circulaire des pêches, 701 : 89-109.
- LAUREC A. 1977 b.  
Analyse et estimation des puissances de pêche.  
J. Cons. Int. Explor. Mer, 37 (2) : 173-185.

- LAUREC A. 1979.  
Analyse des données et modèles prévisionnels en écologie marine.  
 These Univ. Aix-Marseille, multigr. : 405 p. + annexes.
- LAUREC A. 1980.  
 Collecte des données en recherche halieutique : modélisation et rôle des moyens à la mer.  
Oceanis, 6 : 57-98.
- LAUREC A., LE GALL J.Y. 1975.  
 De-seasonalizing of the abundance index of a species. Application to the albacore (Thunnus alalunga) monthly catch per unit of effort (C.P.U.E.) by the atlantic japanese longline fishery.  
Bull. Far Seas Fish. Res. Lab., 12 : 145-169.
- LAUREC A., LE GUEN J.C. 1981.  
 Dynamique des populations marines exploitées. Tome I : Concepts et modèles.  
Rapports Scientifiques et Techniques n° 45. Publication du Centre National pour l'Exploitation des Océans.
- LAUREC A., LE GUEN J.C., FRONTIER S. 1983.  
 Collecte de l'information pour une gestion rationnelle des stocks halieutiques.  
 in : Frontier S. (Ed.) : Stratégies d'échantillonnage en écologie. Coll. Ecologie 17. Masson, Paris : 385-415.
- LAUREC A., MESNIL B. 1985.  
 Analytical investigations of errors in mortality rates estimated from length distribution of catches.  
Int. Conf. theory and application of length-based Fish Stock Assment. Magara del Valo : 51 p.
- LEA E. 1910.  
 On the methods used in herring investigations.  
Publ. Circ. Cons. Perm. Int. Explor. Mer, 53 : 7-25.
- L.C.H.F. (MIGNIOT C. et BELESSORT B.) 1977.  
 Loire maritime. Aménagements de l'estuaire, étude sur documents : 1.
- LEBART L., MORINEAU A., FENELON J.P. 1979.  
Traitement des données statistiques - méthodes et programmes.  
 Dunod, Paris : 510 p.
- LE CREN E.D. 1951.  
 The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (Perca fluviatilis).  
J. Anim. Ecol., 20 : 201-219.
- LE CREN E.D. 1974.  
 The effects of errors in ageing in production studies.  
 in : Bagenal T.B. (Ed.) : The ageing of fish. Unwin Bros-Ltd : 221-224.

- LE DOUAREC P. 1978.  
L'intrusion saline dans l'estuaire interne de la Loire.  
Etude du front de salinité et de ses variations saisonnières.  
 Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Géologie Appliquée. U.E.R. Sci. Nat. Univ.  
 Nantes : 197 p.
- LE DOUAREC P., OTTMAN F. 1979.  
 Les aspects prévisionnels dans l'estuaire de la Loire.  
J. Rech. Oceanogr., IV (2) : 25-39.
- LEE R.M. 1912.  
 An investigation into the methods of growth determination in  
 fishes by mean of scales.  
Cons. Explor. Mer, Publ. de Circonstance, 63 : 3-35.
- LEE R.M. 1920.  
 A review of the methods of age and growth determination in  
 fishes by means of scales.  
Fish. Investigations, 4 (2) : 1-32.
- LEGAULT R.O., DELISLE C. 1968.  
 La fraye d'une population d'Eperlans géants, Osmerus  
eperlanus mordax, au lac Heney, Comté de Gatineau, Québec.  
J. Fish. Res. Board Can., 25 (9) : 1813-1830.
- LE GUEN J.C. 1971.  
 Dynamique des populations de Pseudolithus elongatus (Bowd  
 1825), Poissons Sciaenidae.  
Cah. O.R.S.T.O.M., ser. Oceanogr., 9 : 1-84.
- LE GUEN J.C., CHEVALIER R. 1982.  
 Reflexions générales sur la gestion des stocks. Applications  
 au chalutage.  
Document G.S.G. n°01-C.O.B. : 111 p.
- LE RESTE L. 1973.  
 Etude du recrutement de la crevette Panaeus indicus H. Milne  
 Edwards, dans la région de Nosy-Bé (cote N.O. de Madagascar).  
Bull. Madagascar 320 : 15 p.
- LE SUEUR C.A. 1818.  
 Descriptions of several species of North American fishes.  
J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1 : 222-235 et 359- 368.
- LEVIYEDA L.S. 1952.  
 Weight and chemical composition of the Finnish Gulf herring,  
 the Neva River smelt and three spined stickleback.  
Trudy vses. nauchno-issled. Inst. morsk. ryb. Khoz. Okeanogr.  
23 : 182-192.
- LILLELUND K. von. 1961.  
 Untersuchungen über die Biologie und Populationsdynamik des  
 Stintes, Osmerus eperlanus eperlanus (Linnaeus 1758), der  
 Elbe.  
Arch. Fisch. Wiss., 12 (1) : 1-128.

- LINFIELD R.S.J. 1974.  
The errors likely in ageing roach Rutilus rutilus (L.), with special reference to stanted populations.  
in : Bagenal T.B. (Ed.) : The ageing of fish. Unwin-Ltd.
- LINNAEUS C. 1758.  
Systema naturae ... Holmiae.  
ed. x, vol. I.
- LISON L. 1968.  
Statistique appliquée à la biologie expérimentale. La planification de l'expérience et l'Analyse des Résultats.  
Gauthier-Villars, Paris : 346 p.
- LOCH J.S., DERKSON A.J., HORA M.E., OETTING R.B. 1979.  
Potential effects of exotic fishes on Manitoba : An impact assessment of the Garrison Diversion Unit.  
Fish. Mar. Serv. Tech. Rep., 838 : 38 p.
- LOCKWOOD S.J. 1974.  
The use of the von Bertalanffy growth equation to describe the seasonal growth of fish.  
J. Cons., Cons. Int. Explor. Mer, 35 : 175-179.
- LUEY J.E., KRUEGER C.C., SCHREINER D.R. 1982.  
Genetic relationships among smelt, genus Osmerus.  
Copeia 3 : 725-728.
- LUKYANCHIKOV F.V. 1964.  
Abundance of the most important commercial fishes in the Khatanga river and ways to its increasing.  
Izv. gos. nauchno-issled. Inst. ozer. rech. ryb. Khoz., 57 : 34-42.
- MAAR J.C. 1951.  
On the use of the terms abundance, availability and apparent abundance in fishery biology.  
Copeia 1951 : 163-169.
- Mac DONALD P.D.M. 1980.  
A FORTRAN program for analyzing distribution mixtures.  
McMaster Univ., Dept. of Mathematical sci., Stat. Tech. Rep. 80-ST-1 : 74 p.
- Mac DONALD J.S., GREEN R.H. 1983.  
Redundancy of variables used to described importance of prey species in fish diets.  
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40 : 635-637.
- MAILLARD Y. 1972.  
Poissons et problèmes piscicoles du bassin du Brivet.  
Pern ar Bed, 8 (71) : 386-399.
- MAILLARD Y. 1976.  
Etude écologique d'avant projet sur le site du Pellerin (Loire Atlantique) : Inventaire biologique de base et bilan hydro-écologique global de la Basse-Loire.  
Contrat E.D.F. n° T.3197. Univ. Nantes : 209 p.

- MAJKOWSKI J., WAIWOOD K.G. 1981.  
A procedure for evaluating the food biomass consumed by a fish population.  
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 38 : 1199-1208.
- MAQUET J.F. 1973.  
Aménagement de l'estuaire de la Loire.  
Comm. Soc. Hydrotech. France, 21-22 juin 1973 : 15.
- MARCHAND J. 1977.  
Etude écologique de la basse Loire, de Nantes à St Nazaire (invertébrés - vertébrés).  
Contrat O.R.E.A.M. 1977, n° 959-76-002-04, vol. I : 205 p.
- MARCHAND J. 1978.  
Contribution à l'étude des écosystèmes estuariens 1977 : état de la faune benthique et des relations trophiques de l'estuaire de la Loire en cours d'aménagement.  
Colloque intern. C.N.R.S. n° 587. Second colloque Franco-Japonais de Géographie "Villes et Ports" : 445-462.
- MARCHAND J. 1980.  
Distribution saisonnière, abondance et diversité de l'ichthyofaune de l'estuaire interne de la Loire en 1977 - 1978 (France).  
Ann. Inst. Oceanogr., 56 (2) : 127-137.
- MARCHAND J. 1981.  
Les vasières de la basse Loire : leur rôle de nourricerie pour l'ichthyofaune. Compétition trophique interspécifique.  
in : Anon (Ed.) : L'écologie et l'aménagement de la Loire.  
F.R.A.P.E.C. : 187-214.
- MARCHAND J., ELIE P., RINCE Y. et al. 1983.  
Rapport du Comité Scientifique pour l'Environnement de l'Estuaire de la Loire.  
4 tomes : 52 p. + 128 p. + 159 p. + 59 p.
- MARCHAND J., RIGAUD C. 1984.  
Etude de la faune circulante entre la Loire et les zones humides : prairie de Lavau et annexes.  
Rapport C.S.E.E.L./C.R.E.B.S., 249 : 132 p.
- MARCOTTE A. 1946.  
Recherches sur l'Eperlan Osmerus mordax (Mitchill).  
Rapp. St. Biol. St Laurent, 2 : 74-82.
- MARCOTTE A., TREMBLAY J.L. 1948.  
Notes sur la biologie de l'Eperlan (Osmerus mordax Mitchill) de la province de Québec.  
Contr. Stat. Biol. St Laurent, 18 : 1-107.
- MARDIA K.V. 1974.  
Applications of some measures of multivariate skewness and kurtosis in testing normality and robustness studies.  
Sankhya, 36 : 115-128.

- MASTERMAN A.T. 1913.  
 Report on investigations upon the smelt Osmerus eperlanus with special reference to age determination by study of scales and its bearing upon sexual maturity.  
Fishery Invest., 1 (2) : 113-126.
- MASSON G. 1986.  
Ecologie d'un poisson plat amphihalín, le Flet (Platichthys flesus flesus L. 1758) dans l'environnement ligérien : distribution, démographie et place dans les réseaux trophiques.  
 Thèse Doctorat. Univ. Bretagne Occid. Brest. (à paraître).
- MATHERON G. 1965.  
Les variables régionalisées et leur estimation.  
 Masson, Paris : 305 p.
- MATHEWS C.P. 1974.  
 An account of some methods of overcoming errors in ageing tropical and subtropical fish populations when the hard tissue growth markings are unreliable and the data sparse.  
 in : Bagenal T.B. (Ed.) : The ageing of fish. Unwin Bros.-Ltd. : 158-166
- MATHUR D., ROBBINS T.W. 1971.  
 Food habits and feeding chronology of young white crappie Pomoxis annularis in Conowingo Reservoir.  
Trans. Am. Fish. Soc., 103 : 130-134.
- MAUVAIS J.L. 1971.  
 Calcul des vitesses moyennes instantannées en Loire maritime.  
Cah. Oceanogr., 3 : 251-266.
- MAYNAR SMITH J. 1966.  
 Sympatric speciation.  
Amer. Nat., 100 : 637-650.
- MAYRAT . 1959.  
 Nouvelle méthode pour l'étude comparée d'une croissance relative dans deux échantillons. Application à la carapace de Penaeus kerathurus (Forskál).  
Bull. I.F.A.N., ser. A, XXI (1) : 21-59.
- McALLISTER D.E. 1963.  
 A revision of the smelt family, Osmeridae.  
Nat. Mus. Canada Bull., 191, Biological series (71) : 53 p.
- McALLISTER D.E., PARKER B., COUVILLION K.E. 1980.  
Osmerus mordax.  
 in : Lee D.S., Gilbert C.R., Hocutt C.H., Jenkins R.E., McAllister D.E. et Stauffer J.R.Jr. (Eds.) : Atlas of North America Freshwater Fishes. North Carolina St., Mus. Nat. Hist., Raleigh : 124.

- McALLISTER D.E., CUMBAA S.L., HARINGTON C.R. 1981.  
Pleistocene fishes (Coregonus, Osmerus, Microgadus, Gasterosteus) from Green Creek, Ontario, Canada.  
Can. J. Earth Sci., 18 (8) : 1356-1364.
- McARTHUR R.H., WILSON E.O. 1967.  
The theory of Island biogeography.  
 Princeton Univ. Press.
- McKENZIE R.A. 1958.  
 Age and growth of smelt, Osmerus mordax (Mitchill), of the  
 Miramichi River, New Brunswick.  
J. Fish. Res. Board Can., 15 (6) : 13, New  
 Brunswick.  
Bull. Fish. Res. Board Can., 144 : 77 p.
- McPHAIL J.D., LINDSEY C.C 1970.  
 Freshwater fishes of north western Canada and Alaska.  
Fish. Res. Board Can. Bull., 173 : 381 p.
- MENESGUEN A. 1980.  
La macrofaune benthique de la baie de Concarneau :  
 peuplements, dynamique de populations, prédation exercée par  
 les poissons.  
 Thèse Doc. 3<sup>e</sup> cycle. Univ. Bretagne occid., Brest : 127 p.
- MENON M.D. 1950.  
 The use of bones, other than otoliths in determining the age  
 and growth rate of fishes.  
J. Cons., Cons. Int. Explor. Mer, 16 : 311-335.
- MESNIL B. 1980.  
 Théorie et pratique de l'analyse des cohortes.  
Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 44 (2) : 119-155.
- MEYER M.C. 1972.  
 The pattern of circulation of Diphyllobothrium sebago  
 (Cestoda : Pseudophyllidea) in an enzootic area.  
J. Wildlife Diseases, 8 : 215-220.
- MIKHIN V.S. 1941.  
 Fishes and fisheries in the Khatanga river and the Khatanga  
 Bay.  
Trudy nauchno-issled. Inst. poliar. Zemled. Zhivot. promysl.  
 Khoz., 16.
- MISRA R.K. 1980.  
 Statistical comparisons of several growth curves of the von  
 Bertalanffy type.  
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37 : 920-926.

- MISRA R.K., SMITH S.J. 1982.  
 Comment on "Multivariate analysis as a means of comparing growth in fish" (comment).  
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39 : 1430-1431
- MITCHILL S.L. 1814.  
Report on the fishes of New-York.  
 New-York, D. Carlisle : 28 p.
- MOHR E. 1927.  
 Bibliographie der Alter-und Wachstums-Bestimmung bei Fischen.  
J. Cons., Cons. Int. Explor. Mer, 2 (2) : 236-258.
- MOHR E. 1934.  
 Bibliographie der Alter-und Wachstums-Bestimmung bei Fischen III Nachträge und Fortsetzung.  
J. Cons., Cons. Int. Explor. Mer, 9 (2) : 377-391
- MÖLLER H. 1983 a.  
 Seasonal and regional fluctuations of fish diseases in the Elbe estuary.  
C.I.E.S. C.M. 1983/E:47 : 28 p.
- MÖLLER H. 1983 b.  
 A survey on fish stocks of the lower Elbe river.  
C.I.E.S. C.M. 1983/E:48 : 26 p.
- MONASTYRSKY G.N. 1930.  
 Méthodes de détermination de la croissance en longueur des poissons à l'aide des écailles.  
Trudy Nauch. Inst. ryb. Khoz, 5 (4). (en Russe).
- MOROSOVA P.N. 1960.  
 On smelt catches in the White Lake (Vologda region).  
Nauchno-tekh. Bull. gos. ryb. Khoz., 11 : 78.
- MORRISON D.F. 1976.  
Multivariate statistical methods.  
 2nd edition. McGraw Hill, New-York : 415 p.
- MORTERA J., LEVI D. 1982.  
 Influence du biais dans la lecture de l'âge sur la clé âges/longueur, la courbe de croissance et l'analyse de populations virtuelles.  
F.A.O. Fish. Rep., 257 : 63-71.
- MOUNEIMNE N. 1981.  
 Remarques sur la relation Longueur/Poids et le facteur de Condition chez les poissons.  
Cybiurn, 3è série, 5 (4) : 77-85.
- MUNRO J.L. 1984.  
 Estimation of natural mortality rates from selectivity and catch length-frequency data.  
Fishbyte, 2 : 11-14.

- MUNRO J.L. 1984.  
A cost effective data acquisition system for assessment and management of tropical multispecies, multigear fisheries. Fishbyte, 2 : 15-21.
- MURAWSKI S.A., CLAYTON G.R., REED R.J., COLE C.F. 1980.  
Movements of spawning rainbow smelt, Osmerus mordax, in a Massachusetts estuary. Estuaries, 3 (4) : 308-314.
- MURAWSKI S.A., COLE C.F. 1978.  
Population dynamics of anadromous rainbow smelt Osmerus mordax, in a Massachusetts river system. Trans. Am. Fish. Soc., 107 (4) : 535-542.
- NELSON D.D., COLE R.A. 1975.  
The distribution and abundance of larval fishes along the western shore of Lake Erie at Monroe, Michigan. Inst. Water Res., Mich. State Univ. Tech. Rep., 32 (4) : 66 p.
- NEPSKY S.J., DECHTIAR A.O. 1972.  
Occurrence of Clugea hertwigi in Lake Erie rainbow smelt (Osmerus mordax) and associated mortality of adult smelt. J. Fish. Res. Bd. Can., 29 : 1639-1641.
- NEPSKY S.J., BUDD J., DECHTIAR A.O. 1978.  
Mortality of young-of-the-year rainbow smelt (Osmerus mordax) in Lake Erie associated with the occurrence of Clugea hertwigi. J. Wildlife Diseases, 14 : 233-239.
- NEVEU A. 1979.  
Les problèmes posés par l'étude de l'alimentation naturelle des populations sauvages de poissons. Bull. Cent. Etud. Rech. Sci. Biarritz, 12 (3) : 501-512.
- NIKOLSKY G.V. 1956.  
Fishes of the Amur river basin. Izдание Akademii Nauk S.S.S.R. : 87-89.
- NIKOLSKY G.V. 1963.  
The ecology of fishes. Academic Press, London and New-York : 352 p.
- NORDEN C.R. 1961.  
Comparative osteology of representative salmonid fishes. J. Fish. Res. Board Can., 18 (5) : 679-791, fig., pl.
- NORDQVIST O. 1910.  
Zur Biologie des Stintes (Osmerus eperlanus L.) Acta Societatis pro fauna et flora fennica, 33 (8) : 18 p.
- NORRIS T. 1862.  
Remarks on a species of Osmerus taken in the Schuikill, below Fairmount Dam. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1861 : 58-59.

- O'CONNOR J.F., POWER G. 1974.  
Age, growth, condition and density of rainbow smelt Osmerus mordax (Mitchill) from two lakes in the Matamek watershed, Quebec.  
Naturaliste Can., 101 : 755-762.
- OKADA Y. 1960.  
Studies on freshwater fishes of Japan.  
J. Fac. Fishes, Univ. Mie, 4 (2) : 267-588.
- OTTMANN F. 1978.  
Résumé des conditions hydologiques et caractéristiques des eaux dans l'estuaire de la Loire.  
Rapp. Lab.Géologie Marine Univ.Nantes : 63 p.
- OTTMANN F. 1979.  
Conséquences des aménagements sur le milieu estuarien.  
J. Rech. Océanogr. IV (2) : 11-25.
- OTTMANN F., ALIX Y., LIMASSET J.C., LIMASSET T.D. 1968.  
Sur le lit ancien de la Loire dans son cours inférieur.  
Bull. B.R.G.M, n° 1 et 2.
- OUELLET P., DODSON J.J. 1985.  
Dispersion and retention of anadromous Rainbow Smelt (Osmerus mordax) larvae in the Middle Estuary of the St. Lawrence River.  
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 42 : 332-341.
- PALLAS P.S. 1814.  
Zoogeographia Rosso-Asiatica.  
vol. III Petropoli : 423 p.
- PALOHEIMO J. 1979.  
Indices of food type preference by a predator.  
J. Fish. Res. Board Can., 36 : 470-473.
- PALOHEIMO J., DICKIE L.M. 1965.  
Food and growth of fishes, I. A growth curve derived from experimental data.  
J. Fish. Res. Board Can., 22 : 521-542.
- PALOHEIMO J., DICKIE L.M. 1966.  
Food and growth of fishes, III. Relations among food, body size and growth efficiency.  
J. Fish. Res. Board Can., 23 : 1209-1248.
- PANNELLA G. 1971.  
Fish otoliths : Daily growth layers and periodical patterns.  
Science, 173 : 1124-1126.
- PANNELLA G. 1974.  
Otolith growth patterns : An aid in age determination in temperate and tropical fishes.  
in : Bagenal T.B. (Ed) : The ageing of fish. Old Working, Surrey, England : 28-39.

- PANNELLA G. 1980.  
 Growth patterns in Fish Sagittae.  
 in : Stehli F.G. (Ed.) : Topics in Geobiology. Vol. 1 :  
 Rhoads D.C., Lutz R.A. (Eds.) : Skeletal Growth of Aquatic  
 Organisms : Biological Records of Environmental change :  
 Plenum Press, N.Y. : 519-560.
- PARDE M. 1964.  
Fleuves et rivières.  
 Armand Colin Ed.
- PAULY D. 1978.  
 A preliminary compilation of fish length growth parameters.  
Ber. Inst. f. Meereskunde (Kiel University), 55 : 200 p.
- PAULY D. 1979.  
 Gill size and temperature as governing factors in fish  
 growth a generalization of von Bertalanffy's growth formula.  
Ber. Inst. Meeresk., 63 : 156 p.
- PAULY D. 1981.  
 The relationship between gill surface area and growth  
 performance in fish : a generalization of von Bertalanffy's  
 theory of growth.  
Meeresforsch., 28 : 251-282.
- PAULY D. 1982 a.  
 Une sélection de méthodes simples pour l'estimation des  
 stocks de poissons tropicaux.  
F.A.O. Circ. Pêches, 729 : 63 p.
- PAULY D. 1982 b.  
 Studying single-species dynamics in a multispecies context.  
 in : Pauly D., Murphy G.I. (Ed.) : Theory and management of  
 tropical fisheries. I.C.L.A.R.M. Conf. Proc., 9 : 33-70.
- PAULY D. 1984.  
 Fish population dynamics in tropical waters : a manual for  
 use with programmable calculators.  
I.C.L.A.R.M. Stud. Rev., 8 : 325 p.
- PAULY D., DAVID N. 1980.  
 A BASIC program for the objective extraction of growth  
 parameters form lenght-frequency data.  
I.C.E.S. C.M. 1980/D:7 : 14 p.
- PAULY D., DAVID N. 1981.  
 ELEFAN I, a BASIC program for the objective extraction of  
 growth parameters from lenght-frequency data.  
Meeresforsch., 28 : 205-211.
- PAULY D., DAVID N., INGLES J. 1980.  
 ELEFAN I : users' instructions and program listings (Rev. 2).  
 Mimeo. pag. var.

- PAULY D. DAVID N. INGLES J. 1981.  
ELEFAN II user's instruction and program listing (rev.3).  
Mimeo. pag. var.
- PAULY D., GASCHÜTZ G. 1979.  
A simple method for fitting oscillating length growth data,  
with a program for pocket calculators.  
I.C.E.S. C.M. 1979/G:24 : 15 p.
- PELLA J.J., TOMLINSON P.K. 1969.  
A generalized stock production model.  
Bull. I.A.T.T.C., 13 : 419-496.
- PENNANT T. 1776.  
British Zoology.  
Vol. III. London : 313-315.
- PENNINGTON M.R. 1983.  
Efficient estimators of abundance for fish and plancton  
surveys.  
Biometrics, 39 : 281-286.
- PENNINGTON M.R. 1985.  
Estimating the average food consumption by fish in the field  
from stomach contents data.  
Dana (In press).
- PENNINGTON M.R., GROSSLEIN M.D. 1978.  
Accuracy of abundance indices based on stratified random  
trawl surveys.  
I.C.N.A.F. Res. Doc. 78/VI/77 multigr. : 1-41.
- PETERSEN C. 1892.  
Fiskenes biologiske forhold i Holboek Fjord, 1890-1891.  
Beret. Landbugminist. Dan. Biol. Str. (Fiskeriberet.), 1890  
(1891) : 121-184.
- PETITGAS P. 1986.  
Estimation des abondances planctoniques. Comparaisons de  
méthodes pour l'évaluation des abondances des oeufs de sole  
(Solea solea, L.) dans le plancton du Golfe de Gascogne.  
D.E.A. Oceanographie biologique Univ. Paris VI : 48 p.
- PETROV V.V. 1940.  
The small smelt of the Pskovsko-Chudskoe lake.  
Izv. vses. nauchno-issled. Int. ozer. rech. ryb. Khoz. 23  
(2) : 47-77.
- PHILLIPART J.C. 1975.  
Dynamique des populations de poissons d'eau douce non ex-  
ploitées.  
in : Lamotte M. et Bourlière F. (Eds.) : La démographie des  
populations de vertébrés. Masson, Paris : 291-394.

- PINKAS L., OLIPHANT M.S., IVERSON I.L.K. 1971.  
Food habits of albacore, blueflin tuna and bonito in California waters.  
Fish. Bull. Calif., 152 :1-105.
- PITCHER T.J., McDONALD P.D.M. 1973.  
Two models for seasonal growth in fishes.  
J. Appl. Ecol., 10 : 599-606.
- POPE J.A., MARGETTS A.R., HAMLEY J.M. 1975.  
Manual of method for fish stock assessment, Part. III. Selectivity of fishing gear.  
F.A.O. Fish. Tech. Pap. 41, Rev.1 : 65 p.
- POPE J.A., ANGUS I. 1981.  
Analysing mixture of normal populations.  
I.C.E.S. C.M. 1980/D:7 : 9 p.
- POPE J.G. 1972.  
An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis.  
Res. Bull. I.C.N.A.F., 9 : 65-74.
- POSTEL E. 1973.  
Cours de théorie des pêches (Dynamique des populations exploitées).  
Université de Rennes : 116 p. (mimeo).
- POWEL D.G. 1979.  
Estimation of mortality and growth parameters from the length frequency of a catch.  
Rapp. P.V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer, 175 : 167-169.
- PRINCE E.D. 1975.  
Pinnisid crabs in the diet of young of the year copper rockfish (Sebastes caurinus).  
Trans. Am. Fish. Soc., 104 : 539-540.
- PRITCHARD D. 1955.  
Estuarine circulation patterns.  
Proc. Am. Soc. Civil Eng., 717 : 1-11.
- PRITCHARD D. 1967.  
Observations of circulation in coastal plain estuaries.  
in : Lauff G.H. (Ed.) : Estuaries. A.A.A.S. Washington, Publ. 83 : 37-44.
- PÜTTER A. 1920.  
Studien über physiologische Ähnlichkeit. VI) Wachstumsähnlichkeit.  
Plugers Arch. Gesamte Physiol., 180 : 298-340.
- QUENSIERE J., BENECH V. 1983.  
Echantillonnage d'un peuplement de poissons en migration.  
in : Frontier S. (Ed.) : Stratégies d'échantillonnage en écologie. Coll. Ecologie, 17. Masson, Paris : 311-340.

- QUERO J.C., VERRON R., CATTIN Y. 1978.  
 Observations ichthyologiques effectuées en Charente-Maritime en 1977.  
Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-Maritime, VI (5) : 428-439.
- QUINIQU L. 1978.  
 Les poissons démersaux de la baie de Douarnenez.  
 Alimentation et Ecologie.  
Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Bret. Occid., Brest : 222 p.
- RADFORTH I. 1940.  
 The food of grayling Thymallus thymallus, flounder Platichthys flesus, roach Rutilus rutilus, and gudgeon Gobio Gobio with special reference to the Tweed watershed.  
J. Anim. Ecol., 9 : 302-318.
- RAFAIL S.Z. 1972.  
 Fitting a parabola to growth data of fishes and some application to fisheries.  
Mar. Biol., 15 : 255-264.
- RAFAIL S.Z. 1973.  
 A simple and precise method for fitting a Von Bertalanffy growth curve.  
Mar. Biol., 19 : 354-358.
- REGAN C.T. 1911.  
The freshwater fishes of the British Isles.  
 Methuen and Co. Ltd., London : 287 p.
- REIBISCH J. 1899.  
 Über die Eizahl bei Pleuronectes platessa und die Altersbestimmung dieser Form aus den Otolithen.  
Wiss. Meeresuntersuchungen (Kiel) N.F., 4 : 233-248.
- REUTER O.M. 1883.  
 The smelt.  
 in : Reuter O.M. and Mela A.J. (Eds.) : The fishes of Finland. Helsingfors.
- RICHARDS F.J. 1959.  
 A flexible growth function for ampirical use.  
J. Exp. Bot., 19 : 290-300.
- RICHARDS S.W. 1963.  
 The demersal fish population of Long Island Sound.  
 II - Food of the juveniles from a sand-shell locality.  
 III - Food of the juveniles from a mud locality.  
Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 18 : 1-93.
- RICKER W.E. 1958.  
 Handbook of computation for biological statistics of fish populations.  
Bull. Fish. Res. Board Can., 119 : 300 p.

- RICKER W.E. 1969.  
Effect of size-selective mortality and sampling bias on estimates of growth, mortality, production and yield.  
J. Fish. Res. Board Can., 26 (3) : 479-541.
- RICKER W.E. 1973.  
Linear regressions in fishery research.  
J. Fish. Res. Board Can., 30 (3): 409-434.
- RICKER W.E. 1975.  
Computation and interpretation of biological statistics of fish populations.  
Bull. Fish. Res. Board. Can., 191 : 382 p.
- RICKER W.E. 1979.  
Growth rates and models.  
in : Hoar W.S., Randall D.J., Brett J.R. (Ed.) : Fish Physiology. Vol. VIII. Bioenergetics and growth Academic Press : 677-743.
- RIKHTER V.A., EFANON V.N. 1976.  
On one of the approaches to estimation of natural mortality of fish population.  
I.C.N.A.F. Res. Doc., 76/VI/8 : 12 p.
- ROBIN J.P. 1983.  
Contribution à l'étude des relations trophiques dans l'estuaire externe de la Loire : la prédation exercée sur la Crevette grise par l'ichthyofaune. L'influence des rythmes tidal et nycthemeral sur l'alimentation du Tacaud.  
D.E.A. Ecologie, Université de Rennes : 36 p.
- ROBINEAU B. 1986.  
Dynamique des populations macrozoobenthiques de l'estuaire de la Loire.  
Thèse Doctorat Univ. Bretagne Occid. Brest (à paraître).
- ROBINEAU B., MARCHAND J. 1984.  
Distribution des communautés macrozoobenthiques des substrats meubles de l'estuaire interne de la Loire (France).  
J. Rech. Oceanogr., 9 (4) : 146-149.
- ROBSON D.S., CHAPMAN D.G. 1961.  
Catch curves and mortality rates.  
Trans. Amer. Fish. Soc., 90 (2) : 181-189.
- ROFF D.A. 1980.  
A motion for the retirement of the von Bertalanffy function.  
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37 : 127-129.
- ROFF D.A. 1983.  
An allocation model of Growth and Reproduction in Fish.  
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40 : 1395-1404
- ROGERS J.S. 1972.  
Measures of genetic similarity and genetic distance.  
Univ. Texas Publ. 7213 : 145-153.

- ROSENBERG G.D. 1974.  
A comment on terminology : the increment and the series.  
in : Rosenberg G.D., Runcorn S.K. (Eds.) : Growth Rythms and the History of the Earth's Rotation. Wiley, New-York : 1-8.
- ROTHSCHILD B.J. 1961.  
Production and survival of eggs of the american smelt Osmerus mordax (Mitchill), in Maine.  
Trans. Amer. Fish. Soc., 90 (1) : 42-48.
- RUPP R.S. 1965.  
Shore-spawning and survival of eggs of the american smelt.  
Trans. Amer. Fish. Soc., 94 : 160-168.
- RUPP R.S., REDMOND M.A. 1966.  
Transfer studies of ecologic and genetic variations in the American smelt.  
Ecology, 47 (2) : 253-259.
- RUTTY J. 1772.  
Essay towards a natural history of the County of Dublin.  
2 vol. Dublin.
- SAGER G. 1978 a.  
Zuwachsfunktionen vom Typ  $dW/dt = kW^m \cdot (E - W)^n$  und ihre Integrale.  
Anatom. Anz., 144 : 235-245.
- SAGER G. 1978 b.  
Zuwachsfunktionen vom Typ  $dW/dt = kt^p \cdot (E - W)^n$  und ihre Integrale.  
Anatom. Anz., 144 : 366-374.
- SAGER G. 1979 a.  
Zuwachsfunktionen vom Typ  $dW/dt = kW^m \cdot (te - t)^q$  und ihre Integrale.  
Anatom. Anz., 145 : 380-389.
- SAGER G. 1979 b.  
Zuwachsfunktionen vom Typ  $dW/dt = kW^m / t^p$  und ihre Integrale.  
Anatom. Anz., 145 : 380-389.
- SAGER G. 1980 a.  
Die Funktion  $W = (a - be^{ct})^n$  als Verallgemeinerung der klassischen Wachstumsfunktionen.  
Anatom. Anz., 148 : 274-286.
- SAGER G. 1980 b.  
Die Erprobung vom Wachstumsfunktionen am Beispiel Siligua patula (Bivalvia).  
Anatom. Anz., 148 : 446-461.

- SAGER G. 1980 c.  
Zuwachsfunktionen vom Typ  $dW/dt = kW^m / (t + t_0)^p$  und ihre Integrale.  
Anatom. Anz., 147 : 445-457.
- SAGER G. 1983.  
Jährliche Wachstumsvariationen der Grundel Lesueurigobius friesii vor Schottland nach Daten von GIBSON und EZZI (1978).  
Anatom. Anz., Jena, 154 : 245-254.
- SAGER G. 1984.  
Zur Erfassung saisonaler Wachstumsschwankungen am Beispiel des Skagerrak-Pollacks (Gadus pollachius L.).  
Fish. Forsh. Wissenschaft. Schriftenreihe, 22 : 54-57.
- SAGER G., SAMMLER R. 1983.  
Mathematical Investigations into the longevity of the Ocean Quahog Arctica islandica (Mollusca : Bivalvia).  
Int. Revue ges. Hydrobiol., 68 (1) : 113-120.
- SAILA S., LOUGH R.G. 1981.  
Mortality and growth estimation from size data. An application to some atlantic herring larvae.  
Rapp. P.V. Réun. Cons. int. Explor. mer., 178 : 7-14.
- SAINSBURY K.J. 1980.  
Effect of individual variability on the von Bertalanffy growth equation.  
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37 : 241-247
- SALOMON J.C. 1972.  
Contribution à l'étude de la structure verticale des courants de marée en Loire maritime.  
Thèse 3<sup>e</sup> cycle. Univ. Bretagne Occid. Brest.
- SARKER A.L. 1977.  
Feeding ecology of the bluegill, Lepomis macrochirus, in two heated reservoirs of Texas. III- time of day and patterns of feeding.  
Trans. Am. Fish. Soc., 106 : 596-601.
- SAVILLE A. 1978.  
Méthodes de prospection pour l'évaluation des ressources halieutiques.  
F.A.O. Doc. Tech. Pêches, 171 : 81 p.
- SCHAEFER M. 1954.  
Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries.  
I.A.T.T.C. Bull., 1 (2) : 25-56.
- SCHERRER B. 1983.  
Techniques de sondage en écologie.  
in : Frontier S. (Ed.) : Stratégies d'échantillonnage en écologie. Coll. Ecologie, 17. Masson, Paris : 63-162.

- SCHETININA L.A. 1954.  
The Rybinsk waterbody smelt.  
Zool. Zh., 33 (6) : 1136-1142.
- SCHNUTE J. 1981.  
A versatile growth model with statistically stable parameters.  
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 38 (9) : 1128-1140.
- SCHNUTE J. 1982.  
A manual for easy non-linear parameter estimation in fishery research, with interactive microcomputer programs.  
Can. Tech. Report Fish. Aquat. Sci., 1140 : 115 p.
- SCHNUTE J., FOURNIER D. 1980.  
A new approach to length frequency analysis : Growth structure.  
Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37 : 1337-1351.
- SCHWARTZ D. 1963.  
Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes.  
2ème ed., Editions médicales. Flammarion, Paris : 296 p.
- SCOTT G.C. 1875.  
Fishing in american waters.  
New-York, : 539 p.
- SCOTT W.B., CROSSMAN E.J. 1973.  
Freshwater fishes of Canada.  
Bull. Fish. Res. Bd. Canada., 184 : 966 p.
- SELGEBY J.H., SWEDBERG D.V., Mac CALLUM W.R. 1978.  
Predation by rainbow smelt (Osmerus eperlanus) on lake herring (Coregonus artedii) in western Lake Superior.  
J. Fish. Res. Board Can., 35 (11) : 1457-1463.
- SHERRIFF C.W.M. 1922.  
Herring investigations. Report on the mathematical analysis of random samples of herrings. With an introductory note by Prof. d'Arcy Thompson.  
Fishery Bd. Scotland Sci. investigations (1922), 1 : 25 p.
- SHUL'MAN G.E. 1974.  
Life cycles of fish ; physiology and biochemistry.  
Wiley & Sons, New-York.
- SIEFERT R.E. 1972.  
First food of larval Yellow Perch, White Sucker, Bluegill, Emerald Shiner, and Rainbow Smelt.  
Trans. Am. Fish. Soc., 101 (2) : 219-225.
- SIMON S., DESPREZ M., DUPONT W., PELTIER J.C.,. 1981.  
Distribution du macrozoobenthos intertidal de la baie de Somme.  
C.R. Acad. Sc. Paris 292 (3) : 1013-1016.

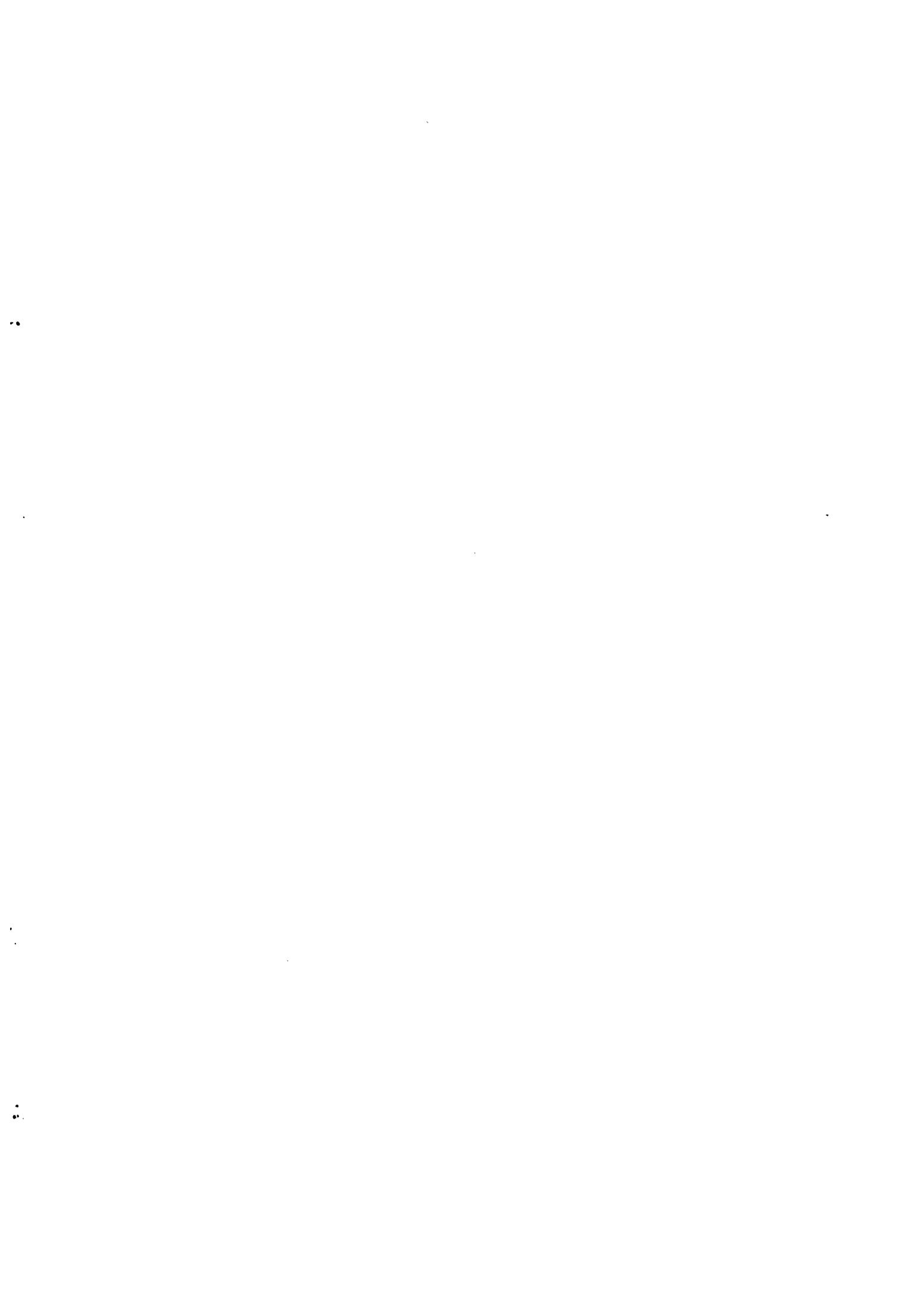
- SINDERMAN C.J. 1983.  
Parasites as natural tags for marine fish : a review.  
N.A.F.O. Sci. Coun. Studie 6 : 63-71.
- SISSEWINE M.P., BOWMAN E.W. 1978.  
An analysis of some factors affecting the catchability of fish by bottom trawls.  
Doc. Int. Woods Hole Lab., Woods Hole, U.S.A. : 13 p.+ unpag.
- SMITH G.B. 1976.  
Sampling considerations in the analysis of food web relationships.  
in : Simenstad C.A. et Lipovsky S.J. (Eds.) : Fish Food Habits Studies, Univ. Washington, Seattle : 25-30.
- SMITT F.A. 1895.  
in : Fries B., Ekstrom C.U., Sundevall C. (Eds.) A history of Scandinavian fishes.  
2nd ed., part II : 863-874.
- SOUTHWELL T. 1887.  
On the smelt (Osmerus eperlanus) fishery in Norfolk Waters.  
Trans. Norf. and Norwick Nat. Soc., IV (4).
- SPIERS J.M. 1951.  
History of the original description of Great Lakes fishes.  
Ont. Fish. Res. Lab., : 38 p.
- SSENTONGO G.W., LARKIN P.A. 1973.  
Some simple methods of estimating mortality rates of exploited fish populations.  
J. Fish. Res. Bd. Can., 30 : 695-698.
- STAUFFER G.D. 1973.  
A growth model for salmonids reared in hatchery environments.  
Ph. D. Thesis. Univ. of Washington. Seattle.
- STEINDACHNER F. 1870.  
Ichthyologische Notizen.  
Sitzber. Akad. Wiss. Wien., 61 : 1-26.
- STEINMETZ B. 1974.  
Scale reading and back calculation of bream Abramis brama (L.) and rudd Scardinius erythrophthalmus (L.).  
in : Bagenal T.B. (Ed.) : The ageing of Fish. Unwin Bros.-Ltd. : 148-157.
- STRAUSS R.E. 1979.  
Reliability estimates for Ivlev's electivity index, the forage ratio, and a proposed linear index of food selection.  
Trans. Am. Fish. Soc., 108 : 344-352.
- STRAUSS R.E. 1982.  
Influence of replicated subsamples and subsample heterogeneity on the Linear index of food selection.  
Trans. Am. Fish. Soc., 111 : 517-522.

- SUKHATME P.V. 1970.  
Sampling theory of surveys with application.  
 Iowa State Univ. Press, Ames, XVI + 452 p.
- SUTTKUS R.D., CONNER J.V. 1980.  
 The rainbow smelt, Osmerus mordax, in the Lower Mississippi  
 River, near St. Francisville, Louisiana.  
Am. Midland Nat., 104 (2) : 394.
- SVETOVIDOV A.N., DOROFEEVA E.A., KLYUKANOV V.A., SHAPOSHNIKOVA  
 G.Ch. 1976.  
 Morphological bases of the classification of the salmonoid  
 fishes.  
Ichthyologia, 8 (1) : 135-154.
- TANAKA S. 1962.  
 A method for analyzing the polymodal frequency distribution  
 and its application to the length distribution of porgy,  
Taius tumifrons (T. and S.).  
J. Fish. Res. Board Can., 19 (6) : 1143-1159.
- TATTERSAL W.M., TATTERSAL O.S. 1951.  
The British Mysidacea.  
 Ray Society, London : 460 p.
- TAYLOR C.C. 1953.  
 Nature of variability in trawl catches.  
Fish. Bull. U.S.F.W.S., 54 : 145-166.
- TAYLOR C.C. 1962.  
 Growth equations with metabolic parameters.  
J. Cons., Cons. Perm. Int. Explor. Mer., 27 : 270-286.
- TAYLOR L.R. 1961.  
 Aggregation, variance and the mean.  
Nature, 189 : 732-735.
- TAYLOR L.R. 1971.  
 Aggregation as a species characteristic.  
 In : Patil et al. (Eds.) Statistical Ecology, vol 1.  
 Penn.State Univ. : 357-372.
- THOMSON W.G. 1952.  
 Measures of plant aggregation based on contagious distribu-  
 tion.  
Contr. Lab. vertebr. Biol. Univ. Mich., 53 : 1-6.
- TIKHIY M.I. 1941.  
 Fish culture in Leningrad and Vologda districts.  
Izv. vses. nauchno-issled. Inst. ozer. rech. ryb. khoz., 24 :  
 32-53.
- TIMM N.H. 1975.  
Multivariate analysis with applications in education and  
 psychology.  
 Brooks/Cole Pub. Co.

- TIMOLA O. 1977.  
Scanning electron microscope studies on the growth patterns of smelt, Osmerus eperlanus (L.), otoliths.  
Aquilo Ser. Zool., 17 : 57-60.
- TIMOLA O. 1978.  
Seasonal development in gonad weight, maturity and fecundity of the smelt, Osmerus eperlanus eperlanus (L.) in the northeastern Bothnian Bay.  
Aquilo Ser. Zool., 18 : 49-53.
- TOMLINSON P.K., ABRAMSON N.J. 1961.  
Fitting a von Bertalanffy Growth Curve by least squares.  
Calif. Dept. Fish and Game Fish. Bull. 116 : 1-69.
- TROADEC J.P. 1978.  
L'emploi des résultats des prospections des ressources dans l'évaluation des stocks.  
F.A.O./C.E.C.A.F./C.I.B.A., Seminar on Fishery resource evaluation, Casablanca, Maroc : 25 p.
- TYLER A.V. 1973.  
Caloric values of some north atlantic invertebrates.  
Marine Biology, 19 : 258-261.
- TYURIN P.V. 1939.  
Technique of smelt fishery in the Neva River.  
Izv. vses. nauchno-issled. Inst. ozer. rech. ryb. Khoz., 22 : 70-92.
- ULLTANG O. 1977.  
Mesure de l'abondance des stocks par d'autres méthodes que le recours aux données commerciales de capture et d'effort.  
F.A.O. Doc. Tech. Pêches, 176 : 25 p.
- UNANIAN I.U., SOIN S.G. 1963.  
On reproduction and development of the White Sea smelt.  
Vest. morsk. gos. Univ. (6), 4 : 25-36.
- URSIN E. 1963.  
On the incorporation of temperature in the von Bertalanffy growth equation.  
Medd. fra Danmarks Fiskeri-og Havundersogelser, 4 : 1-16.
- URSIN E. 1967.  
A mathematical model of some aspects of fish growth, respiration and mortality.  
J. Fish. Res. Board Can., 24 : 2355-2453.
- URSIN E. 1979.  
Principles of growth in Fishes.  
Symp. Zool. Soc. Lond., 44 : 63-87.
- VANDERPLOEG H.A., SCAVIA D. 1979.  
Two electivity indices for feeding with special reference to zooplankton grazing.  
J. Fish. Res. Board Can., 36 : 362-365.

- VAN OOSTEN J. 1937.  
The dispersal of smelt Osmerus mordax (Mitchill) in the Great Lakes region.  
Trans. Amer. Fish. Soc., 66 : 160-171.
- VAN OOSTEN J. 1940.  
The smelt Osmerus mordax (Mitchill).  
Mich. Dep. Cons., (mimeo) : 13 p.
- VAN OOSTEN J. 1957.  
The skin and scales.  
in : Brown M.E. : The physiology of fishes. New-York, Academic Press 1 : 207-244.
- VAUGHAN D.S., KANCIRUK P. 1982.  
An empirical comparison of estimation procedures for the von Bertalanffy growth equation.  
J. Cons. Int. Explor. Mer, 40 : 211-219.
- WALBAUM J.J 1702.  
Petri Artedi Sueci Genera Piscium...  
Pars 3, Grypeswaldiae : 723 p.
- WALFORD L.A. 1946.  
A new graphic method of describing the growth of animals.  
Biol. Bull. 90 : 141-147.
- WEATHERLEY A.H. 1972.  
Growth and ecology of fish populations.  
Academic Press, London and New-York : 293 p.
- WEBER D., RIDGWAY G.J. 1967.  
The deposition of tetracycline drugs in bones and scales of fish and its possible use for marking.  
Progve Fish Cult., 24 : 150-155.
- WHITE M.J.D. 1978.  
Modes of speciation.  
W.H. Freeman and Co., San Francisco.
- WILLIAM G.C. 1966.  
Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle.  
Amer. Nat., 100 : 687-690.
- WILLIAMS T., BEDFORD B.C. 1974.  
The use of otoliths for age determination.  
in : Bagenal T.B. (Ed) : The ageing of fish. Unwin Broth., Ltd., Surrey : 114-123.
- WOOLAND J.V., JONES J.W. 1975.  
Studies on the grayling Thymallus thymallus (L.) in Llyn Tegid and the upper river Dee, North Wales. I) Age and growth.  
J. Fish. Biol., 7 : 749-773.

- YASUDA F. 1960.  
The feeding mechanism in some carnivorous fishes.  
Records Oceanographic works in Japan : 5 (2) : 153-160.
- YONG M.Y., SKILLMAN R.A. 1971.  
A computer program for analysis of polymodal frequency  
distribution (ENORMSEP), FORTRAN IV.  
U.S. Fish. Bull., 73 (3) : 681.
- YUUKI Y. 1984.  
Age and Growth of Manolieus muelleri in the south western  
waters of the Sea of Japan.  
Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 50 (11) : 1849-1854.
- ZENKEVICH L. 1957.  
Caspian and Aral Seas.  
Geol. Soc. America 1 (67) : 891-916.
- ZWEIFEL J.R., LASKER R. 1976.  
Prehatch and posthatch growth of fishes. A general model.  
U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull., 74 : 609-621.



**COMMUNICATIONS PERSONNELLES**



**COMMUNICATIONS PERSONNELLES**

**CHEVALIER R.**

I.F.R.E.M.E.R. Centre de Nantes.  
Rue de l'île d'Yeu.  
44 000 NANTES.

**ELIE P.**

C.E.M.A.G.R.E.F.  
Division A.L.A.  
Groupement de Bordeaux.  
GAZINET - 33 160 CESTAS PRINCIPAL.

**GASCUEL D.**

E.N.S.A. Rennes.  
Laboratoire de Biologie Halieutique.  
65, route de St. Briec.  
35 042 RENNES Cedex.

**MASSON G.**

Université de Nantes.  
Faculté des Sciences.  
Laboratoire de Biologie Marine.  
2, rue de la Houssinière.  
44 072 NANTES Cedex.

**MISRA R.K.**

Department of Fisheries and Oceans.  
P.O. box 550  
HALIFAX, N.S. B3J 2S7

**MORTIER DORIAN R.**

Garde pêche principal.  
26, rue Loire  
CORDEMAIS - 44360 St. ETIENNE de MONTLUC.

**ROBINEAU B.**

Université de Nantes.  
Faculté des Sciences.  
Laboratoire de Biologie Marine.  
2, rue de la Houssinière.  
44 072 NANTES Cedex.



**PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES**





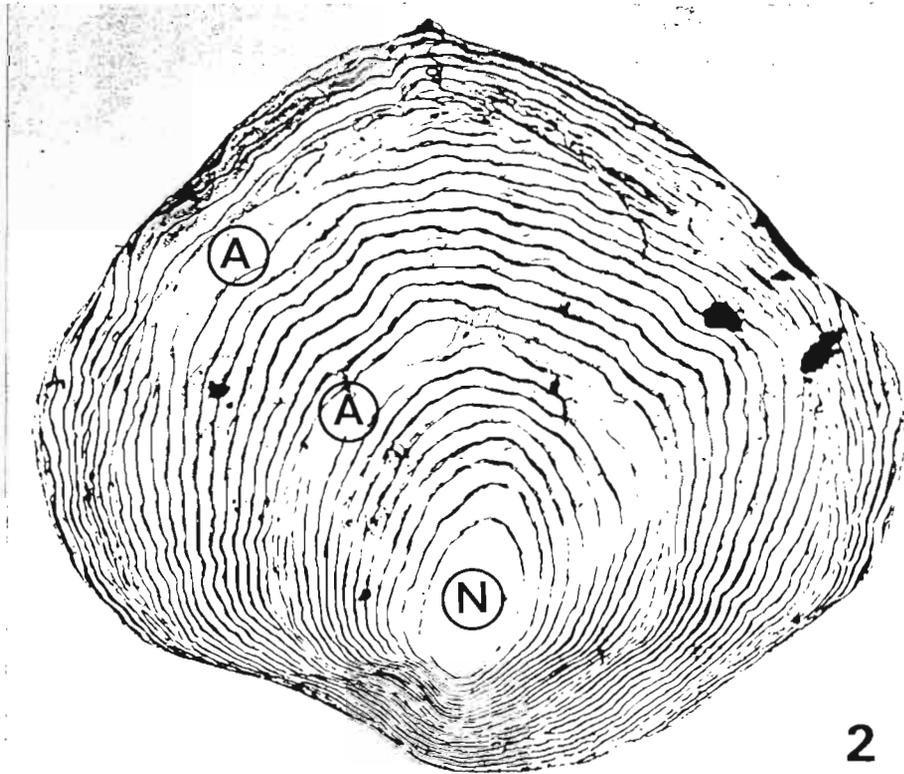
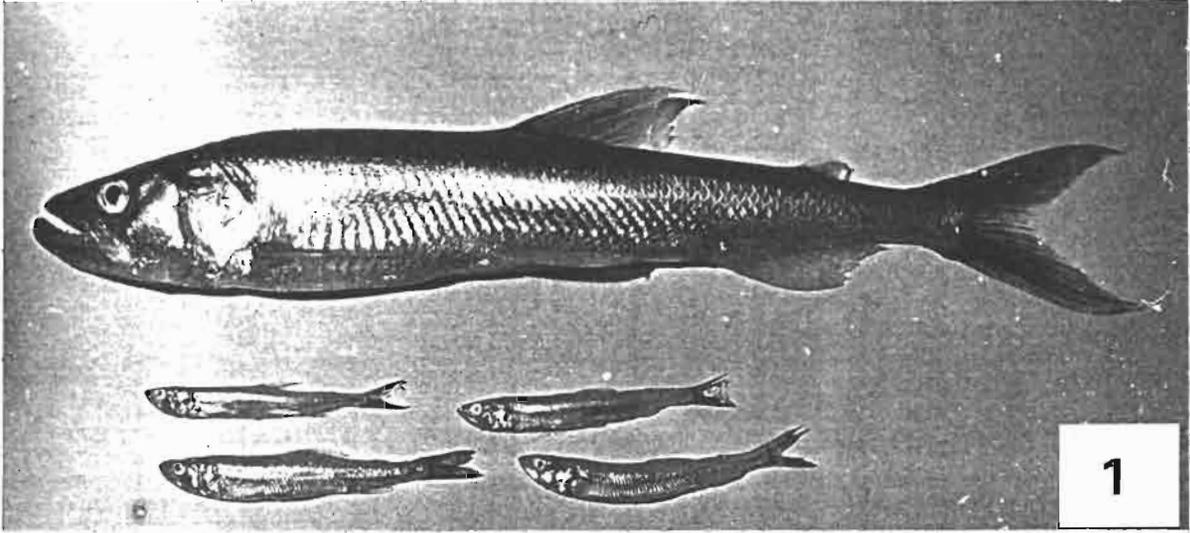
PLANCHE 1

CARACTERISTIQUES DE L'EPERLAN DE LOIRE

**FIGURE 1 :** Osmerus eperlanus, l'Eperlan de l'estuaire de la Loire.  
Un individu de 3 ans mesurant 21 cm et quatre juvéniles (groupe 0) d'environ 6 cm, capturés en août 1983.  
Echelle : — 1.5 cm.

**FIGURE 2 :** Ecaille d'un Eperlan âgé de deux ans.  
On remarque le nucleus (N), les nombreux circuli, les deux annulus (A) marquant l'arrêt de croissance et les circuli incomplets qui y sont liés.  
Echelle : — 0.4 mm.

# PLANCHE 1



2

## PLANCHE 2

### OBSERVATION DES ECAILLES AU MICROSCOPE OPTIQUE

**FIGURE 1 :** Vue d'une partie d'écaille d'Eperlan au microscope optique (x 78).

On remarque deux annuli (A) caractérisés par la formation de circuli incomplets (c), ainsi que les cicatrices (critère d'âge de McKENZIE) témoignant de l'arrêt de croissance.

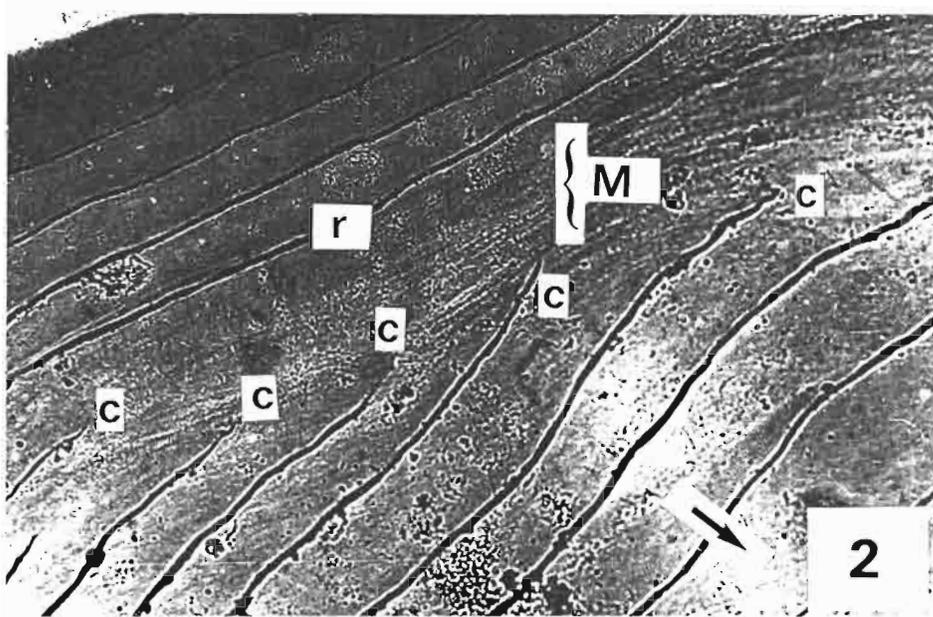
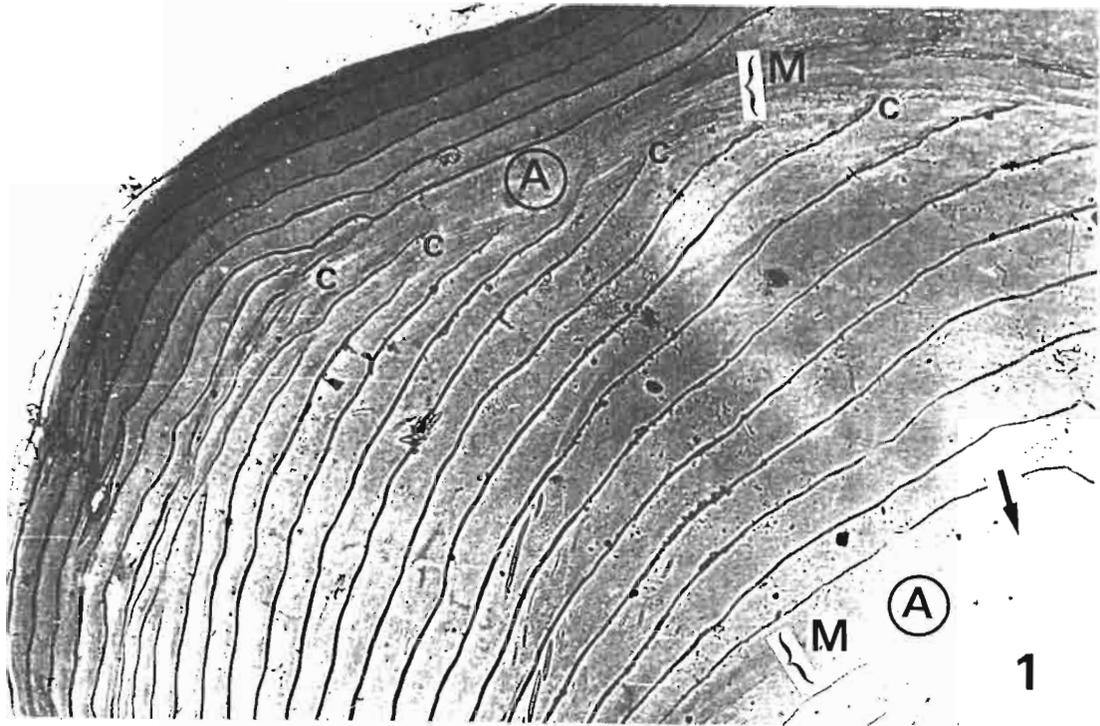
La flèche indique la direction du nucleus.

**FIGURE 2 :** C'est l'agrandissement (x 2) de la partie supérieure gauche de la figure 1.

On remarque les circuli incomplets (c) et le critère de McKENZIE (M) caractérisant l'arrêt hivernal de croissance. Au dessus de la cicatrice, on distingue le premier circulus complet de reprise de croissance (r).

La flèche indique la direction du nucleus.

# PLANCHE 2



### PLANCHE 3

#### OBSERVATION DES CIRCVLI AU MICROSCOPE ELECTRONIQUE A BALAYAGE

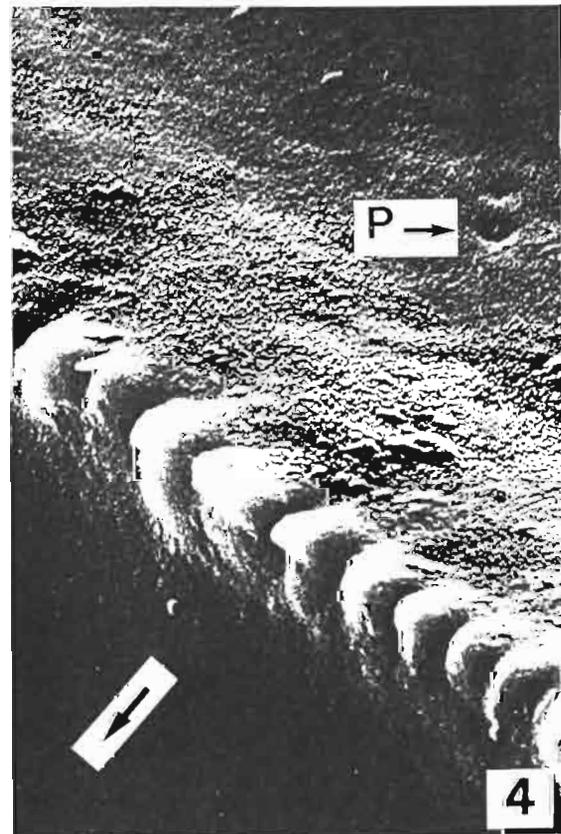
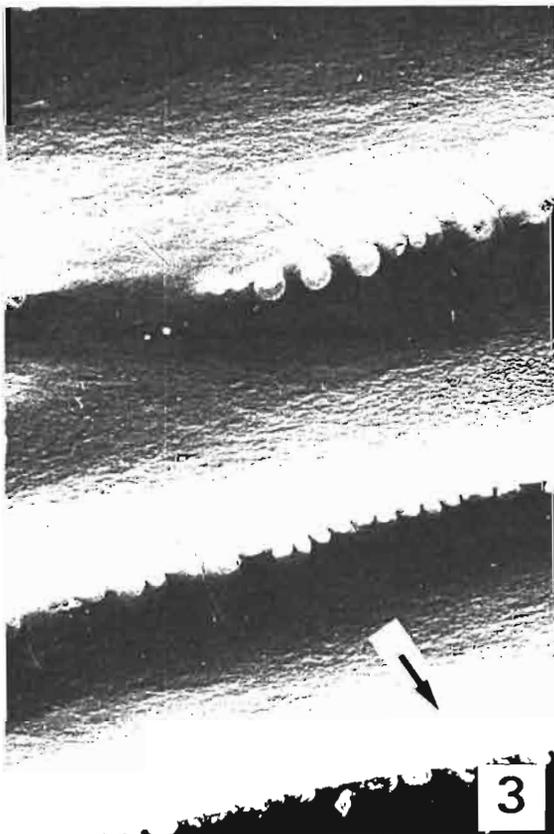
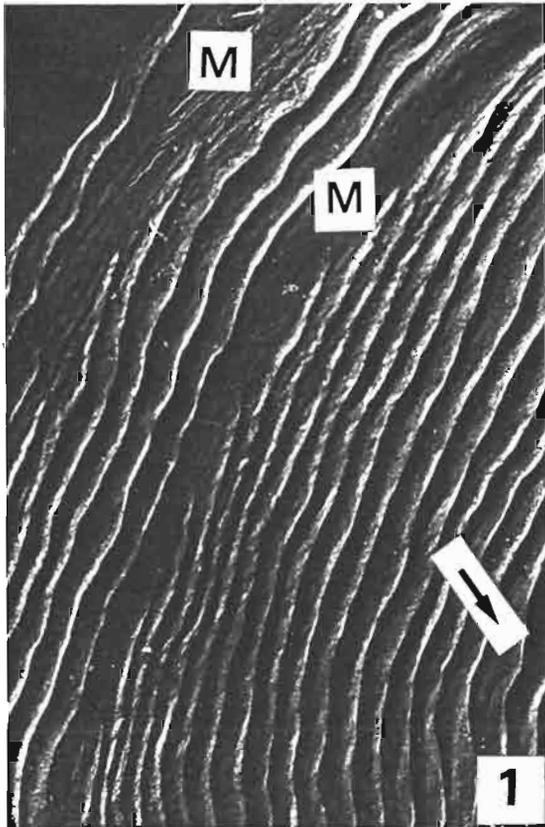
**FIGURE 1 :** On remarque les circuli disposés en vagues successives, dont le creux est orienté vers le nucleus de l'écaïlle.  
On distingue deux zones lisses d'arrêt de croissance (M) correspondant à la "cicatrice" du critère de McKENZIE.  
La flèche indique la direction du nucleus.  
Echelle :  100 microns.

**FIGURE 2 :** Circuli en forme de vagues. Leur crête est dentellée.  
La flèche indique la direction du nucleus.  
Echelle :  10 microns.

**FIGURE 3 :** Crête des circuli. On remarque les petites excroissances en forme de dent.  
La flèche indique la direction du nucleus.  
Echelle :  10 microns.

**FIGURE 4 :** Excroissances au sommet d'un circulus. On remarque aussi une des perforations (P) à la base du circulus. On les observe çà et là sur l'écaïlle.  
La flèche indique la direction du nucleus.  
Echelle :  1 micron.

# PLANCHE 3



#### PLANCHE 4

### CIRCULI INCOMPLETS - NUCLEUS - COUPE TRANSVERSALE D'ÉCAILLE

**FIGURE 1 :** Circuli incomplets (c) au niveau d'une zone d'arrêt de croissance et circuli complets de reprise de croissance (r).  
La flèche indique la direction du nucleus.  
Echelle :  10 microns.

**FIGURE 2 :** Circuli incomplets (c) et zone d'arrêt de croissance (A). On remarque toujours la crête des circuli, formée de petites "gouttelettes".  
La flèche indique la direction du nucleus.  
Echelle :  10 microns.

**FIGURE 3 :** Nucleus de l'écaille.  
On distingue des ondulations concentriques de croissance non parallèles aux circuli.  
On peut remarquer ici encore la présence d'une perforation (P). (cf. aussi Pl.3, fig.4).  
Echelle :  100 microns.

**FIGURE 4 :** Coupe transversale d'écaille.  
On remarque la structure lamellaire et les circuli en forme de "vagues" dont la concavité est tournée vers le nucleus.  
La flèche indique la direction du nucleus.  
Echelle :  10 microns.

# PLANCHE 4

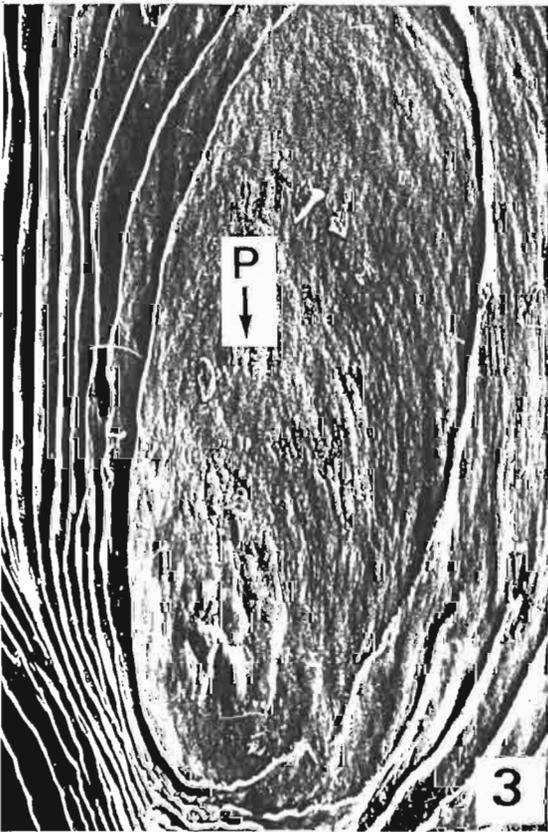
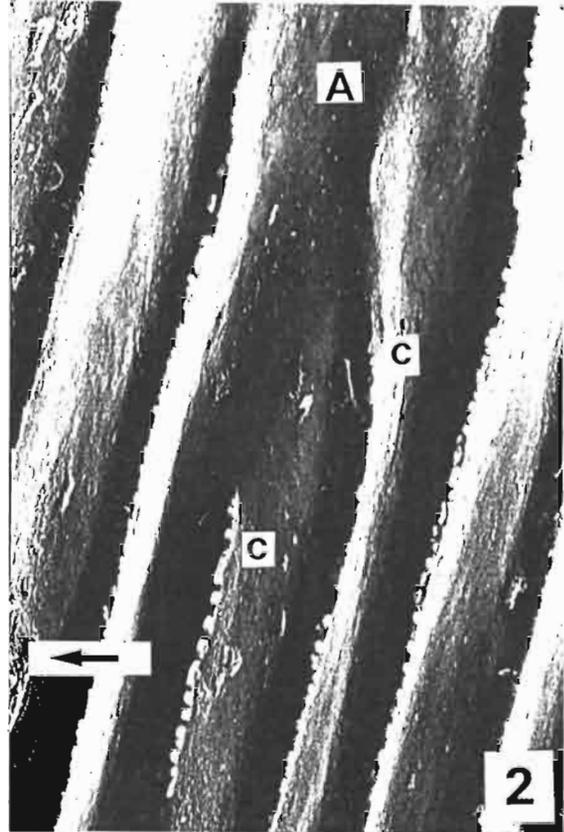
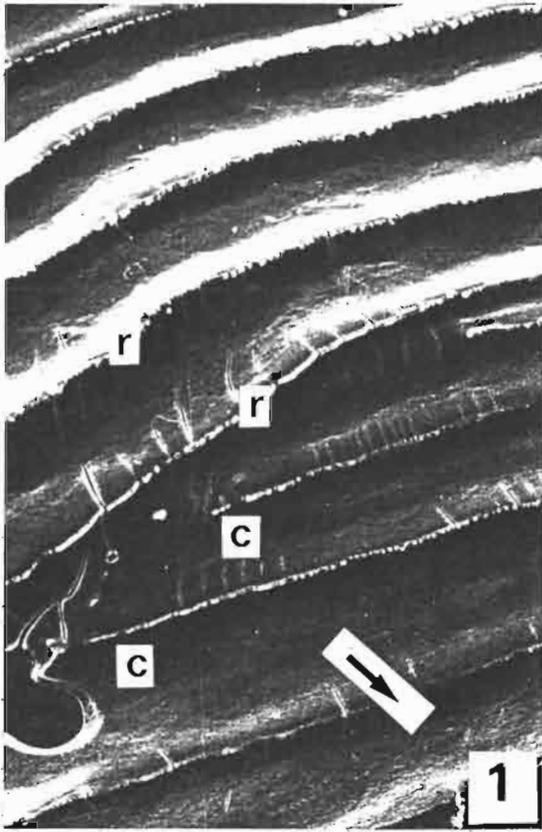


PLANCHE 5

COUPES D'ÉCAILLES - OTOLITHES

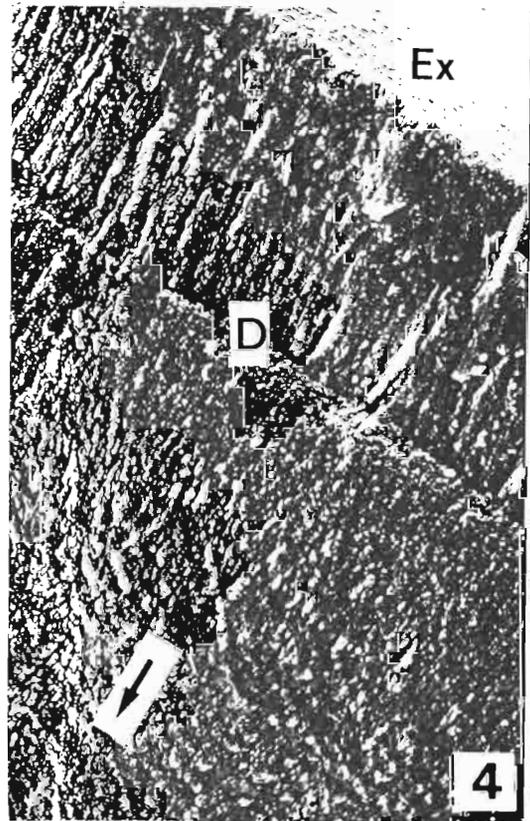
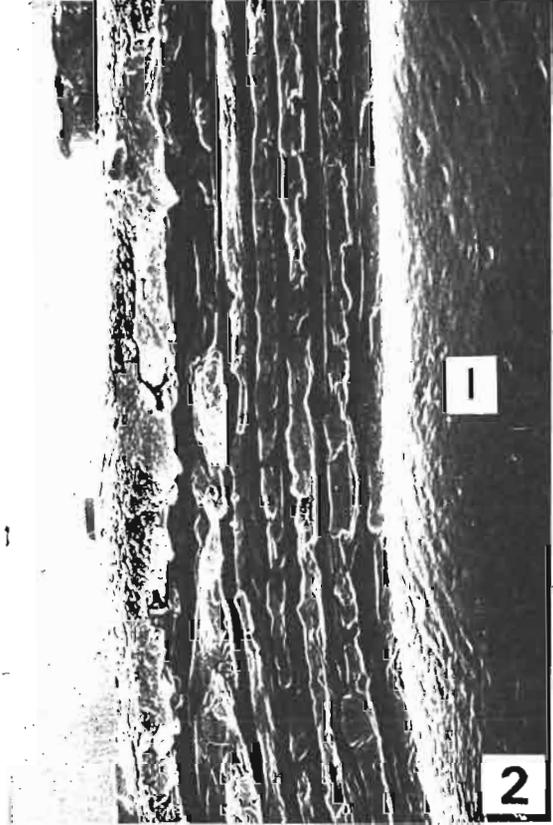
**FIGURE 1 :** Coupe transversale d'écaille. On remarque la structure lamellaire.  
La flèche indique la direction du nucleus.  
Echelle :  10 microns.

**FIGURE 2 :** Structure lamellaire d'une écaille.  
On remarque aussi la face interne (I) de l'écaille, qui est totalement lisse.  
Echelle :  10 microns.

**FIGURE 3 :** Coupe d'otolithe non attaquée à l'acide.  
On remarque l'agencement radial des aiguilles d'aragonite.  
La flèche indique la direction du nucleus.  
Echelle :  1000 microns.

**FIGURE 4 :** Coupe d'otolithe non attaquée à l'acide.  
On remarque, en plus de la structure caractéristique des cristaux d'aragonite, une discontinuité (D), près du bord externe (Ex).  
La flèche indique la direction du nucleus.  
Echelle :  100 microns.

# PLANCHE 5

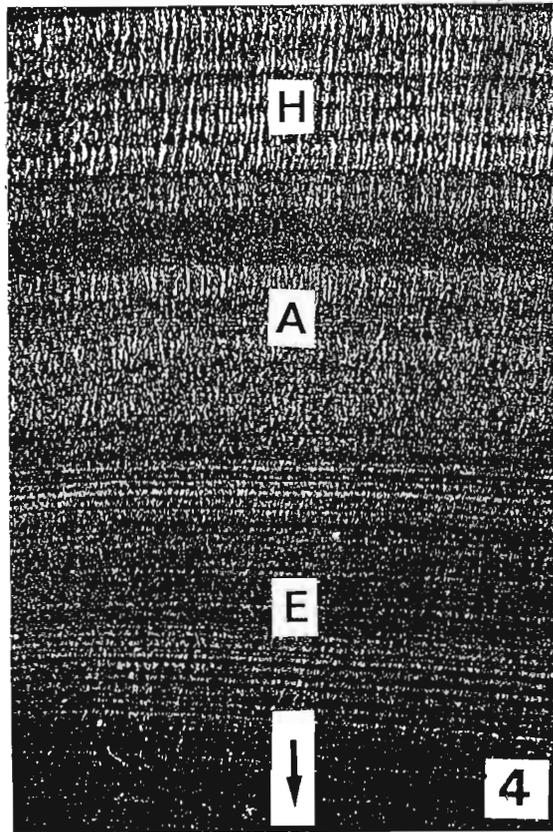
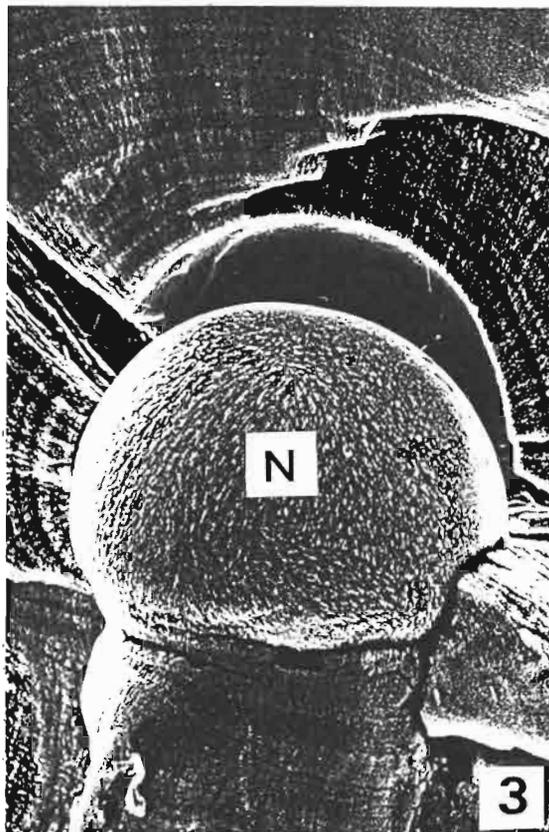
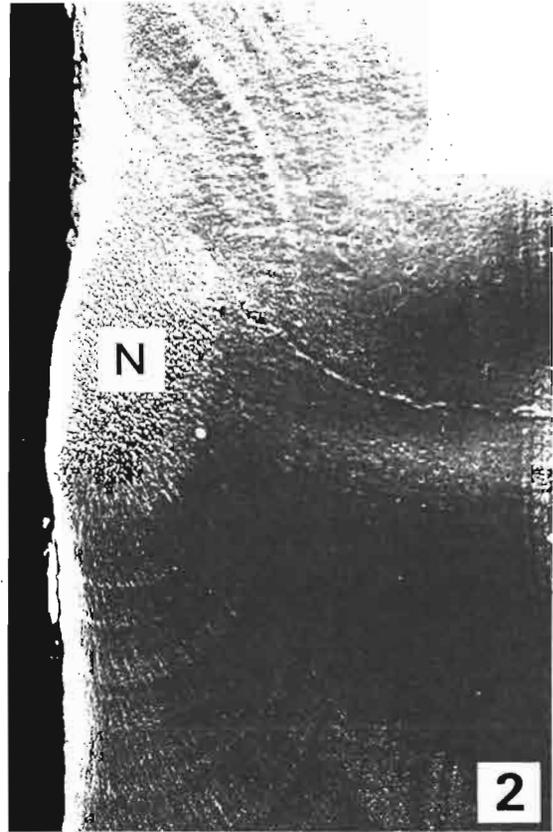
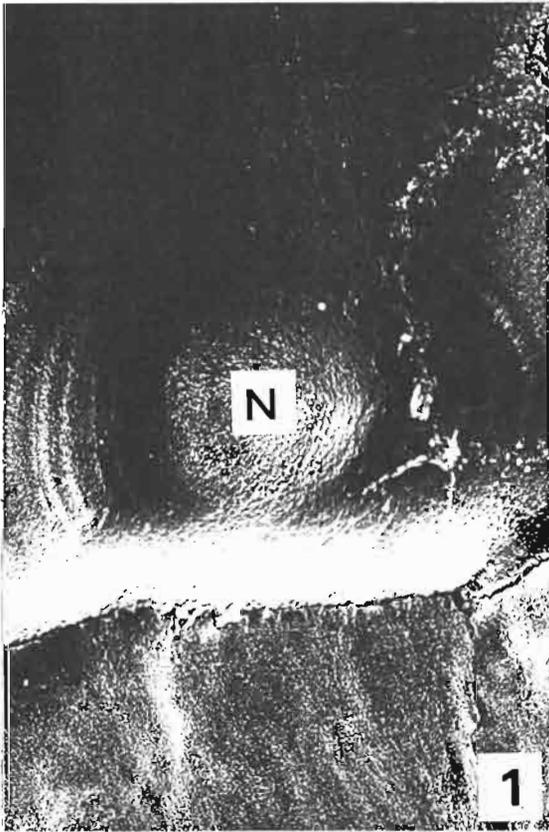


## PLANCHE 6

### MICROSTRUCTURES DES OTOLITHES

- FIGURE 1 :** Nucleus d'otolithe traité à l'acide.  
On distingue le nucleus (N) et quelques stries concentriques de croissance peu marquées.  
Echelle :  10 microns.
- FIGURE 2 :** Nucleus d'otolithe traité à l'acide.  
Le nucleus (N) est entouré de stries concentriques dont la structure, très fine, est différente.  
Echelle :  10 microns.
- FIGURE 3 :** Nucleus d'otolithe traité à l'acide.  
On remarque l'absence totale de structure particulière dans le nucleus.  
Echelle :  10 microns.
- FIGURE 4 :** Stries de croissance concentriques sur un otolithe traité à l'acide.  
On distingue la zone de croissance estivale (E), où les stries sont bien marquées et la zone de croissance hivernale (H) où l'aragonite est cristallisée sous forme d'aiguilles courtes et fines, souvent indistinguables de la matrice organique.  
On remarque une zone de transition (A), située entre E et H, dont la structure est intermédiaire entre les deux zones précédentes. Ces types de dépôts seraient caractéristiques de périodes automnales ou printanières.  
La flèche indique la direction du nucleus.  
Echelle :  10 microns.

# PLANCHE 6



## PLANCHE 7

### MICROSTRUCTURES DES OTOLITHES

**FIGURE 1 :** Stries de croissance sur une coupe d'otolithe traité à l'acide.  
On distingue, outre le nucleus (N), les zones estivales (E) où les stries sont bien marquées et les zones hivernales (H), moins bien structurées. La discontinuité (R) en fin d'hiver est vraisemblablement due au stress de la reproduction.  
Echelle :  10 microns.

**FIGURE 2 :** Stries de croissance sur une coupe d'otolithe traité à l'acide.  
On remarque deux discontinuités de croissance (R1 et R2) en fin d'hiver (H), correspondant à des marques de reproduction. De part et d'autre de ces marques existe une structure particulière (M) qu'on peut relier à la migration de reproduction. Il n'existe pas de discontinuité à la première année, le poisson n'ayant vraisemblablement pas participé à la reproduction. Dans les zones estivales (E), on remarque des différences internes de structure, en liaison avec des rythmes particuliers. La flèche indique la direction du nucleus.  
Echelle :  100 microns.

**FIGURE 3 :** Vue générale d'une coupe d'otolithe traité à l'acide, depuis le nucleus (N) jusqu'au bord externe (Ex). On reconnaît globalement les zones hivernales (H) et estivales (E). On distingue des groupements de stries en séries à l'intérieur de chaque grand ensemble saisonnier. Elles restent, à l'heure actuelle, difficilement interprétables.  
Echelle :  100 microns.

# PLANCHE 7

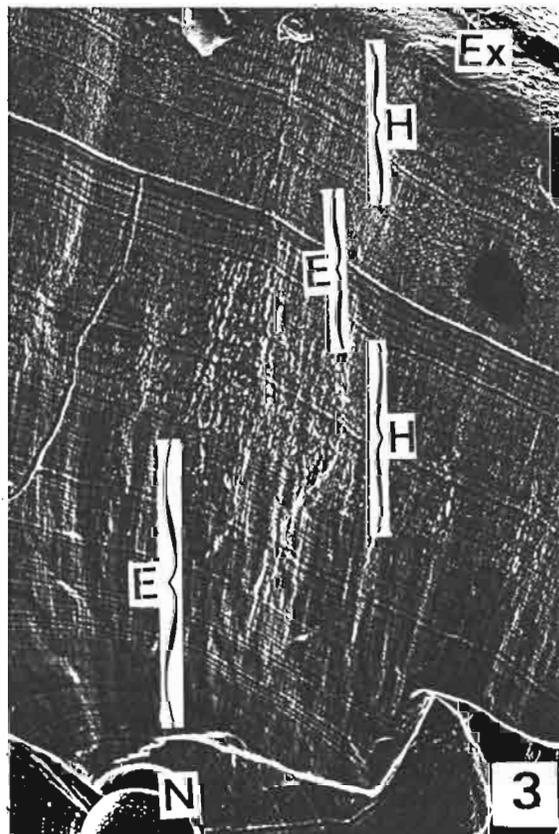
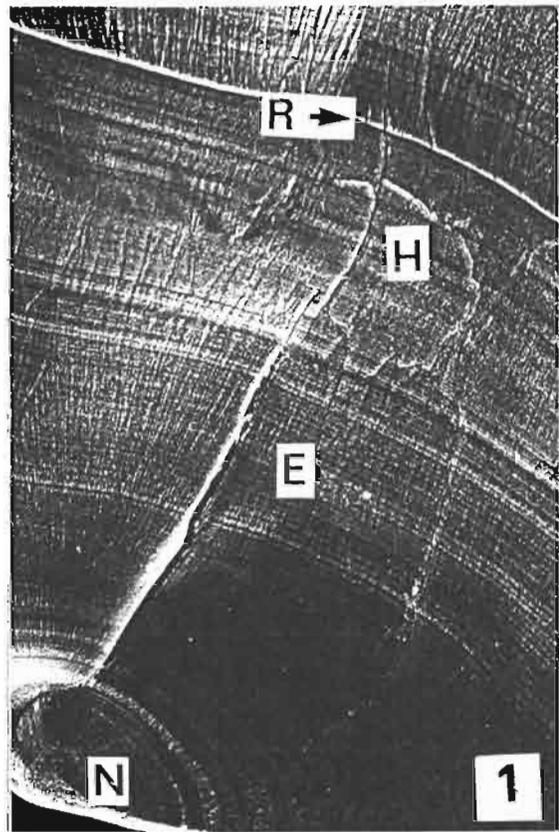
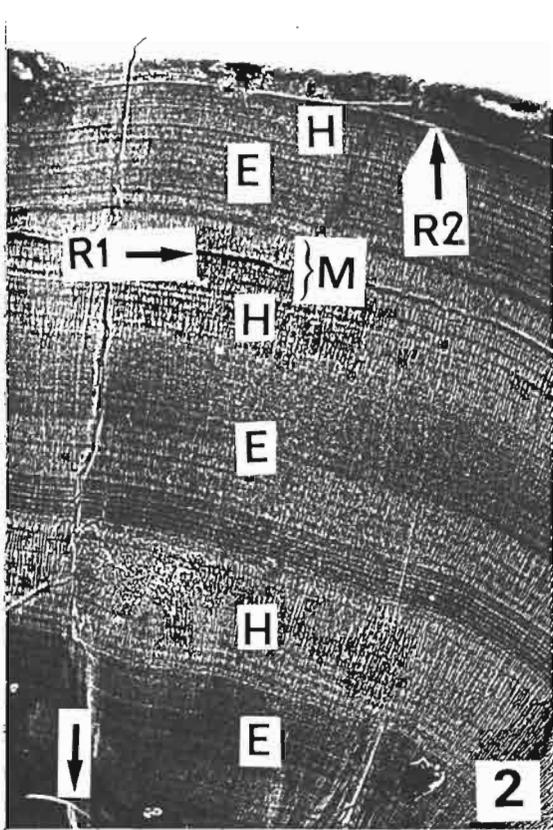


PLANCHE 8

MATURATION DES GONADES

FIGURE 1 et 2 : Femelle Eperlan capturée le 17 mars 1983 sur le lieu des frayères.

La cavité générale est entièrement occupée par les gonades qui compriment le tractus digestif : le poisson est en jeûne prononcé au moment de la reproduction.

Echelle :  1 cm.

FIGURE 3 : Macrophotographie (x 3) des ovaires.

Les ovocytes sont bien formés, prêts à être pondus. Leur développement est au stade 4.

Echelle :  10 mm.

# PLANCHE 8

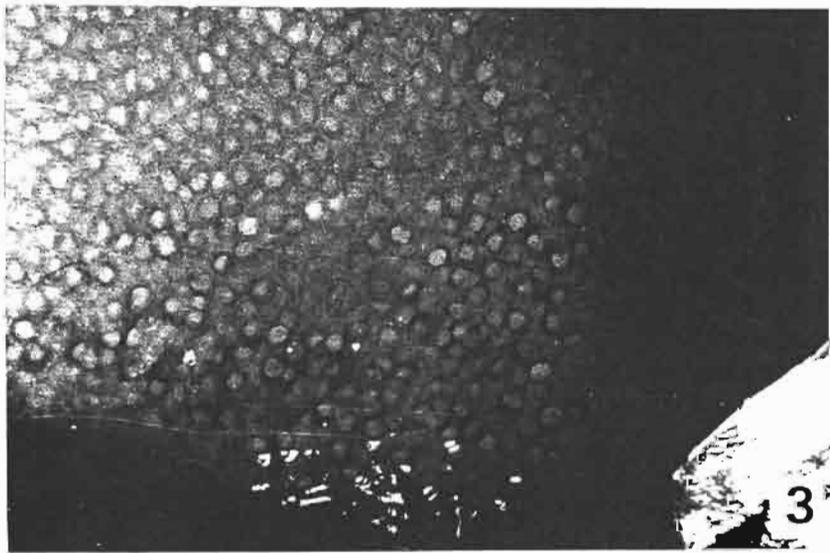
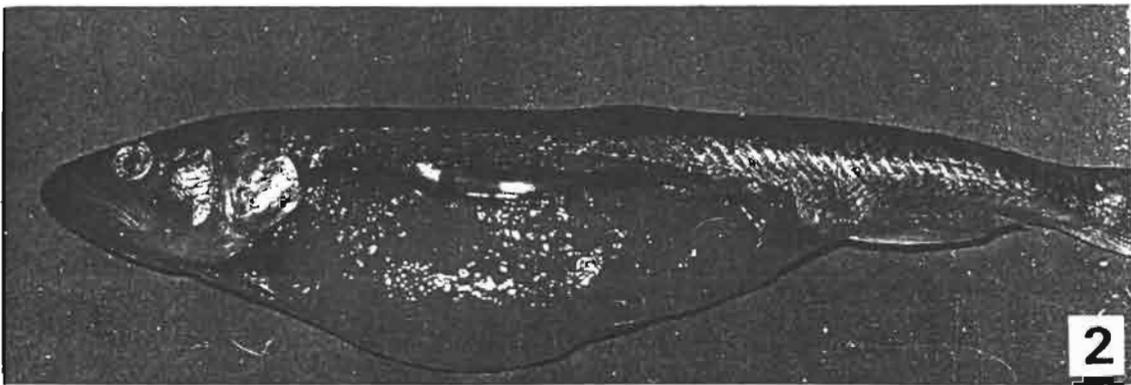
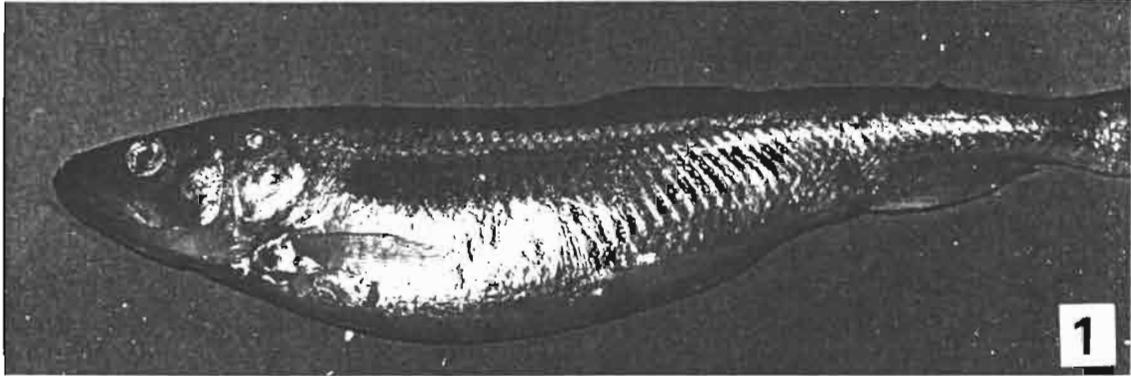


PLANCHE 9

OEUF D'EPERLAN : ASPECT EXTERNE - MICROPILE

FIGURE 1 : Vue générale d'un oeuf (non fécondé) mais expulsé des gonades.

On remarque la membrane L1, retournée sur elle-même, qui sert de point d'ancrage (P) de l'oeuf au substrat.

Echelle :  100 microns

FIGURE 2 : Vue du pôle opposé du point d'ancrage.

On remarque le micropile unique (M).

Echelle :  100 microns.

FIGURE 3 et 4: Vues rapprochées du micropile.

On remarque sa forme caractéristique en entonnoir.

Echelle : fig. 3  10 microns.

fig. 4  10 microns.

# PLANCHE 9

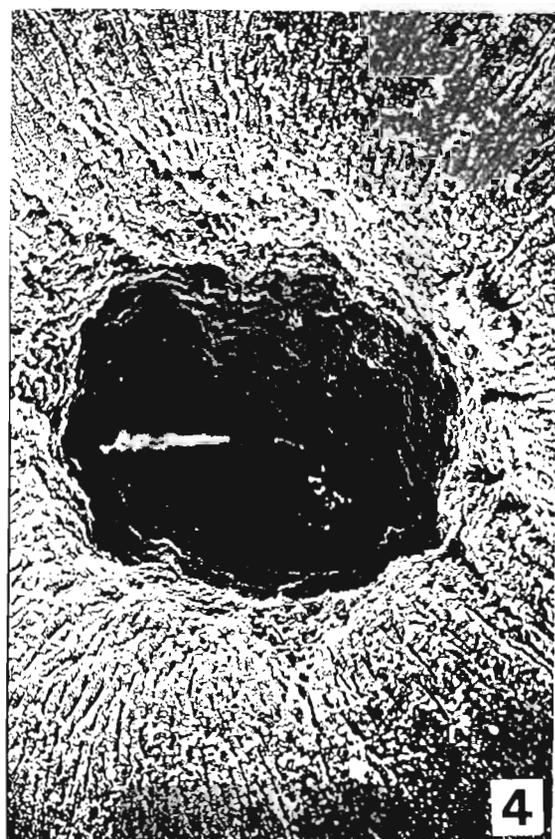
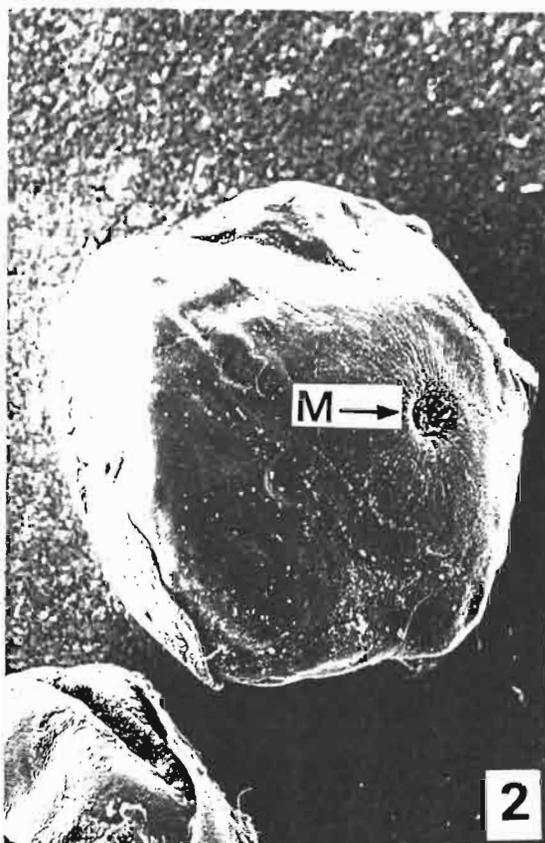
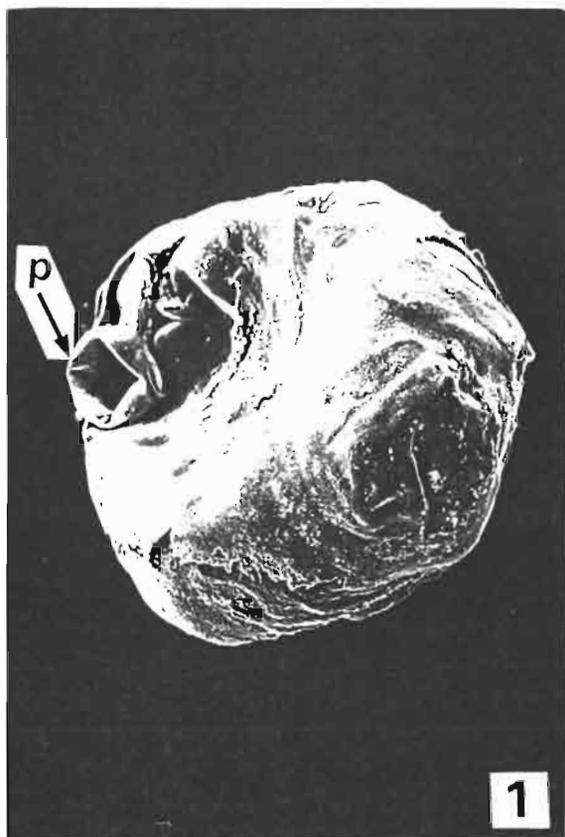


PLANCHE 10

STRUCTURE DES MEMBRANES INTERNES DU CHORION

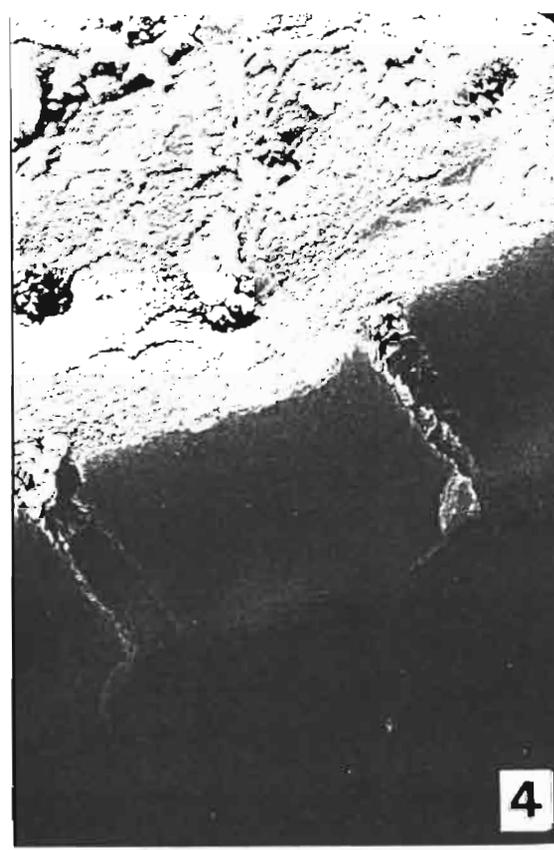
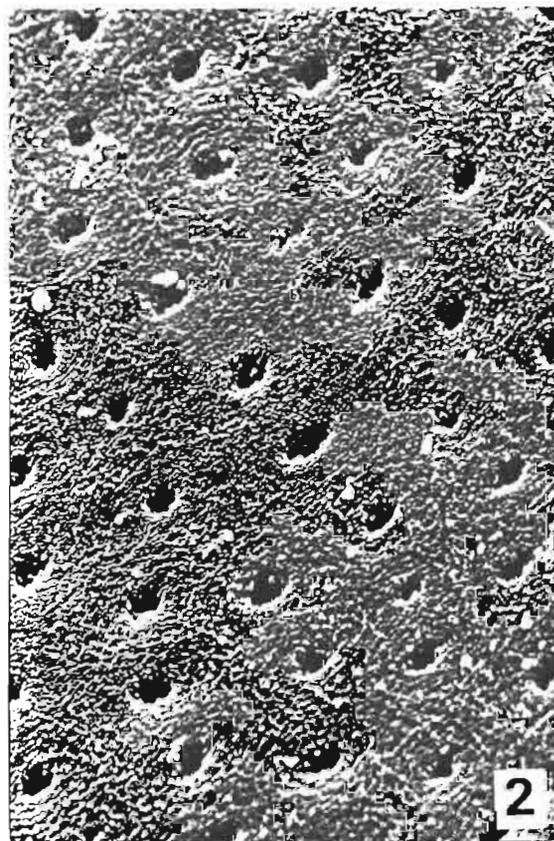
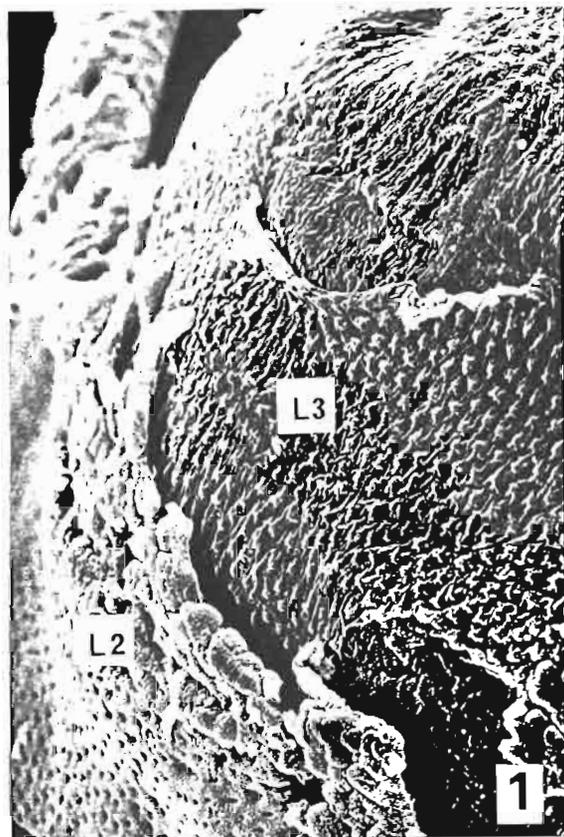
**FIGURE 1** : Mise en évidence de deux membranes : L2, perforée de petits trous et L3, formée d'excroissances qui s'emboîtent dans L2.  
Echelle :  10 microns.

**FIGURE 2** : Ultrastructure de L2.  
Echelle :  1 micron.

**FIGURE 3** : Ultrastructure de L3.  
Echelle :  1 micron.

**FIGURE 4** : Coupe transversale dans L2, montrant les pores qui traversent cette membrane de part en part.  
Echelle :  1 micron.

# PLANCHE 10



**RESUME :**

Dans l'estuaire de la Loire, le cycle de vie de l'Eperlan (Osmerus eperlanus) est strictement inféodé aux conditions hydrodynamiques qui fluctuent selon les saisons (débit fluvial) et les marées. Les variations de ces paramètres abiotiques, qui conditionnent la répartition spatio-temporelle des espèces, rendent difficile l'échantillonnage des populations de poisson. Les problèmes généraux d'échantillonnage écologique en milieu estuarien sont abordés et on expose les stratégies utilisées en Loire (chalutages expérimentaux ...), en mettant l'accent sur les problèmes techniques et les contraintes naturelles apparus dans l'élaboration des plans d'échantillonnage.

L'analyse des données récoltées permettent alors :

- de modéliser la croissance de l'Eperlan, qui est rapide et correctement décrite par une courbe de von Bertalanffy modifiée afin de tenir compte du ralentissement de croissance hivernal prononcé.
- d'analyser les modalités de sa reproduction qui a lieu une fois par an (fin février - début mars) après une migration amont d'environ 80 km jusqu'à la limite d'influence de la marée dynamique (en eau douce).
- d'étudier son alimentation, basée sur un régime carnassier dont les composantes principales sont : les Copépodes, les Mysidacées, les Gammarus, la Crevette Grise et quelques Poissons.
- d'analyser sa dynamique d'exploitation par le calcul des mortalités (naturelle et par pêche) ainsi que celui d'équations de rendement et de fécondité relative par recrue, montrant que l'Eperlan, bien que non exploité commercialement, subit l'influence des diverses interventions humaines sur l'environnement estuarien.

Enfin, à la lumière des résultats précédents et à l'aide d'analyses multidimensionnelles et du calcul d'indices d'abondance, on replace l'Eperlan au sein du système écologique estuarien.

On montre ainsi que l'Eperlan est bien une espèce typique de la communauté ichthyologique bentho-démersale qui caractérise les estuaires européens.

**MOTS-CLES :**

Osmerus eperlanus, Estuaire, Echantillonnage, Dynamique de population, Croissance, Reproduction, Réseaux trophiques, Modèles mathématiques.